



Christa Söhl

BIOLOGIE

FÜR AHNUNG?LOSE

2. AUFLAGE



HIRZEL

Christa Söhl

Biologie für Ahnungslose



FÜR AHNUNG?LOSE

In dieser Reihe sind bisher erschienen:

Yára Detert, **Mathematik** für Ahnungslose

Yára Detert / Christa Söhl, **Statistik** und Wahrscheinlichkeitsrechnung für Ahnungslose

Werner Junker, **Physik** für Ahnungslose

Michael Haugk / Lothar Fritsche, **Quantenmechanik** für Ahnungslose

Katherina Standhartinger, **Chemie** für Ahnungslose

Katherina Standhartinger, **Organische Chemie** für Ahnungslose

Antje Galuschka, **Biochemie** für Ahnungslose

Christa Söhl, **Biologie** für Ahnungslose

Michaela Aubele, **Genetik** für Ahnungslose

Heinz-E. Klockhaus, **Buchführung** für Ahnungslose

Heinz-E. Klockhaus, **BWL** für Ahnungslose

Christa Söhl

BIOLOGIE

für Ahnungslose

Eine Einstiegshilfe für Studierende

2. Auflage

von Dr. Christa Söhl, Auetal

Mit 141 Abbildungen und 16 Tabellen



S. Hirzel Verlag

Dr. Christa Söhl
Grenzweg 25
31749 Auetal
christa.soehl@t-online.de

Christa Söhl, geb. 1962 in Bremerhaven, studierte Biologie und Chemie für das Lehramt an Gymnasien sowie Diplom-Biologie an der Justus-Liebig-Universität Gießen, wo sie 1993 zum Dr. rer. nat. promovierte. Auf eine mehrjährige wissenschaftliche Tätigkeit am Institut für Tierphysiologie der JLU Gießen folgte ein Volontariat beim Franckh-Kosmos-Verlag in Stuttgart im Lektorat Natur. Seit 1998 arbeitet Dr. Söhl als freie Lektorin und Autorin mit den Schwerpunkten Biologie, Medizin, Sport, Garten und Kindersachbuch. Seit 2010 ist sie als Dozentin an der Bernd-Blindow-Schule, Bückeberg und an der Ross-Schule, Hannover tätig und bildet biologisch-technische Assistenten sowohl in der Fachtheorie als auch im Praktikum aus.



Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

2., überarbeitete Auflage 2015

ISBN 978-3-7776-2392-4 (Print)

ISBN 978-3-7776-2485-3 (E-Book, PDF)

Ein Markenzeichen kann warenrechtlich geschützt sein, auch wenn ein Hinweis auf etwa bestehende Schutzrechte fehlt.

Jede Verwertung des Werkes außerhalb der Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist unzulässig und strafbar. Dies gilt insbesondere für Übersetzung, Nachdruck, Mikroverfilmung oder vergleichbare Verfahren sowie für die Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen.

© 2015 S. Hirzel Verlag, Birkenwaldstr. 44, 70191 Stuttgart
www.hirzel.de

Printed in Germany

Satz: Claudia Wild, Konstanz
Druck und Bindung: AZ Druck, Berlin
Umschlaggestaltung: deblik, Berlin
Umschlagabbildung: © Sascha Burkard/fotolia.com

Vorwort

Die Biologie als die Lehre vom Leben ist wohl die Wissenschaft, die uns am unmittelbarsten betrifft. Wir selbst als Lebewesen setzen uns tagtäglich mit den Phänomenen des Lebens und unserer Umwelt auseinander. Verständnis für die Vorgänge des Lebens erleichtert uns unseren eigenen Alltag. Schon lange nutzt der Mensch die Erkenntnisse der biologischen Wissenschaften, etwa bei der Züchtung von Nutztieren und -pflanzen oder bei der Herstellung von Käse, Wein und Bier. Biologie begegnet uns jeden Tag, sei es der Vogelzug im Herbst oder das Ausschlagen der Bäume im Frühling. Womöglich ist auch das der Grund, warum die Biologie für den größten Teil der Schüler mit positiven Gefühlen besetzt ist. Anders als bei den anderen Naturwissenschaften – Mathematik, Physik, Chemie – macht ihnen der Biologieunterricht in der Sekundarstufe 1 meistens Spaß. Das ist oftmals Grund genug, in der Oberstufe dann zu dem Schluss zu kommen, Biologie als Leistungskurs bzw. Prüfungsfach mit erhöhtem Niveau zu wählen. Denn: „Biologie konnte ich ja immer“. In der Oberstufe sind die Blümchen und die Bienchen dann zwar immer noch gern gesehen, meistens aber nicht mehr Thema des Unterrichts – oder allenfalls in Form des Themas Photosynthese oder beim sozialen Leben der Insekten. Schon häufen sich die Fachbegriffe und das Fach Biologie beginnt an Schwierigkeit zu gewinnen. „Biologie für Ahnungslose“ will Oberstufenschülern und Studienanfängern mit Nebenfach Biologie als kompetentes Nachschlagewerk zur Seite stehen. Auch Studierende der Bachelor- und Masterstudiengänge Biologie werden hier sicherlich die Möglichkeit finden, Vergessenes nachzulesen und aufzufrischen.

Sicherlich kann ein Buch dieses Umfangs nicht das komplette und umfassende Wissen der modernen Biologie abdecken. Orientierungspunkte für „Biologie für Ahnungslose“ sind die Grundlagen des Fachs und das Oberstufenwissen. Ich hoffe, den Lesern die Freude, die ich immer an dem Fach Biologie hatte und habe, vermitteln zu können.

Besonders danke ich dem S. Hirzel Verlag – und hier insbesondere Herrn Dr. Tim Kersebohm – für die gute Zusammenarbeit. Ein weiterer Dank geht an alle Menschen meines persönlichen Umfelds, die eine manchmal übellaunige Autorin geduldig ertragen haben.

Rodenberg, im Winter 2014

Christa Söhl

Inhaltsverzeichnis

| | |
|--|-----------|
| Vorwort | V |
| 1 Zellbiologie | 1 |
| 1.1 Was ist Leben? | 1 |
| 1.2 Die Zelle | 1 |
| 1.3 Aufbau der tierischen Zelle | 1 |
| 1.3.1 Die Biomembran | 2 |
| 1.3.2 Zellorganellen | 3 |
| 1.3.3 Cilien und Geißeln | 9 |
| 1.3.4 Zellkontakte | 10 |
| 1.4 Besonderheiten der pflanzlichen Zelle | 11 |
| 1.4.1 Vakuole | 11 |
| 1.4.2 Zellwand | 13 |
| 1.4.3 Plastiden | 14 |
| 1.5 Stofftransport | 15 |
| 1.5.1 Diffusion und Osmose | 15 |
| 1.5.2 Aktiver Transport durch Carrier-Systeme | 17 |
| 1.5.3 Endo- und Exozytose | 17 |
| 1.6 Zellzyklus und Zellteilung | 18 |
| 1.6.1 Mitose | 20 |
| 1.6.2 Meiose | 20 |
| 1.7 Einzeller | 21 |
| 1.8 Bakterien | 24 |
| 1.8.1 Aufbau und Stoffwechsel der Bakterienzelle | 24 |
| 1.8.2 Vermehrung von Bakterien | 25 |
| 1.9 Viren | 28 |
| 1.9.1 Retroviren | 30 |
| 1.10 Prionen | 30 |
| 1.11 Fragen zur Zellbiologie | 31 |
| 2 Stoffwechsel | 32 |
| 2.1 Energie | 32 |
| 2.2 Enzyme | 34 |
| 2.2.1 Enzymkinetik | 35 |
| 2.2.2 Substratbindung an das aktive Zentrum | 36 |
| 2.2.3 Regulation der Enzymaktivität | 36 |
| 2.3 Stoffabbau (Dissimilation) | 39 |
| 2.3.1 Glykolyse | 39 |
| 2.3.2 Zitronensäurezyklus | 41 |
| 2.3.3 Atmungskette | 43 |
| 2.3.4 Zentrale Stellung der Zellatmung im Stoffwechsel | 45 |

| | | |
|----------|--|------------|
| 2.3.5 | Milchsäure-Gärung | 46 |
| 2.3.6 | Alkoholische Gärung | 47 |
| 2.4 | Stoffaufbau (Assimilation): Photosynthese | 48 |
| 2.4.1 | Blattaufbau | 48 |
| 2.4.2 | Lichtreaktion | 50 |
| 2.4.3 | Dunkelreaktion (Calvin-Zyklus) | 53 |
| 2.4.4 | Chemosynthese | 54 |
| 2.5 | Stofftransport bei Pflanzen | 55 |
| 2.5.1 | Wasser- und Mineralsalztransport | 55 |
| 2.5.2 | Transport von Photosyntheseprodukten | 58 |
| 2.6 | Ernährung bei Tieren | 59 |
| 2.6.1 | Arten der Nahrungsaufnahme | 60 |
| 2.6.2 | Verdauung der Nahrung | 61 |
| 2.6.3 | Resorption der Nährstoffe | 66 |
| 2.6.4 | Regulation der Verdauungstätigkeit | 67 |
| 2.6.5 | Der Wiederkäuermagen | 70 |
| 2.7 | Blutkreislauf | 71 |
| 2.7.1 | Blutkreislauf der Säugetiere | 71 |
| 2.7.2 | Zusammensetzung und Aufgaben des Blutes | 77 |
| 2.7.3 | Offene und geschlossene Kreislaufsysteme | 83 |
| 2.8 | Atmung | 84 |
| 2.8.1 | Hautatmung | 84 |
| 2.8.2 | Kiemenatmung | 85 |
| 2.8.3 | Tracheenatmung | 85 |
| 2.8.4 | Lungenatmung | 86 |
| 2.9 | Wasserhaushalt und Harnbildung | 90 |
| 2.9.1 | Niere und ableitende Harnwege | 90 |
| 2.9.2 | Wasserhaushalt bei Süßwassertieren | 94 |
| 2.9.3 | Wasserhaushalt bei Meerestieren | 94 |
| 2.9.4 | Weitere Exkretionsorgane bei Landtieren | 96 |
| 2.9.5 | Wasserhaushalt bei Pflanzen | 96 |
| 2.10 | Thermoregulation | 98 |
| 2.10.1 | Wechselwarme (poikilotherme) Tiere | 100 |
| 2.10.2 | Gleichwarme (homoiotherme) Tiere | 100 |
| 2.11 | Fragen zum Stoffwechsel | 101 |
| 3 | Nerven- und Sinnesphysiologie | 104 |
| 3.1 | Bau und Funktion von Nervenzellen | 104 |
| 3.1.1 | Ruhe- und Aktionspotenzial | 105 |
| 3.1.2 | Erregungsleitung | 111 |
| 3.1.3 | Synapsen | 112 |
| 3.2 | Aufnahme und Verarbeitung von Sinnesreizen | 115 |
| 3.2.1 | Codierung von Sinnesreizen | 117 |
| 3.3 | Lichtsinn | 118 |
| 3.3.1 | Lichtsinnesorane | 118 |
| 3.3.2 | Linsenauge des Menschen | 120 |

