

Dingermann / Kreis / Nieber / Rimpler / Zündorf

Reinhard Pharmazeutische Biologie

Grundlagen und Humanbiologie

8. AUFLAGE

WVG

Wissenschaftliche
Verlagsgesellschaft
Stuttgart

Dingermann / Kreis / Nieber / Rimpler / Zündorf

Reinhard

Pharmazeutische Biologie

Grundlagen und Humanbiologie

Begründet von
Ernst Reinhard, Tübingen

Fortgeführt von
Theodor Dingermann, Frankfurt/Main
Wolfgang Kreis, Erlangen
Karen Nieber, Gommern
Horst Rimpler, Freiburg/Breisgau
Ilse Zündorf, Frankfurt/Main

Mit 15 Fotos von Bettina Rahfeld, Halle/Saale

8., völlig neu bearbeitete und erweiterte Auflage

Mit 690 Abbildungen und 98 Tabellen

Zuschriften an

lektorat@dav-medien.de

Anschrift der Autoren

Prof. Dr. Theodor Dingermann

Johann Wolfgang Goethe-Universität
Institut für Pharmazeutische Biologie
Max-von-Laue-Str. 9
60438 Frankfurt

Prof. Dr. Horst Rimpler (em.)

Burgunder Str. 32
79104 Freiburg

Prof. Dr. Wolfgang Kreis

Friedrich-Alexander-Universität
Lehrstuhl für Pharmazeutische Biologie
Staudtstr. 5
91058 Erlangen

Dr. Ilse Zündorf

Johann Wolfgang Goethe-Universität
Institut für Pharmazeutische Biologie
Max-von-Laue-Str. 9
60438 Frankfurt

Prof. Dr. Karen Nieber (em.)

Bahnhofstr. 8
39245 Gommern

Alle Angaben in diesem Buch wurden sorgfältig geprüft. Dennoch können die Autoren und der Verlag keine Gewähr für deren Richtigkeit übernehmen.

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

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet unter <https://portal.dnb.de> abrufbar.

Jede Verwertung des Werkes außerhalb der Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Übersetzungen, Nachdrucke, Mikroverfilmungen oder vergleichbare Verfahren sowie für die Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen.

8., völlig neu bearbeitete und erweiterte Auflage

ISBN 978-3-8047-3261-2 (Print)

ISBN 978-3-8047-3533-0 (E-Book, PDF)

ISBN 978-3-8047-3546-0 (E-Book, EPUB)

© 2016 Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft Stuttgart

Birkenwaldstraße 44, 70191 Stuttgart

www.wissenschaftliche-verlagsgesellschaft.de

Printed in Germany

Satz: primustype Hurler GmbH, Notzingen

Druck und Bindung: Druckerei Appl, Wemding

Umschlagabbildung: Virus, Sebastian Kaulitzki/fotolia

Umschlaggestaltung: deblik, Berlin

Indexer: Frauke Bahle, Karin Dembowski, verantwortlich: Walter Greulich, Publishing and more

Grafiken: Bearbeitet von Dr. Ilse Zündorf

Vorwort

Die 8. Auflage des „Reinhard“ präsentiert sich zum einen im bewährten Format. Darüber hinaus enthält diese Auflage aber auch ganz neue und wichtige Inhalte. Die auffälligste Neuerung ist der neue große Abschnitt „Humanbiologie“, der von Frau Prof. Karen Nieber geschrieben wurde. Im Vorwort zur letzten Auflage hatten wir noch versucht, das Fehlen dieses Kapitels zu rechtfertigen. Wir hatten aber auch angekündigt, dass sich unsere damalige Einschätzung bei der Vorbereitung zu einer neuen Auflage sehr wohl ändern könnte. Denn bei allen Rechtfertigungsversuchen zum Fehlen dieses großen Kapitels mussten wir dann doch selbstkritisch feststellen, dass der „Reinhard“ ohne ein Kapitel zur Humanbiologie seinem ursprünglichen Anspruch, die biologischen Inhalte im pharmazeutischen Grundstudium umfassend darzustellen, tatsächlich nicht erfüllt.

So sind wir sehr froh, mit Frau Prof. Nieber eine neue Autorin in unser Team aufgenommen zu haben, die diese beachtliche Lücke geschlossen hat. Im Kapitel 13 „Grundlagen der Humanbiologie“ werden die prüfungsrelevanten Inhalte dieses Teilgebiets auf fast 100 Seiten übersichtlich und reich illustriert dargestellt. Folglich fällt auch die neue Auflage bezogen auf die Seitenzahl umfangreicher aus, wobei eine gewisse Handlichkeit, die jedem Lehrbuch gut zu Gesicht steht, nicht verloren gegangen ist.

Treu geblieben sind wir Autoren der ganz eindeutigen Intention des Initiators dieses mittlerweile als Standardwerk etablierten Lehrbuchs, Prof. Dr. Ernst Reinhard, das erforderliche biologische Wissen im pharmazeutischen Grundstudium aktuell aber „prüfungsnah“ für die Studierenden aufzuarbeiten.

Treu geblieben sind wir in der neuen Auflage auch dem didaktischen Konzept. Wieder imponiert das Buch durch Illustration und Farbe, didaktische Accessoires, deren sich zeitgemäße Lehrbücher gerade auch in den

Biowissenschaften längst wie selbstverständlich bedienen. Denn Biologie muss man nicht nur lernen. Man kann und sollte Biologie „erleben“ – sowohl auf organischer als auch auf molekularer Ebene. Dies ermöglicht der neue „Reinhard“, der reichlich und farbig bebildert das Lernen und Verstehen biologischer Strukturen und biochemischer Reaktionswege anschaulich macht. Und immer wurde darauf geachtet, den umfangreichen Lehrstoff „prüfungsnah“ zu halten. Dabei wird hin und wieder durchaus auch ein Blick über das Grundstudium hinaus gewagt, um die pharmazeutische Relevanz des umfangreichen Basiswissens deutlich zu machen. Durch diese Einschübe weitergehender Inhalte eignet sich das Lehrbuch als ein Referenzwerk, das sehr wohl auch einen Platz im Handapparat der Apothekenliteratur finden könnte.

Natürlich wurde das Lehrbuch inhaltlich wieder gründlich überarbeitet. Aus heutiger Sicht überflüssige oder überholte Textstellen und Abbildungen wurden gestrichen. Wo immer notwendig wurden Text und Abbildungen aktualisiert. Wichtige neue pharmazeutische Erkenntnisse aus der jüngsten molekularbiologischen Forschung, sowie Anpassungen bei der Systematik der Arzneipflanzen wurden berücksichtigt. Alle Änderungen aufzuzählen, würde den Rahmen dieses Vorworts deutlich sprengen. Wir Autoren sind jedenfalls zuversichtlich, mit dem „Reinhard“ in seiner 8. Auflage das Angebot an zeitgemäßer Lehrbuchliteratur vor allem (aber durchaus nicht nur) für die Studierenden der Pharmazie signifikant bereichert zu haben.

Erlangen, Frankfurt/M.,
Freiburg/Br., Gommern
im Frühjahr 2016

Die Verfasser

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	V	2.1.5 Leitgewebe und Leitbündel.....	87
1 Zytologie	1	2.1.6 Festigungsgewebe.....	91
1.1 Morphologische Grundlagen der Zelle.....	1	2.1.7 Exkretionsgewebe und Exkretzellen	92
1.1.1 Zellen der Bakterien, Samenpflanzen und Säugetiere.....	2	2.2 Wurzel	95
1.1.2 Stoffliche Zusammensetzung der Zelle.....	6	2.2.1 Struktur und Funktion	95
1.2 Chemie, Struktur, Funktion von Zellwänden, Interzellulärsubstanz und Glykocalyx	10	2.2.2 Definition von Radix-Drogen.....	99
1.2.1 Bakterien.....	10	2.3 Sprossachse	99
1.2.2 Pflanzen.....	18	2.3.1 Struktur und Funktion	99
1.2.3 Säugetiere.....	24	2.3.2 Definition von Herba-, Rhizom-, Cortex-, Lignum- und Stipites-Drogen.....	106
1.2.4 Pilze.....	25	2.4 Blatt	107
1.3 Biomembranen	26	2.4.1 Struktur und Funktion	107
1.3.1 Chemie und Aufbau	26	2.4.2 Anatomie, taxonspezifische Merkmale	113
1.3.2 Endozytose, Exozytose, Pinozytose, Membranfluss.....	30	2.4.3 Definition von Folium-Drogen.....	116
1.3.3 Semipermeabilität, Osmose, Membranpotenzial	32	2.5 Blüte	118
1.3.4 Zellkontakte	35	2.5.1 Struktur und Funktion	118
1.3.5 Spezifischer Stofftransport durch Biomembranen	36	2.5.2 Blütenstände, taxonspezifische Merkmale ..	122
1.3.6 Signaltransduktion und Informationsverarbeitung.....	40	2.5.3 Definition von Flos- und Stigma-Drogen ...	123
1.3.7 Plasmamembran der Bakterien.....	44	2.6 Frucht	123
1.3.8 Andere Aufgaben von Membranen.....	44	2.6.1 Struktur und Funktion	124
1.4 Zellstrukturen und ihre Funktion	45	2.6.2 Fruchttypen, taxonspezifische Merkmale ...	124
1.4.1 Zusammensetzung und Funktion des Cytosols.....	46	2.6.3 Definition von Fructus-Drogen.....	127
1.4.2 Zellkern.....	46	2.7 Samen	128
1.4.3 Vakuolen	51	2.7.1 Struktur und Funktion	128
1.4.4 Endoplasmatisches Retikulum	53	2.7.2 Anatomie, taxonspezifische Merkmale	129
1.4.5 Dictyosomen, Golgi-Apparat	57	2.7.3 Definition von Samen-Drogen	131
1.4.6 Speichervesikel.....	61	3 Genetik	132
1.4.7 Mitochondrien	62	3.1 Nukleinsäuren	134
1.4.8 Plastiden	65	3.1.1 Desoxyribonukleinsäure (DNA)	136
1.4.9 Ribosomen.....	68	3.1.2 Ribonukleinsäuren (RNA).....	143
1.4.10 Peroxisomen und Glyoxysomen.....	70	3.1.3 Genetischer Code	147
1.4.11 Lysosomen	71	3.2 Umsetzung der genetischen Information (Transkription)	149
1.4.12 Zytoskelett und Geißeln	73	3.2.1 Genbegriff.....	149
2 Morphologie, Histologie und Anatomie der Samenpflanzen	77	3.2.2 Ablauf der Transkription.....	150
2.1 Allgemeines	77	3.2.3 Prozessieren der RNA.....	161
2.1.1 Zellen, Form und Struktur.....	77	3.2.4 Translation – Proteinbiosynthese	163
2.1.2 Bildungsgewebe	80	3.2.5 Regulation der Proteinbiosynthese	168
2.1.3 Grundgewebe	81	3.3 Weitergabe und Verteilung der genetischen Information	172
2.1.4 Abschlussgewebe und Absorptionsgewebe.....	81	3.3.1 Replikation der Nukleinsäuren.....	172
		3.3.2 Zellzyklus, Mitose und Meiose.....	175
		3.3.3 Meiotische Systeme	181
		3.3.4 Plasmatische Vererbung.....	187

3.3.5	Parasexuelle (parameiotische) Systeme, Phagen und Plasmide	188	4.5.8	Anaplerotische Reaktionen	307
3.3.6	Hemmung von Replikation, Transkription und Translation	197	4.5.9	Energiegewinnung durch Gärung	308
3.4	Veränderungen des Erbguts	206	4.6	Pflanzliche und bakterielle Stoffwechselprozesse	310
3.4.1	Mutation	206	4.6.1	Photosynthese – die Assimilation des Kohlenstoffs	310
3.4.2	Mutationstypen	207	4.6.2	Chemosynthese	317
3.4.3	Mutagene Faktoren und transponierbare genetische Elemente	211	4.6.3	Calvinzyklus	317
3.4.4	Umordnung von Genen: Antikörperbildung	224	4.6.4	Einfluss ökologischer Faktoren auf die Photosynthese	321
3.5	Grundlagen der Molekularbiologie	227	4.6.5	Aufnahme und Verwertung von Stickstoff, Schwefel und Phosphor	322
3.5.1	Gentechnologie bei Bakterien	227	4.6.6	Sekundärstoffwechsel	329
3.5.2	Gentechnologie bei höheren Pflanzen	234	4.7	Entwicklungsphysiologie der Pflanzen	335
3.5.3	Somatische Hybridisierung	235	4.7.1	Totipotenz, Polarität	335
3.5.4	Pflanzenzucht mit Protoplasten	238	4.7.2	Wirkung ökologischer Faktoren (Licht, Wasser, Temperatur, Nährstoffe)	344
4	Stoffwechsel- und Entwicklungsphysiologie	240	4.7.3	Wasserhaushalt, Elektrolythaushalt und Stofftransport	350
4.1	Grundlagen biochemischer Reaktionen – Enzyme	240	5	Grundlagen der Systematik und Taxonomie	358
4.1.1	Einteilung der Enzyme	241	5.1	Domäne: Archaea	359
4.1.2	Kinetik von Enzymreaktionen – Reaktionsprinzip	252	6	Viren	360
4.1.3	Ribozyme	258	6.1	Aufbau und Merkmale	360
4.2	Grundzüge des Kohlenhydratstoffwechsels	259	6.1.1	Größenordnung	360
4.2.1	Mono-, Di-, Oligo- und Polysaccharide	259	6.1.2	Stoffliche Zusammensetzung	360
4.3	Grundzüge des Stickstoffstoffwechsels	265	6.1.3	Struktur	361
4.3.1	Aminosäuren	265	6.2	Vermehrung von Viren	364
4.3.2	Proteine	272	6.2.1	Bakteriophagen	364
4.3.3	Abbau von Proteinen zu Aminosäuren	276	6.2.2	Entwicklungszyklen humanpathogener Viren	364
4.3.4	Abbau von Aminosäuren	277	6.3	Medizinisch wichtige Viren	369
4.4	Grundzüge des Fettstoffwechsels	279	6.3.1	Herpesviridae	369
4.4.1	Fettsäuren und Fette	279	6.3.2	Orthomyxoviridae	371
4.4.2	Biosynthese von Fettsäuren	280	6.3.3	Paramyxoviridae	374
4.4.3	Bildung von Lipiden	283	6.3.4	Picornaviridae	374
4.4.4	Abbau von Lipiden zu Fettsäuren	284	6.3.5	Retroviridae	375
4.4.5	Abbau der Fettsäuren durch β -Oxidation	284	6.4	Viroide und Prionen	377
4.5	Grundzüge des Energiestoffwechsels	285	6.4.1	Viroide	377
4.5.1	Energetische Kopplung: abbauende und aufbauende Stoffwechselwege	287	6.4.2	Prionen	377
4.5.2	Glykolyse	289	6.5	Interferone	378
4.5.3	Pyruvatdecarboxylierung	293	6.5.1	Allgemeine Eigenschaften	378
4.5.4	Citratzyklus	295	6.5.2	Interferonarten	379
4.5.5	Glyoxylsäurezyklus	297	6.5.3	Wirkungsmechanismus der Interferone	380
4.5.6	Anabole Stoffwechselwege	298	6.5.4	Weitere Interferonwirkungen	381
4.5.7	Atmung, Endoxidation	301			

7	Bakterien (Bacteria)	383	12	Samenpflanzen	435
7.1	Morphologie und Zytologie	383	12.1	Klasse: Pinopsida (Gymnospermae)	435
7.1.1	Morphologische und biochemische Einteilung der Bacteria.....	383	12.1.1	Unterklasse: Cycadidae.....	436
7.1.2	Gram-Färbung.....	385	12.1.2	Unterklasse: Ginkgoideae.....	436
7.1.3	Pathogenität und Pathogenitätsfaktoren von Bakterien.....	385	12.1.3	Unterklasse: Cupressidae.....	437
			12.1.4	Unterklasse: Gnetidae.....	438
			12.1.5	Unterklasse: Pinidae.....	438
7.2	Wachstum und Entwicklung der Bacteria	388	12.2	Klasse: Magnoliopsida (Angiospermae) ...	440
7.2.1	Wachstum.....	388	12.2.1	Basale Ordnungen der Angiospermae.....	441
7.2.2	Ernährungstypen.....	389	12.2.2	Mesangiospermae.....	443
7.3	Pharmazeutisch, technisch und medizinisch wichtige Prokaryonten	391	12.2.3	Unterklasse: Liliidae (Monocotyledoneae).....	443
7.3.1	Proteobacteria.....	392	12.2.4	Mesodicotyledoneae.....	457
7.3.2	Cyanobacteria.....	396	12.2.5	Unterklasse: Magnoliidae.....	457
7.3.3	Spirochaetes.....	396	12.2.6	Chloranthales, Ceratophyllales.....	459
7.3.4	Chlamydiae.....	396	12.2.7	Eudicotyledoneae.....	460
7.3.5	Firmicutes.....	396	12.2.8	Gunneridae.....	466
			12.2.9	Superrosidae.....	466
8	Einführung in die Systematik der Eukaryonten (Eucarya, Eukaryota)	403	12.2.10	Unterklasse: Rosidae.....	467
8.1	Reich: Amoebozoa	404	12.2.11	Superasteridae.....	488
8.2	Reich: Opisthokonta	404	12.2.12	Unterklasse: Asteridae.....	493
8.3	Reich: Excavata	405	13	Grundlagen der Humanbiologie	522
8.4	Reich: Chromalveolata (SAR)	405	13.1	Nervensystem	522
8.4.1	Unterreich: Rhizaria.....	405	13.1.1	Gehirn.....	523
8.4.2	Unterreich: Alveolata.....	405	13.1.2	Blut-Hirn-Schranke.....	525
8.4.3	Abteilung: Heterokonta.....	406	13.1.3	Rückenmark.....	527
8.5	Reich: Plantae (Archaeplastida)	406	13.1.4	Hirn- und Rückenmarkshäute, Liquor.....	528
8.5.1	Unterreich: Viridiplantae.....	407	13.1.5	Peripheres vegetatives Nervensystem.....	529
9	Fungi (Pilze)	411	13.1.6	Somatisches (willkürliches) Nervensystem..	532
9.1	„Zygomycota“	413	13.1.7	Reflexbogen.....	533
9.1.1	Unterabteilung: Mucoromycotina.....	413	13.1.8	Darmnervensystem.....	534
9.2	Abteilung (Stamm): Ascomycota	415	13.1.9	Nervengewebe.....	535
9.2.1	Unterabteilung: Saccharomycotina.....	415	13.2	Erregungsleitung	540
9.2.2	Unterabteilung: Pezizomycotina.....	417	13.2.1	Ruhemembran- und Aktionspotenzial.....	540
9.3	Abteilung (Stamm): Basidiomycota	424	13.2.2	Mechanismen der synaptischen Übertragung.....	541
9.3.1	Unterabteilung: Agaricomycotina.....	424	13.2.3	Rezeptoren.....	544
10	Klasse: Phaeophyceae (Braunalgen) ..	429	13.2.4	Neurotransmitter.....	548
10.1	Ordnung: Laminariales	429	13.3	Sinnesorgane	553
10.2	Ordnung: Fucales	431	13.3.1	Auge.....	554
11	Abteilung: Rhodophyta (Rotalgen)	432	13.3.2	Hör- und Gleichgewichtsorgan.....	556
11.1	Klasse: Bangiophyceae	432	13.4	Muskulatur	559
11.2	Klasse: Florideophyceae	432	13.4.1	Struktur und Funktion der quergestreiften Muskulatur.....	559
			13.4.2	Glatte Muskulatur.....	564
			13.5	Kardiovaskuläres System	565
			13.5.1	Herz.....	565

13.5.2	Erregungsprozesse im Herz	566	13.11 Verdauungsorgane	596
13.5.3	Elektrokardiogramm	568	13.11.1 Mundhöhle und Speiseröhre	597
13.5.4	Regulation der Herzaktion	569	13.11.2 Magen	597
13.5.5	Gefäßsystem	570	13.11.3 Dünndarm	600
13.5.6	Blut	574	13.11.4 Dickdarm	601
13.5.7	Hämostase	577	13.11.5 Bauchspeicheldrüse	602
13.5.8	Lymphsystem	579	13.11.6 Leber und Galle	603
13.6	Immunsystem	580	13.12 Fortpflanzungsorgane	605
13.6.1	Angeborenes Immunsystem	580	13.12.1 Männliche Geschlechtsorgane	605
13.6.2	Erworbenes Immunsystem	581	13.12.2 Weibliche Geschlechtsorgane	606
13.6.3	Antigenerkennung	583	13.12.3 Menstruationszyklus	608
13.6.4	Antikörper	584	13.12.4 Embryonalentwicklung	609
13.7	Elektrolyt- und Wasserhaushalt	584	13.12.5 Schwangerschaft und Geburt	610
13.7.1	Säure-Basen-Haushalt	585	13.13 Hormonsystem	611
13.8	Niere und ableitende Harnwege	586	13.13.1 Einteilung der Hormone	611
13.8.1	Niere	586	13.13.2 Hormonelle Regulation	612
13.8.2	Ableitende Harnwege	590	13.13.3 Endokrine Organe	612
13.9	Atmungsorgane	591	Quellen, Literatur	619
13.9.1	Bau und Funktion der Lunge	591	Sachregister	620
13.9.2	Atmung	592	Autoren	657
13.10	Haut	594		
13.10.1	Aufgaben der Haut	594		
13.10.2	Aufbau der Haut	595		

1

Zytologie

Wolfgang Kreis

1.1 Morphologische Grundlagen der Zelle

Das Leben auf der Erde hat im Lauf der Evolution eine ungeheure Vielfalt von Organismen hervorgebracht. Die drei Domänen der Lebewesen (Bacteria, Archaea, Eukarya) haben vieles gemeinsam: Ablauf der Glykolyse (►Kap. 4.5.2), semikonservative Replikation der DNA (►Kap. 3.3), genetischer Code (►Kap. 3.1.3), Synthese von Proteinen durch Transkription und Translation (►Kap. 3.2.3), Besitz von Plasmamembranen (►Kap. 1.3), Ribosomen (►Kap. 1.4.9) und andere.

In Gestalt von Archaea, Bakterien, Protisten, Pilzen, niederen und höheren Pflanzen, den verschiedenartigsten Organismen im Tierreich begegnet uns das Leben in den unterschiedlichsten Organisations- und Differenzierungsstufen, in einer überwältigenden Formenvielfalt. Zudem begegnet man einer Vielfalt physiologischer Leistungen sowie der Anpassung an unterschiedliche Lebensbedingungen.

Alle Lebewesen sind aus Zellen aufgebaut, aus einer Zelle die Einzeller, z. B. Bakterien, aus vielen Zellen die Vielzeller. Die Zelle ist die kleinste, noch selbstständig lebensfähige morphologische Einheit. Auch im vielzelligen Organismus sind die einzelnen Zellen relativ selbstständig. Unter bestimmten Bedingungen können aus dem Verband herausgelöste Zellen in geeigneter Nährlösung lange weiterleben, sich teilen und vermehren. Viren, Viroide und Prionen zählen nicht zu den Lebewesen; sie nehmen eine Sonderstellung ein (►Kap. 6).

Einzelne Zellen eines vielfältig differenzierten Organismus können über die genetische Information des gesamten Organismus verfügen. Aus bestimmten, aus Pflanzen isolierten Zellen können wieder ganze Pflanzen regeneriert werden. Solche Zellen sind **omnipotent**.