| | | |
|----------|---|------------|
| 3.4 | Gehör- und Gleichgewichtssinn | 123 |
| 3.4.1 | Anatomie des Säugetierohrs | 124 |
| 3.4.2 | Schallübertragung im Ohr | 125 |
| 3.4.3 | Reizübertragung im Innenohr | 125 |
| 3.4.4 | Der Gleichgewichtssinn | 127 |
| 3.5 | Hautsinne | 128 |
| 3.5.1 | Tastsinn | 128 |
| 3.5.2 | Schmerzempfinden | 130 |
| 3.5.3 | Temperatursinn | 130 |
| 3.6 | Chemische Sinne | 131 |
| 3.6.1 | Geschmackssinn | 131 |
| 3.6.2 | Geruchssinn | 132 |
| 3.7 | Nervensysteme | 133 |
| 3.7.1 | Zentralnervensystem bei Wirbeltieren | 136 |
| 3.8 | Reflexe | 140 |
| 3.8.1 | Kniesehenreflex | 141 |
| 3.9 | Fragen zur Nerven- und Sinnesphysiologie | 142 |
| 4 | Muskulatur und Bewegung | 143 |
| 4.1 | Bau und Funktion der Skelettmuskulatur | 143 |
| 4.1.1 | Gleitfilamenttheorie der Muskelkontraktion | 145 |
| 4.2 | Formen der Muskelkontraktion | 147 |
| 4.3 | Steuerung der Muskeltätigkeit | 148 |
| 4.3.1 | Aufbau und Funktion der Muskelspindel | 149 |
| 4.4 | Fragen zu Muskulatur und Bewegung | 150 |
| 5 | Hormonsystem | 151 |
| 5.1 | Signalübertragung durch Hormone | 151 |
| 5.2 | Das Hypothalamus-Hypophysen-System | 154 |
| 5.3 | Hormone der Nebennierenrinde und des Nebennierenmarks | 157 |
| 5.3.1 | Stress | 158 |
| 5.4 | Regulation des Blutzuckerspiegels | 159 |
| 5.4.1 | Diabetes mellitus | 160 |
| 5.5 | Schilddrüsenhormone | 162 |
| 5.6 | Geschlechtshormone | 162 |
| 5.6.1 | Weibliche Sexualhormone | 163 |
| 5.6.2 | Androgene | 164 |
| 5.7 | Pheromone | 164 |
| 5.8 | Pflanzenhormone | 165 |
| 5.9 | Fragen zum Hormonsystem | 167 |
| 6 | Fortpflanzung und Ontogenese | 168 |
| 6.1 | Ungeschlechtliche Fortpflanzung | 168 |
| 6.2 | Geschlechtliche Fortpflanzung | 169 |
| 6.3 | Generationswechsel | 171 |
| 6.4 | Entwicklung des Keims bei Tieren | 173 |

| | | |
|----------|---|------------|
| 6.5 | Entwicklung bei Samenpflanzen | 177 |
| 6.6 | Fragen zu Muskulatur und Bewegung | 179 |
| 7 | Genetik | 180 |
| 7.1 | Gesetzmäßigkeiten der klassischen Genetik | 182 |
| 7.1.1 | Mendel'sche Regeln | 182 |
| 7.1.2 | Genkopplung | 188 |
| 7.1.3 | Geschlechtsbestimmung | 189 |
| 7.1.4 | Mutationen | 190 |
| 7.1.5 | Modifikationen | 192 |
| 7.1.6 | Polyphänie und Polygenie | 192 |
| 7.2 | Molekulare Genetik | 193 |
| 7.2.1 | DNA-Replikation | 193 |
| 7.2.2 | Vom Gen zum Merkmal | 195 |
| 7.2.3 | Regulation der Genaktivität | 198 |
| 7.3 | Gentechnik | 200 |
| 7.3.1 | Polymerase-Kettenreaktion | 202 |
| 7.4 | Fragen zur Genetik | 204 |
| 8 | Immunabwehr | 205 |
| 8.1 | Immunsystem der Säugetiere | 205 |
| 8.1.1 | Unspezifische Abwehr | 206 |
| 8.1.2 | Spezifische Abwehr | 209 |
| 8.1.3 | Infektionskrankheiten und Schutzimpfungen | 213 |
| 8.1.4 | Transplantationen | 215 |
| 8.1.5 | Erkrankungen des Immunsystems | 215 |
| 8.2 | Fragen zur Immunabwehr | 220 |
| 9 | Verhalten | 221 |
| 9.1 | Angeborenes Verhalten | 221 |
| 9.1.1 | Reflexe | 222 |
| 9.1.2 | Instinkthandlungen | 222 |
| 9.1.3 | Reifung | 225 |
| 9.2 | Lernen | 226 |
| 9.2.1 | Prägung | 227 |
| 9.2.2 | Konditionierung | 228 |
| 9.2.3 | Lernen durch Beobachtung | 229 |
| 9.2.4 | Lernen durch Einsicht | 229 |
| 9.3 | Arten des Zusammenlebens | 230 |
| 9.4 | Revierverhalten | 231 |
| 9.5 | Ritualisierung | 233 |
| 9.6 | Balz- und Brutpflegeverhalten | 234 |
| 9.7 | Kommunikation | 236 |
| 9.8 | Fragen zum Verhalten | 239 |

| | |
|--|------------|
| 10 Ökologie | 240 |
| 10.1 Umweltfaktoren | 240 |
| 10.1.1 Abiotische Faktoren | 240 |
| 10.1.2 Toleranzbereiche und ökologische Potenz | 246 |
| 10.1.3 Biotische Faktoren | 248 |
| 10.2 Wechselbeziehungen zwischen Lebewesen | 248 |
| 10.2.1 Konkurrenz und ökologische Nische | 248 |
| 10.2.2 Räuber-Beute-Beziehungen | 249 |
| 10.2.3 Symbiose | 252 |
| 10.2.4 Kommensalismus | 253 |
| 10.3 Populationswachstum und Dichteregulation | 254 |
| 10.4 Ökosysteme | 257 |
| 10.4.1 Nahrungsketten und -netze | 258 |
| 10.4.2 Biomasse- und Energiepyramide | 258 |
| 10.4.3 Anreicherung von Stoffen in der Nahrungskette | 259 |
| 10.4.4 Kohlenstoffkreislauf | 260 |
| 10.4.5 Stickstoffkreislauf | 261 |
| 10.5 Mensch und Umwelt | 263 |
| 10.5.1 Anstieg der Weltbevölkerung | 264 |
| 10.5.2 Energieverbrauch und Umweltbelastungen | 264 |
| 10.6 Fragen zur Ökologie | 266 |
| | |
| 11 Evolution | 268 |
| 11.1 Evolutionstheorien | 268 |
| 11.2 Evolutionsfaktoren | 269 |
| 11.2.1 Variabilität und Mutation | 269 |
| 11.2.2 Selektion | 271 |
| 11.2.3 Isolation und Artbildung | 274 |
| 11.3 Belege für die Evolution | 275 |
| 11.3.1 Homologie | 276 |
| 11.3.2 Analogie | 278 |
| 11.3.3 Rudimente | 280 |
| 11.3.4 Biochemische und molekularbiologische Belege | 281 |
| 11.3.5 Belege aus der Entwicklungsphysiologie | 282 |
| 11.3.6 Brückenformen und Fossilien | 282 |
| 11.4 Stammbäume | 284 |
| 11.5 Stammesgeschichte des Menschen | 284 |
| 11.6 Fragen zur Evolution | 287 |
| | |
| 12 Lösungen zu den Fragen | 288 |
| Kapitel 1 Zellbiologie | 288 |
| Kapitel 2 Stoffwechsel | 289 |
| Kapitel 3 Nerven- und Sinnesphysiologie | 295 |
| Kapitel 4 Muskulatur und Bewegung | 298 |
| Kapitel 5 Hormonsystem | 299 |
| Kapitel 6 Fortpflanzung und Ontogenese | 301 |

| | |
|-----------------------|------------|
| Kapitel 7 Genetik | 302 |
| Kapitel 8 Immunabwehr | 304 |
| Kapitel 9 Verhalten | 306 |
| Kapitel 10 Ökologie | 308 |
| Kapitel 11 Evolution | 311 |
| Glossar | 314 |
| Sachregister | 318 |

1 Zellbiologie

1.1 Was ist Leben?

Die Biologie ist die Lehre von den Lebewesen. Doch was kennzeichnet ein Lebewesen, was unterscheidet es von der unbelebten Umwelt?

Die Unterschiede bestehen darin, dass Lebewesen wachsen und sich entwickeln, indem sie körperfremde in körpereigene Substanzen umbauen. Sie können also Energie und Stoffe umsetzen und somit die Voraussetzung für alle Lebensvorgänge schaffen. Zu diesen Lebensvorgängen gehört, dass Lebewesen sich fortpflanzen und auf ihre Umwelt reagieren, also reizbar sind. Weiterhin halten sie ihr inneres Milieu auch bei wechselnden Umweltbedingungen weitgehend konstant.

Typisch ist außerdem, dass alle Organismen aus Zellen aufgebaut sind. Die Zelle ist die kleinste lebende Einheit. Diese Zellen gehen immer aus Zellen hervor, so wie Lebewesen nur aus Lebewesen entstehen.

1.2 Die Zelle

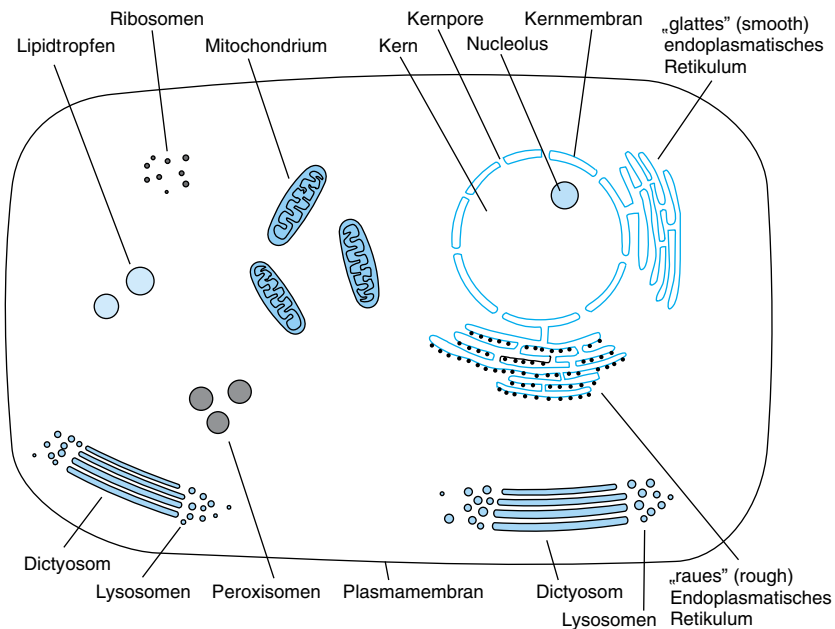
Da die Zelle die kleinste Funktionseinheit darstellt, gibt es auch Lebewesen, die nur aus einer Zelle bestehen (Einzeller). Andere Organismen setzen sich dagegen aus einer Vielzahl von Zellen zusammen (Mehrzeller); dabei können Zellen spezielle Aufgaben übernehmen und sich zu Geweben zusammenschließen. Derart spezialisierte Zellen unterscheiden sich oftmals in ihrem Aussehen, dennoch ist ihre Grundausstattung prinzipiell gleich. Im menschlichen Körper findet man etwa 200 verschiedene Zelltypen, von der Keimzelle über die Muskelzelle, die Blutzellen, die Drüsenzellen bis hin zu den Nervenzellen und vielen, vielen mehr.

Unterscheiden muss man zwischen **Prokaryonten** (Bakterien und Archaeobakterien) und **Eukaryonten** (Pflanzen, Tiere, Pilze, auch Einzeller). Die prokaryontischen Zellen haben im Gegensatz zu den eukaryontischen Zellen keinen Zellkern, keine membranumgebenen Organellen und kein Cytoskelett. Sowohl Prokaryonten als auch Eukaryonten besitzen Ribosomen (► Kap. 1.3.2), allerdings kommen bei Prokaryonten 70S-Ribosomen vor, während es sich bei den Eukaryonten um 80S-Ribosomen handelt.

1.3 Aufbau der tierischen Zelle

Tierische Zellen haben zwar einen einheitlichen Grundaufbau, unterscheiden sich aber stark in Form und Gestalt, je nach Vorkommen und Aufgabe, die sie zu erfüllen haben. Lichtmikroskopisch erkennt man den Zellkern, das Kernkörperchen und die Zellmembran, weitere Strukturen wie Mitochondrien, endoplasmatisches Retikulum (ER) usw. erschließen sich nur im elektronenmikroskopischen Bild. ◉ Abbildung 1.1 gibt eine Übersicht über die Zellstrukturen.

Charakteristisch für eukaryontische Zellen ist ihre Kompartimentierung, d. h. die Abgrenzung von verschiedenen Räumen. Diese Kompartimentierung führt zur Ab-



• **Abb. 1.1:** Schema einer tierischen Zelle.

trennung von Reaktionsräumen. Auf diese Art und Weise können verschiedene Reaktionen, die unterschiedliche Bedingungen benötigen, nebeneinander ablaufen. Beispielsweise können Enzyme arbeiten, die saure oder basische pH-Werte benötigen. Somit werden in der Zelle Räume mit optimalen Reaktionsbedingungen für einzelne Reaktionen geschaffen, nicht anders als es auch im Chemielabor geschieht.

1.3.1 Die Biomembran

Biomembranen bilden eine Abgrenzung der Zelle nach außen und unterteilen sie in ihrem Inneren. Die nur 7–10 nm dicke Zellmembran steuert den Stoffaustausch mit der Umgebung, während die inneren Membranen für eine Kompartimentierung sorgen und so Reaktionsräume schaffen und die innere Oberfläche vergrößern.

Im Lichtmikroskop kann man die Zellmembran nur als dünnes unstrukturiertes Häutchen erkennen. Das Elektronenmikroskop offenbart drei Lagen, zwei dunkle, die durch eine hellere Lage getrennt sind. Bestandteile der Membran sind Lipide (Fette) und Proteine (Eiweiße). Kohlenhydrate kommen in deutlich geringerem Umfang vor, sind aber ebenfalls wichtig, insbesondere für die Zell-Zell-Erkennung (► Kap. 8.1). Die Lipide (vor allem handelt es sich um Phospholipide) haben einen hydrophilen (Wasser liebenden) Kopf und einen hydrophoben (Wasser abweisenden) Schwanz. Die Kopfteile ordnen sich in der Biomembran nebeneinander an und ragen in die wässrige Umgebung. Die Schwanzteile werden vom Wasser abgeschirmt, indem sie sich zueinander wenden. So entsteht eine **Lipid-Doppel-**

schicht, bei der die hydrophilen Kopfteile die Grenze nach innen und außen darstellen (Abb. 1.2). In diese Lipid-Doppelschicht sind die Proteine eingelagert. Sie durchspannen die gesamte Membran oder ragen nur ein Stück in sie hinein. Andere Proteine sitzen der Membran auf. Kohlenhydrate befinden sich lediglich auf der Außenseite.

Biomembranen werden durch hydrophobe Wechselwirkungen zusammengehalten; solche Wechselwirkungen sind nur relativ schwach, sodass die Membran kein starres Gebilde ist. Die Lipide und Proteine in ihr können sich um ihre Längsachse und seitwärts bewegen. Relativ selten kommt es auch zu einem Wechsel von der Innen- zur Außenseite und umgekehrt (Flip-Flop-Bewegung). Diese Vorstellung vom Aufbau einer Membran wurde von **Singer** und **Nicolson** entwickelt und wird als **Flüssig-Mosaik-Modell** bezeichnet, da ein Mosaik aus Proteinen sich schwimmend in einer zähflüssigen Lipid-Doppelschicht bewegt. Grundsätzlich sind alle Biomembranen wie hier beschrieben aufgebaut; sie unterscheiden sich allerdings hinsichtlich des Proteinanteils in ihrer Zusammensetzung.

Die Funktionen der Membranproteine sind vielfältig, so sind einige von ihnen für den Stofftransport zuständig, andere besitzen Enzymaktivität. Wieder andere dienen als Rezeptoren und übertragen Signale in die Zelle. Manche Proteine schaffen Verbindungen zu benachbarten Zellen.

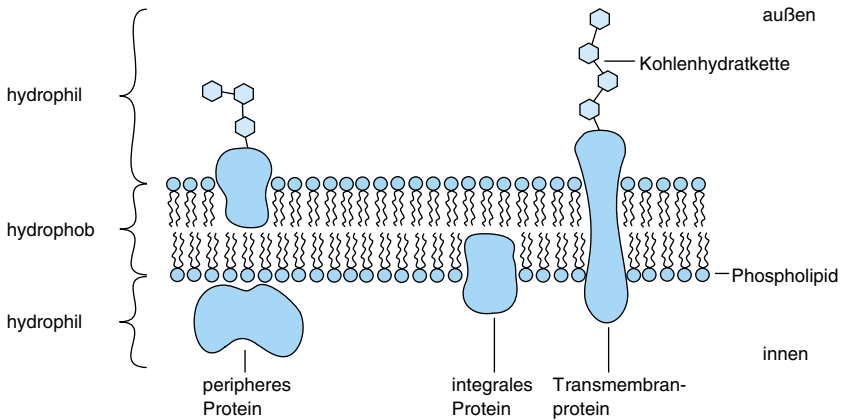
1.3.2 Zellorganellen

Zellorganellen sind funktionelle Untereinheiten der Zelle, die z. T. von einer Membran umschlossen sind und spezielle Funktionen besitzen. Sie sind im **Cytoplasma** eingebettet, das zu ca. 70% aus Wasser besteht, zu 15–20% aus Proteinen und zu 2–3% aus Lipiden. Außerdem befinden sich im Cytoplasma Mineralsalze, Kohlenhydrate und Nukleinsäuren.

Zellkern

Der Zellkern ist in der Regel von runder bis linsenförmiger Gestalt und nimmt etwa 1/10 des Zellvolumens ein. Er ist die Steuer- und Informationszentrale der Zelle. In ihm wird die genetische Information, die DNA, als Original aufbewahrt; nur die Kopie, die RNA, verlässt den Zellkern. Außerdem wird die Proteinsynthese vom Kern aus gesteuert.