Die **Zelle** steht mit ihrer **Umgebung** in einem stetigen **Energie- und Stoffaustausch**. Sie kann auf Änderungen ihrer Umgebung reagieren. Hierbei spielen vielfältige zelluläre Strukturen und Prozesse zusammen (Rezeptoren, Signaltransduktionskaskaden, Genexpressionskontrolle etc.). Zellen können sich durch Teilung

oder Sprossung (Hefe) vermehren. Man kann die Zelle in Partikel aufteilen, welche außerhalb der Zelle in sogenannten zellfreien Systemen noch Teilfunktionen erfüllen können. Alle Funktionen, die einer lebendigen Substanz zugeordnet sind, können jedoch nur innerhalb der elementaren Funktionseinheit Zelle erfüllt werden.

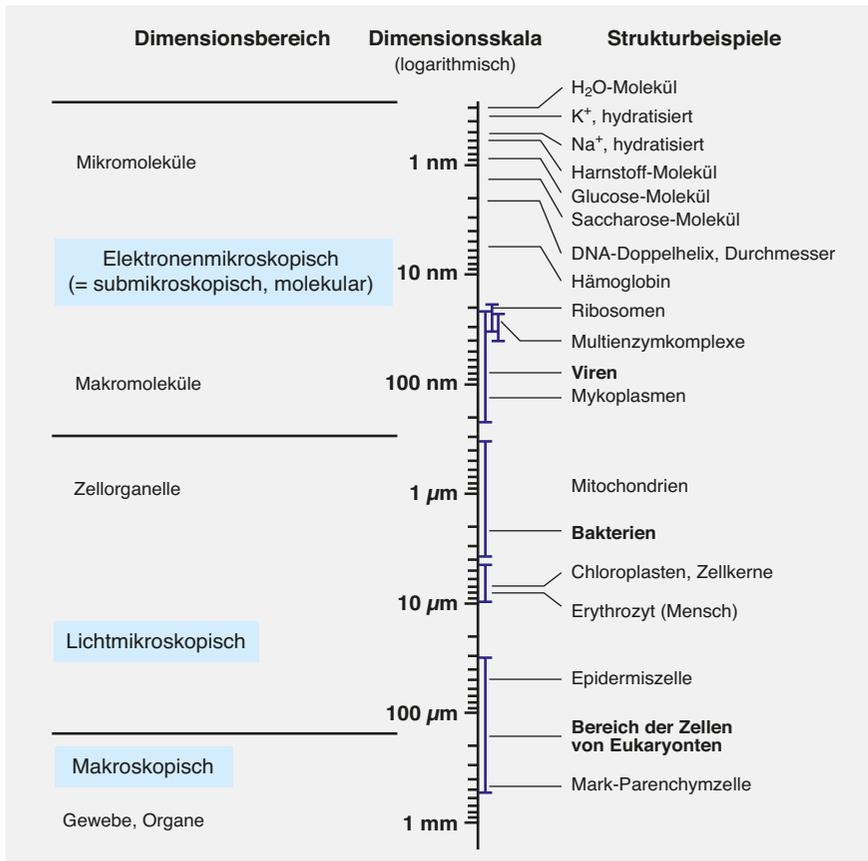
■ **MERKE** Zellen können nur aus Zellen hervorgehen, entweder durch Teilung oder bei der Befruchtung durch Verschmelzung von Zellen. Stoffwechsel, Wachstum und Vermehrung sind charakteristische Eigenschaften der lebenden Zelle.

Zellen begegnen uns in den verschiedensten Differenzierungsformen. Bereits die einzelligen Lebewesen zeigen vielfältige, morphologische und physiologische Abwandlungen dieser Grundeinheit des Lebens. Noch vielfältiger abgewandelt ist die Zelle in den vielzelligen hochdifferenzierten Organismen. Hier begegnen uns Zellen als Leitelemente, als Nervenzellen, als Epidermiszellen, als Drüsenzellen, als Assimilationszellen, als Blutzellen usw.

Zellen können verschiedene Formen und Größen besitzen. Dies entspricht ihren unterschiedlichen Funktionen. Die kleinsten Zellen finden sich bei Bakterien. Mikrokokken haben einen Durchmesser von etwa 0,2 µm. Die Größe einer Tier- oder Pflanzenzelle liegt zwischen 10 und 200 µm. Jedoch gibt es von diesen Durchschnittsgrößen sehr starke Abweichungen (■ Tab. 1.1, ● Abb. 1.1).

■ **Tab. 1.1** Zellgrößen

Zelle	Größe ca.
Lein (Fasern)	5 cm
Mark (Parenchymzelle)	0,4 mm
Epidermiszelle	0,05 mm (50 µm)
<i>Escherichia coli</i>	0,003 mm (3 µm)



• Abb. 1.1 Größenordnungen von Zellen und Molekülen

Vereinfachend kann man sagen, dass die Größe von Viren im unteren Nanometer-, die von Bakterien im unteren Mikrometer- und die von Zellen höherer Lebewesen im oberen Mikrometer-Bereich liegt.

1.1.1 Zellen der Bakterien, Samenpflanzen und Säugetiere

Eine Zelle ist vom Protoplasma erfüllt. Im **Protoplasma** von Eukaryonten lassen sich **Zellkern** und **Zytoplasma** unterscheiden. Das Zytoplasma besteht aus einer hyalinen, flüssigen Grundsubstanz, dem **Cytosol**, und den darin eingebetteten Zellorganellen und Einschlüssen. **Eukaryontische Zellen** besitzen in der Regel **einen Zellkern**, sie sind **monoenergid**. Dieser ist durch eine Doppelmembran, die **Kernhülle**, vom Zytoplasma abgetrennt und besteht aus **Kernplasma** (Karyoplasma), **Chromosomen** und **Nukleoli**. Manche Zellen haben mehrere Zellkerne, sind also **polyenergid**. **Kernlose Zellen**, wie Zellen in Siebröhren oder Erythrozyten, haben nur eine sehr kurze Lebensdauer. **Prokaryonten** besitzen nur sogenannte **Kernäquivalente** (Nukleole). Diese lassen sich im Mikroskop nach entsprechender Anfärbung als unregelmäßig geformte Strukturen erkennen.

Das Protoplasma ist immer von einer Hülle umgeben, die es nach außen begrenzt, der **Plasmamembran**. Diese Plasmamembran ist eine **Lipoproteidmembran**,

die in ihren Grundstrukturen und in ihrem chemischen Aufbau bei den Zellen aller Lebewesen weitgehende Übereinstimmungen zeigt. Bei **tierischen Zellen** ist der Plasmamembran eine sehr dünne Schicht von Glykolipiden, Glykoproteinen und Mucopolysacchariden aufgelagert. Diese Schicht, die Glykocalyx, trägt u. a. Antigenstrukturen und Hormonrezeptoren. Sie spielt eine wesentliche Rolle bei immunologischen Vorgängen, bei Wechselwirkungen zwischen Zellen und bei der Kommunikation der Zelle mit der Außenwelt. Tierische Zellen besitzen jedoch keine den pflanzlichen Zellen vergleichbare Zellwand (• Tab. 1.2).

Bei den **Zellen höherer Pflanzen** wird der Protoplast von einer festen **Zellwand** umhüllt. Diese besteht in der Hauptsache aus **Cellulose** und ist bereits im Lichtmikroskop leicht erkennbar. Auch die Zellen der **Pilze** und **Bakterien** haben eine mehr oder weniger feste **Zellwand**. Hauptbestandteil der Zellwand der **Pilze** ist das **Chitin** (*N*-Acetylglucosamin, polymerisiert). Die Zellwände der **Bakterien** sind sehr komplex zusammengesetzt und werden aus mehreren Grundsubstanzen aufgebaut. Für die Stützfunktion wesentlich ist hier die **Mureinschicht**.

Eukaryontische Zellen

Zur Aufklärung der Struktur der Zelle haben Lichtmikroskopie und Elektronenmikroskopie entscheidend

beigetragen. Das Auflösungsvermögen des Lichtmikroskops ist durch die Wellenlänge des sichtbaren Lichts begrenzt. Es liegt etwa bei $0,2\ \mu\text{m}$. Das entspricht etwa dem 1000-fachen Auflösungsvermögen des menschlichen Auges (■ Tab. 1.3, ● Abb. 1.2).

Die Zellen von Pflanzen, Tieren und anderen Eukaryonten sind komplexer und größer als jene der **Prokaryonten** (siehe unten). Wesentlich bei der eukaryontischen Zellfunktion ist die Kompartimentierung der Zelle.

Bei pflanzlichen Zellen ist die **Zellwand** als mehr oder weniger dicke Schicht zu sehen. In manchen Fällen ist schon im Lichtmikroskop eine deutliche Schichtung zu erkennen. Die Zellwand ist stellenweise von **Tüpfeln** durchbrochen. Durch diese Tüpfel verbinden Plasmakannäle (Plasmodesmata) die Protoplasten benachbarter Zellen. Es sind Bahnen des Stoffaustausches zwischen den Zellen. Alle Protoplasten einer Pflanze bilden über die Plasmodesmata eine Einheit, den **Symplasten**. Die Plasmamembran pflanzlicher oder tierischer Zellen ist im Lichtmikroskop nicht erkennbar. Das **Zytoplasma** sieht man als durchsichtige, hyaline körnige Masse. Darin liegt der **Zellkern** (Nukleus, Karyon) als kugelig oder elliptischer, formveränderlicher Körper. Bei entsprechender Färbung kann man im Zellkern ein feines Netzwerk, das **Chromatingerüst**, erkennen. Im Zellkern fallen noch durch ihre starke Lichtbrechung kugelige Körperchen, die **Nukleoli** oder Kernkörperchen, auf. An der Grenze des Auflösungsvermögens des Lichtmikroskops liegen die **Mitochondrien**. Mit besonderen Techniken lassen sie sich als meist länglich-ovale Gebilde wahrnehmen. In embryonalen pflanzlichen Zellen sind zusätzlich Proplastiden zu erkennen. In pflanzlichen und tierischen Zellen finden sich mehr oder weniger zahlreiche **Vakuolen** unterschiedlicher Größe. Bei **ausdifferenzierten pflanzlichen Zellen** (● Abb. 1.3) nimmt eine große **Zentralvakuole** den größten Teil des Zellinneren ein. Das **Zytoplasma** bildet nur noch einen **dünnen wandständigen Belag**. Es lassen sich deutlich **Plastiden** nachweisen, je nach Funktion der Zelle **grüne Chloroplasten**, **farblose Leukoplasten** und **gelbe oder orangegefärbte Chromoplasten**. Schon im Lichtmikroskop ist zu sehen, dass der grüne Farbstoff der Chloroplasten, das Chlorophyll, nicht gleichmäßig in diesen verteilt, sondern in bestimmten Bereichen, den **Grana** angereichert ist. Daneben sind **tote Zelleinschlüsse**, z. B. **Stärkekörner**, **Oxalatkristalle** oder **Aleuronkörner** zu erkennen.

Die **Zellen der Tiere** haben **keine Zellwand** und besitzen im Gegensatz zu den Pflanzenzellen **keine Plastiden**.

Das **Elektronenmikroskop**, welches das Auflösungsvermögen des Lichtmikroskops um etwa das 500-Fache übertrifft, liefert ein wesentlich detaillierteres Bild der Zelle (■ Tab. 1.3). Mit seiner Hilfe kann man erkennen, dass zahlreiche **Membransysteme** und Strukturen das

■ **Tab. 1.2** Beispiele für Unterschiede zwischen pflanzlichen und tierischen Zellen

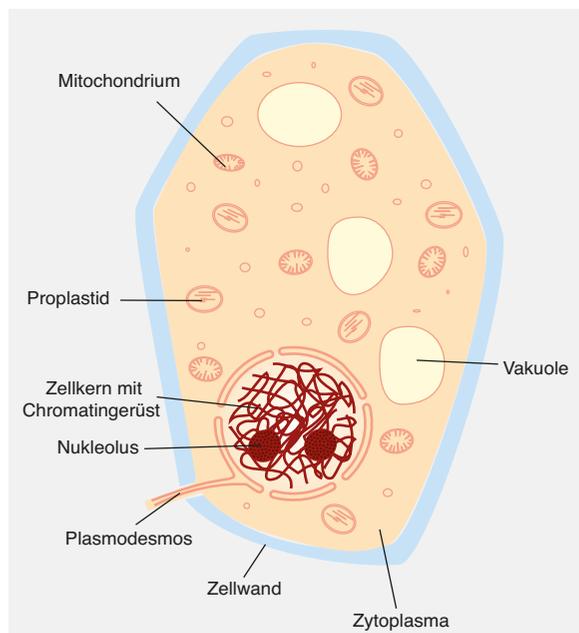
Parameter	Tierische Zelle	Pflanzliche Zelle
Zellwand	–	+
Zentralvakuole	–	+
Plastiden	–	+
Streckungswachstum	–	+
Glykocalyx	+	–
Golgi-Apparat	kompakt	dispers

■ **Tab. 1.3** Größe von Zellbestandteilen

Zellbestandteil	Größe
Lichtmikroskopie¹	
Chloroplasten	$4,0\text{--}8,0\ \mu\text{m}$
Mitochondrien	$0,5\text{--}0,8\ \mu\text{m}$ (500–800 nm)
Elektronenmikroskopie²	
Dictyosomen	$0,2\ \mu\text{m}$ (200 nm)
Ribosomen	10–15 nm
Elementarmembran	6–8 nm
Hämoglobin	6,4 nm
DNA-Helix	2,5 nm

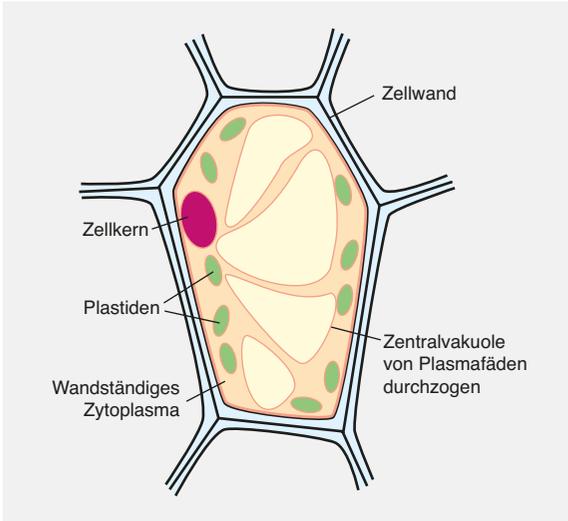
¹Grenze des Auflösungsvermögens $0,2\ \mu\text{m}$ (200 nm),

²Grenze des Auflösungsvermögens 0,8 nm



● **Abb. 1.2** Schema einer meristematischen Pflanzenzelle im Lichtmikroskop

Zytoplasma erfüllen und dieses in viele voneinander getrennte **Reaktionsräume (Kompartimente)** aufteilen (● Abb. 1.4). Nun lässt sich die **Plasmamembran** als feine Doppellinie um das Zytoplasma erkennen. Das **Zytoplasma** selbst wird vom Röhren-, Zisternen- und Bläs-

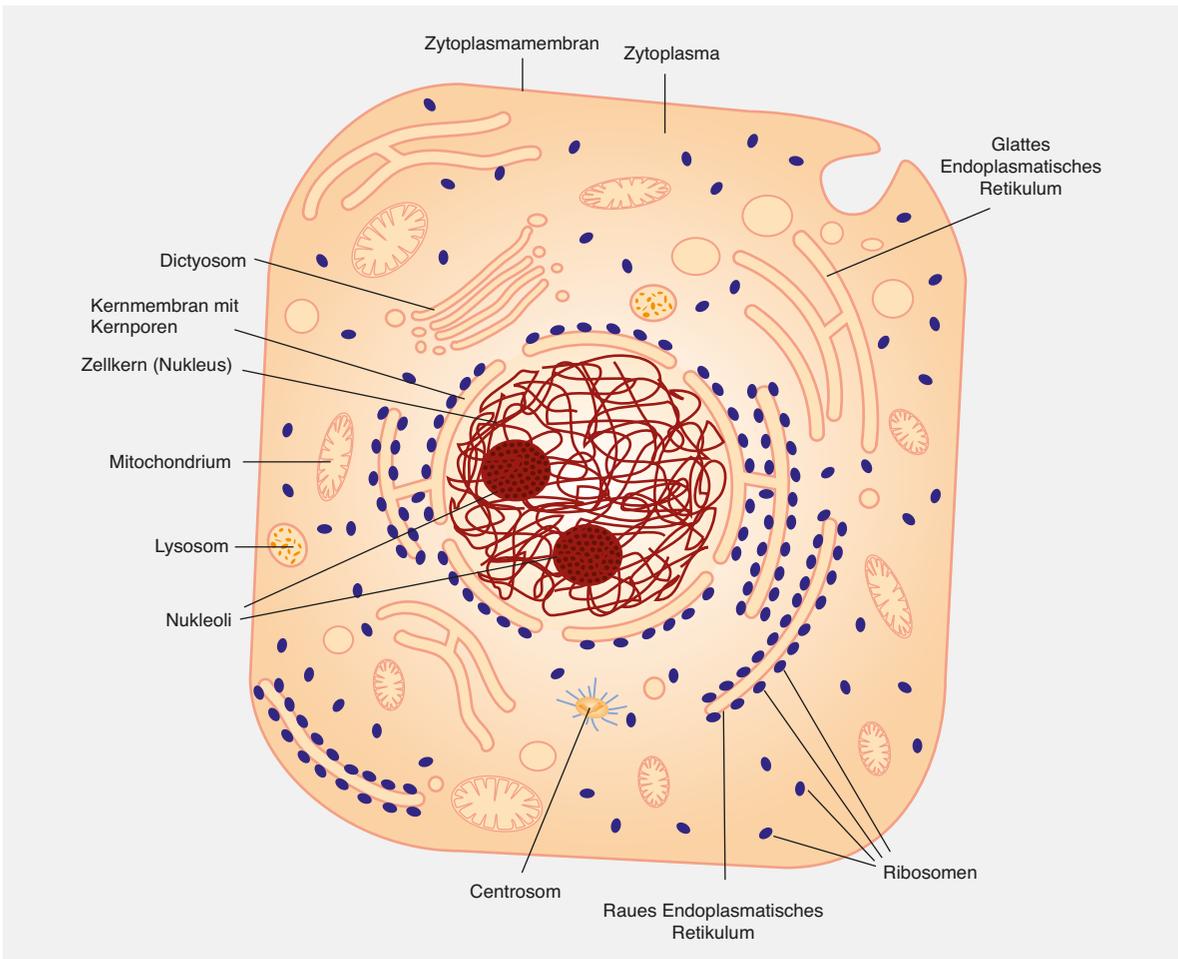


● Abb. 1.3 Differenzierte Pflanzenzelle

chensystem des **Endoplasmatischen Retikulums (ER)** durchzogen. Dieses steht in unmittelbarem Kontakt mit der Plasmamembran, dem Golgi-Apparat, sowie der Kernmembran. Die **Kernmembran** ist eine Doppelmembran, die von Poren, den **Kernporen**, durchbrochen ist. Sie entsteht aus dem Endoplasmatischen Retikulum.

Die Membranen des Endoplasmatischen Retikulums sind an der Außenseite teilweise dicht mit kleinen runden Körnchen besetzt, die sich auch frei im Zytoplasma finden. Es sind die **Ribosomen**, resp. deren Untereinheiten. Der Teil des Endoplasmatischen Retikulums, der mit Ribosomen besetzt ist, erscheint im Elektronenmikroskop rau und körnig und wird deshalb als **raues Endoplasmatisches Retikulum (raues ER)** bezeichnet. An die Membranen des sogenannten **glatten Endoplasmatischen Retikulums** sind keine Ribosomen gebunden. In Pflanzen zieht sich das Membransystem des Endoplasmatischen Retikulums als **Desmotubulus** durch die Plasmodesmen und ist so mit dem Membransystem der Nachbarzellen verbunden.

Als Stapel übereinandergeschichteter, lang gezogener Hohlräume, sogenannter Zisternen, erscheinen die **Dictyosomen**. Sie finden sich in mehr oder weniger



● Abb. 1.4 Schema der Feinstruktur einer tierischen Zelle

▣ **Tab. 1.4** Anzahl von Organellen pro Zelle (Eucyte)

Zelle	Anzahl
Kern	1
Mitochondrien	500–200000
Dictyosomen	20 bis mehrere Tausend
Ribosomen	etwa 10^6

großer Anzahl in der Zelle (▣ Tab. 1.4). In ihrer Gesamtheit werden sie als **Golgi-Apparat** bezeichnet.

Besonders in den peripheren Bereichen des Zytoplasmas finden sich röhrenförmige Gebilde, die **Mikrotubuli**. Dies sind filamentöse Strukturen. Sie sind am Aufbau des **Zytoskeletts** und Bewegungsvorgängen der Zelle beteiligt.

Die **Mitochondrien** zeigen im Elektronenmikroskop eine sehr charakteristische Feinstruktur. Einer äußeren Hüllmembran liegt in geringem Abstand eine innere an, die stark in den Innenraum des Mitochondriums, die sogenannte **Matrix**, hinein gefaltet ist.

Eine ähnliche Feinstruktur zeigen die **Chloroplasten** der höheren Pflanzen. Auch hier wird der Innenraum – hier **Stroma** genannt – von einer Vielzahl von Lamellen, den **Thylakoiden**, durchzogen.

Die **Vakuolen** der pflanzlichen und tierischen Zelle werden von einer einfachen Biomembran vom Plasma abgegrenzt. Die **Biomembran**, die bei differenzierten pflanzlichen Zellen die große zentrale Zellsaftvakuole umgibt, wird **Tonoplast** genannt. Weitere Organellen, die von nur einer Biomembran umgeben sind, sind **Lysosomen**, **Peroxisomen** und **Glyoxysomen**.

Trotz der Bereicherung der Zytologie durch das Elektronenmikroskop wären die Kenntnisse der Zelle ohne entsprechende chemische, biochemische, molekulargenetische und biophysikalische Arbeiten doch sehr unvollkommen.

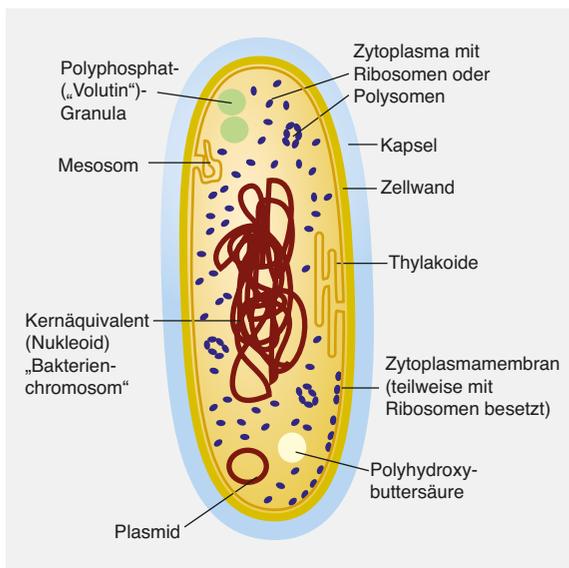
Nach entsprechender Extraktion ist es möglich, durch vielfältige Aufarbeitungsgänge und Nachweisverfahren eine Übersicht über den Bestand der Zelle an organischen Molekülen zu gewinnen. Nach Veraschung der Zellen lässt sich der Gehalt an Mineralstoffen, an anorganischen Ionen analysieren. Durch Homogenisierung von Zellen und Fraktionierung des Homogenisates in der Ultrazentrifuge gelingt es, den größten Teil der Zellorganellen zu isolieren sowie ihren chemischen Bau und ihre Enzymausstattung zu bestimmen. So können Kenntnisse über die Funktion der einzelnen Zellbestandteile sowie über die Verteilung der einzelnen Moleküle in der Zelle gewonnen werden. Die Enzymausstattung, vor allem die für die Funktion der Organellen wichtigen Enzyme, die sogenannten **Leitenzyme** (Marker-Enzyme), geben Aufschluss über die Funktion der verschiedenen Zellorganellen (▣ Tab. 1.5). Der all-

▣ **Tab. 1.5** Lokalisierung wichtiger Enzyme und Stoffwechselforgänge in der Zelle

Lokalisierung	Enzyme, Stoffwechselforgänge
Zellkern	DNA-Polymerasen (Replikation der DNA), RNA-Polymerasen (Transkription der DNA unter Bildung von mRNA, tRNA und rRNA) Leitenzym: NAD-Pyrophosphorylase
Mitochondrien	Enzyme des Citratzyklus, Atmungskette (Elektronentransport), oxidative Phosphorylierung (ATP-Synthese), Fettsäureabbau Leitenzyme: Glutamat-Dehydrogenase, Cytochrom-Oxidase
Raues Endoplasmatisches Retikulum	Proteinbiosynthese (Ribosomen), Verteilung von Stoffwechselprodukten Leitenzym: Proteindisulfid-Isomerase
Ribosomen	Proteinbiosynthese (Translation)
Lysosomen	Leitenzym: Saure Phosphatase
Peroxisomen	Leitenzym: Katalase
Plasma-membran	Energieverbrauchende Transportsysteme, ATPasen, Permeasen Leitenzym: 5'-Nukleotidase
Chloroplasten	Elektronentransport, Reduktion von Kohlendioxid, Reduktion von Nitrit zu NH_4^+ , Reduktion von Sulfat, Synthese von Aminosäuren, Synthese von Fettsäuren Leitenzym: Ribulosebisphosphat, Carboxylase-Oxygenase
Dictyosomen, Golgi-Apparat	Bildung der Plasmamembran und sekretorischer Vesikel Leitenzym: Galactosyltransferase
Glattes Endoplasmatisches Retikulum	Lipidsynthese, Steroidsynthese, Hydroxylierungen, Biotransformationen Leitenzym: Glucose-6-Phosphatase
Mikrotubuli	Zytoskelett, Steuerung von Bewegungsvorgängen, Spindelfasern
Cytosol	Glykolyse, Pentosephosphatzyklus, Fettsäuresynthese, Mononukleotid-Synthese, Aminoacyl-tRNA-Synthetase
Glyoxysomen	Umwandlung von Reservefetten in Kohlenhydrate (u. a.) Leitenzyme: Isocitrat-Lyase, Malat-Oxidase

■ **Tab. 1.6** Vergleich von Prokaryonten- und Eukaryontenzelle

Parameter	Procyte	Eucyte
Größenbereich	0,3–2,5 µm	10–200 µm
Zellkern	–	+
Organisation des Genoms	Ein zirkuläres DNA-Molekül	Mehrere lineare Moleküle in Chromosomen
Introns in Genen	–	+
Histone	–	+
Ribosomen	70 S	80 S
Kompartimentierung	Gering	Hoch entwickelt
Zytoplasmamembran	+	+
Mitochondrien	–	+
Plastiden	–	+
Mikrotubuli	–	+



● **Abb. 1.5** Schema des Aufbaus einer Bakterienzelle

gemeinen Übereinstimmung der Zellstruktur entspricht eine relative Einheitlichkeit grundsätzlicher Zellfunktionen. Viele Vorgänge des Stoffwechsels und der Energiegewinnung laufen in allen lebendigen Systemen recht ähnlich ab. Alle Organismen, die bisher untersucht wurden, arbeiten z. B. mit ähnlichen Enzymen des Glucoseabbaus, des Fettsäurestoffwechsels, der Zellatmung oder der Photosynthese.

Prokaryontische Zellen

Wesentlich einfacher ist die Zelle der Prokaryonten zusammengesetzt. Sie besitzt, wie bereits erwähnt, kei-

nen Zellkern sondern nur ein **Kernäquivalent (Nukleoid)** d.h. ein ringförmiges DNA-Molekül (■ Tab. 1.6). Von den eben aufgezählten Zellorganellen der Eukaryonten-Zellen sind in der Prokaryonten-Zelle nur die **Ribosomen** vorhanden. Die **Funktionen** anderer **Zellorganellen** der Eukaryonten-Zelle werden bei den **Prokaryonten** von der **Plasmamembran** übernommen. Beispielsweise sind zahlreiche Enzyme des Energiestoffwechsels, die bei Eukaryonten an Mitochondrien gebunden sind, bei Prokaryonten in der Plasmamembran lokalisiert. Bei photoautotrophen Bakterien enthalten lamellenartige Ausstülpungen der Plasmamembran, die **Thylakoide**, die Photosynthesepigmente. Sie entsprechen funktionell den Thylakoiden der Chloroplasten höherer Pflanzen. Die Feinstruktur einer prokaryontischen Zelle zeigt die ● Abb. 1.5.

■ **MERKE** Zellen von Prokaryonten weisen eine wesentlich geringere Kompartimentierung auf, als die Zellen der Eukaryonten. Sie besitzen als einzige Biomembran die Plasmamembran, welche ihr Zytoplasma umgibt.

1.1.2 Stoffliche Zusammensetzung der Zelle

Am Aufbau der Zelle beteiligte Elemente

Von den über 100 bekannten chemischen Elementen sind nur etwa 20 am Aufbau der lebenden Substanz beteiligt (■ Tab. 1.7) Vorwiegend handelt es sich um die leichteren Elemente des Periodensystems. Die sechs am häufigsten vorkommenden Elemente sind **Kohlenstoff**,

▣ **Tab. 1.7** Am Aufbau der Zelle beteiligte Elemente

Bestandteil	Element	Wichtige Funktionen
Hauptbestandteile aller Zellen (mit 1–50 % am Zellgewicht beteiligt) Elemente, die in geringerer Menge in allen Zellen vorkommen (0,01–1 %)	Wasserstoff (H), Stickstoff (N), Sauerstoff (O), Phosphor (P), Schwefel (S), Kohlenstoff (C)	Universelle Bausteine aller Zellen Beteiligung am Ablauf biophysikalischer Prozesse in der Zelle; Kofaktoren bei enzymatischen Reaktionen
Spurenelemente (< 0,001 %), nicht in allen Zellen vorkommend	Natrium (Na) ¹ , Magnesium (Mg), Chlor (Cl) ¹ , Kalium (K), Calcium (Ca), Bor (B), Fluor (F), Silicium (Si), Vanadium (V), Mangan (Mn), Eisen (Fe), Cobalt (Co), Nickel (Ni), Kupfer (Cu), Zink (Zn), Molybdän (Mo), Iod (I)	Bsp. Kofaktoren bei enzymatischen Reaktionen

¹Weniger bei Pflanzen, hauptsächlich bei tierischen Zellen

Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff, Phosphor und Schwefel. Sie werden vorwiegend für den **Aufbau der organischen Strukturen** der Zellen benötigt. Ihr Anteil an der lebenden Materie beträgt 96 %, davon stellt beispielsweise Phosphor etwa 1 % und Kohlenstoff 50 %. Die Elemente **Natrium, Magnesium, Chlor, Kalium und Calcium** sind mit etwa 0,01–1 % am Aufbau der Zelle beteiligt. Sie liegen hauptsächlich als dissoziierte Mineralsalze vor. Die wichtigsten mineralischen **Kationen** sind Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , die wichtigsten mineralischen **Anionen** Cl^- , SO_4^{2-} , CO_3^{2-} , NO_3^- , PO_4^{3-} .

Am strukturellen Aufbau des Organismus ist nur Calcium in Form von Calciumphosphaten in den Knochen der Vertebraten in nennenswerter Menge beteiligt.

Weitere Elemente, die in der Zelle vorkommen, sind **Bor, Fluor, Silicium, Vanadium, Mangan, Eisen, Cobalt, Nickel, Kupfer, Zink, Molybdän und Iod.** Ihr Anteil an den Organismen beträgt im Allgemeinen weniger als 0,001 %. Eine **Ausnahme** bildet das **Silicium**. Es ist vorwiegend am Aufbau bestimmter Strukturen beteiligt, z. B. in den Schalen von Diatomeen (Kieselalgen) oder den verkieselten Stängeln von Schachtelhalmen und Gräsern.

Aufgaben von Ionen in der Zelle

Ionen sind für die Aufrechterhaltung fast aller Zellfunktionen von grundsätzlicher Bedeutung (▣ Tab. 1.8). Von ihnen werden u. a. **Permeabilität, Kontraktilität und Reizvorgänge** beeinflusst. Magnesiumionen regulieren z. B. auch den Aggregatzustand der Ribosomen und damit die Proteinbiosynthese. Kationen sind außerdem Gegenionen zu negativ geladenen Makromolekülen, z. B. Proteinen, Nukleinsäuren, Polysacchariden und Phospholipiden. Beispielsweise kommt dem Zusammenspiel von Ca^{2+} -Ionen mit den in der Membran gebundenen negativ geladenen Phospholipiden eine wichtige Funktion bei der Regulation der Membranpermeabilität zu. Magnesium und Calcium sind auch Kofaktoren vieler Enzyme.

Darüber hinaus beeinflussen Ionen die Lösungseigenschaften vieler Zellbestandteile, die elektrische Ladung der Zelle und die Funktionen eines Großteils der Makromoleküle und Organellen einer Zelle.

In der Zelle wird ständig ein spezifisches **Gleichgewicht** der verschiedenen **Ionen** aufrechterhalten. Mangelerscheinungen und Mangelkrankheiten können die Folge von Störungen des Ionengleichgewichts des Organismus sein.

Neben den bereits aufgezählten anorganischen Ionen der Zelle sind auch organische Elektrolyte für die Zelle von Bedeutung, z. B. organische Säuren, Aminosäuren, Peptide und Proteine.

In der pflanzlichen Zelle dienen Ionen einerseits zur Aufrechterhaltung und Regulation von Zellfunktionen (▣ Tab. 1.8), zum anderen sind sie wichtige Nährstoffe. Die Pflanze vermag Elemente aus anorganischen Ionen in organische Substanzen einzubauen, zu „assimilieren“, z. B. Schwefel aus SO_4^{2-} oder Stickstoff aus NO_3^- (► Kap. 4.6.5). Das Defizit von Anionen, das bei diesen Prozessen entsteht, wird von der Pflanze durch Synthese organischer Säuren ausgeglichen, z. B. Oxalsäure, Äpfelsäure, Fumarsäure und Citronensäure. Neben ihrer allgemeinen Funktion als Substrate energieliefernder Prozesse dienen diese Anionen in der Pflanze auch zur Aufrechterhaltung des Ladungsgleichgewichts in den Zellen.

K^+ ist für die pflanzliche Zelle wichtig, Na^+ dagegen selten. In vielen Pflanzen ist Ca^{2+} das dominierende Kation.

Alle Ionen in den Zellen sind hydratisiert. Die Dipole der Wassermoleküle gruppieren sich mehr oder weniger geordnet um sie. Hierdurch verändern sich ihre Beweglichkeit und ihre Permeabilitätseigenschaften. Die Hydratation eines Ions ist seiner Ladung direkt und seinem Durchmesser umgekehrt proportional. Je stärker die Ladung, desto mehr Wassermoleküle sind an der Hydratationshülle beteiligt. Auch Proteine sind aufgrund ihrer Ladungen immer hydratisiert. Durch die

■ **Tab. 1.8** Ionen und einige ihrer Funktionen in Zellen

Ion	Funktionen
NO_3^- , NH_4^+	Stickstoffquelle für organische Verbindungen
Na^+	Beteiligt bei Bildung von Aktionspotenzialen und an aktiven Transportvorgängen
Mg^{2+}	Kofaktor vieler Enzyme, Zentralatom im Chlorophyll
PO_4^{3-}	Einbau in org. Verbindungen, z. B. Nukleinsäuren, Koenzyme, Phospholipide; Schlüsselrolle bei Energieübertragungsreaktionen
SO_4^{2-}	Schwefelquelle für org. Verbindungen, z. B. schwefelhaltige Aminosäuren
Cl^-	Osmoregulation, vor allem bei Tieren
K^+	Wirkung auf Pflanzenkolloide, Antagonist zu Ca^{2+} , beteiligt an der Osmoregulation bei Pflanzen
Ca^{2+}	Kofaktor in Enzymen, Bestandteil von Membranen, Regulation der Membranaktivität, Antagonist zu K^+ , Knochensubstanz
I^-	Bestandteil des Thyroxins (Schilddrüsenhormon), reichlich in einigen Meeresalgen
BO_3^{3-}	Wichtig für manche Pflanzen, wahrscheinlich als Enzym-Kofaktor
SiO_4^{2-}	Einlagerung in Zellwände, Kieselskelett der Diatomeen, Strukturbestandteil
Mn^{2+}	Kofaktor vieler Enzyme
Fe^{2+} , Fe^{3+}	Kofaktor vieler Sauerstoff übertragender Enzyme und des Elektronentransports; Zentralatom des Blutfarbstoffs
Co^{2+} , Co^{3+}	Zentralatom des Cobalamins (Vitamin B_{12})
Ni^{2+}	Kofaktor weniger Enzyme
Cu^{2+}	Kofaktor vieler Sauerstoff übertragender Enzyme
Zn^{2+}	Kofaktor vieler Enzyme, besonders von Dehydrogenasen
MoO_4^{2-}	Kofaktor einiger Enzyme

Ausbildung von Hydrathüllen um Ionen liegt ein Teil des Zellwassers immer gebunden vor. Man unterscheidet deshalb zwischen freiem und gebundenem Wasser. Etwa 5 % des Zellwassers sind so stark gebunden, dass sie als Lösungsraum nicht zur Verfügung stehen.

Ionen schwerer Elemente finden sich vor allem als Bestandteile prosthetischer Gruppen oder von Koenzymen, z. B. Fe^{2+} oder Co^{2+} in Enzymen von Elektronentransportketten, Zn^{2+} in verschiedenen Hydrolasen, sowie im Hormon Insulin.

Die Rolle des Wassers bei Aufbau und Funktion der Zelle

Wasser ist von fundamentaler Bedeutung für alle Lebensprozesse. Die wichtigsten Eigenschaften des Wassers lassen sich auf die Dipolnatur des Wassermoleküls zurückführen. Diese Polarität bedingt die hohe Dielektrizitätskonstante und die innere Struktur des Wassers, die durch Bildung von Wasserstoffbrücken zustande kommt.

Wasser hat im lebenden Organismus unter allen Verbindungen den **mengenmäßig höchsten Anteil** an der Zusammensetzung der Zellen. Der Wassergehalt variiert je nach Organismus, ist aber immer hoch. Im Durchschnitt beträgt z. B. der Anteil des Wassers am menschlichen Organismus 63 %. Bei Pilzen kann er 83 %, bei Quallen 98 % betragen. Er ist auch im gleichen Organismus in unterschiedlichen Geweben verschieden. Beispielsweise enthält die menschliche Lunge 70 %, die Muskelmasse 83 % Wasser. Der Wassergehalt verändert sich auch im Lauf der Entwicklung. Der zwei Monate alte menschliche Embryo enthält 94 %, das Neugeborene 69 % Wasser. Beim fertig ausgebildeten, vielzelligen Organismus kann sich der Wassergehalt nur noch geringfügig ändern. Ein Wasserertrag von 10 % führt beispielsweise bei Säugetieren zu schweren Funktionsstörungen. Starker Wasser- und Ionenverlust sind lebensbedrohliche Erscheinungen bei manchen Erkrankungen, z. B. der Cholera (► Kap. 7.3.1).

▣ **Tab. 1.9** Chemische Zusammensetzung einer Bakterienzelle

Stoffklasse	Anteil am Gesamtgewicht
Wasser	80 %
Trockenmasse	20 %
Zellpolymere (Anteile) Trockenmasse	
Proteine	50 %
Ribonukleinsäuren	10–20 %
Desoxyribonukleinsäure	3–4 %
Polysaccharide	20 %
Lipide	10 %

Der geringste Wassergehalt findet sich in Sporen von Pilzen und Bakterien oder in den Samen von Pflanzen. Er liegt dort zwischen 10 % und 20 %. Keiner der mit dem Leben verbundenen Vorgänge kann bei völliger Abwesenheit von Wasser ablaufen.

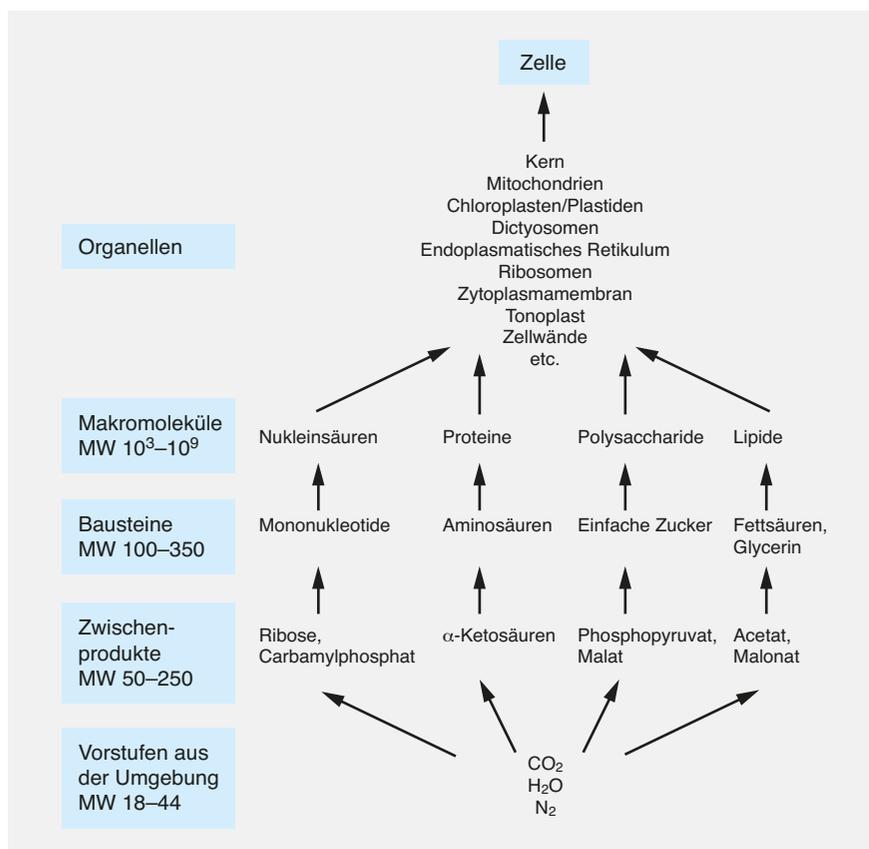
Wasser dient als **Lösungsmittel** für Elektrolyte und Nichtelektrolyte, als **Dispersionsmittel** für die kolloidal gelösten Makromoleküle des Zytoplasmas, als **Transportmittel** für aufzunehmende und auszuscheidende Substanzen, als **Substrat** bei einer Reihe von **enzymati-**

schen Reaktionen sowie als **Wasserstoffdonator** bei den Prozessen der **Chemo- und Photosynthese**.

Die organischen Bausteine der Zelle

Siehe auch ►Kap. 4.2 bis ►Kap. 4.4.

Der überwiegende Teil der organischen Substanz einer Zelle liegt in **hochmolekularer Form** vor, als **Proteine, Nukleinsäuren und Polysaccharide** (▣ Tab. 1.9). Diese Makromoleküle mit Molekülmassen von 1000 bis zu mehreren Millionen sind Polymere, die aus kleinen Grundbausteinen zusammengesetzt sind. **Niedermolekulare organische Substanzen** sind in großer Vielfalt in jeder Zelle vorhanden. Jedoch sind die Konzentrationen dieser Stoffe, gleichgültig ob es sich um **Aminosäuren, Zucker, Nukleotide oder Koenzyme** handelt, sehr begrenzt. Sie bilden nur 1–2 % der Gesamtmasse. Sie sind Zwischenprodukte bei synthetischen Prozessen, Energiequellen oder Abbauprodukte für die energieliefernden Reaktionen sowie Kofaktoren oder Koenzyme von Enzymen. Charakteristisch für diese niedermolekularen Zellbestandteile ist in der Regel eine **relativ kurze Lebensdauer**. Wird eine derartige Substanz von einer Zelle aufgenommen oder in ihr gebildet, so wird sie meist sehr schnell durch nachfolgende Reaktionen umgesetzt (● Abb. 1.6). Spezialisierte Zellen können allerdings auch bestimmte Metaboliten in großen Mengen speichern.



● **Abb. 1.6** Die Hierarchie der molekularen Organisation in der Zelle

Zusammenfassung

- Die Zelle ist die kleinste noch selbstständig lebensfähige morphologische Einheit. Sie zeigt alle Eigenschaften des Lebens. Sie steht mit ihrer Umgebung in einem ständigen Stoff- und Informationsaustausch, sie kann sich teilen und dadurch vermehren. Grundsätzlich zu unterscheiden sind die Zellen der Prokaryonten (Procyte) und die Zellen der Eukaryonten (Eucyte). Zellen enthalten das Protoplasma und werden von einer Membran (Plasmamembran, Plasmalemma) umgeben. Im Protoplasma der Eucyten sind Zytoplasma und Zellkern zu unterscheiden. Ein Procyte besitzt an Stelle eines Zellkerns nur ein Kernäquivalent.
- Das Zytoplasma besteht aus dem Grundplasma oder Cytosol (Hyaloplasma) und darin eingebetteten Zellorganellen und Einschlüssen. Die wichtigsten Zellorganellen der Eukaryonten sind Mitochondrien, Dictyosomen, Endoplasmatisches Retikulum, Ribosomen, Mikrotubuli und bei Pflanzen zusätzlich Plastiden. Bei Prokaryonten sind von diesen Zellorganellen nur die Ribosomen vorhanden.
- Durch die Membransysteme der Zellorganellen wird die Zelle der Eukaryonten in zahlreiche Reaktionsräume (Kompartimente) gegliedert. Die Zelle der Prokaryonten ist nur geringfügig kompartimentiert. Sie besitzt als einziges Membransystem die Plasmamembran, die in manchen Fällen knäuel- oder lamellenartige Ausstülpungen erkennen lässt, denen spezielle Funktionen zukommen.
- Die am Aufbau der organischen Strukturen vorwiegend beteiligten Elemente sind Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff, Phosphor und Schwefel. Andere Elemente, die hauptsächlich in Form ihrer Ionen in den Zellen vorkommen, sind am Ablauf biophysikalischer Prozesse beteiligt, z. B. Mg^{2+} , Ca^{2+} , K^+ . Andere, nur in Spuren vorkommende Elemente sind z. B. Eisen, Kupfer, Mangan, Zink, Molybdän u. a.
- Ionen spielen in der Zelle eine Rolle bei der Regulation der Permeabilität, bei der Kontraktilität und bei Reizvorgängen. Darüber hinaus beeinflussen Ionen die Lösungseigenschaften vieler Zellbestandteile, die elektrische Ladung der Zelle und die Funktion von Makromolekülen und Organellen. In der Zelle wird ständig ein spezifisches Gleichgewicht verschiedener Ionen aufrechterhalten. Für die Pflanze sind Ionen wichtige Nährstoffe, die sie aus dem Boden aufnimmt.
- Den überwiegenden Teil der organischen Substanz eines Organismus stellen Makromoleküle, Proteine, Lipide, Polysaccharide und Nucleinsäuren. Niedermolekulare organische Substanzen sind in den Zellen nur in geringer Konzentration enthalten und werden im Zellstoffwechsel rasch umgesetzt.

Makromoleküle haben in allen Zellen die gleichen Funktionen. Die **Nucleinsäuren** dienen der **Speicherung und Übertragung der genetischen Information**. Die meisten **Proteine** der Zelle sind **Enzyme**, andere dienen als **Strukturelemente**. Proteine sind nach Struktur und Funktion die vielseitigsten Makromoleküle. Manchen Proteinen kommen auch **Speicherfunktionen** zu (z. B. Legumine, Prolamine, Ferritin). Die **Polysaccharide** haben hauptsächlich zwei Funktionen. In Form von **Stärke, Glykogen** u. a. dienen sie als **Speicherformen** für energieliefernde Prozesse. Andere Polysaccharide, z. B. **Cellulose**, sind **Strukturelemente** pflanzlicher Zellwände. Auch **Lipide** üben zwei grundsätzliche Funktionen aus. Einige sind **strukturelle Hauptbestandteile aller Biomembranen**, andere dienen als **Energiespeicher** für energieliefernde Prozesse in der Zelle.