Der Kern ist von einer doppelten Kernhülle umgeben. Diese beiden Lipid-Doppelschichten sind durch einen 20–40 nm breiten Spalt voneinander getrennt. Die äußere **Kernmembran** geht in die Kanäle des endoplasmatischen Retikulums (siehe unten) über. Um den Austausch von Stoffen zwischen Cytoplasma und Kernplasma zu gewährleisten, hat die Kernhülle bestimmte Pforten, die **Kernporen**, die den selektiven Transport von Höhermolekularen Stoffen (Nukleinsäuren, Proteine) sicherstellen. Diese Kernporen haben eine Weite von 70–100 nm. Kernporen bestehen aus Proteinen, die die äußere und innere Kernmembran durchspannen und in der Mitte eine Öffnung lassen. Kernporen sind allerdings nicht einfach Löcher in der Membran, die wahllos alles hindurchlassen; auch durch sie können nur bestimmte Stoffe in den Kern hinein bzw. aus ihm heraus. Sie sind also selektiv durchlässig.



• **Abb. 1.2:** Flüssig-Mosaik-Modell der Biomembran.

Das Innere des Kerns ist nicht weiter untergliedert. Seine Form wird jedoch durch Strukturproteine aufrechterhalten. So ist die Kerninnenseite von einer netzförmigen Anordnung von Proteinfasern, der **Kernlamina**, bedeckt. Die Strukturproteine sorgen auch dafür, dass die DNA nicht ungeordnet im Kern liegt. Die DNA mit ihren Proteinen befindet sich als **Chromatin** im Kern. Die langen Chromatinfäden sind durch ihren DNA-Anteil färbbar und erhielten daher ihren Namen (gr. Chróma = Farbe). Sichtbar wird die Erbsubstanz in Form von Chromosomen erst kurz vor der Zellteilung (►Kap.1.6), wenn das Chromatin sich verdichtet.

Außer der DNA findet man im Kern noch die **Kernkörperchen (Nucleoli, Sing.: Nucleolus)**. Meistens besitzt jeder Kern ein Kernkörperchen, manchmal kommen aber auch zwei oder mehrere Nucleoli vor. Dies ist abhängig von der Tier- bzw. Pflanzenart und dem Entwicklungsstadium der Zelle. Kernkörperchen produzieren die Untereinheiten von Ribosomen (siehe unten); diese werden dann aus dem Kern ausgeschleust und im Cytoplasma zu funktionsfähigen Ribosomen zusammengesetzt. Die Nucleoli schrumpfen zu Beginn der Mitose (►Kap. 1.6.1) und verschwinden dann ganz, um sich nach der Teilung in den neuen Tochterzellen wieder zu bilden.

Ribosomen

Ribosomen sind die Organellen der Proteinsynthese. Es handelt sich bei den Ribosomen um kleine Körperchen von 15–30 nm Größe, die aus RNA (40%) und Proteinen (60%) bestehen. Sie besitzen keine Membran. Ribosomen bestehen aus zwei Untereinheiten, einer großen und einer kleinen. Sie besitzen die Fähigkeit zum Selbstaufbau (self-assembly), d.h. wenn die Untereinheiten zusammenkommen, ob in der Zelle oder in einem Reagenzglas, formieren sie sich selbstständig zu Ribosomen. Bei den Eukaryonten findet man **80S-Ribosomen** (S steht für das Sedimentationsverhalten in der Ultrazentrifuge, sogenannte Svedberg-Einheit),

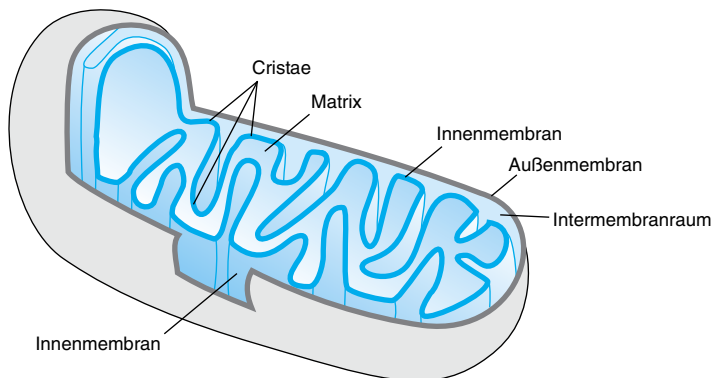
die sich aus der größeren 60S-Untereinheit und der kleineren 40S-Untereinheit zusammensetzen.

Man unterscheidet freie Ribosomen, die im Cytoplasma verstreut sind und membrangebundene Ribosomen, die an der Außenseite des endoplasmatischen Retikulums liegen. Die an den membrangebundenen Ribosomen produzierten Proteine werden in Vesikel verpackt an das endoplasmatische Retikulum (siehe unten) weitergeleitet.

Mitochondrien

Mitochondrien werden häufig als die „Kraftwerke“ der Zelle bezeichnet. Allerdings erzeugen sie keine Energie, sondern wandeln die durch die Nahrung aufgenommenen energiereichen Verbindungen in eine für die Zelle verwertbare Form, das ATP (Adenosintri-phosphat), um. ATP ist sozusagen der Kraftstoff der Zelle wie Benzin für den Ottomotor – hier würde man nicht versuchen mit Erdöl zu fahren (►Kap.2.1). Man findet Mitochondrien in fast allen Eukaryontenzellen. Ihre Anzahl kann allerdings stark variieren. Manche Zellen haben nur ein großes Mitochondrium, andere haben Hunderte oder gar Tausende dieser „Mini-Kraftwerke“. Besonders viele Mitochondrien findet man in sehr stoffwechselaktiven Zellen, so z. B. in Leber-, Nieren- und Herzmuskelzellen. Oftmals sind die Mitochondrien innerhalb der Zelle direkt am Ort des hohen Energieverbrauchs in besonders großer Zahl versammelt. Ein Beispiel dafür ist das Spermium, bei dem die Mitochondrien um Teile der Geißel gewickelt sind. Daraus ergibt sich auch schon, dass Mitochondrien nicht einheitlich in der Form sind; meist sind sie aber kugelige bis stäbchenförmige Organellen mit einer Länge von 1–10 μm .

Wie der Zellkern ist auch das Mitochondrium von zwei Membranen umgeben. Jede von ihnen ist eine Lipid-Doppelschicht mit den dort eingelagerten Proteinen. Die äußere dieser Membranen ist glatt, während die innere zahlreiche Einbuchtungen besitzt. Diese nach innen gerichteten Falten werden **Cristae** genannt und vergrößern die innere Oberfläche des Mitochondriums enorm (◉ Abb.1.3). Der zwischen den beiden Membranen liegende Raum wird als Intermembranraum be-



◉ **Abb. 1.3:** Schematische Darstellung eines Mitochondriums.

zeichnet und beinhaltet an der Innenmembran die Proteine der Atmungskette (► Kap. 2.3.3), die ATP-Synthase und Transportproteine. Dementsprechend sind die Cristae der Ort der Atmungskette und der ATP-Synthase. Der als **Matrix** bezeichnete Innenraum des Mitochondriums enthält die Enzyme des Kohlenhydrat- und Lipidstoffwechsels sowie die Mitochondrien-DNA und mitochondriale Ribosomen. Hier findet der Zitronensäurezyklus (► Kap. 2.3.2) statt. Bei den Ribosomen handelt es sich um 70S-Ribosomen, wie sie bei Prokaryonten vorkommen.

Das Besondere an Mitochondrien ist, dass sie eine eigene DNA besitzen und sich durch Querteilung vermehren. Sie werden bei der Zellteilung (► Kap. 1.6) zufällig auf die Tochterzellen verteilt. Die Zelle ist nicht in der Lage, Mitochondrien zu bilden.

Endoplasmatisches Retikulum (ER)

Das endoplasmatische Retikulum (ER) ist ein umfangreiches Membrannetz, das sich labyrinthartig im Cytoplasma ausdehnt. Das ER ist eine Fabrik zur Produktion von Protein- und Lipidbestandteilen; außerdem handelt es sich beim ER um ein „Straßennetz“ für den Transport von neu synthetisierten Proteinen, die ausgeschieden werden sollen, sowie für Proteine innerhalb der Zelle.

Das ER ist ein Geflecht von Membranröhren und Säcken, die sich zu Hohlräumen (den **Zisternen**) erweitern. Durch die ER-Membranen wird das Innere des ER, das ER-Lumen, vom Cytoplasma getrennt. Es entsteht also wiederum ein abgeschlossenes Kompartiment. Da das ER wie bereits erwähnt in die äußere Kernmembran übergeht, besteht eine Verbindung zwischen dem ER und dem Zwischenraum der beiden Kernmembranen.

Man kann zwischen glattem und rauem ER unterscheiden. Das **glatte ER** ist auf der cytoplasmatischen Seite frei von Ribosomen, während die dem Cytoplasma zugewandte Seite beim **rauen ER** mit Ribosomen besetzt ist. Funktionell bestehen Unterschiede zwischen den beiden ER-Sorten.

Das glatte ER spielt eine Rolle beim Kohlenhydratstoffwechsel und bei der Beseitigung von Giften und Medikamenten. Dabei werden wasserunlösliche Stoffe derart umgebaut, dass sie wasserlöslich werden. Dadurch können sie dann über die Nieren ausgeschieden werden. Weiterhin werden am glatten ER Fettsäuren, Steroidhormone und Lipide synthetisiert. Viele Zellen enthalten nur wenig glattes ER. Einige spezialisierte Zellen sind allerdings reich an glattem ER. Dabei handelt es sich z.B. um Zellen der Keimdrüsen, die Steroidhormone herstellen, oder um bestimmte Leberzellen.

Am rauem ER werden insbesondere Proteine hergestellt. Dazu gehören sowohl Enzyme und Strukturproteine (wie Kollagen) als auch Peptidhormone wie das Insulin. Daher sind sekretorisch sehr aktive Zellen auch reich an rauem ER. Weiterhin dient das raue ER dem Transport von Proteinen innerhalb der Zelle und aus der Zelle heraus. Proteine, die aus der Zelle ausgeschleust werden sollen, werden dazu in Bläschen (sogenannte Vesikel) verpackt, die sich aus dem ER abspinnen.

Dictyosomen und Golgi-Apparat

Dictyosomen sind flache, durch Membranen abgegrenzte Hohlräume (Zisternen), die wie Suppenteller übereinander gestapelt sind. Die Gesamtheit aller Dictyosomen einer Zelle bezeichnet man als **Golgi-Apparat**. Vier bis zehn solcher Zisternen liegen übereinander, an ihren Seiten bilden sie eine Wulst. Umgeben ist ein Dictyosom von zahlreichen Membranbläschen (Vesikel). Dictyosomen findet man besonders in der Nähe des Zellkerns; sehr zahlreich sind sie in Zellen, die Sekrete abgeben, so z. B. in den Zellen der Darmschleimhaut.

Man kann bei den Zisternen zwei Pole erkennen, es wird zwischen der **cis-Seite** (konvexer Teil) und der **trans-Seite** (konkaver Teil) unterschieden. Die beiden Seiten unterscheiden sich in ihrer Struktur und in ihrer Funktion. Die dünnere Membran der cis-Seite ist dem ER und dem Zellkern zugewandt und nimmt Stoffe auf. Die etwas dickere Membran der trans-Seite zeigt in Richtung Plasmamembran und gibt Stoffe ab.

Der Transport von Substanzen vom ER zum Golgi-Apparat erfolgt in **Vesikeln**. Diese von einer Membran umgebenen Bläschen verschmelzen auf der cis-Seite mit der Membran der Dictyosomen und geben ihren Inhalt in die Zisterne ab. Innerhalb der Zisterne kommt es nun zu einer Modifikation der im ER vorproduzierten Stoffe. Die Substanzen durchlaufen die einzelnen Zisternen und werden dabei verändert. Dazu werden die Stoffe immer wieder an den Seiten in Vesikel verpackt, diese schnüren sich ab und gelangen zur Membran der nächsten Zisterne, mit der sie wiederum verschmelzen, ihr Inhalt wird in die Zisterne entleert. Am Ende werden die fertiggestellten Stoffe auf der trans-Seite wiederum in Vesikel verpackt, abgeschnürt und entweder aus der Zelle ausgeschleust (Sekretion) oder innerhalb der Zelle zum internen Verbrauch transportiert. Der bei diesen Vorgängen erlittene Verlust an Membranen wird durch das ER wieder ausgeglichen und außerdem werden Vesikelbestandteile aus der Plasmamembran wieder aufgenommen.

Der Golgi-Apparat ist also der zentrale Umschlagplatz für im ER produzierte Substanzen. Hier werden die dort vorproduzierten Stoffe fertiggestellt, gelagert, sortiert und schließlich an ihren Bestimmungsort verschickt.

Lysosomen und Peroxisomen

Lysosomen sind von einer Membran umgebene Bläschen (Vesikel), die der kontrollierten Verdauung innerhalb der Zelle dienen. In den Lysosomen ist eine Reihe von verschiedenen Enzymen vorhanden, mit denen Makromoleküle abgebaut werden können. Die Enzyme und die Membran der Lysosomen werden vom rauen ER gebildet und in den Golgi-Apparat (siehe oben) geschleust. Auf der trans-Seite der Dictyosomen entstehen dann die sogenannten primären Lysosomen. Durch eine Fusion mit zellfremdem oder zelleigenem Material bilden sich die sekundären Lysosomen. Charakteristisch für Lysosomen ist der niedrige pH-Wert in ihrem Inneren (er liegt bei pH 5), während im Cytoplasma ein pH-Wert von 7,2 herrscht. Erzeugt wird dieser pH-Wert durch Protonenpumpen in der Lysosomenmembran. Das saure Milieu stellt ein Optimum für die Funktion der in den Lysosomen enthaltenen Enzyme dar. Wird ein Lysosom zerstört, so sind die Enzyme im Cyto-

plasma nur wenig aktiv. Erst wenn eine große Zahl von Lysosomen zugrunde geht, kommt es zu einer Selbstverdauung der Zelle. Die Membran der Lysosomen ist durch eine spezielle Zusammensetzung vor der Verdauung durch die Enzyme geschützt.

Wenn Lysosomen mit zelleigenem Material verschmelzen, spricht man von **Autophagosomen**. Zelleigenes Material wird verdaut und die Verdauungsprodukte werden einer Wiederverwertung in der Zelle zugeführt. Dazu besitzt die Membran der Lysosomen Transportproteine, durch die die Abbauprodukte ins Cytoplasma gelangen. Auf diese Art und Weise werden Zellorganellen, wie z. B. überalterte Mitochondrien recycelt. Unverdauliche Reste verbleiben in den Lysosomen und bilden **Residualkörper** oder **Telolysosomen**. Diese können mit der Zellmembran verschmelzen und ihren Inhalt nach außen entleeren.

Beim Verschmelzen der Lysosomen mit zellfremdem Material entstehen **Heterolysosomen**. Der Einschluss zellfremden Materials dient zum einen dazu, Nährstoffe in kleinere Bausteine zu spalten und diese der Zelle zur Verfügung zu stellen. Zum anderen werden unverdauliche Fremdkörper von den Lysosomen aufgenommen und so aus dem Verkehr gezogen. Dazu können Schwermetalle gehören, aber auch Viren und Bakterien. Aus diesem Grund sind Leukozyten und Makrophagen reich an Lysosomen.

Lysosomen sind also einerseits Verdauungsorgane der Zelle, andererseits aber auch Recyclingstation und Abfallbeseitiger.

Peroxisomen sind spezialisierte Lysosomen. Sie werden auch **Microbodies** genannt. Sie sind ebenfalls von einer einfachen Membran umhüllt und enthalten Oxidasen und Katalasen. Sie können durch β -Oxidation langkettige Fettsäuren zu kleineren Molekülen abbauen. Dazu wird Wasserstoff abgespalten und auf molekularen Sauerstoff übertragen. Das bei dieser Reaktion entstehende extrem giftige Wasserstoffperoxid (H_2O_2) wird von den Peroxisomen selbst wieder vernichtet. Die zur Enzymausstattung der Peroxisomen gehörende **Katalase** spaltet Wasserstoffperoxid in Wasser und Sauerstoff. Außerdem sind Peroxisomen u. a. für die Entgiftung von Phenolen und Ethanol zuständig. Besonders zahlreich sind Peroxisomen in Leber- und Nierenzellen.

Lysosomen und Peroxisomen sind weitere Beispiele dafür, wie durch eine Kompartimentierung Reaktionsräume geschaffen werden, in denen Reaktionen, die für die Zelle als Ganzes schädlich wären, abgeschirmt ablaufen können.

Cytoskelett

Die bisher genannten Bestandteile einer Zelle schwimmen nicht ungeordnet in dieser herum. Bei ausreichend starker elektronenmikroskopischer Vergrößerung erkennt man ein Netzwerk aus Fasern und Strängen, die aus Proteinen bestehen. Dieses Proteinnetz bildet ein Cytoskelett, das der Zelle ihre äußere Form verleiht und auch im Inneren für Ordnung sorgt. Das Cytoskelett macht die Zelle aber keineswegs zu einem statischen Gebilde, in dem es keine Veränderungen gibt. Es ist ein dynamisches System, in dem die an ihm assoziierten Zellorganellen „wandern“ können. Wie auf einem Schienennetz gelangen z. B. Vesikel zu ihrem Bestimmungsort, beispielsweise vom Golgi-Apparat zur Plasmamembran, um dort nach

außen entleert zu werden. Die Dynamik dieses Systems ist gegeben, weil es rasch auf- und wieder abgebaut werden kann. Dadurch sind Formveränderungen und sogar Bewegungen möglich.

Im Wesentlichen besteht das Cytoskelett aus drei verschiedenen Elementen; dies sind die großen Mikrotubuli, die mittelgroßen Intermediärfilamente und die kleinen Mikrofilamente.

Mikrotubuli sind Röhren mit einem Durchmesser von ca. 25 nm und einer Länge von 200 nm bis 25 μm . Die Rohrwände bestehen aus dem Protein **Tubulin**, das aus den Dimeren α - und β -Tubulin besteht. Dieses Dimer ist ein hantelförmiges Molekül, das sich in schraubenartigen Windungen aneinanderlegt und so den Mikrotubulus bildet. Organellen können an Mikrotubuli entlanggleiten. Außerdem spielen Mikrotubuli bei der Zellteilung (► Kap. 1.6) eine wichtige Rolle. Mikrotubuli gehen in vielen Zellen von einem kernnah gelegenen Centrosom aus, das in tierischen Zellen ein paar Centriolen enthält, die wiederum wichtig für die Zellteilung sind. Cilien und Geißeln (► Kap. 1.3.3) bestehen ebenfalls aus Mikrotubuli. Mikrotubuli nehmen vor allem auf die Zelle einwirkende Druckkräfte auf. Sie werden durch das Gift der Herbstzeitlosen zerstört. Bei Einwirkung dieses Giftes (Colchicin) nimmt die Zelle Kugelform an.

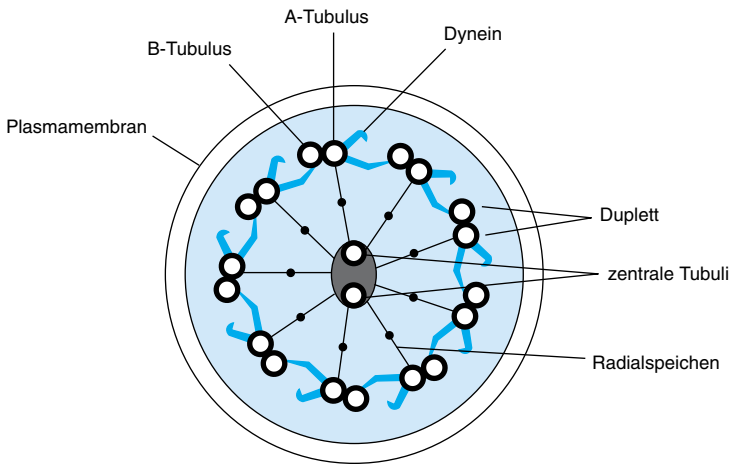
Intermediärfilamente sind Faserproteine in Spiralform mit einem Durchmesser von 8–12 nm. Sie werden aus verschiedenen Proteinen gebildet; dazu gehören auch die Keratine. Sie dienen der Formgebung und sorgen für eine Reißfestigkeit der Zelle. Außerdem sind bestimmte Organellen an ihnen befestigt.