Makromoleküle liegen im Protoplasma meist dispers verteilt vor und verleihen diesem so die Eigenschaften einer kolloidalen Lösung (Sol). Neben diesen Makromolekülen und ihren Grundbausteinen sind noch **anorganische Ionen** sowie **Wasser** an der stofflichen

Zusammensetzung der Zelle beteiligt. Außer den „primären“ Bestandteilen der Zelle enthält vor allem die Pflanzenzelle zahlreiche **Sekundärstoffe**, wie z. B. Alkaloide, Cardenolide oder Anthranolide.

1.2 Chemie, Struktur, Funktion von Zellwänden, Interzellulärsubstanz und Glykocalyx

1.2.1 Bakterien

Bakterien besitzen, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, eine **Zellwand**. Dieser Zellwand kann bei manchen Bakterien nach außen eine **Kapsel** aufgelagert sein. Nach innen grenzt an die Zellwand die **Plasmamembran**, die das **Zytoplasma** umhüllt. Im Zytoplasma befinden sich u. a. **Ribosomen** und ein **Nucleoid**. In manchen Fällen lassen sich in Bakterienzellen **Plasmide** nachweisen (● Abb. 1.5).

Kapseln

Manche Bakterien sind von einer Kapsel umgeben. Dies ist eine schleimartige Hülle, deren Dicke ein Mehrfaches des Durchmessers des Bakteriums betragen kann. Die Zusammensetzung der Kapsel ist artspezifisch.

Kapseln bestehen überwiegend aus Polysacchariden, z. B. bei Klebsiellen und Pneumokokken (◉ Abb. 1.7). Bei *Leuconostoc mesenteroides* besteht die Kapsel aus Dextran, einer Substanz, die als Plasmaersatzmittel oder als Analysehilfsmittel (Gelfiltration, Sephadex) Verwendung findet.

Auch Proteine und Polypeptide kommen als Kapselbestandteile vor. Bei Streptokokken besteht die Kapsel aus Hyaluronsäure. Die Kapsel der Milzbrandbazillen (*Bacillus anthracis*) besteht aus einem D-Glutaminsäure-Polypeptid.

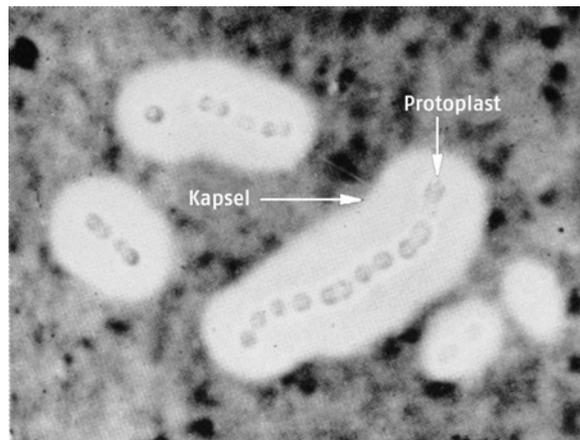
Kapselsubstanzen sind Träger von Antigenstrukturen. Es sind die Vi- bzw. K-Antigene. Sie erlauben eine serologische Typisierung. Innerhalb einer Art kann die chemische Zusammensetzung der Kapsel variieren, Stämme mit gleicher Kapselsubstanz bilden einen Typ. Bei Pneumokokken sind beispielsweise etwa 80 Kapseltypen bekannt, die sich serologisch unterscheiden lassen. Man kann daher nicht allgemein gegen Pneumokokken immunisieren, sondern nur gegen einen oder mehrere Stämme. Aktuelle Impfstoffe gegen bekapselte Pneumokokken sind polyvalent und enthalten Kapselpolysaccharide von bis zu 13 Serotypen.

Die Kapsel erfüllt vielfältige Funktionen:

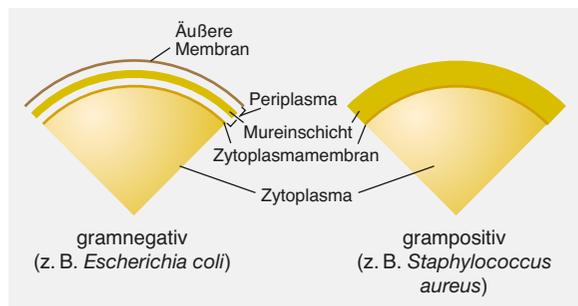
- Schutz vor Phagozytose,
- Schutz vor lytischen Enzymen,
- Schutz gegen Phagen,
- Antigenstrukturen (Vi, K).

Sie bietet den betreffenden Bakterien einen Schutz gegen Phagozytose. Dies trifft z. B. für Pneumokokken, Streptokokken der Typen A und C, Klebsiellen und *Haemophilus influenzae* zu. Es kommt dadurch zu einer Erhöhung der Virulenz. Daher die Bezeichnung Vi (Virulenz)-Antigene. Pneumokokken beispielsweise sind nur im bekapselten Zustand pathogen. Formen, die durch Mutation die Fähigkeit zur Kapselbildung verloren haben, werden rasch von Lymphozyten phagozytiert, d. h. ins Zellinnere aufgenommen und dadurch unschädlich gemacht. Bekapselte Formen dagegen werden nur schlecht phagozytiert und können sich so im Organismus schnell vermehren. Kapselbildung ist jedoch nicht in allen Fällen ein Zeichen von Virulenz. Vi- resp. K-Antigene sind je nach ihrer chemischen Natur thermolabil (Proteine) oder thermostabil (Polysaccharide).

Weiterhin bildet die Kapsel einen Schutz gegen das Eindringen von Phagen (Bakterienviren). Sie bietet auch einen Schutz gegen die Einwirkung von Lysozym und anderen lytischen Enzymen.



◉ Abb. 1.7 Pneumokokken mit Kapsel (× 200)



◉ Abb. 1.8 Schema des Baus gramnegativer und grampositiver Zellwände

Die Kapseln prägen auch den Kolonietyp. Stämme mit Kapseln bilden glatte Kolonien, sogenannte S-Formen (s, smooth), solche ohne Kapseln bilden raue Kolonien, sogenannte R-Formen (r, rough).

Zellwand

Die Zellwand der Bakterien hat sehr unterschiedliche Funktionen (■ Tab. 1.10). Sie verleiht den verschiedenen Bakterienarten ihre charakteristische Gestalt und bietet der Bakterienzelle die notwendige Stabilität gegen mechanische und osmotische Belastungen. Die Zellwände der Bakterien sind relativ feste, starre, zugleich aber auch elastische, mehrschichtige Strukturen (◉ Abb. 1.8). Sie sind aus mehreren makromolekularen Komponenten aufgebaut. Ihr Anteil am Trockengewicht der Bakterienzelle beträgt zwischen 20 und 30 %. Während des Wachstums eines Bakteriums ist sie in stetigem Aufbau und Umbau begriffen.

Darüber hinaus sind Bestandteile der Zellwand Antigenstrukturen, Phagenrezeptoren und Toxine (Endotoxine gramnegativer Bakterien; ► Kap. 7.1.3). Die Zellwand ist Angriffsort einiger Antibiotika. Darüber hinaus sind zahlreiche Enzyme in der Zellwand lokalisiert, z. B. auch solche, die ihren Träger Resistenz gegen Antibiotika verleihen (► Kap. 3.3.5).

Jede Bakterienzellwand besteht aus einer **Stüttschicht** und einer **plastischen Schicht**. Beide sind eng

Tab. 1.10 Funktionen der Bakterien-Zellwand

Schicht	Funktion
Lipopoly-saccharid-Schicht	Antigenstrukturen
	Phagenrezeptoren
	Permeationshindernis für Antibiotika
Mureinschicht	Form
	Mechanische Festigkeit
	Angriffsort von Antibiotika

miteinander verzahnt und durchdringen sich gegenseitig. Die Stützsicht (die **Mureinschicht**, das **Murein**) umgibt als geschlossener Beutel, als mehr oder weniger dichtes Netz (Sacculus) die Zelle.

Die plastische Schicht ist ein Komplex hochmolekularer Verbindungen. Es finden sich in ihr **Lipoproteine**, **Lipopolysaccharide**, **Proteine**, **Lipide**, **Polysaccharide** und **Teichonsäuren**. Die Beteiligung dieser Verbindungen am Aufbau der Zellwand ist bei den einzelnen Bakterienarten sehr unterschiedlich.

Grampositive Bakterien

Die Zellwand grampositiver Bakterien (► Kap. 7.1) erscheint im Elektronenmikroskop als etwa 30 nm dicke, kontrastreiche, mehrschichtige Hülle. Sie ist von der Plasmamembran durch eine transparente Zwischenschicht getrennt. In dieser Zwischenschicht sind verschiedene Enzymsysteme lokalisiert.

Die **Stützsicht** ist bei grampositiven Bakterien sehr **mächtig ausgebildet**, während die plastische Schicht vergleichsweise dünn ist. Neben **Murein** sind

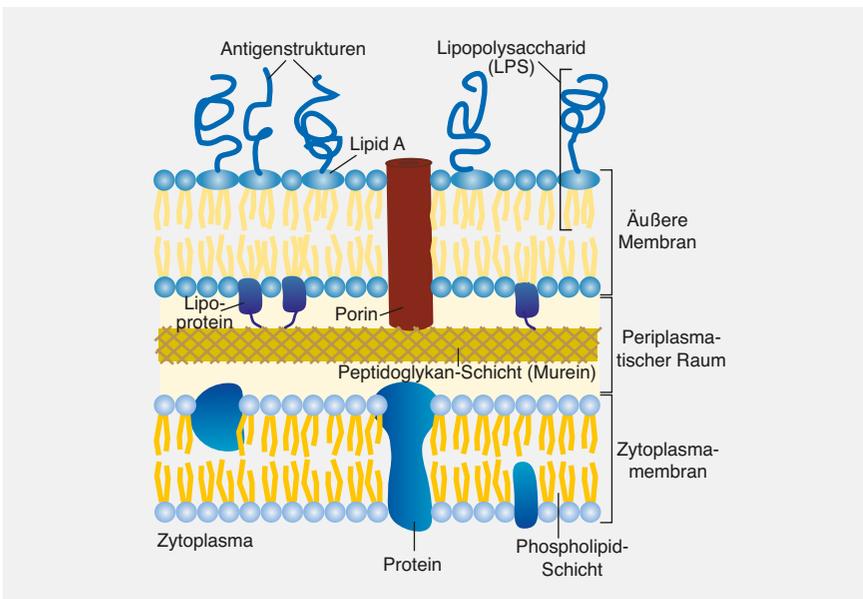
Teichonsäure und **Polysaccharide** die mengenmäßig am stärksten vertretenen Bausteine der Zellwand grampositiver Bakterien. Aber auch **Proteine** und **Lipide** kommen vor.

Gramnegative Bakterien

Die Zellwand gramnegativer Bakterien ist komplexer gebaut als die der grampositiven (◉ Abb. 1.9). Die Mureinschicht (Peptidoglykanschicht) ist nur einschichtig. Sie ist jedoch im Wesentlichen ebenso aufgebaut wie die Mureinschicht der grampositiven Bakterien.

Charakteristisch für die Zellwand gramnegativer Bakterien ist die sogenannte **äußere Membran**. Diese besteht aus Phospholipiden, Proteinen und dem Lipopolysaccharid (LPS, ◉ Abb. 1.9). Letzterem kommen ganz wesentliche Funktionen zu. Die „äußere Membran“ ist als Phospholipiddoppelschicht (Lipidmembran) ausgebildet. Sie enthält Porine. Diese bilden, in trimerer Anordnung wassergefüllte Poren mit einem Durchmesser von etwa 1 nm, die die lipophile Membran für kleine hydrophile Moleküle durchgängig machen. Hierdurch wird die „äußere Membran“ etwa 10-mal durchlässiger als die Plasmamembran. Die Selektivität der Porine ist gering. Meist unterscheiden sie sich nur hinsichtlich ihrer Eigenschaft entweder Kationen oder Anionen passieren zu lassen. Daneben finden sich in der „äußeren Membran“ hochspezifische Transportsysteme, darunter Siderophore. Dies sind Chelatbildner, die Eisen als Komplex gelöst halten. Sie sind außerordentlich wichtig für die Eisenversorgung schnell wachsender Bakterien. Sie können auch als Pathogenitätsfaktoren (► Kap. 7.1.3) betrachtet werden, wenn sie mit dem Wirtsorganismus um das Eisen konkurrieren.

In die Oberfläche der „äußeren Membran“ ist über das Lipid A der Lipopolysaccharid-Komplex gebunden



◉ Abb. 1.9 Bau der Zellwand gramnegativer Bakterien

(Abb. 1.9). Der Raum zwischen der „äußeren Membran“ und der Plasmamembran wird als **Periplasmatischer Raum** bezeichnet. In ihm ist die **Mureinschicht** angeordnet und über Proteine in der Plasmamembran und der „äußeren Membran“ verankert. Im Periplasmatischen Raum finden sich verschiedene lösliche Proteine, z.B. Enzyme zur Inaktivierung von Antibiotika (Kap. 3.3.5) und Enzyme zum Abbau hochmolekularer Nährstoffe, die als solche die Plasmamembran nicht durchdringen können.

Die Grundbausteine der Mureinschicht sind **Aminozucker** und **Aminosäuren**. Als Aminozucker lassen sich *N*-Acetylglucosamin (NAC) sowie *N*-Acetylmuraminsäure nachweisen. *N*-Acetylmuraminsäure ist der Milchsäure-Ether des *N*-Acetylglucosamins (Abb. 1.10).

MERKE Das Vorkommen von Aminosäuren auch in der *D*-Konfiguration ist charakteristisch für bakterielle Zellwände.

In der Mureinschicht sind die beiden Aminozucker alternierend β -1,4-glykosidisch miteinander verknüpft. Sie bilden lange Polysaccharidketten, die ringförmig die Bakterienzelle umgeben (Abb. 1.11). Jede Bakterienzelle wird von zahlreichen solcher Ringe umspannt. Diese Ringe werden zu den Zellenden hin fortlaufend kleiner.

MERKE *N*-Acetylglucosamin ist in der Natur weit verbreitet als Bestandteil natürlicher Polymere. Chitin, das hauptsächliche Strukturmaterial des Außenskeletts von Insekten, ist ausschließlich aus *N*-Acetylglucosamin aufgebaut. *N*-Acetylglucosamin findet sich auch in der Zellwand vieler Pilze und kommt in tierischem Bindegewebe vor. Die *N*-Acetylmuraminsäure findet sich dagegen nur als Bestandteil der Zellwand von Bakterien.

Während sich bei allen bisher untersuchten Bakterienarten diese beiden Aminozucker finden, lassen sich bei

unterschiedlichen Bakterienarten **verschiedene Aminosäuren** nachweisen. Als Beispiel soll im Folgenden nur der Bau der Stützschrift von *Staphylococcus aureus*, also eines grampositiven Bakteriums, geschildert werden. Hier finden sich an Aminosäuren in der Stützschrift *D*- und *L*-Alanin, *D*-Glutaminsäure, *L*-Lysin sowie Glycin.

Diese Aminosäuren sind in der Reihenfolge *L*-Alanin, *D*-Glutaminsäure, *L*-Lysin und *D*-Alanin jeweils zu Oligopeptiden verknüpft. Die Verbindung mit einer Polysaccharidkette erfolgt über den Lactat-Rest eines *N*-Acetyl-Muraminsäuremoleküls (Abb. 1.12). An jedem der Polysaccharidringe, die die Bakterienzelle umspannen, finden sich also zahlreiche Oligopeptidketten. Die Peptidketten zweier benachbarter Polysaccharidringe sind jeweils mithilfe eines **Pentaglycylglycin-Moleküls** untereinander quer vernetzt. Diese Verknüpfung erfolgt über die freie Aminogruppe des *L*ysins der einen Peptidkette zur freien Carboxylgruppe des endständigen *D*-Alanins der benachbarten Peptidseitenkette (Abb. 1.13). Durch diese Quervernetzung erhält die Stützschrift ihre Festigkeit.

Bei gramnegativen Bakterien fehlt das Zwischenstück des Pentaglycylglycin-Moleküls. Ihre Peptidseitenketten werden von der freien Aminogruppe einer Diaminosäure direkt zur Carboxylgruppe eines endständigen *D*-Alanins verbunden. Die Diaminosäure kann, wie bei grampositiven Bakterien, *L*-Lysin oder eine andere entsprechende Aminosäure sein.

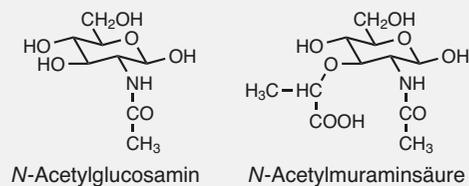
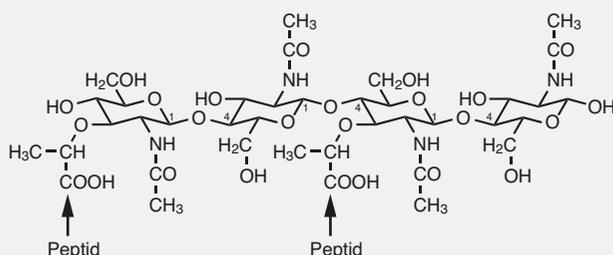
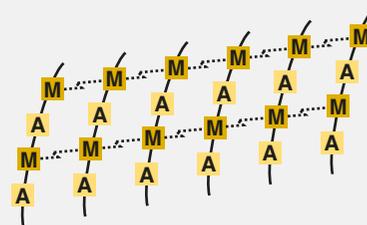


Abb. 1.10 Die beiden Aminozucker der Stützschrift der Bakterienzellwand

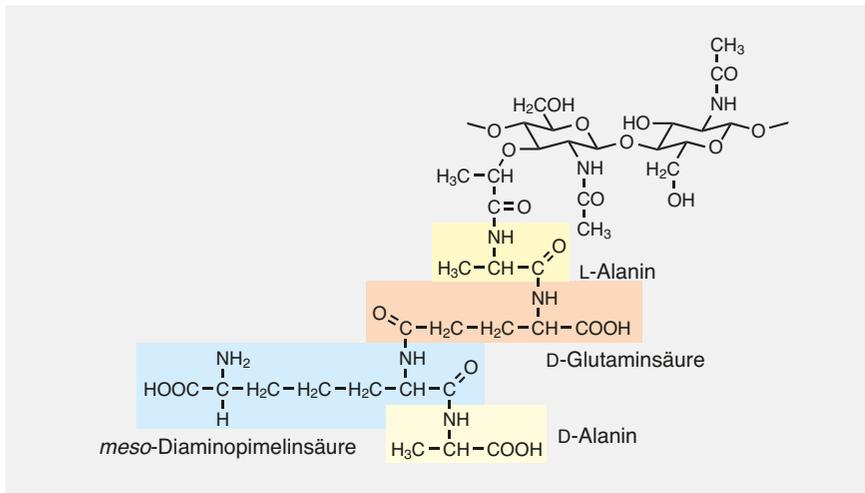


Verknüpfung von *N*-Acetylmuraminsäure (M) und *N*-Acetylglucosamin (A) im Murein

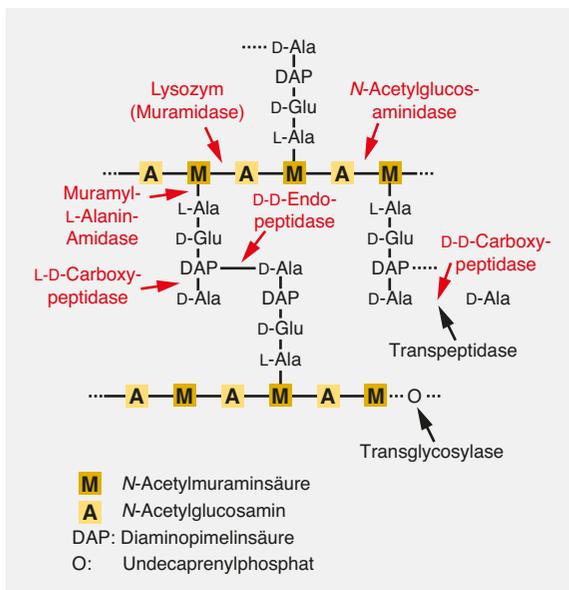


In der Mureinschrift bilden Polysaccharidketten aus *N*-Acetylmuraminsäure und *N*-Acetylglucosamin zahlreiche „Ringe“ um die Bakterienzelle (grabschematische Darstellung)

Abb. 1.11 Polysaccharidketten der Mureinschrift



● **Abb. 1.12** Mucopetideinheit (Peptidoglykan) aus einer Bakterienzellwand



● **Abb. 1.13** Struktur des Mureins von *Escherichia coli*. Die Angriffspunkte der spezifischen Murein-Hydrolasen sind rot hervorgehoben.

Die Mureinschicht besteht aus einem Glykopeptid und bildet ein Netzwerk, das die Bakterienzelle umgibt. Die relativ großen Maschen dieses Netzes werden von der plastischen Schicht der Zellwand sowie von der Plasmamembran ausgefüllt. Bei gramnegativen Bakterien bildet die Mureinschicht ein einschichtiges Netz, bei grampositiven eine mehrschichtige Schale.

Vermutlich hat jede Bakterienart ihr eigenes, spezifisches Murein. Die Unterschiede liegen in den Peptiden und Quervernetzungen sowie den Substituenten der Aminozucker.

Lysozym (*N*-Acetyl-Muramidase) bricht die glykosidische Bindung zwischen dem C-1 der *N*-Acetylmuraminsäure und dem C-4 des *N*-Acetylglucosamins. Hierdurch wird die Polysaccharidkette des Mureins zum

Disaccharid *N*-Acetylglucosamin-*N*-Acetylmuraminsäure abgebaut. Durch seine Fähigkeit, Peptidoglykane der bakteriellen Mureinschicht abzubauen und damit insbesondere grampositive Bakterien abzutöten, zählt Lysozym zu den wichtigsten, unspezifischen Abwehrmechanismen des menschlichen Organismus gegen Infektionen.

Biosynthese der Stützschiicht und Angriffsorte von Antibiotika

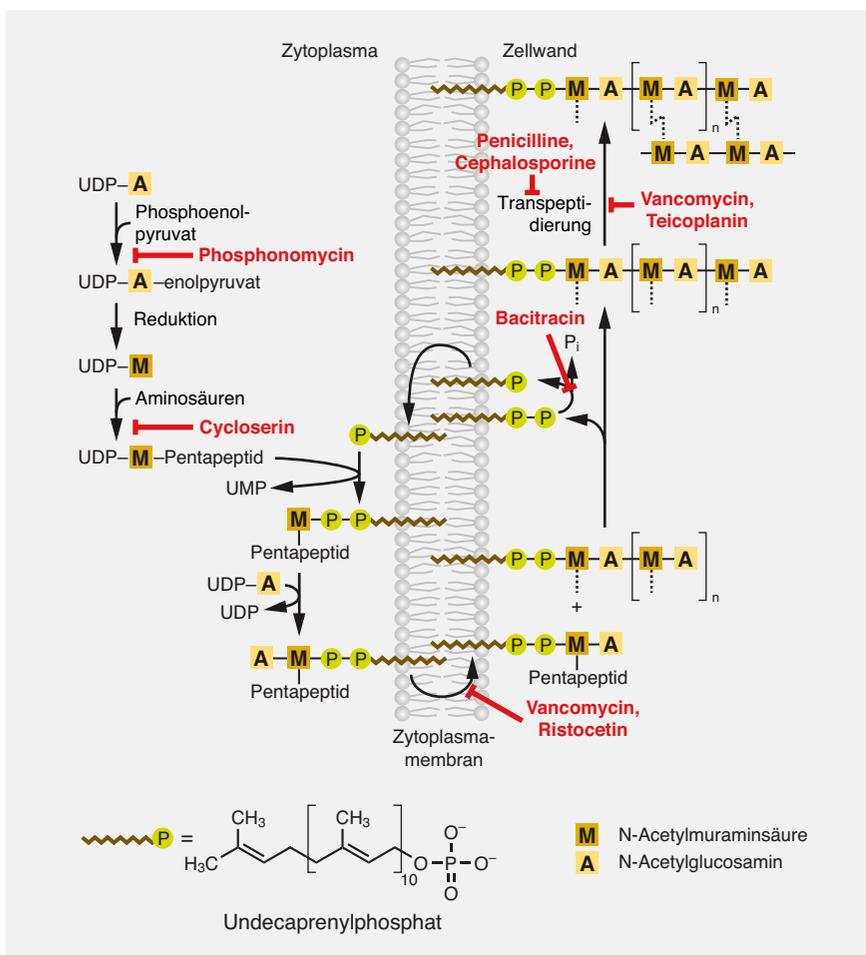
Die Stützschiicht muss während des Wachstums einer Zelle ständig erweitert werden. Sie wächst durch Einsetzen neuer Mucopolysaccharide. Dazu müssen die Peptidbrücken zwischen den Polysaccharidringen geöffnet werden. Die Bakterienzelle enthält Murein-Hydrolasen, die den Mureinsacculus auflösen können (● Abb. 1.13). Diese sind für das Wachstum der Bakterienzelle unentbehrlich. Wachstum und Teilung eines Bakteriums sind nur dann möglich, wenn gleichzeitig auch der Mureinsacculus erweitert wird. Hierzu müssen ständig Maschen im Netzwerk geöffnet werden, damit neue Mureinbausteine eingefügt werden können. Diese Auflösung des Netzwerkes des Mureins erfolgt ringförmig in der Mitte einer Bakterienzelle. Der Mureinsacculus wird damit in zwei Tochtersacculi geteilt. Im normalen Lebenszyklus eines Bakteriums halten sich Transpeptidasen und Hydrolasen das Gleichgewicht. Wird durch β -Lactamantibiotika die Transpeptidase aus diesem System „herausgefangen“, dann wird der Mureinsacculus einseitig von den Hydrolasen abgebaut und die Bakterienzelle platzt durch ihren Innendruck auf (● Abb. 1.16).

Die Biosynthese der Mureinschicht kann durch mehrere Antibiotika gestört werden, die in verschiedene Schritte der Biosynthese eingreifen (■ Tab. 1.11).

Der Aufbau der Grundbausteine für die Mureinschicht erfolgt teils im Zytoplasma, teils in der Plasmamembran. In der Zellwand werden diese dann zu Rin-

▣ **Tab. 1.11** Antibiotika, die die Biosynthese der Bakterienzellwand hemmen.

Antibiotikum	Funktion
Phosphonomycin	Hemmt die Verknüpfung von Phosphoenolpyruvat mit <i>N</i> -Acetylglucosamin
Cycloserin	Hemmt die Enzyme Alanin-Racemase und <i>D</i> -Alanin- <i>D</i> -Alanin-Synthetase und blockiert damit die Synthese des Muramylpentapeptids
Vancomycin, Ristocetin	Blockieren den Transport der Mureinvorstufen durch die Zytoplasmamembran
Bacitracin	Unterbricht den Polyrenolzyklus
Penicilline, Cephalosporine	Verhindern die Vernetzung der Mureinvorstufen mit dem Murein durch Hemmung der Transpeptidase



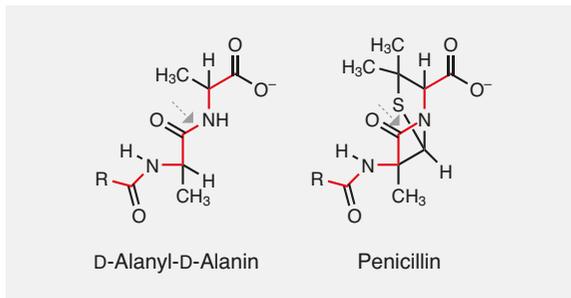
● **Abb. 1.14** Synthese der Peptidoglykanschicht. Die Angriffspunkte einiger Antibiotika sind hervorgehoben. Unten Undecaprenylphosphat ist wichtig für den Transport der Vorstufen durch die Plasmamembran.

gen polymerisiert und mit schon bestehenden Teilen der Mureinschicht vernetzt. Dieser letzte Schritt der Biosynthese der Mureinschicht wird von Penicillinen und Cephalosporinen blockiert.

Biosynthese der Grundbausteine im Zytoplasma

Im Zytoplasma erfolgt die Synthese des *N*-Acetylglucosamins (● Abb. 1.14). Es liegt als Uridin-diphosphat-*N*-acetylglucosamin vor. Ein Teil dieser Moleküle wird mit Milchsäure zur Muraminsäure verknüpft. Hierbei wird

jeweils ein Molekül **Phosphoenolpyruvat** mit der Hydroxylgruppe am C-3 des Glucosamins verbunden. Bereits dieser Schritt der Biosynthese kann durch ein Antibiotikum, das **Phosphonomycin**, gehemmt werden. Schrittweise werden dann *L*-Alanin, *D*-Glutaminsäure und *L*-Lysin mit der Muraminsäure verknüpft. Die Peptidseitenkette wird vervollständigt durch die Verbindung mit einem *D*-Alanin-Alanyl-Dipeptid. Die Synthese dieses Peptids erfolgt durch eine **Alanin-Racemase** und eine ***D*-Alanin-*D*-Alanin-Ligase**. Beide



● **Abb. 1.15** β -Lactamantibiotika (Penicilline, Cephalosporine) besitzen eine Strukturähnlichkeit mit D-Alanyl-D-Alanin, dem eigentlichen Substrat der Transpeptidase. Sie werden daher vom Enzym als „Substrat“ erkannt und umgesetzt. Bei der Reaktion mit Penicillin spaltet die Transpeptidase in Analogie zur Spaltung der D-Alanyl-D-Alanin-Peptidbindung die β -Lactambindung im Penicillinmolekül. Es entsteht ein Penicilloyl-Transpeptidase-Komplex. Dieser kovalente Komplex kann nicht weiter reagieren. Die Transpeptidase wird so durch Penicillin „abgefangen“. Die Pfeile zeigen die Bindungen, die von den Transpeptidasen gespalten werden.

Enzyme werden durch Cycloserin gehemmt. In Gegenwart von Cycloserin kann also die Peptidseitenkette der Muraminsäure nicht aufgebaut werden. Damit ist die Synthese einer weiteren Muraminvorstufe, des Uridinphosphat-Muramylpentapeptids, beendet. N-Acetylglucosamin und das Muramylpentapeptid werden im Zytoplasma über β -1,4-glykosidische Bindungen verknüpft. Dabei können höher molekulare Komplexe beider Grundbausteine entstehen. Diese sind an UDP gebunden.

Transport durch die Plasmamembran

Die Biosynthesestufen müssen nun durch die Plasmamembran in die Zellwand transportiert werden. Dazu werden sie durch ein membranständiges Enzym mit einem Lipid verknüpft. Dies ist der Phosphatester eines polyisoprenen Alkohols, das **Undecaprenol** (Bactoprenol, ● Abb. 1.14). Unter Abspaltung von Uridinmonophosphat wird Muramylpentapeptidphosphat mit Undecaprenylphosphat verbunden. Membranenzyme katalysieren die Anknüpfung von fünf Glycinmolekülen an das Muramylpentapeptid. Gebunden an Undecaprenylphosphat können die Muraminvorstufen durch die Plasmamembran transportiert werden. Der Transport durch die Membran wird durch **Vancomycin** gehemmt. Vancomycin bindet zudem fest an die D-Ala-D-Ala-Enden der zur Quervernetzung anstehenden Peptidoglykaneinheiten der bakteriellen Zellwand, außerdem wird die Peptidoglykan-Synthese gehemmt.

Auf der Außenseite der Plasmamembran wird Undecaprenyldiphosphat abgespalten. Die Mureinbausteine werden in die Zellwand eingebaut. Undecaprenyldiphosphat wird in der Plasmamembran gespalten in

Undecaprenylphosphat und Phosphat. Hierdurch wird Undecaprenylphosphat wieder frei für den Transport weiterer Mureinbausteine durch die Plasmamembran. Die Spaltung des Undecaprenyldiphosphats wird durch **Bacitracin** gehemmt. Bacitracin unterbricht damit den Undecaprenylzyklus. Wenn Undecaprenylphosphat nicht mehr regeneriert werden kann, wird in der Folge der Transport der Mureinvorstufen durch die Plasmamembran unterbunden.

Einbau der Vorstufen in die Zellwand

In der Zellwand erfolgt nun der Einbau der Mureinvorstufen in das bereits vorhandene Mureinmolekül. Hierzu müssen die neu einzubauenden Teile mit bereits vorhandenem Murein verknüpft werden. Dies erfolgt über die freie Aminogruppe des endständigen Glycins und die freie Carboxylgruppe des endständigen Alanins zweier Peptidseitenketten. Diese Quervernetzung wird durch das Enzym Transpeptidase katalysiert, das in der Zellwand lokalisiert ist. Es spaltet das endständige D-Alanin des Muramylpentapeptids ab und knüpft die Peptidbindung zwischen zwei Peptidseitenketten (● Abb. 1.15).

Die Abspaltung des endständigen Alanins kann auch durch D,D-Carboxypeptidasen erfolgen. Im Gegensatz zur Transpeptidase kann dieses Enzym keine neue Peptidbindung knüpfen, sondern lediglich das endständige D-Alanin von der Vorstufe abspalten. Beide Enzyme werden durch **Penicilline** und **Cephalosporine** gehemmt. Diese Antibiotika **blockieren** damit die **Quervernetzung der neuen Mureinbausteine mit dem Murein**, den letzten Schritt in der Biosynthese der Stüttschicht. Bei der Hemmung der Transpeptidase und der Carboxypeptidase durch Penicilline und Cephalosporine handelt es sich um kompetitive Hemmungen aufgrund der Strukturähnlichkeit dieser Antibiotika mit D-Alanyl-D-Alanin (● Abb. 1.15). Viele Bakterien enthalten mehrere Transpeptidasen, die vermutlich an unterschiedlichen Teilprozessen des Wachstums beteiligt sind.

Weitere Penicillin- bzw. allgemeiner β -Lactamantibiotika-empfindliche Enzyme, nämlich die D,D-Endopeptidasen, hydrolysieren die D-Ala-m-A₂pm-Peptidbindungen (● Abb. 1.13), die von den Transpeptidasen geknüpft werden.

Die Hemmung der Biosynthese der Stüttschicht verläuft bei gramnegativen und grampositiven Bakterien nach den gleichen Prinzipien, da auch die Biosyntheseschritte bei beiden Bakteriengruppen im Wesentlichen gleich sind.

Dass gramnegative Bakterien dennoch von manchen der hier aufgeführten Antibiotika, z. B. den Engspektrumpenicillinen, nicht angegriffen werden können, hat folgende Ursachen: Manche Penicilline, z. B. **Penicillin G**, vermögen nicht die dickere plastische Schicht der

Zellwände gramnegativer Bakterien zu durchdringen. Sie können also gar nicht an den Ort ihrer Wirkung gelangen. Erst wenn polare Gruppen in das Molekül eingeführt werden, z. B. die Aminogruppe beim **Ampicillin**, oder die Carboxylgruppe beim **Carbenicillin**, vermögen solche Penicilline, ebenso wie die Acylureidopenicilline, auch die plastische Schicht gramnegativer Bakterien zu durchdringen. Dies sind Penicilline mit einem erweiterten Wirkungsspektrum. Sie zählen zu den sogenannten Breitspektrumantibiotika.

■ **MERKE** Antibiotika, die in die Biosynthese der Zellwand eingreifen, sind nur gegen wachsende Bakterien wirksam, also solche, bei denen die Biosyntheseprozesse gerade ablaufen.

Der Verlust der Zellwand führt in der Regel zum Zelltod. Solche Antibiotika, z. B. die Penicilline, wirken bakterizid. In gewissen Fällen können Bakterien jedoch auch ohne Zellwand überleben, als amöboide Zellen, ohne feste Gestalt, sogenannte Listerformen. Nach Absetzen des Antibiotikums regenerieren diese Formen ihre Zellwand und vermehren sich wieder. Dies kann Grundlage von Rezidiven (Krankheitsrückfällen) sein. Es gibt auch einige wenige, von Natur aus wandlose Bakterien, die Mykoplasmen. Sie verursachen Krankheiten bei Tieren und Pflanzen und finden sich auch beim Menschen. Zu den Mykoplasmen zählen die kleinsten zellulären Lebewesen. Sie sind mit 100 nm Durchmesser kleiner als Pockenviren.

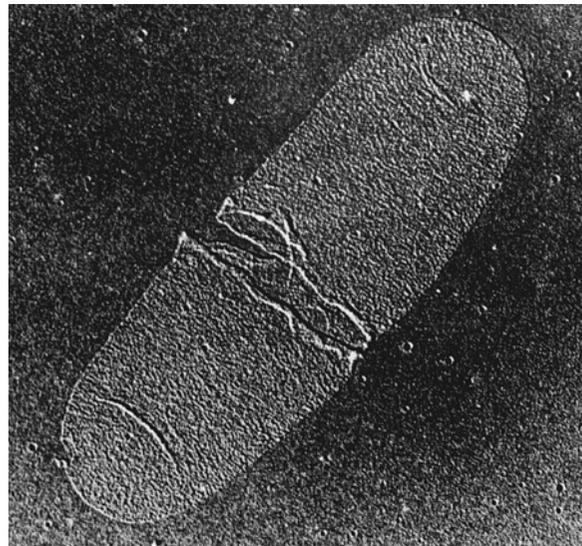
Antigenstrukturen, Phagenrezeptoren und Toxine in der Zellwand

Auf der Oberfläche grampositiver und gramnegativer Bakterien finden sich Strukturen, die als Antigene wirken. Es sind die sogenannten **O-Antigene**. Auch finden sich Phagenrezeptoren, d. h. spezifische Bindungsstellen für Bakterienviren. Vor allem bei gramnegativen Bakterien wirken manche Zellwandbestandteile als Toxine.

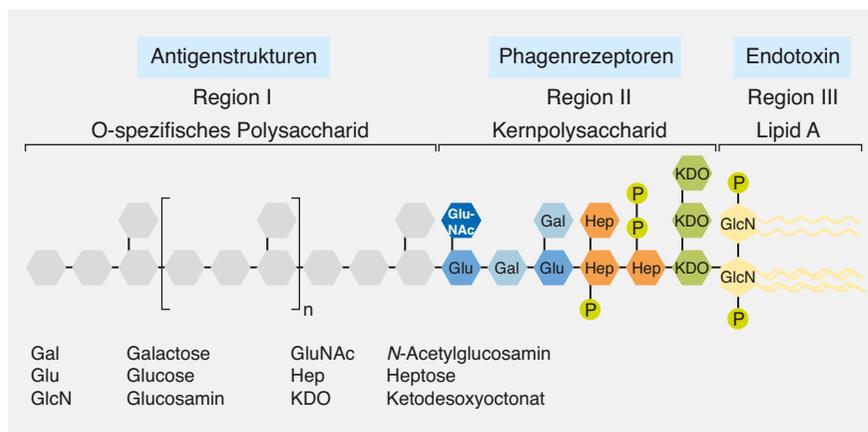
Gramnegative Bakterien

In den äußeren Oberflächenschichten der plastischen Schicht gramnegativer Bakterien finden sich Lipopolysaccharid-Komplexe als Träger der antigenen Eigenschaften der Zellwand. Am besten untersucht sind die Lipopolysaccharid-Komplexe (LPS) von Salmonellen. Ein solcher Komplex besteht aus langkettigen Heteropolymeren, auf denen sich chemisch und funktionell drei Regionen unterscheiden lassen (● Abb. 1.17).

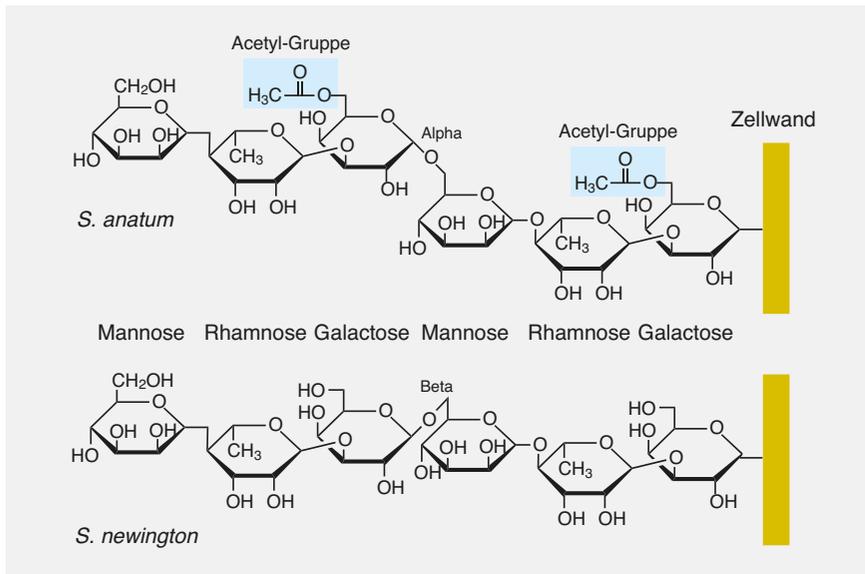
Die **Region I**, der äußerste Abschnitt, besteht aus sich wiederholenden Einheiten von Oligosacchariden aus Dreier- und Fünferkombinationen verschiedener spezifischer Zuckermoleküle, die in spezifischer Reihenfolge miteinander verknüpft sind. Diese Oligosaccharideinheiten sind Bestandteile der Oberfläche der Bakterienzellwand. Es sind die antigenen Determinan-



● **Abb. 1.16** Mureinsacculus einer Penicillin-lysierten *Escherichia coli*-Zelle. Man erkennt deutlich, dass die Mureinhydrolasen den Mureinsacculus nur in der Mitte der Bakterienzelle ringförmig auftrennen. Elektronenmikroskopische Aufnahme eines isolierten Mureinsacculus bei einer Vergrößerung von $5,4 \times 10^6$. Aufnahme H. Frank



● **Abb. 1.17** Schema des Lipopolysaccharid-Komplexes in der Zellwand von gramnegativen Bakterien. Die genaue Chemie des Lipid-A- und des Polysaccharidanteils ist von Spezies zu Spezies unterschiedlich, vor allem der O-spezifischen Seitenkette.



● **Abb. 1.18** Antigenstrukturen von *Salmonella*-Serotypen

ten, die Haptene der Körper- oder O-Antigene der Bakterienzellwand, die im Säugetierorganismus die Bildung von O-spezifischen Antikörpern auslösen. Wegen ihrer Polysaccharidnatur sind diese Antigene der Bakterienzellwand thermostabil.

Die O-spezifische Oligosaccharidkette von *Salmonella newington* besteht z. B. aus 10–20 sich wiederholenden Einheiten von Trisacchariden. Ein solches Trisaccharid setzt sich jeweils aus Mannose, Rhamnose und Galactose zusammen.

Infolge der großen Variationsmöglichkeiten in der chemischen Zusammensetzung der Oligosaccharide, in der Sequenz der Zuckerbestandteile und der Art der Bindung der Zucker gibt es eine große Zahl von unterschiedlichen O-Antigenen mit unterschiedlicher serologischer Spezifität. Die Unterschiede in der Zusammensetzung der O-Antigene sind ebenfalls **Grundlage** für eine **Typendifferenzierung** innerhalb einer Bakterienart (● Abb. 1.18). Die O-spezifischen Seitenketten können durch Mutation verändert werden, auch die Aufnahme von Phagennukleinsäure in das Genom eines Bakteriums kann zu einer Veränderung der O-Antigene führen.

Die **Region II** eines LPS besteht ebenfalls aus einem Oligosaccharid. Es besteht aus fünf oder mehr Zuckermolekülen und wird als Core- oder Kernpolysaccharid bezeichnet. Bei Salmonellen besteht es z. B. aus Ketodesoxyoctonat und einer Folge von Heptosen, Glucose, Galactose und Glucosamin. Solche Core-Polysaccharide können als Phagenrezeptoren fungieren.

Die **Region III** des LPS besteht aus einem Lipidpolysaccharidprotein, dem sogenannten Lipid A. Es ist über die Ketodesoxyoctonsäure gebunden. Dieses Lipid A wirkt im Säugetierorganismus als Toxin. Es handelt sich um die **Endotoxine gramnegativer Bakterien**.

Beim Absterben von Bakterienzellen (Zell-Lyse) wird der LPS-Komplex freigesetzt. Die endotoxische Wirkung ist jedoch nur auf den Lipoid-A-Anteil zurückzuführen. Die wichtigste Reaktion des Körpers auf Endotoxine ist das Fieber. Auf diese **pyrogene Wirkung der Endotoxine** lassen die **Arzneibücher Injektabilia** prüfen.

Das Lipid A ist ein Phospholipid, das bei den verschiedenen Arten der gramnegativen Keime ähnlich aufgebaut ist. Deshalb ist auch die toxische Wirkung der Endotoxine im Prinzip übereinstimmend.

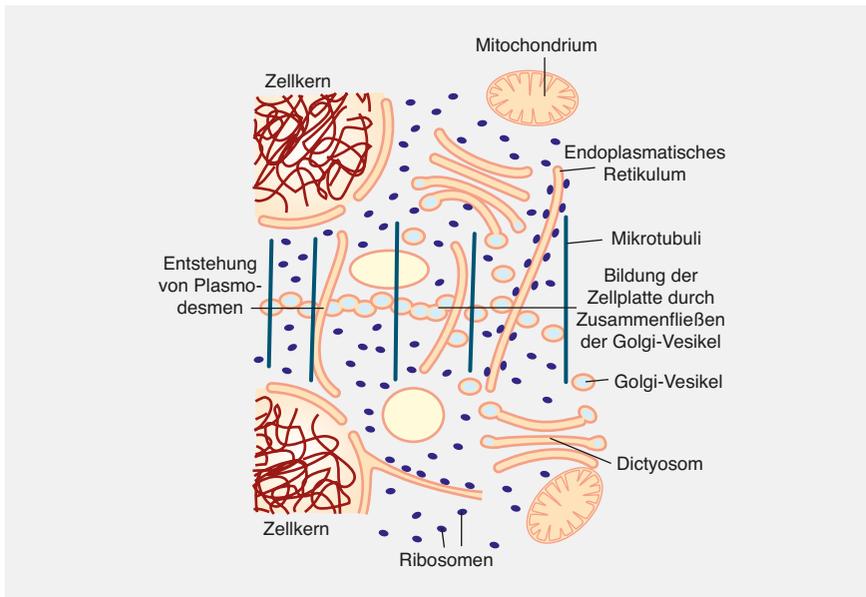
Grampositive Bakterien

Bei grampositiven Bakterien spielen Verbindungen der Teichonsäure in der Zellwand die Rolle von Antigenstrukturen und Phagenrezeptoren.