Die kleinste Struktur des Cytoskeletts stellen die **Mikrofilamente** mit einem Durchmesser von 5–7 nm dar. Zu ihnen gehören Aktin- und Myosinfilamente, die wichtig für die Muskelkontraktion (► Kap. 4) sind. Außerdem sind sie bei der Bewegung der Amöben unverzichtbar. Zellen, die für den Transport von Substanzen zuständig sind, wie z. B. die Darmschleimhaut, besitzen eine Reihe von Membranausstülpungen, die mit Mikrofilamenten verstärkt sind. Dies ist der Mikrovillisaum, der die Oberfläche der Zelle stark vergrößert.

Aktinmoleküle sind globuläre Proteine, die Stränge formen. Jeweils zwei dieser Stränge sind umeinander gewunden. Oftmals befindet sich unterhalb der Plasmamembran ein dreidimensionales Geflecht von Mikrofilamenten, die die Zelle gegenüber Zugkräften stabilisieren.

1.3.3 Cilien und Geißeln

Cilien und Geißeln sind von Plasmamembran überzogen und werden im Inneren durch Mikrotubuli gestützt, die in charakteristischer Form angeordnet sind (◉ Abb. 1.4). Diese Anordnung im sogenannten **9+2-Muster** verleiht ihnen ihre Beweglichkeit. Dabei sind zwei in der Mitte liegende Mikrotubuli von neun Doppelmikrotubuli, die am Rand liegen, umgeben. Diese Dupletts bestehen aus einem A- und einem B-Tubulus. Die beiden zentralen Tubuli sind von einer Scheide umgeben, mit der die peripheren Tubuli über Radialspeichen in Verbindung stehen. Die neun Doppeltubuli sind über das Protein **Dynein** mit ihren benachbarten Tubuli verbunden. Zum Erzeugen von Bewegung treten diese sogenannten Dyneinarme an den Nachbartubulus heran und gleiten an ihm entlang. Dabei kommt es zu einer



• **Abb. 1.4:** Cilium im Querschnitt.

Verbiegung des Ciliums bzw. der Geißel. Dieser Vorgang verbraucht ATP, ist also energieabhängig.

Cilien oder Wimpern haben einen Durchmesser von etwa $2,5\ \mu\text{m}$ und eine Länge von $2\text{--}20\ \mu\text{m}$. Sie kommen in großer Anzahl auf der Zelloberfläche vor. Bei manchen Einzellern dienen sie der Fortbewegung (z. B. bei den Wimpertierchen [Ciliaten]). Außerdem kann durch Cilien Nahrung herbeigestrudelt werden. In manchen Geweben dienen Cilien dazu, Flüssigkeiten zu transportieren, so z. B. zum Schleimtransport in den Bronchien.

Geißeln entsprechen im Durchmesser den Cilien, sind aber länger ($10\text{--}200\ \mu\text{m}$). Zudem treten Geißeln an einer Zelle meist nur einzeln oder in geringer Zahl auf. Wie die Cilien dienen sie der Fortbewegung bei Einzellern, z. B. bei den Geißeltierchen (Flagellaten). Doch auch die Spermien bewegen sich mithilfe von Geißeln fort. Unterschiedlich ist bei Cilien und Geißeln auch die Schlagbewegung. Diese ist bei den Geißeln wellenförmig, während sie bei den Cilien einer Ruderbewegung gleicht.

1.3.4 Zellkontakte

Zellen bilden im mehrzelligen Organismus Gewebe und Organe. Dazu müssen Kontakte zwischen den Zellen geknüpft werden. In Epithelien liegen die Zellen zwar nah beieinander, zwischen ihnen verbleibt aber ein ca. $30\ \text{nm}$ breiter Interzellularspalt. Um nun ein Aneinanderhaften und eine Kommunikation zu ermöglichen, gibt es drei unterschiedliche Arten von Zellkontakten: Tight junctions, Desmosomen und Gap junctions.

Tight junctions bilden in bestimmten Epithelien einen dichten Gürtel um die Zellen und werden auch als „Verschlusskontakte“ bezeichnet. Die Membranen benachbarter Zellen verschmelzen mit ihren äußeren Schichten miteinander und ste-

hen über Transmembranproteine, das **Occludin**, in Verbindung. Wie eine Schweißnaht verhindert der Gürtel von Tight junctions die Passage von Gewebeflüssigkeit. Somit dienen Tight junctions der Aufrechterhaltung des interzellulären Milieus und sie kommen vor allem dort vor, wo Flüssigkeiten nicht frei passieren dürfen, so z. B. an den Epithelzellen der Blase, der Niere, des Dünndarms und der Hirngefäße. Bei Letzteren sind sie besonders an der Aufrechterhaltung der wichtigen Blut-Hirn-Schranke beteiligt.

Desmosomen sind „Haftkontakte“, die Zellen druckknopfartig zu einer widerstandsfähigen Gewebeschicht verbinden. Sie verankern die Zellen untereinander und schützen den Zellverband gegen Scherkräfte. Desmosomen bestehen aus scheibenförmigen Cytoplasmaverdickungen. Der Interzellularraum ist mit einer Kittsubstanz aus Glykoproteinen und Mucopolysacchariden ausgefüllt. In die Verdickungen sind senkrecht zur Membran Fibrillen (die Tonofilamente) eingesenkt. Diese bestehen aus Keratin.

Die **Gap junctions** sind „Kommunikationskontakte“. Es handelt sich dabei um flüssigkeitsgefüllte Cytoplasmakanäle, die durch das Protein **Connexin** gebildet werden. Dazu lagern sich sechs Connexinmoleküle kreisförmig zusammen und lassen in ihrer Mitte einen Kanal von ca. 2 nm Durchmesser, der von Zelle zu Zelle zieht. Eine solche Einheit aus sechs Connexin-Molekülen nennt man **Connexon**. Connexone benachbarter Zellen sitzen genau aufeinander und bilden so die Gap junction. Durch den Kanal passen Ionen, Aminosäuren, Zucker und weitere kleine Moleküle hindurch. Somit dienen Gap junctions dem Signalaustausch zwischen Zellen. Sie kommen in allen Zellen eines Organismus vor, erfüllen aber in manchen Organen besondere Aufgaben. So sind die Gap junctions der Herzmuskulatur elektrische Synapsen und synchronisieren dort die Erregungsausbreitung (► Kap. 3.1.3). In der Embryonalentwicklung steuern sie das Wachstum und die Gewebedifferenzierung.

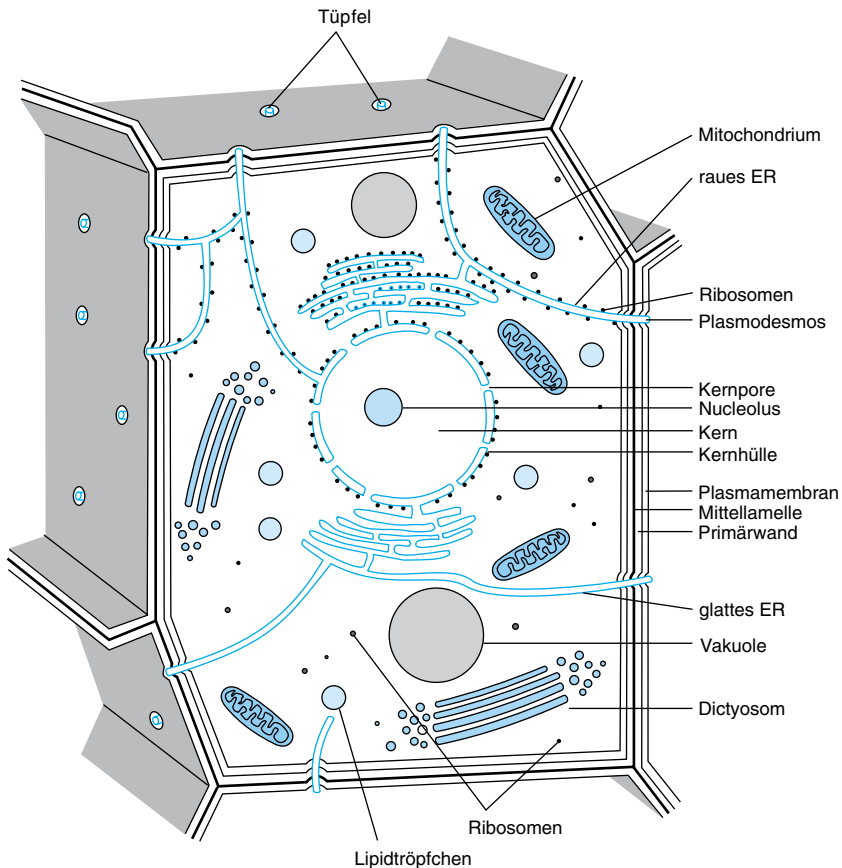
1.4 Besonderheiten der pflanzlichen Zelle

Pflanzenzellen zeigen im Vergleich zu tierischen Zellen einige charakteristische Unterschiede (◉ Abb. 1.5). Auffälligste Merkmale sind sicher die Zellwand, die Vakuole und das Vorhandensein von Plastiden (siehe unten). In Pflanzenzellen findet man dagegen keine Lysosomen und Centriolen. Die Funktion der Lysosomen wird in Pflanzenzellen durch die Vakuole übernommen.

Insbesondere in den Speichergeweben fettreicher Pflanzensamen findet man eine spezielle Art der Peroxisomen, die **Glyoxysomen**. Diese sind für den oxidativen Abbau der Fettsäuren zuständig, der in ihnen über den Glyoxylat-Zyklus abläuft.