Teichonsäuren bestehen aus Ketten von Ribit- oder Glycerol-Molekülen, die über Phosphodiesterbindungen miteinander verknüpft sind. Weiter enthalten alle Teichonsäuren D-Alanin. Als zusätzliche Komponenten können Mono-, Di- oder Trisaccharide aus Glucose, N-Acetylglucosamin, Galactose oder Mannose enthalten sein. Über Phosphodiesterbindungen sind die Teichonsäuren mit Murein verbunden. Sie sind innerhalb oder zu beiden Seiten der Stützschicht lokalisiert.

1.2.2 Pflanzen

Alle pflanzlichen Zellen sind von einer Zellwand umgeben. Sie verleiht der Zelle die **äußere Form** und gibt ihr die notwendige **mechanische Festigkeit**. Die Zellwände Höherer Pflanzen lassen sich in vier Schichten, nämlich **Mittellamelle**, **Primärwand**, **Sekundärwand** und **Tertiärwand** unterteilen.



● **Abb. 1.19** Bildung der neuen Zellwand. Im Phragmoplasten bilden sich durch Zusammenfließen von Golgi-Vesikeln die Mittellamelle und die Zytoplasmamembranen der beiden neuen Zellen. Mikrotubuli sind ebenfalls beim Aufbau der Zellplatte beteiligt.

Bildung einer neuen Zellwand

Der **Aufbau einer neuen Wand** erfolgt durch den **Phragmoplasten**. Dies ist ein Plasmakörper in der Äquatorialebene einer Zelle, die sich im Endstadium der Kernteilung befindet. Im Phragmoplasten finden sich zahlreiche, parallel gerichtete Mikrotubuli. In der Umgebung des Phragmoplasten sind zahlreiche Dictyosomen zu beobachten. Von diesen werden mit **Protopektinen** gefüllte Vakuolen, die **Golgi-Vesikel** abgeschieden. In der Telophase wird die Bildung einer neuen Zellwand erkennbar. Kleine, färbare, halbflüssige, zunächst nicht zusammenhängende **Golgi-Vesikel** lassen sich in der Äquatorialebene der Zelle nachweisen. Diese fließen schließlich zusammen. Der Inhalt der Golgi-Vesikel bildet die **Zellplatte** aus Pektin. Die Membranen der Golgi-Vesikel fließen zur Plasmamembran beiderseits der Zellplatte zusammen. Die Zellplatte bildet die erste Trennungsschicht zwischen den beiden Tochterzellen. Sie wird von Kanälen des Endoplasmatischen Retikulums durchzogen, die in der fertigen Zellwand die **Plasmodesmata** bilden, die mehr oder weniger deutlich im Lichtmikroskop als **Tüpfel** sichtbar sind (●Abb. 1.19). Noch während des Wachstums der Zellplatte wird von beiden Tochterzellen weiteres Zellwandmaterial auf sie aufgelagert. Es entstehen so beidseitig der Zellplatte die Primärwände. Sie schließen die Zellplatte zwischen sich ein. Diese wird im weiteren Verlauf der Zellwandbildung zur **Mittellamelle**.

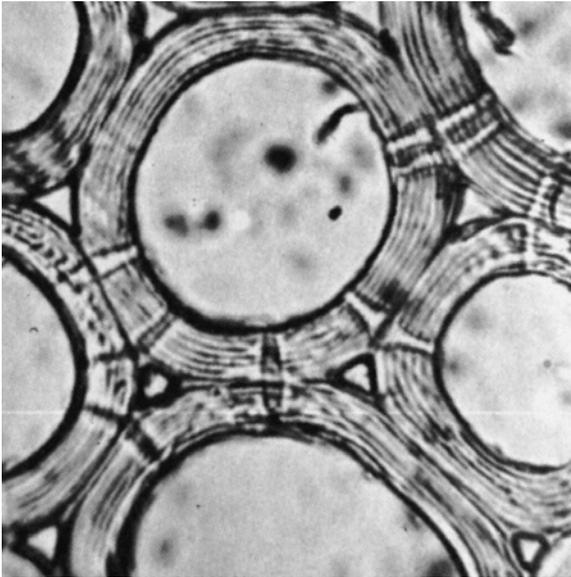
Eine besondere Rolle bei der Bildung der Zellplatte spielen **Mikrotubuli**, die in einem Doppelring an jeder Seite der Teilungsebene angeordnet sind. Sie leiten die Golgi-Vesikel nach innen, bis diese die Teilungsebene erreichen. Dort fusionieren die Golgi-Vesikel miteinander, bilden so die Zellplatte, sowie zu beiden Seiten davon die Plasmamembran. Der Ring aus Mikrotubuli

bewegt sich kreisförmig nach außen, während die Golgi-Vesikel weiterhin Vorstufen zur wachsenden Zellplatte hinzufügen. Schließlich fusioniert die Zellplatte mit der Zellwand der Mutterzelle und trennt damit die zwei durch die Zellteilung entstandenen Tochterzellen.

Die **Dictyosomen** des Golgi-Apparats (►Kap. 1.4.5) bilden und sezernieren auch die Polysaccharide der Grundsubstanz der pflanzlichen Zellwand, Primär- und Sekundärwand, liefern also Hemicellulosen und Pektine.

Die in diese Grundsubstanz eingebauten **Cellulosefibrillen** werden jedoch **nicht vom Golgi-Apparat geliefert**. Cellulose wird von einem Enzymkomplex, der **Cellulose-Synthetase** synthetisiert. Dieser Enzymkomplex ist an die Plasmamembran der Zelle gebunden. Zuckernukleotide aus dem Cytosol, hauptsächlich UDP-Glucose, werden durch die Plasmamembran nach außen transportiert und durch die Cellulose-Synthetase an der Außenfläche der Plasmamembran zu Cellulose verknüpft. Neu gebildete Celluloseketten lagern sich sofort zu Mikrofibrillen zusammen und bilden so eine Schicht auf der Plasmamembran. Da die Celluloseschichten an der Außenseite der Plasmamembran gebildet werden, wird jede neue Wandlamelle unter der vorherigen abgeschieden. Die sekundäre Zellwand besteht daher aus konzentrisch angeordneten Lamellen. Diese schichtweise Verdickung der Celluloseschichten wird als **Appositionswachstum** bezeichnet. Die Schichtung der pflanzlichen Sekundärwände ist im Lichtmikroskop zu erkennen (●Abb. 1.20).

Die Zellwand wird von zahlreichen Poren, den **Tüpfelkanälen** durchzogen (●Abb. 1.20). Durch diese Tüpfelkanäle ziehen sich das Endoplasmatische Retikulum und andere Bestandteile des Protoplasmas hindurch



◉ **Abb. 1.20** Zellen mit verdickten Wänden, deren Schichtung deutlich zu erkennen ist (Sekundärwände). Die Wände sind von Tüpfeln durchbrochen. Nultsch, Grahle 1968

und vernetzen so die Protoplasten benachbarter Zellen. Diese Plasmastränge, die Plasmodesmata, verbinden also die Protoplasten eines Gewebes zu einem gemeinsamen Protoplasten, dem **Symplasten**. Die Plasmodesmata bilden somit Transportwege für den Stofftransport zwischen den Zellen eines Gewebes.

Auch Pflanzenviren, z. B. das Tabakmosaikvirus, können sich über die Plasmodesmata von Zelle zu Zelle ausbreiten.

Der pflanzlichen Zellwand kommen also Trenn- und Transportfunktionen zu. Die Transportfunktion der Zellwand äußert sich auch im extrazellulären Wasser- und Stofftransport. Diesem liegen Diffusionsvorgänge zugrunde. Er kann durch Ausbildung besonderer Wandstrukturen gelenkt und geregelt werden.

Schichtenbau der Zellwand

Die Zellplatte bildet in der fertigen Zellwand die **Mittellamelle** (◉ Abb. 1.21), die die einzelnen Zellen eines Gewebes zusammen hält. Sie besteht aus **Pektinen** und erscheint im Elektronenmikroskop homogen. Auf die Mittellamelle lagern die beiden neu entstandenen Zellen beidseitig ihre Primärwand auf. Dies erfolgt bereits während des Wachstums der Zellplatte. Die **Primärwand** bildet eine feine elastische, verformbare Haut. Sie wird aus **Pektin** und **Hemicellulosen** aufgebaut, ist also chemisch ähnlich zusammengesetzt wie die Mittellamelle. In diese Grundsubstanz (Matrix) aus Pektin und Hemicellulosen sind miteinander verflochtene, submikroskopische Cellulosefibrillen als Gerüstsubstanz eingestreut (**Streutextur**). Die Primärwand ist elastisch und dehnbar und kann sich der Größenzunahme beim

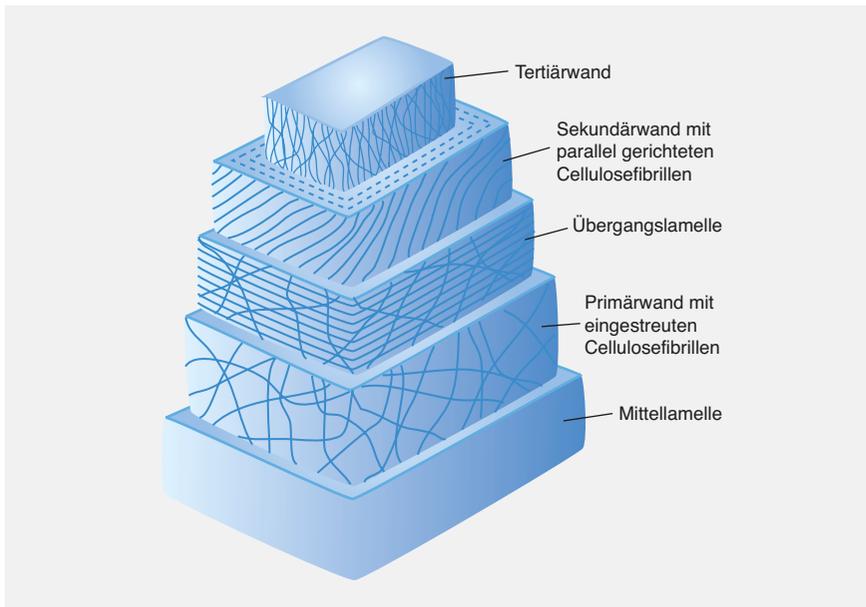
Wachstum der Zelle anpassen. Nach Erreichen der endgültigen Zellgröße verbinden Proteine die eingestreuten Cellulosefibrillen und stabilisieren so die Primärwand. Beteiligt an diesem Stabilisierungsprozess sind u. a. hydroxyprolinreiche Glykoproteine (HPRG, siehe unten).

Gegen Abschluss des Streckungswachstums der Zelle wird auf die Primärwand eine Verdichtungsschicht abgelagert, die **Sekundärwand** als eigentliche **Festigungsschicht der Zellwand**. In der Sekundärwand herrschen die **Cellulosefibrillen** vor, der Anteil der Grundsubstanz (Matrix) tritt zurück. Die Cellulosefibrillen sind hier parallel gelagert und verkleben streckenweise miteinander. Dies verleiht der Sekundärwand eine **Paralleltexur**. Die Fibrillen verlaufen meist schraubenförmig um das Zell-Lumen herum (Schraubentextur). Das wird vor allem in den Ring- und Schraubenverdickungen der Tracheiden und Gefäße deutlich (► Kap. 2.1.5). Die Sekundärwände pflanzlicher Zellen können, besonders bei Steinzellen oder Faserzellen, erhebliche Stärke erreichen. Die Sekundärwand weist immer einen **Schichtenbau** auf. Dieser äußert sich in einer mikroskopisch sichtbaren **Lamellenstruktur** der Sekundärwand. Besonders deutlich ist dies bei Sklerenchymfasern zu erkennen. Die einzelnen Schichten werden nacheinander durch **Appositionswachstum** aufgelagert. Die Strichrichtung der Fibrillen der verschiedenen Lamellen verkreuzt sich meist, wodurch die Sekundärwand zusätzlich verfestigt wird. In der Sekundärwand lagern sich kettenförmig verknüpfte Cellulosemoleküle zu einem Mizellarstrang (Elementarfibrille) zusammen. In manchen Abschnitten des Mizellarstrangs sind die Cellulosemoleküle so geordnet, dass sich die Struktur eines Kristallgitters ergibt. Diese Bereiche werden als Mizellen bezeichnet. Sie wechseln mit weniger geordneten Abschnitten der Mizellarstränge ab.

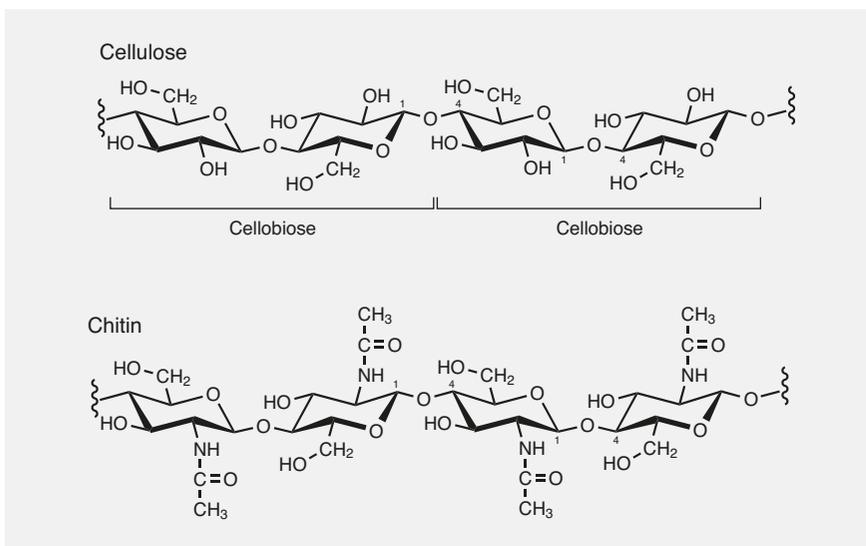
Mehrere **Mizellarstränge** lagern sich zu einer **Mikrofibrille** zusammen. Die Zwischenräume zwischen den Mikrofibrillen sind die **Intermizellarräume**. Sie sind für Wasser und kleinere Moleküle zugänglich. Die Mikrofibrillen können sich zu **Makrofibrillen** zusammenlagern. Die Art der Anordnung der Mikrofibrillen in einer Ebene wird als **Textur** bezeichnet.

Durch den Aufbau aus Fibrillen ergibt sich in der Zellwand ein System feiner Kapillaren, wo Wasser, Ionen und kleinere Moleküle aufgenommen und geleitet werden können.

Der Sekundärwand ist schließlich eine innere, sehr **dünne Tertiärwand**, aufgelagert. Ähnlich der Primärwand besteht sie zum großen Teil aus Pektinen als Grundsubstanz. In die Tertiärwand sind wieder Fibrillen eingelagert. Im Gegensatz zur Primärwand sind die Fibrillen hier jedoch parallel geschichtet, weisen also wie in der Sekundärwand eine Paralleltexur auf.



● **Abb. 1.21** Schema des Schichtenbaus der pflanzlichen Zellwand



● **Abb. 1.22** Gerüstsubstanzen pflanzlicher und pilzlicher Zellwände

■ **MERKE** Die pflanzliche Zellwand besteht aus einer gelartigen Grundstruktur (Matrix), in die mehr oder weniger dicht Cellulosefibrillen eingelagert sind. In der Zellwand der Pflanze finden sich Cellulose, Pektine, Hemicellulosen und Polypeptide.

In der lebenden Zelle ist die Zellwand durch Wasser stark gequollen. Sie erlaubt im Gegensatz zur Plasmamembran die freie Diffusion von Wasser und Ionen und ist für im Wasser gelöste Stoffe permeabel (freier Diffusionsraum).

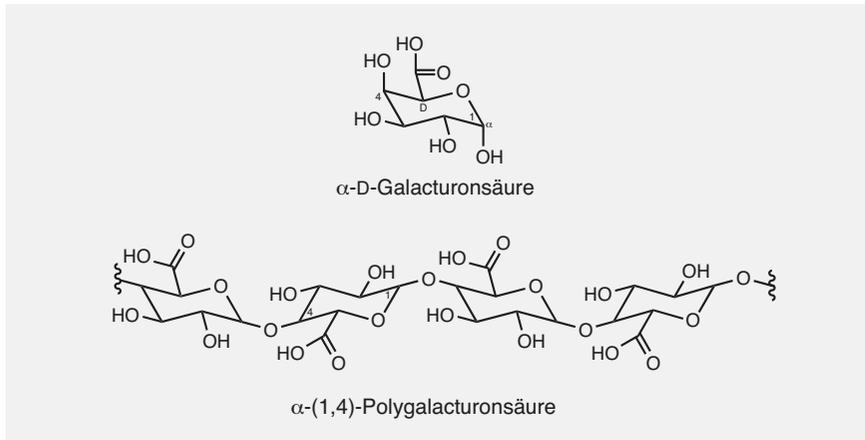
Durch sekundäre Ein- und Auflagerungen, also **Inkrustierungen** und **Adkrustierungen**, werden Struktur und Eigenschaften der Zellwand stark verändert.

Die chemische Zusammensetzung der pflanzlichen Zellwand

Gerüstsubstanzen

Die wichtigste pflanzliche Gerüstsubstanz ist die **Cellulose**. Dies ist eine hochpolymere Verbindung, die sich aus Glucosemolekülen zusammensetzt, die 1,4- β -glykosidisch miteinander zu langen, gestreckten Ketten verknüpft sind. Die Ketten- oder Fadenmoleküle der Cellulose kommen in der Natur nie frei vor, sondern stets in einem Kettengitterverband. Große Teile dieses Verbandes sind kristallin angeordnet (Mizellen). In den Sekundärwänden von Pflanzenfasern sind etwa 70 % der Ketten kristallin geordnet und etwa 30 % ungeordnet.

Die Cellulose kommt in allen Zellwänden von höheren Pflanzen vor, ebenso in den Zellwänden der Grünalgen. Auch bei Rot- und Braunalgen ist sie verbreitet



● **Abb. 1.23** Grundsubstanzen pflanzlicher Zellwände

(Zellwände von Algen ▶ Kap. 10 und ▶ Kap. 11). Die Zellwände von Pilzen enthalten entweder Cellulose oder Chitin als Gerüstsubstanz (● Abb. 1.22).

Grundsubstanzen

Neben der Cellulose kommen, sowohl in der Primär- als auch in der Sekundärwand, Heteropolymere vor, die man den zwei Polysaccharidklassen **Pektinstoffe** und **Hemicellulosen** zuordnet.

Pektinstoffe: Der Grundbaustein der Pektine ist die **Galacturonsäure**. Diese ist durch α -1,4-glykosidische Bindungen zu hochpolymeren Ketten verbunden. Die α -1,4-Polygalacturonsäure ist die Pektinsäure, eine vielwertige Säure, mit zahlreichen Carboxylgruppen. Die Carboxylgruppen können mit Mg^{2+} - oder Ca^{2+} -Ionen leicht Salze bilden (Pektate). Pektinsäure ist eine sehr schwache Säure. In der Pflanze ist ein großer Teil der Carboxylgruppen mit Methylalkohol verestert. Solche veresterten Pektinsäuren werden als **Pektine** bezeichnet. Durch die zahlreichen hydrophilen Gruppen können Pektine starke Hydrathüllen ausbilden. Sie sind außerordentlich stark quellbar (● Abb. 1.23).

■ **MERKE** Pektine sind im wesentlichen Polygalacturonsäuren, mit wechselnden Anteilen von D-Galactosyl-, L-Arabinosyl- oder L-Rhamnosylresten.

Hemicellulosen: Hemicellulosen sind kurzkettige und teilweise lösliche Polymere, die aus Xylosyl-, Glucosyl-, Galactosyl-, Arabinosyl- oder Mannosylresten aufgebaut sind. Je nach dominierendem Zucker spricht man von **Xylanen**, **Galactanen** oder z. B. von **Arabinogalactanen**, wenn Arabinose und Galactose im Polymer etwa gleich häufig sind.

Hemicellulosen dienen in der Pflanze, neben ihren Funktionen beim Aufbau der Zellwand, vielfach als **Reservesubstanzen**.

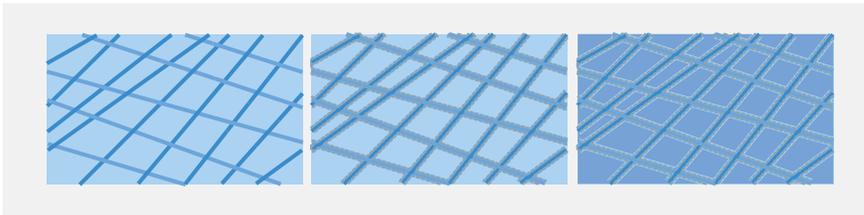
Die Polysaccharide der Matrix sind also chemisch außerordentlich heterogen. Diese Heterogenität der chemischen Zusammensetzung ist offensichtlich die Voraussetzung für wichtige physiologische Funktionen der Matrix-Polysaccharide. Sie sind z. B. an der Steuerung des Pollenschlauchwachstums im Griffel beteiligt. Oligosaccharide der Matrix wirken offensichtlich auch regulierend auf Wachstums- und Entwicklungsvorgänge der Pflanze ein.

Glykoproteine: In der Zellwand der Pflanzen finden sich Glykoproteine mit einem hohen Anteil an hydroxylierten Prolinen. Sie werden deshalb als **Hydroxyprolin-reiche Glykoproteine** (HPRG) bezeichnet und sind im Pflanzenreich ubiquitär. In vielen Primärwänden können solche Proteine bis zu 10% des Trockengewichts ausmachen. HPRG bilden in der Zellwand ein räumliches Netzwerk und tragen so zur Verkittung und Verfestigung der Zellwand bei. Die Hydroxyprolin-Reste sind meist glykosyliert. Bei den Pinopsida (Gymnospermae) sind es 79–86%; bei den Magnoliopsida (Angiospermae) findet man bei den Liliidae 25–34% und den Magnoliidae 87–97% glykosylierte Proline.

Inkrustierungen

Die Zellwand verändert nicht nur ihre Gestalt durch die Bildung von sekundären Verdickungsschichten. Sie verändert sich auch in ihrer stofflichen Zusammensetzung. Zu der bereits vorhandenen Grundsubstanz der Matrix und der Gerüstsubstanz der Cellulosefibrillen treten durch nachträgliche Einlagerung weitere Wandstoffe, sogenannte **Inkrusten** hinzu. Erst durch solche Inkrustationen wird die Wand zu einem starren, festen Gehäuse (● Abb. 1.24).

Der weitgehende Ersatz der Grundsubstanz (Matrix) der Zellwände durch Lignin verleiht den Zellwänden die Fähigkeit, starken mechanischen Belastungen zu widerstehen. Auf diese Weise werden Zellen stabilisiert, deren Form nach Absterben der Protoplasten nicht



● **Abb. 1.24** Inkrustierung der pflanzlichen Zellwand

mehr durch den Turgordruck aufrechterhalten werden kann.

Verholzung

Die wichtigste Zellwandinkrustierung ist die **Verholzung** oder **Lignifizierung**. Bei der Differenzierung der pflanzlichen Gewebe verholzen einzelne Zellen, Zellgruppen oder ganze Zellverbände. Im Allgemeinen stirbt die Zelle nach der Verholzung (Lignineinlagerung) der Zellwand ab. Von dieser Lignifizierung kann je nach Zell- und Gewebetyp die Mittellamelle und die Primärwand (manche Bastfasern) oder die Sekundärwand (z.B. Leitelemente des Xylems, Steinzellen) betroffen sein. In den Sekundärwänden erfolgt die Verholzung durch Umkleidung der Cellulosefibrillen mit Lignin. Bei der Verholzung der verschiedenen Schichten der Zellwand wird die Grundsubstanz der Matrix weitgehend durch Lignin ersetzt. Lignineinlagerungen finden sich bei Farnen und Samenpflanzen.

Lignineinlagerungen können in **Mittellamelle**, **Primärwand** und **Sekundärwand** mit Phloroglucin-HCl (Rotfärbung) oder Anilinsulfat (Gelbfärbung) nachgewiesen werden (Reagenzien DAB/Ph. Eur.).

Man kennt drei chemisch verschiedene Formen von Ligninen, bei Liliidae, Magnoliidae und Pinopsida. Vorstufen der Lignine sind Phenylpropane wie *p*-Cumarylalkohol, Sinapylalkohol und Coniferylalkohol, die sich von Zimtsäure und damit vom Phenylalanin ableiten (● Abb. 1.25). Sie werden im Zytoplasma gebildet und als Glykoside über Golgi-Vesikel aus der Zelle ausgeschieden. In der Zellwand werden die Glykoside durch eine β -Glucosidase gespalten. Die freigesetzten Alkohole werden enzymatisch vermutlich unter Einwirkung von Peroxidasen zu Radikalen dehydriert und polymerisieren zum dreidimensionalen Lignin. Die Riesenmoleküle des Lignins durchwuchern das Gerüst der Cellulose-Mikrofibrillen. Die ursprüngliche Zellwandmatrix wird durch Lignin ersetzt. Lignin ist nach der Cellulose mengenmäßig die zweithäufigste organische Substanz in der Natur.

■ **MERKE** Lignine sind Mischpolymerisate aus Phenylpropanderivaten, die in den Interfibrillarräumen der Zellwände polymerisiert werden. Die Ligninmoleküle sind mit den Polysacchariden der Zellwand kovalent verknüpft.

Einlagerung von Gerbstoffen

Die Grundsubstanz wird jedoch nicht vollständig durch Lignin ersetzt. Es können des weiteren Gerbstoffe, Kernholzfärbstoffe und Mineralstoffe eingelagert werden. Diese Einlagerungen erfolgen erst nach längerer Zeit in die ausdifferenzierte Zellwand. Ein typisches Beispiel für solche Einlagerungen ist die Bildung des gefärbten Kernes mancher Hölzer. Man spricht deshalb auch von einer Verkernung. Hierunter wird vor allem die Einlagerung von Gerbstoffen verstanden.

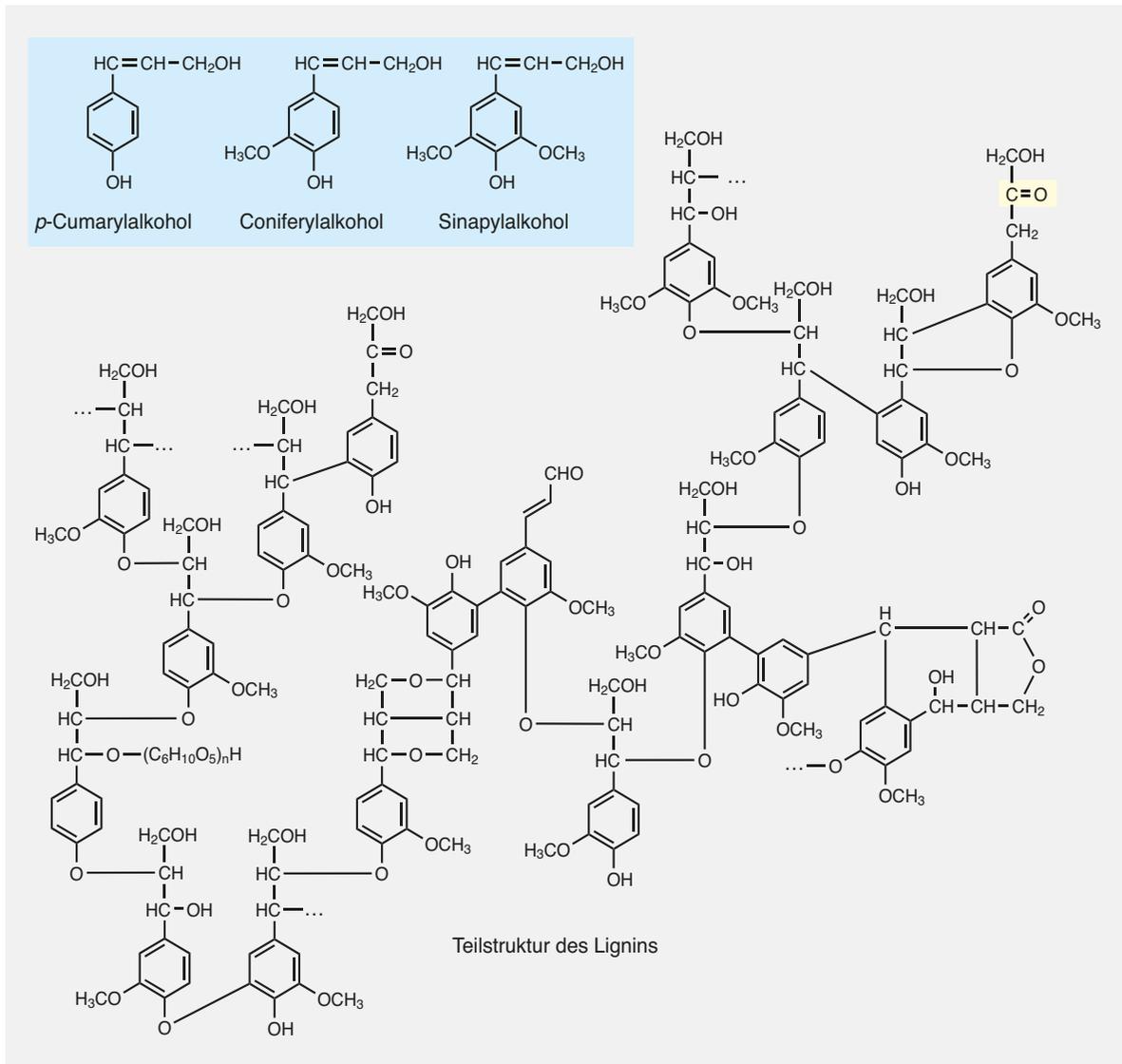
Mineralisierung

Zellwände enthalten Mineralstoffe. In alternden Zellen häufen sich oft schwer lösliche Substanzen wie Kieselsäure und Calciumsalze an. Auch schwer lösliche Mangan- und Eisensalze können in Zellwänden eingelagert werden. Sie füllen im Lauf der Zeit die Räume zwischen den Cellulosefibrillen aus. Auf diese Weise werden vor allem Epidermen von Blättern, aber auch die Zellwände von Hölzern mineralisiert. Die Mineralisierung der Zellwand kann einen so hohen Grad erreichen, dass besondere mineralisierte Protuberanzen (Auswucherungen) gegen das Zellinnere gebildet werden. Solche **Cystolithen** finden sich gehäuft in manchen Pflanzenfamilien, z. B. den Moraceen, und tragen zur mikroskopischen Charakterisierung von Drogen bei, beispielsweise die Cystolithen von Hanf (*Cannabis sativa*, Fam. Cannabaceae), die sich dort in Haarbildungen finden.

Adkrustierungen

Bildung einer Cuticula

Zellen von äußeren Abschlussgeweben werden nach außen mit einer für Wasser schwer durchlässigen Schicht, der **Cuticula**, überzogen. Sie besteht aus lipophilen Substanzen (**Cutin**) und lässt sich besonders nach Anfärbung durch lipophile Farbstoffe (z.B. Sudan-III-Glycerol) mikroskopisch nachweisen. Die Cuticula wird als halfeste Masse durch die Außenwand der sich differenzierenden Zellen ausgeschieden und erstarrt dort infolge nachträglicher chemischer Veränderungen. Bei Pollenkörnern ist die Cuticularschicht oft auffallend strukturiert. Die Außenschicht der Pollenkörner, die cutinisierte Exine, gibt diesen ein charakteristisches Aussehen. Die Cuticula selbst kann noch durch eine **Wachsschicht** nach außen abgegrenzt



• **Abb. 1.25** Grundbausteine des Lignins (hier Lignin der Pinopsida). Die Ligninmoleküle bilden komplexe dreidimensionale Gerüste. Die Vorstufen *p*-Cumarylalcohol, Sinapylalcohol und Coniferylalcohol sind farblich unterlegt. Der histochemische Ligninnachweis mit saurem Phloroglucin beruht auf Halbacetalbildung mit den Carbonylgruppen des Lignins.

werden. Zahlreiche Blattdrogen lassen deutlich die aufgelagerte Cuticula erkennen, z. B. Bärentraubenblätter.

Verkorkung

Bei manchen Zellen ist der Zellwand auf der Innenseite eine Schicht aus einem lipophilen Wandstoff (**Suberin**) aufgelagert. Dies ist die Kork- oder Suberinlamelle. Diese **Suberinlamelle** findet sich beispielsweise in „Korkzellen“ des Periderms, in Zellen der Hypodermis oder Endodermis sowie in Exkretbehältern. Nach Bildung der Korklamelle stirbt die Zelle rasch ab. Die Korklamelle wird auf die Primärwand aufgelagert und bildet in verkorkten Zellen die Sekundärwand, die also in solchen Fällen aus Suberin besteht, dem keinerlei Gerüstsubstanz eingelagert ist. Im elektronenmikros-

kopischen Bild erkennt man, dass sich in der Suberinschicht Lamellen aus Suberin mit monomolekularen Lipidfilmen abwechseln. Diese unterbinden, als extrem hydrophobe Zwischenschichten, sehr weitgehend den Wasserdurchtritt durch solche Zellwände (•Abb. 1.26).

1.2.3 Säugetiere

Tierische Zellen (•Abb. 1.4) haben keine stabile Zellwand, besitzen aber in der Regel eine komplexe extrazelluläre Matrix. Diese besteht aus fibrillären Proteinen wie Kollagen und Glykoproteinen.

Die extrazelluläre Matrix übernimmt ganz unterschiedliche Aufgaben:

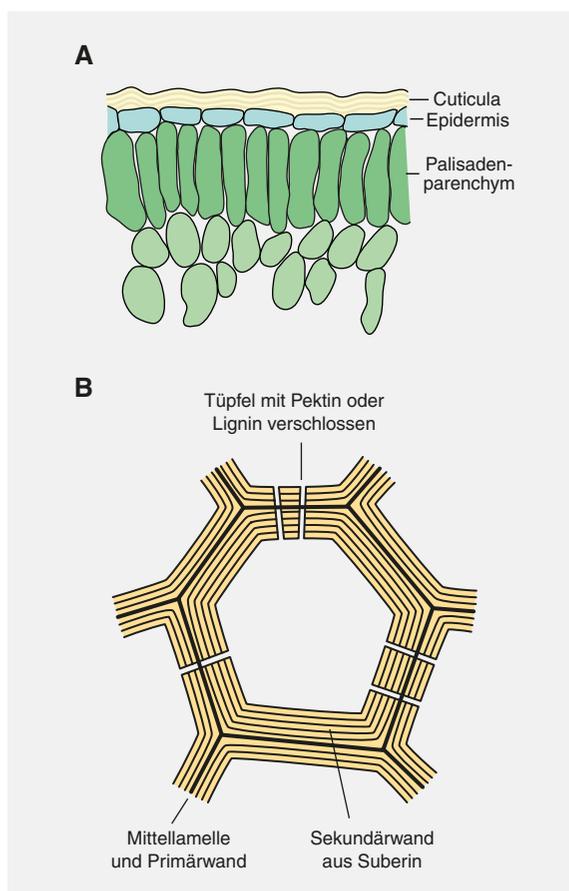
- Sie hält Zellen in Geweben zusammen.
- Sie trägt zu den mechanischen Eigenschaften von Geweben und Organen bei (Knochen, Knorpel, Haut).
- Sie beeinflusst den Stofftransport.
- Sie enthält wichtige „Antennen“ für die Zell-Zell-Kommunikation.

Nervengewebe besitzt nur wenig extrazelluläre Matrix, Knochen und Knorpel hingegen sehr viel. Auch die **Basalmembran** ist eine Form der extrazellulären Matrix. Es handelt sich hierbei um eine Schicht, die an der basalen (unteren) Seite von Epithelien zu finden ist und die als stabilisierende Schicht Epithel mit dem darunter liegenden Gewebe mechanisch verbindet bzw. physiologisch von ihm trennt, z. B. Nierenzellen von einem Blutgefäß.

Die Zusammensetzung der sogenannten **extrazellulären Matrix** zeigt zell- bzw. gewebetypische Unterschiede. Die extrazelluläre Matrix der Knochenzellen besteht hauptsächlich aus Kollagen und Calciumphosphat und verleiht den Knochen ihre Stabilität. Andere extrazelluläre Matrices bestehen aus riesigen Molekülen, deren molekulare Masse mehr als 100 Millionen Dalton betragen kann. Diese komplex aufgebauten **Proteoglykane** bestehen im Wesentlichen aus langen Mucopolysaccharid-Ketten, die kovalent mit Proteinen verknüpft sind.

1.2.4 Pilze

Pilze besitzen in ihren Zellwänden Glucane und Chitin, das man auch im Exoskelett der Gliederfüßer (Arthropoden) findet, als Gerüstsubstanz. Cellulose kommt nur in den Eipilzen (Peronosporomycetes, Oomycyten) vor, die allerdings mit den Algen enger verwandt sind als mit den echten Pilzen. Bei diesen macht eine mehrschichtige Zellwand aus Kohlenhydratpolymeren und Proteinen bis zu 30 % der Trockenmasse aus. Glucane können die Zellwand mengenmäßig dominieren. Die Zellwand der Bäckerhefe beispielsweise besteht zu etwa 60 % aus Glucanen. Man unterscheidet β -1,3 und β -1,6 Glucane, wobei die β -1,3 Glucane dominieren. Die im Glucan eingelagerten Chitinfibrillen sind bei der Hefe vor allem für die mechanische Stabilität der Zellwand verantwortlich. Chitin, das in den Zellwänden anderer Pilzen dominiert, stellt in der Bäckerhefe nur 1–2 % der Zellwandmasse. Es besteht aus β -1,4-glykosidisch gebundenen *N*-Acetyl-D-Glucosamineinheiten und stellt das zweithäufigste biogene Polysaccharid dar. Chitin bildet fibrilläre Stränge, die antiparallel (α -Chitin) oder parallel (β -Chitin) angeordnet sein können. Im γ -Chitin mit Triplettanordnung sind zwei Stränge parallel und ein dritter antiparallel angeordnet.



• **Abb. 1.26** Adkrustierungen. A Cuticula bei Bärentraubenblättern, B Feinbau einer verkorkten Zellwand

Einige Pilze enthalten in ihren Zellwänden neben Chitin auch Chitosan, welches ein (partiell) desacetyliertes Chitin darstellt. Der Übergang zwischen Chitin und Chitosan ist fließend, auch kann man niedermolekulare ($M_r \leq 150\,000$) von mittelmolekularen ($M_r \sim 400\,000$) und hochmolekularen ($M_r \geq 600\,000$) trennen. Da humane Zellen keine derartige Zellwand besitzen, bietet sich mit der Hemmung der Zellwandbiosynthese ein Target für Antimykotika. Die Echinocandine beispielsweise inhibieren die $\beta(1,3)$ -D-Glucan-Synthase, die bei der Behandlung von invasiven Candida-Infektionen eingesetzt werden. Chitosan findet im a) technischen und b) medizinischen Bereich Verwendung als a) Floccungsmittel in der Abwassereinigung, in der Folienherstellung, als Chromatographiematerial bzw. b) in Zahnpasta zur Kariesprophylaxe, Medizinprodukten zur Wundheilung oder Entwicklung künstlicher Haut und anderer Gewebe.

Zusammenfassung

- Die Zellen von Bakterien sind von einer festen, komplex zusammengesetzten **Zellwand** umgeben. Für die Stützfunktion wesentlich ist die Mureinschicht. Aufbau und Umbau der bakteriellen Zellwand kann durch verschiedene Antibiotika (Penicilline, Cephalosporine, Vancomycin) spezifisch gehemmt werden.
- Zellen höherer Pflanzen besitzen eine Zellwand, deren Hauptbestandteil in der Regel Cellulose ist.
- Die pflanzliche Zellwand gibt der Zelle die äußere Form und verleiht ihr mechanische Festigkeit. Sie weist einen Schichtenbau auf. Die Mittellamelle, die aus der Zellplatte entsteht, besteht aus Pektinen. Die Grundsubstanz (Matrix) der Primärwand wird aus Pektin und Hemicellulosen aufgebaut. In diese Matrix aus Pektin und Hemicellulose sind Cellulosefibrillen eingestreut.
- Die Primärwand ist elastisch verformbar. Die Sekundärwand ist die eigentliche Festigungsschicht der pflanzlichen Zellwand. Sie besteht hauptsächlich aus Cellulosefibrillen. Diese sind parallel gelagert.
- Die Sekundärwand weist immer einen Schichtbau aus unterschiedlich gelagerten Schichten von Cellulosefibrillen auf. Dieser Schichtenaufbau erfolgt durch Appositionswachstum. Die Tertiärwand besteht wieder in der Hauptsache aus Pektinen, in die Cellulosefibrillen eingelagert sind. In die Zellwand sind Inkrusten eingelagert, z. B. Lignin, Gerbstoffe (Phlobaphene) und Mineralsalze. Auflagerungen auf die Zellwand (Adkrusten) sind Cutin und Suberin.
- Pflanzliche Zellwände bestehen aus Grundsubstanzen und Gerüstsubstanzen. Wichtigste Gerüstsubstanz der Zelle höherer Pflanzen ist Cellulose (Grundbaustein β -D-Glucose). Grundsubstanzen sind Pektine (Grundbaustein Galacturonsäure) und Hemicellulosen.
- Tierische Zellen besitzen keine Zellwand, besitzen aber in der Regel eine komplexe extrazelluläre Matrix aus fibrillären Proteinen und Glykoproteinen.
- Die Zellwände von Pilzen enthalten Glucane und Chitin (Grundbaustein N-Acetylglucosamin) als Gerüstsubstanz.

1.3 Biomembranen

1.3.1 Chemie und Aufbau

Membranen sind wesentliche Strukturelemente der Zelle, für deren Funktionen sie eine zentrale Rolle spielen. Die **Plasmamembran**, bei pflanzlichen Zellen auch **Plasmalemma** genannt, grenzt den **Protoplasten** nach außen ab. Bei Pflanzen setzt sich diese äußere Plasmamembran über die Plasmodesmata in den Membranen der Nachbarzellen fort. Hier begrenzen also die Plasmamembranen eines Gewebes oder auch des gesamten Organismus eine Einheit, einen **Symplasten**. Membranen umschließen bestimmte Strukturen im Inneren der Zelle, z. B. die **Tonoplastenmembran** die große Zentralvakuole bei Pflanzenzellen. Weiter werden wichtige Zellorganellen, wie **Mitochondrien**, **Chloroplasten**, **Dictyosomen**, der **Zellkern** usw. von Membranen umgeben. Das Membransystem des **Endoplasmatischen Retikulums** bildet in der Zelle ein ausgedehntes System von Kanälen, deren Lage sich ständig verändert. Durch Membranen wird die Zelle der Eukaryonten in zahlreiche Reaktionsräume, sogenannte Kompartimente, gegliedert, die besondere Stoffwechsel-, Transport- und Speicherfunktionen übernehmen. Etwa 60–90 % der Trockenmasse sind Membranen. Der geordnete Verlauf von Lebensprozessen hängt wesentlich davon ab, dass bestimmte Stoffe durch Membranen hindurchtransportiert, andere wiederum zurückgehalten werden können.

Membranen sind **selektiv permeabel** und regeln den spezifischen Ein- und Austritt von Molekülen und Ionen in die und aus der Zelle, resp. in die verschiedenen Kompartimente innerhalb der Zelle.

Biologische Membranen sind also **hochspezifische Vermittler** zwischen Innen und Außen. Biomembranen dienen einerseits als **Diffusionsbarrieren**, andererseits ermöglichen sie einen **selektiven Stoffaustausch**. Sie erfüllen somit **Trenn- und Verbindungsfunktionen**. Biomembranen bilden die **strukturelle Basis von Enzymen** und können damit spezielle Stoffwechselfunktionen erfüllen. Die unterschiedlichen Funktionen verschiedener Zellen und Organellen bedingen Aufbau und Zusammensetzung der jeweiligen Membran und die Eigenschaften der darin eingelagerten Proteine. So werden z. B. zahlreiche **Energietransformationen** im Zuge der Photosynthese oder der Atmung durch membrangebundene Enzyme katalysiert und laufen an Membranen ab. Schließlich sind Biomembranen beteiligt an **Reizaufnahme, Erregungsbildung, Reizleitung** und chemischer Informationsübertragung:

- Abgrenzung und Kompartimentierung innerer Milieus,
- Diffusionsbarriere,
- osmotische Regulation,

- Stoffaustausch (passiver, aktiver und Massen-Transport),
- Energietransformation (Photosynthese, Atmung),
- Elektronentransport,
- Drüsenfunktion,
- sensorische Erregungsbildung,
- Reizleitung in Nerven,
- Träger von Enzymen,
- Chemische Informationsübertragung,
- Stoffwechselfvorgänge.

Stoffliche Zusammensetzung

Organisation und Funktion der Biomembranen beruhen auf ihrer stofflichen Zusammensetzung: Lipide, Proteine, Kohlenhydrate. Lipide sind für die Integrität der Membranen verantwortlich, Proteine regulieren den Stofftransport und dienen als Signalempfänger, Kohlenhydrate sind an Lipide oder Proteine (Glykolipide, Glykoproteine) gebunden und an Zell-Zellerkennung oder der spezifischen Erkennung bestimmter freier Moleküle beteiligt. Die Dicke der Biomembranen beträgt durchschnittlich 7–8 nm. Biomembranen können sich auch zu **Doppel-** oder **Mehrfach-Membranen** parallel anordnen, wie etwa bei Mitochondrien und Zellkern oder der Myelinscheide von Nervenzellen.

Lipide (►Kap. 4.4) bilden die Grundsubstanz, die Matrix der Membranstruktur. Aufgrund ihrer hydrophoben Eigenschaft bilden sie die Phasengrenze zwischen zwei wässrigen Kompartimenten.

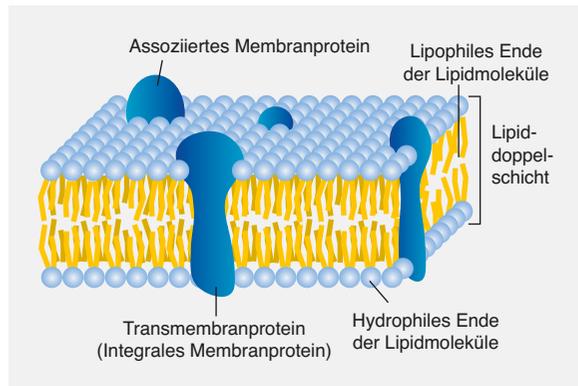
Für die Stabilität der Membranen sind ferner neutrale Lipide, **Steroide** wie **Cholesterol** wesentlich. Cholesterol kommt v. a. in den Membranen tierischer Zellen vor. Cholesterol lagert sich in die Zwischenräume von benachbarten Phospholipidmolekülen ein.

Die **Proteine** (►Kap. 4.3) der Membranen können **Strukturproteine** oder **Enzyme** sein. Die Ausstattung mit Enzymen variiert stark, je nach den speziellen Funktionen einer Membran. Eine Gruppe von Enzymen, die **Adenosintri-phosphatasen** (ATPasen), scheint jedoch in allen Membranen vorzukommen. Diese Enzyme spalten ATP und setzen so die Energie frei, die für den aktiven Transport von Stoffen durch die Membran notwendig ist.

Manche Biomembranen enthalten beträchtliche Mengen an **Kohlenhydraten** (►Kap. 4.2). Diese befinden sich an der Außenseite der Membran und sind kovalent an Lipide oder Proteine gebunden. Der Kohlenhydratanteil von Glykolipiden kann sich verändern, z. B. wenn eine Zelle zur Tumorzelle entartet.