1.4.1 Vakuole

Die Vakuole füllt bei reifen Pflanzenzellen den größten Teil der Zelle aus. Es handelt sich dabei um einen mit einer wässrigen Flüssigkeit gefüllten Hohlraum. Bei jungen Pflanzenzellen ist der Zellraum vollständig mit Cytoplasma ausgefüllt. Während der Zellvergrößerung bilden sich mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume, die



• **Abb. 1.5:** Schema der pflanzlichen Zelle.

mit zunehmendem Wachstum größer werden und schließlich ineinander fließen, sodass eine große Vakuole entsteht. In reifen Zellen nimmt die Vakuole bis zu 80% des Zellraums ein. Dadurch wird das Cytoplasma an einen schmalen Bereich zwischen Plasmamembran und Vakuole gedrängt. Die Vakuole ist gegenüber dem Cytoplasma durch eine Biomembran, den **Tonoplasten**, abgetrennt. Vakuolen entstehen durch Abschnürungen vom ER und vom Golgi-Apparat.

Vakuolen haben eine Reihe verschiedener Aufgaben: Sie dienen der Speicherung von Reservestoffen, der Abfallbeseitigung, dem Abbau von Makromolekülen, dem Zellwachstum und dem Schutz vor Tierfraß. Je nach Funktion der Vakuole sind ihre Inhaltsstoffe in den Zellen unterschiedlich. So dient die Anreicherung roter und blauer Farbstoffe in den Blütenblättern der Anlockung von Bestäubern. Außerdem werden Reservestoffe, die später wieder in den Stoffwechsel eingebracht werden, in der Vakuole gespeichert. Dazu gehören Eiweiße und Kohlenhydrate, wie z. B. in

den Samen vieler Pflanzen, die dann dem sich entwickelnden Embryo als Nahrung dienen. Weiterhin werden Stoffe, die in größeren Mengen in der Zelle schädlich wirken könnten, in der Vakuole gelagert. Dies sind beispielsweise Alkaloide, Glykoside und Gerbstoffe, wie etwa Cumaringlykoside des Waldmeisters und Blausäureglykoside der Mandeln. Die bekanntesten in Vakuolen gespeicherten Alkaloide sind Coffein und Theophyllin sowie Morphin und Codein im Schlafmohn und die Giftstoffe Cocain, Strychnin, Coniin und Nikotin. Ungenießbare und giftige Inhaltsstoffe in Vakuolen schützen die Pflanze vor Tierfraß.

1.4.2 Zellwand

Die Zellwand schützt die Pflanzenzelle, gibt ihr Festigkeit und verhindert eine übermäßige Wasseraufnahme. Sie ist nicht zu verwechseln mit der Zellmembran, die die Zelle umgibt. Diese ist auch bei der pflanzlichen Zelle vorhanden, ihr liegt die Zellwand auf. Hauptbestandteil der Zellwand sind Kohlenhydrate, wobei die wichtigste Zellulose ist. Daneben kommen noch Hemizellulosen und Pektine vor.

Zellulose ist ein Polysaccharid, das aus 8000–12.000 β -D-Glucosemolekülen besteht. Diese bilden ein langes, fadenförmiges Zellulosemolekül. **Hemizellulosen** bestehen aus verschiedenen anderen Zuckern, die auch nebeneinander in einem Molekül vorkommen können. **Pektine** sind Verbindungen aus Galakturonsäure, sie können stark quellen und verschleimen.

Zellulose bildet Bündel von ca. 100 Molekülen, die sogenannten **Elementarfibrillen** oder **Micellarstränge**. Diese sind 5–7 nm dick. Diese Elementarfibrillen sind durch quer verlaufende Zellulosemoleküle miteinander vernetzt. Jeweils 15–20 Elementarfibrillen fügen sich zu einer **Mikrofibrille** zusammen. Sie sind die Baueinheiten der Zellwand. In die Zwischenräume der Mikrofibrillen können größere Moleküle wie Pektine, Hemizellulose oder Lignin (siehe unten) eingelagert werden.

Die Bildung neuer Zellwände geschieht bei der Zellteilung. Dabei bildet sich zunächst eine dünne Haut aus Protopektin, dies ist die **Primordialwand**. Sie bleibt später als **Mittellamelle** erhalten. Beide Zellen bilden dann eine **Primärwand** aus Pektinen und Hemizellulosen mit nur einem geringen Anteil an Zellulose. Somit sind dann bereits drei Schichten vorhanden. Das Wachstum der Zelle führt dazu, dass die gebildete Wand sich durch die Dehnung verdünnt. Eine solche Wandverdünnung wird durch die Auflagerung neuer Fibrillen ausgeglichen. In der Primärwand sind die Mikrofibrillen ungerichtet in einem lockeren Netz angeordnet, man spricht von einer **Streutextur**. Dennoch bietet die Primärwand bereits eine gute Festigkeit. Man kann sie vom Aufbau her mit Stahlbeton vergleichen; in eine Betongrundsubstanz (Pektine und Hemizellulosen) ist eine Stahllarmierung (Zellulose) eingebettet. Nach der Fertigstellung der Primärwand setzt das Dickenwachstum der Zellwand ein. Dabei werden relativ starre Schichten mit einem hohen Zelluloseanteil aufgelagert. Diese nun entstehende **Sekundärwand** besteht aus mehreren Schichten, die durch mehrere nacheinander folgende Auflagerungen zustande kommen. Dabei sind die Zellulosefibrillen parallel angeordnet, die Richtung der Fibrillen der Schichten ist unterschiedlich. Letztere spielt eine entscheidende Rolle für die Festigkeit und die mechanischen Eigenschaften der Zellwand. Sind die Fibrillen vornehmlich in Längsrichtung angeordnet (**Längs- oder Faser-**

textur), erhöht dies die Zugfestigkeit. Dies kommt vor allem in Pflanzenfasern vor. Eine schraubige Anordnung (**Schraubentextur**) findet man besonders bei Holzfasern und Wasser leitenden Zellen. Außerdem können die Fibrillen ringförmig angeordnet sein (**Ringtextur**). Mit Beendigung des Wachstums wird der Sekundärwand noch eine **Abschlusslamelle** aufgelagert.

Ein- und Auflagerungen auf der Zellwand können diese nach Ausbildung der Sekundärwand in ihren Eigenschaften noch verändern. So bewirkt die Einlagerung von **Lignin** die Verholzung der Zelle, dadurch nimmt die mechanische Festigkeit insbesondere gegenüber Druckbelastungen zu. Eine Auflagerung von **Suberin** und **Wachs** führt zur Verkorkung, wodurch die Zellwände weitgehend wasserundurchlässig werden. Gräser lagern **Kieselsäure** in ihre Zellwände ein, wodurch diese härter, aber auch spröder und brüchiger werden.

Wenngleich die Zellwand eine feste und recht dichte Substanz darstellt, sind die Zellen nicht gegeneinander abgeschottet, sondern stehen untereinander in Verbindung. Dazu bleibt die Zellwand an bestimmten Stellen durch Plasmawülste unverdickt, es bilden sich sogenannte **Tüpfel**. Tüpfel benachbarter Zellen liegen sich direkt gegenüber, sie sind eine nur durch die mittlere Wandschicht unterbrochene Verbindung von Zelle zu Zelle. Die stehen gebliebene Wandschicht (aus Mittellamelle und Primärwänden) bezeichnet man als **Schließhaut**. Letztere wird von Plasmafäden durchzogen, die als **Plasmodesmen** bezeichnet werden. Über diese Plasmodesmen kann ein Stoff- und Informationsaustausch zwischen den Zellen vollzogen werden.

1.4.3 Plastiden

Plastiden sind spezielle Organellen in Pflanzenzellen. Man unterscheidet drei Typen von Plastiden: farblose Leukoplasten, gelbe bis rotorange Chromoplasten und grüne Chloroplasten. Diese drei Typen entstehen aus Proplastiden, können sich aber auch durch Zweiteilung vermehren. Zudem können aus Chloroplasten Chromoplasten und Leukoplasten werden, ebenso aus Leukoplasten Chloroplasten oder Chromoplasten. Alternde nicht mehr funktionsfähige Plastiden heißen Gerontoplasten. Sie sind nicht in einen anderen Plastidentyp umwandelbar. Sie werden abgebaut und ihre Bestandteile zum Aufbau neuer Plastiden genutzt.

Alle Plastiden sind wie die Mitochondrien von zwei Membranen umgeben. Bei der Entwicklung vom Proplastiden zum **Chloroplasten** faltet sich die innere Membran ein und bildet ein System aus scheibenförmigen abgeflachten Vesikeln. Diese wie Münzen übereinander liegenden Membranen werden als **Thylakoide** bezeichnet. Anders als bei den Cristae der Mitochondrien schnüren die Thylakoide sich von der inneren Membran ab und bleiben nicht mit ihr in Verbindung. Die Stellen, an denen die Thylakoide wie Geldrollen übereinander gestapelt sind, nennt man **Grana**. Der Raum außerhalb der Grana trägt den Namen **Stroma**. Somit ist das Innere des Chloroplasten in zwei Kompartimente geteilt: in Thylakoidinnenraum und Stroma. Die grüne Farbe der Chloroplasten entsteht durch den in die Thylakoidmembranen eingelagerten grünen Blattfarbstoff Chlorophyll. Somit findet man Chloroplasten in den Blättern und anderen grünen Organen der Pflanzen. Pro Quadratmillimeter Blattoberfläche sind bis zu 500.000 der linsenförmigen, 1–5 µm großen Chloroplas-

ten lokalisiert. Sie sind der Ort der Photosynthese (► Kap. 2.4). Außer den Thylakoiden enthalten Chloroplasten Fetttröpfchen, DNA, Ribosomen und auch gelbe Farbstoffe, die **Carotenoide**. Wie bei den Mitochondrien handelt es sich bei den Ribosomen auch hier um 70S-Ribosomen. Plastiden sind gegenüber der Zelle allerdings nicht vollkommen autark, da ein Teil der Chloroplasteneiweiße über die m-RNA der Chromosomen hergestellt wird.

Chromoplasten sind vielgestaltiger als Chloroplasten. Sie können rund, oval oder auch spindelförmig sein. In ihnen sind Farbstoffe zu finden, wie z. B. das Karotin, das bis zu 50% in ihnen enthalten ist. Durch die eingelagerten Farbstoffe sind sie gelb, orange oder rötlich gefärbt. Sie kommen in Blüten, Früchten und anderen gefärbten Pflanzenteilen vor. So sorgen sie für die Färbung der Karotte und der reifen Paprika ebenso wie für die der Blüten des Löwenzahns. Mit Einsetzen der Herbstfärbung der Blätter wird in den Chloroplasten das Chlorophyll abgebaut, sodass diese durch ihren Gehalt an Carotenoiden gelb werden und somit als Chromoplasten gelten.

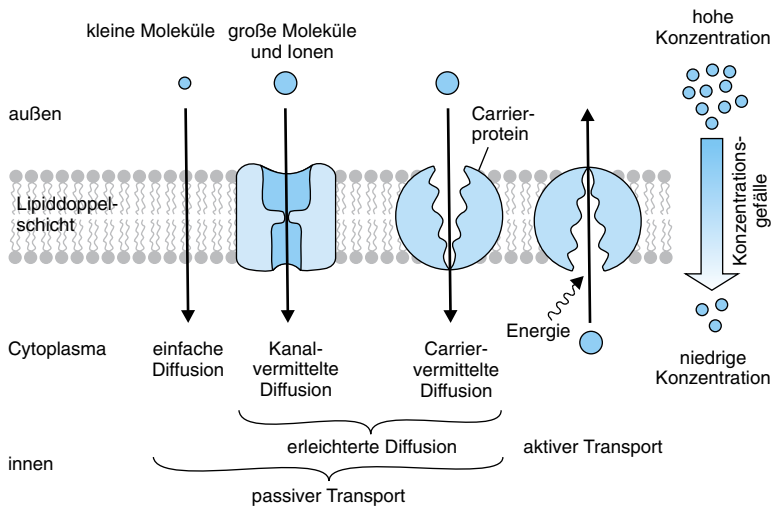
Der letzte Typ der Plastiden, der **Leukoplast**, zeichnet sich durch das Fehlen von Pigmenten aus. Leukoplasten speichern verschiedene Reservestoffe. Je nach ihrem Inhalt unterscheidet man Amyloplasten, die Stärke (Amylose) speichern, Proteinoplasten, die Eiweiße enthalten und schließlich Eleioplasten, deren Inhalt Fette und Öle sind. Leukoplasten haben keine Thylakoidstruktur.

1.5 Stofftransport

Membranen stellen grundsätzlich eine Barriere für den Stoffaustausch der Zelle mit ihrer Umgebung dar – eine Barriere allerdings, die nicht vollkommen dicht sein darf, da die Zelle Nährstoffe aufnehmen und Stoffwechselendprodukte abgeben muss; außerdem muss im Inneren ein bestimmtes Ionenmilieu aufrechterhalten werden. Membranen sind selektiv durchlässig (permeabel). Bestimmte Stoffe werden durch sie ins Zellinnere aufgenommen, andere nicht. So können hydrophobe Moleküle wie Kohlenwasserstoffe, Kohlendioxid und Sauerstoff die Membran ohne Weiteres passieren. Prinzipiell unterscheidet man zwischen aktivem und passivem Transport. Die im Folgenden genannten Transportprozesse (◉ Abb. 1.6) dienen der Regulierung des inneren Milieus der Zelle.

1.5.1 Diffusion und Osmose

Diffusion findet aufgrund der kinetischen Energie der Moleküle in Gasen und Flüssigkeiten statt. Moleküle führen eine ungeordnete Bewegung, die **Brown'sche Molekularbewegung**, durch. Dadurch stoßen sie aneinander und stoßen sich wieder ab. So verteilen sie sich gleichmäßig auf den vorhandenen Raum. Man kann z. B. zwei Flüssigkeiten, von denen eine einen Farbstoff enthält und die andere nicht, in ein Gefäß einbringen, in dem die Flüssigkeiten durch eine durchlässige Membran getrennt sind. Man beobachtet dann, dass der Farbstoff sich langsam gleichmäßig in dem Gefäß verteilt. Die Diffusion der Farbstoffteilchen ist gerichtet und wird durch das Konzentrationsgefälle angetrieben. Diffusion erfolgt von



• **Abb. 1.6:** Übersicht über aktive und passive Transportvorgänge.

höherer zu niedriger Konzentration entlang des Konzentrationsgefälles, auch Konzentrationsgradient genannt. Voraussetzung für die Diffusion ist, dass die Membran für die Substanz durchlässig ist. In der Zelle erfolgt ein großer Teil des Stoffaustausches über Diffusion, so z. B. die Aufnahme von Sauerstoff in die Zelle. Diffusion erfolgt über relativ kurze Strecken in recht kurzer Zeit. Sie ist ein passiver Transport, weil keine Energie dafür benötigt wird.

Ebenfalls ein passiver Transport ist die **Osmose**. Bei der Osmose handelt es sich um eine spezielle Form der Diffusion. Dabei diffundiert Wasser durch eine selektiv permeable Membran, um eine Konzentration auszugleichen. Lösungen mit höherer Konzentration werden als hypertonisch bezeichnet, solche mit niedrigerer Konzentration als hypotonisch. Diese beiden Begriffe sind relativ zu sehen, sie beziehen sich immer auf zwei Lösungen, die miteinander verglichen werden. So ist Blut im Vergleich zu Wasser hypertonisch, gegenüber einer konzentrierten Zuckerlösung aber hypotonisch. Lösungen, die gleich viele Teilchen enthalten, werden als isotonisch bezeichnet. Das bedeutet nicht, dass die Lösungen gleich sind. So können eine Salz- und eine Zuckerlösung bestimmter Konzentration isotonisch zueinander sein. Würden sie durch eine Membran voneinander getrennt, die nur für Wasser durchlässig ist, würden Ein- und Ausstrom von Wasser sich die Waage halten, da die Zahl der Teilchen auf beiden Seiten gleich ist.

Ein weiterer passiver Transport ist die **erleichterte Diffusion**. Wie bei der Osmose und der normalen Diffusion kann sie nur bis zum Konzentrationsausgleich erfolgen. Allerdings ist die erleichterte Diffusion erheblich schneller als ein normaler Diffusionsvorgang. Das ist dadurch bedingt, dass sie über Kanäle verläuft. Diese Kanäle werden durch Proteine gebildet und können die Membran durchspannen. Sie sind spezialisiert auf bestimmte Moleküle, für die sie Bindungsstellen besitzen. In ihrem Aufbau ähneln sie daher Enzymen und sind ebenso wie diese

durch Stoffe, die der zu transportierenden Substanz ähneln, hemmbar. Da solche Transportkanäle nur in begrenzter Zahl in der Zellmembran vorliegen, besitzt die erleichterte Diffusion eine Sättigungsgrenze. Manche dieser Kanäle sind immer offen, andere werden gesteuert und öffnen oder schließen aufgrund äußerer Reize.

1.5.2 Aktiver Transport durch Carrier-Systeme

Der aktive Transport findet unter Energieverbrauch statt. Er kann daher Substanzen auch gegen ein Konzentrationsgefälle, also sozusagen „bergauf“, transportieren. So können auch größere und geladene Teilchen, die die Membran sonst nicht passieren könnten, befördert werden. Die dazu benötigte Energie wird in der Regel durch ATP geliefert. Über aktive Transportvorgänge können kleine Moleküle oder Ionen transportiert werden. Dazu gehören auch Nährstoffe, z. B. Aminosäuren, Zucker und Vitamine. Der aktive Transport wird durch bestimmte Proteine, die **Carrier**, bewerkstelligt. Diese sind in der Membran verankert und können durch Konformationsänderungen Stoffe aufnehmen und auf der anderen Seite der Membran wieder abgeben. Die Carrier sind spezifisch für bestimmte Substanzen, man kann sie hemmen und sie erreichen eine Sättigungsgrenze. Ihre Transportrate ist niedriger als beim passiven Transport durch Kanäle. Der aktive Transport erfolgt immer in eine Richtung und dient den Zellen dazu, in ihrem Inneren ein von der Umgebung unterschiedliches Milieu aufrechtzuerhalten. So enthalten tierische Zellen im Vergleich zu der sie umgebenden Flüssigkeit wenig Natriumionen und mehr Kaliumionen. Das bekannteste Carrier-System ist die Natrium-Kalium-Pumpe, die Natrium aus der Zelle herausbefördert und Kalium hinein.

1.5.3 Endo- und Exozytose

Nicht alle Substanzen können die Zellmembran durch Kanäle und über Carrier-Systeme passieren. Größere Moleküle müssen durch Endo- und Exozytose aufgenommen bzw. abgegeben werden.

Bei der **Exozytose** bewegen sich die Vesikel aus dem Golgi-Apparat entlang des Cytoskeletts (► Kap. 1.3.2) zur Membran. Wenn sie Kontakt zur Membran bekommen, verschmelzen sie mit dieser und stülpen sich so nach außen aus und geben ihre Inhaltsstoffe ab. Die Exozytose wird genutzt, um in der Zelle synthetisierte Substanzen in die Blutbahn abzugeben, wie z. B. beim Insulin, oder um bestimmte Signalstoffe, wie z. B. Neurotransmitter, freizusetzen. Außerdem können Schadstoffe auf diesem Weg aus der Zelle ausgeschleust werden. Pflanzenzellen scheiden auf diese Weise Zellulose für den Aufbau der Zellwand aus.

Die **Endozytose** ist im Prinzip nichts anderes als eine Umkehrung der Exozytose. In diesem Fall wölbt sich die Plasmamembran nach innen und schnürt sich als Bläschen ab, sodass eingeschlossene Partikel in die Zelle gelangen. Man unterscheidet bei der Endozytose zwischen **Pinozytose** und **Phagozytose**. Bei der Pinozytose, dem „Zelltrinken“, wird Flüssigkeit aufgenommen, sie ist unspezifisch. Die Phagozytose (das „Zellfressen“) ist spezifisch und dient der Aufnahme größerer Partikel in die Zelle. Auf diese Weise können z. B. Nahrungspartikel in die Zelle aufgenommen werden, die für den Durchtritt durch die Membran zu groß sind. Außerdem können Bakterien, überalterte rote Blutkörperchen und Membranbruchstücke in