Außerdem sind ein- oder mehrwertige **Kationen**, insbesondere Ca^{2+} und Mg^{2+} , Bestandteile der Membranen. Sie sind für deren Stabilität sehr wesentlich.

Diese grundsätzliche chemische Zusammensetzung ist allen bisher untersuchten Zellmembranen gemeinsam, wohl kann sich aber der chemische Charakter der



○ **Abb. 1.27** Zellmembran. Schematische, dreidimensionale Abbildung eines kleinen Ausschnitts

Lipide, ihr Mengenverhältnis und die speziellen Eigenschaften der Proteinschichten mit dem Zelltyp und der Funktion der Zelle ändern.

Struktur von Membranen

Alle biologischen Membranen haben die gleiche Grundstruktur. Sie lassen sich im Elektronenmikroskop nach entsprechender Kontrastierung als Doppellinien darstellen und bestehen aus Lipid- und Proteinmolekülen.

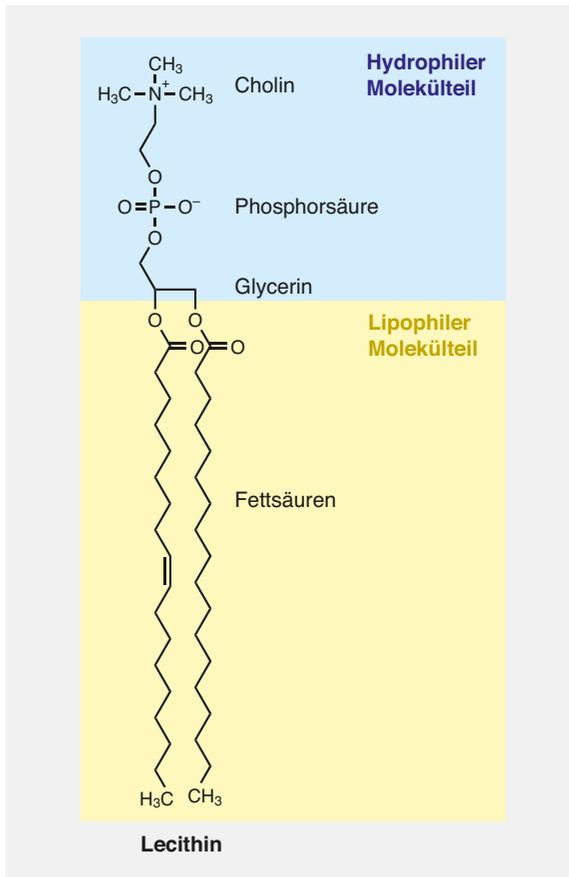
Biomembranen sind veränderliche, fließende Strukturen. Die meisten der Lipid- und Proteinmoleküle sind in der Membranebene beweglich.

Die **Lipidmoleküle** sind in einer zusammenhängenden Doppelschicht angeordnet. Diese bildet die Grundstruktur einer Biomembran. Die Lipiddoppelschicht dient als Diffusionsbarriere für viele wasserlösliche (hydrophile) Moleküle.

Die **Proteinmoleküle** sind in die Lipiddoppelschicht integriert oder an eine ihrer Oberflächen assoziiert (○Abb. 1.27). Integrale Proteine bilden die Basis für die Transportleistungen der Zelle, z. B. als Ionenpumpen, oder Carrierproteine, sowie für Signaltransduktion. Assoziierte Proteine sind reversibel an die Oberfläche von Membranen gebunden.

Die Membranproteine vermitteln die meisten, spezifischen Funktionen einer Biomembran, z. B. als Transportproteine, Enzyme, Rezeptoren oder Bindungsproteine zum Zytoskelett. **Biomembranen** sind **asymmetrisch**. Die innere und die äußere Oberfläche unterscheiden sich in der Zusammensetzung ihrer Lipide und Proteine. Dies spiegelt unterschiedliche Funktionen der verschiedenen Bereiche einer Biomembran wider.

Viele Proteine können frei in der Membran wandern, manche scheinen auch in spezifischen Membranregionen verankert zu sein. Die freie Beweglichkeit eines Proteins in einer Membran kann dadurch behindert sein, dass es mit einer zytoplasmatischen Domäne an das Zytoskelett gebunden ist oder dadurch, dass es sich zusammen mit anderen Proteinen auf einem **Lipid-**



● Abb. 1.28 Aufbau eines Phospholipids

floß (lipid raft) befindet. Die Lipide, aus denen diese Flöße aufgebaut sind, haben eine andere Zusammensetzung als die umgebenden Phospholipide und können Proteine festhalten.

Eine Biomembran besitzt daher eine **Mosaikstruktur**, die veränderlich ist und damit unterschiedliche Domänen mit unterschiedlichen Funktionen bilden und verändern kann. Man spricht deshalb von einer flüssigen Mosaikstruktur oder beschreibt die Membranen nach dem „Fluid mosaic“-Modell.

Biomembranen sind nicht fest und starr. Die Membranen unterschiedlicher Zellorgane können ineinander übergehen und dabei ihre Funktionen wechseln.

Membranlipide

Die Lipidschicht biologischer Membranen ist ein Flüssigkeitsfilm, dessen Moleküle sich in seitlicher Richtung bewegen können. Dabei sind die Lipidmoleküle in der Membran so angeordnet, dass ihr hydrophiles Ende nach außen, ihr lipophiles Ende nach innen gerichtet ist (● Abb. 1.28). Die Lipidmoleküle sind gewöhnlich in ständiger thermischer Bewegung und können sich innerhalb der Membranebene frei bewegen. Trotzdem ist die Doppelschicht stabil, da die Lipidmoleküle in ihrer günstigsten Orientierung haben.

Ein wichtiger Faktor für die Fließeigenschaften der Biomembranen von tierischen Zellen ist das Cholesterin. Darüber hinaus beeinflusst es die Durchlässigkeit für kleinere wasserlösliche Moleküle und erhöht die mechanische Festigkeit der Lipiddoppelschicht.

Wichtig für die Fluidität von Biomembranen ist auch der Bau der Fettsäuremoleküle in den Membranlipiden. In der Regel liegt in einem Molekül eine ungesättigte und eine gesättigte Fettsäurekette unterschiedlicher Länge vor. Dies verhindert Phasentrennungen in der Lipiddoppelschicht.

Membranlipide haben selten eine spezifische biologische Funktion. Da sie aber die Grundsubstanz einer Biomembran darstellen, bestimmen sie auch im Wesentlichen deren physikochemischen Eigenschaften, vor allem die Flexibilität und Fluidität. Membranlipide bestehen aus einer polaren (hydrophilen) Kopfgruppe und einem unpolaren (hydrophoben) Schwanzteil. Es sind also amphipathische (amphiphile) Verbindungen.

Den lipophilen, unpolaren Bereich bilden die Acylreste von langkettigen, gesättigten (Palmitinsäure, Stearinsäure) oder ungesättigten (Ölsäure, Linolsäure, Linolensäure, Arachidonsäure, Myristinsäure) Fettsäuren. Die Fluidität einer Biomembran wird durch ihre chemische Zusammensetzung bedingt. Im Vergleich zur Palmitinsäure führt ein höherer Anteil von Myristinsäure, Ölsäure oder Linolsäure zu einer erhöhten Fluidität einer Biomembran.

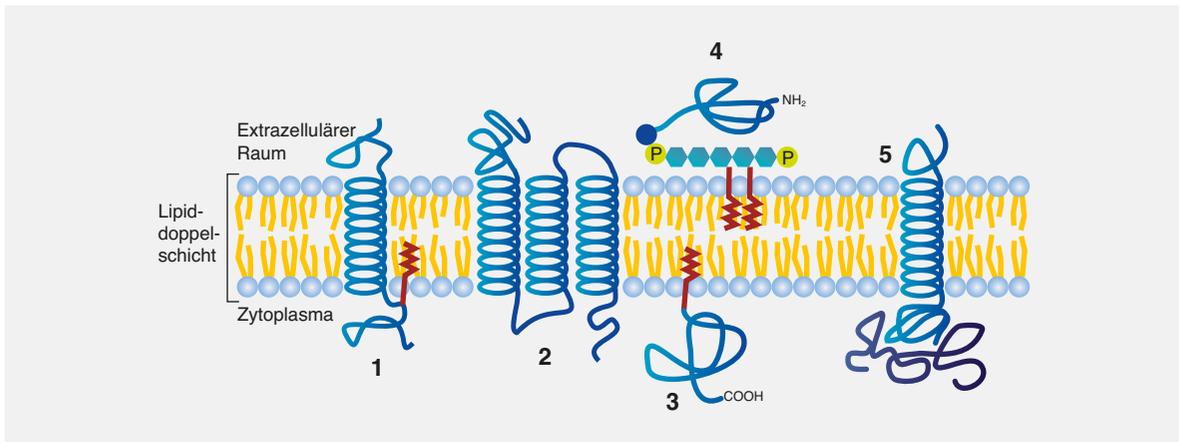
Bei den **Glycerolipiden** sind die Fettsäuren über Esterbindungen mit Glycerol verbunden.

Die polare Kopfgruppe der Membranlipide besteht aus Phosphorsäureestern oder Zuckerresten. Diese können elektrisch neutral oder positiv bzw. negativ geladen sein.

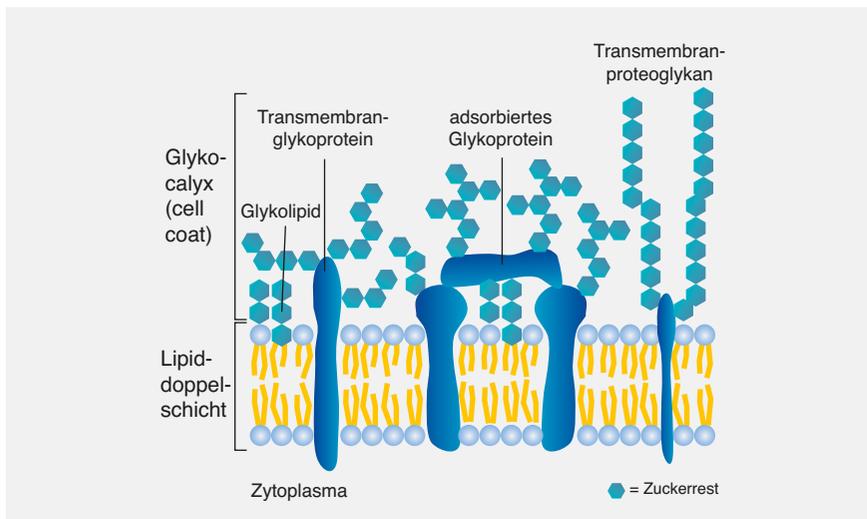
Cholesterin und andere Sterole besitzen als polare Gruppe eine Hydroxylgruppe. Die starre, planare Steroidstruktur hat einen verfestigenden, stabilisierenden Effekt auf die benachbarten Acylkettenbereiche.

Membranproteine

Die meisten Aufgaben biologischer Membranen werden von Membranproteinen erfüllt. Viele Membranproteine, sogenannte Transmembranproteine, erstrecken sich durch die Lipiddoppelschicht hindurch. Sie besitzen lipophile Bereiche, welche mit den Lipidmolekülen im Inneren der Doppelschicht in Wechselwirkung treten. Die hydrophilen Abschnitte der Transmembranproteine (Tunnelproteine) ragen auf beiden Seiten aus der Lipiddoppelschicht heraus. Transmembranproteine sind meist glykosyliert. Ihre Oligosaccharidketten liegen stets auf der extrazellulären Seite der Membran. Andere Proteine, die mit Membranen assoziiert sind, sind nur an eine der beiden Membranaußen-seiten gebunden (● Abb. 1.29).



• **Abb. 1.29** Verknüpfungsarten von Membranproteinen mit der Lipiddoppelschicht. Transmembranproteine durchziehen die Lipiddoppelschicht als einzelne 1 α -Helix oder 2 mit mehreren α -Helices. 3 Andere Membranproteine sind nur über ein kovalent gebundenes Lipid mit der Doppelschicht verbunden. 4 Auf der Außenseite der Membran können Oligosaccharide an der Bindung beteiligt sein. 5 Viele Proteine sind auch durch nicht kovalente Wechselwirkungen mit anderen Membranproteinen an die Membran gebunden.



• **Abb. 1.30** Schematische Darstellung der Glykocalyx (cell coat). Sie besteht aus den Oligosaccharid-Seitenketten der Glykolipide und der integralen Membranproteine sowie aus den Polysaccharidketten der integralen Proteoglykane. Bei manchen Zellen gehören zur Glykocalyx auch von außen adsorbierte Glykoproteine und Proteoglykane (nicht dargestellt). Man beachte, dass sich alle Zuckerreste ausschließlich auf der Außenseite der Membran befinden.

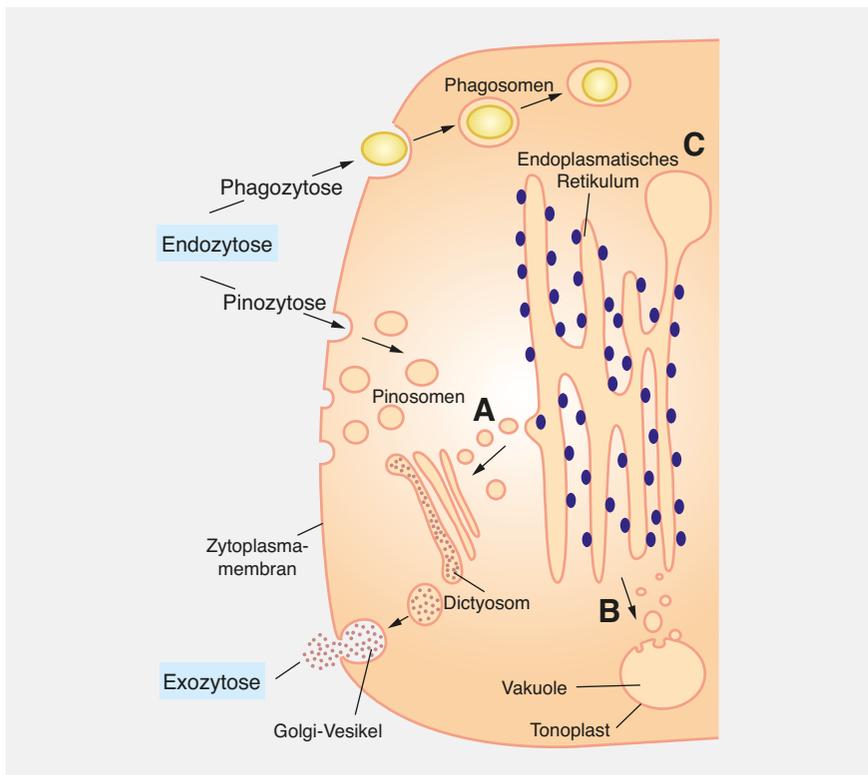
Funktionen der Membranproteine: Proteine sind an den selektiven aktiven und passiven **Transportvorgängen** durch Biomembranen beteiligt. Sie bieten die Grundlage für die hochselektive Permeabilität der Membran. Andere Proteine dienen als spezifische **Rezeptoren** für Hormone, Neurotransmittersubstanzen, Antigene und Viren. Auch einige **Enzyme** sind in der Biomembran verankert. Damit ist sichergestellt, dass bestimmte biochemische Reaktionen örtlich festgelegt ablaufen. Die Membranproteine sind spezifisch für jeden Membrantyp einer Zelle. Das Endoplasmatische Retikulum besitzt andere Membranproteine als z. B. die Plasmamembran oder die Mitochondrien. Dies ist Ausdruck der unterschiedlichen Funktionen verschiedener Biomembranen. Mit einem **Funktionswechsel** der Biomembran ist der **Austausch von Membranproteinen** verbunden. Beispiele sind die Aus-

schleusung von Viren aus der Zelle (►Kap. 6.2.2) sowie Funktionswechsel von Biomembranen beim Membranfluss zwischen verschiedenen, membranumschlossenen Organellen der Zelle.

Membrankohlenhydrate

Auf der Außenseite von Plasmamembranen von bestimmten Eukaryontenzellen (bei Säugetieren) finden sich Kohlenhydrate, die in der Regel als Oligosaccharide an Membranproteine (Glykoproteine) oder seltener Membranlipide (Glykolipide) gebunden sind.

Ein einziges Glykoprotein kann viele Oligosaccharide tragen. Die kohlenhydratreiche Zone auf der Außenseite solcher Plasmamembranen wird als cell coat oder **Glykocalyx** bezeichnet. Ihr kommt eine Funktion bei Zell-Zell-Erkennungsvorgängen zu (•Abb. 1.30).



● **Abb. 1.31** Membranfluss. Endozytose: Aufnahme von Partikeln (Phagozytose) oder Flüssigkeit (Pinozytose) durch Abschnürung von Vesikeln an der Zytoplasmamembran. Exozytose: Ausscheidung aus der Zelle z. B. des Inhalts von Golgi-Vesikeln. A Übergang von Vesikeln des Endoplasmatischen Retikulums in eine Vakuole, B Bildung einer Vakuole durch Vergrößerung der Zisterne des Endoplasmatischen Retikulums

Glykoproteine besitzen meist kurze Oligosaccharidketten (bis 15 Monosaccharid-Einheiten). Spezifisch ausgeformte Oligosaccharide können an komplementär ausgebildete Strukturen auf Nachbarzellen binden. Aus Membranen abgespaltene Kohlenhydrate können Signalfunktion haben, sie dienen z. B. als „Elicitoren“ einer Abwehrreaktion bei Pflanzen.

1.3.2 Endozytose, Exozytose, Pinozytose, Membranfluss

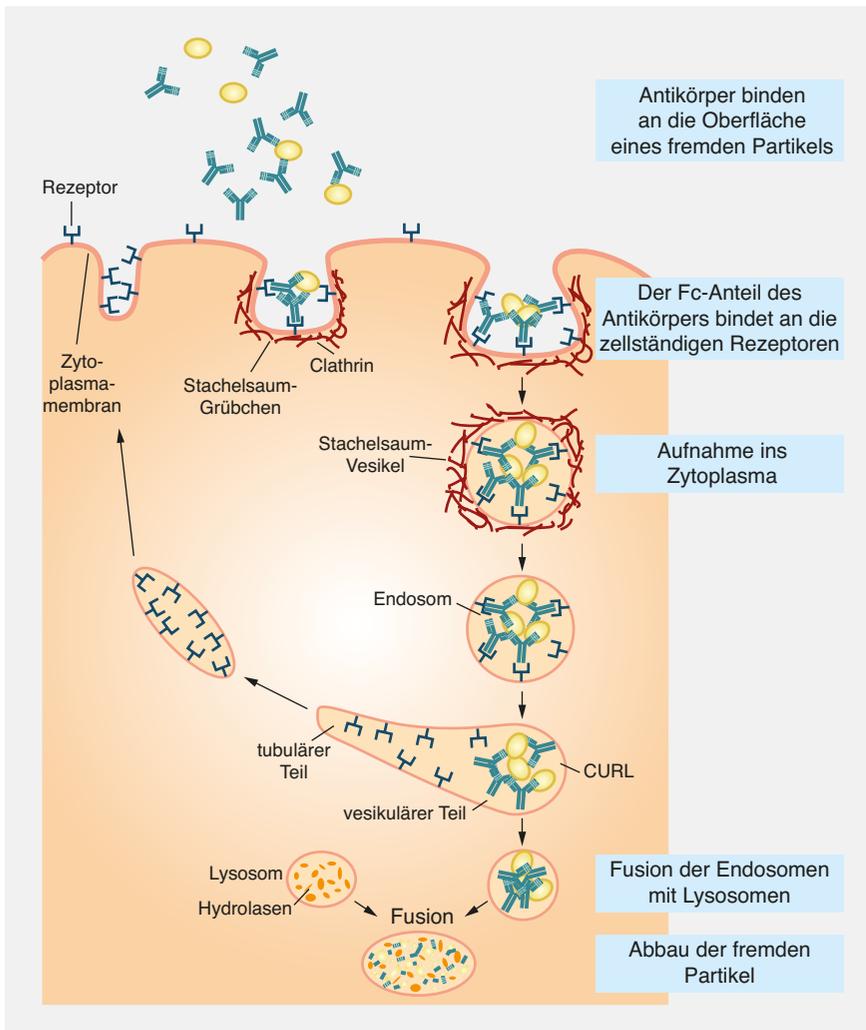
Makromoleküle, wie Proteine, Nukleinsäuren und Polysaccharide, können nicht von Transportproteinen durch Biomembranen transportiert werden. Ebenso kann die Aufnahme von großen Partikeln, z. B. Bakterien und Viren, nicht durch Vermittlung von Transportproteinen erfolgen. Hierzu dienen die Mechanismen der **Endozytose** oder der **Exozytose**. Die unspezifische Aufnahme von Lösungen unter Beteiligung von Vesikeln bezeichnet man als **Pinozytose**. Die Aufnahme großer Partikel über Vesikel nennt man auch **Phagozytose**. Hierbei erfolgt die Aufnahme oder Ausscheidung über die Bildung und Fusion membranumhüllter Vesikel (● Abb. 1.31). Diese Transportvorgänge sind also mit einem Verschmelzen von Biomembranen verbunden.

Endozytose

Durch Einstülpen von begrenzten Bereichen der Plasmamembran ins Innere der Zelle und Abschnüren kleiner Vakuolen können durch **Pinozytose** oder **Phagozy-**

tose Bestandteile des Außenmediums in die **Zelle aufgenommen** werden. Der Größenbereich der pino- oder phagozytierten Partikel reicht von Kolloiden bis zu Bakterien.

Einen Sonderfall stellt die **rezeptorvermittelte Endozytose** dar. Bei Tieren wird sie genutzt, um ganz bestimmte Makromoleküle zu erkennen und aufzunehmen. Rezeptorgekoppelte Endozytose ist wichtig für die Funktion der Immunantwort. Polymorphkernige Granulozyten und Makrophagen phagozytieren in den Organismus eingedrungene Krankheitserreger, wenn diese vorher mit Antikörpern oder Komponenten des Komplementsystems reagiert haben, also Signalstrukturen für die zellgebundenen Rezeptoren tragen. Als integrale Membranproteine binden sie Substanzen spezifisch an bestimmten Orten der Plasmamembran. Diese Orte nennt man **Coated Pits** (überzogene Gruben), die im elektronenmikroskopischen Bild als Vertiefungen in der Plasmamembran erkennbar sind. Die Innenseite der Coated Pits ist von Proteinen wie Clathrin überzogen (● Abb. 1.32). Die Coated Pits stülpen sich nach innen und schnüren sich als Coated Vesicles („Stachelsaumvesikel“) ab. Durch Abstoßen der Clathrinhülle wandeln sie sich in Endosomen um. Das Endosom fusioniert mit primären Lysosomen zu einem sekundären Lysosom, in dem das endozytierte Material abgebaut wird. Die Abbauprodukte, z. B. Zucker oder Aminosäuren, werden in das Zytoplasma transportiert.



● **Abb. 1.32** Rezeptorgekoppelte Endozytose. Die rezeptorgekoppelte Endozytose ermöglicht die gezielte Aufnahme großer Moleküle oder Partikel, z. B. Viren und Bakterien. Die Rezeptoren sind diffus über die Zelloberfläche verteilt. Sie sammeln sich, wenn sie ein Partikel gebunden haben, in „Coated Pits“ (Stachelsaum-Grübchen). Diese stülpen sich nach innen und schnüren sich als „Coated Vesicles“ (Stachelsaum-Vesikel) ab. Die Clathrinhülle wird abgestoßen, die so entstandenen Endosomen fusionieren mit Lysosomen, deren Enzyme das aufgenommene Partikel abbauen.

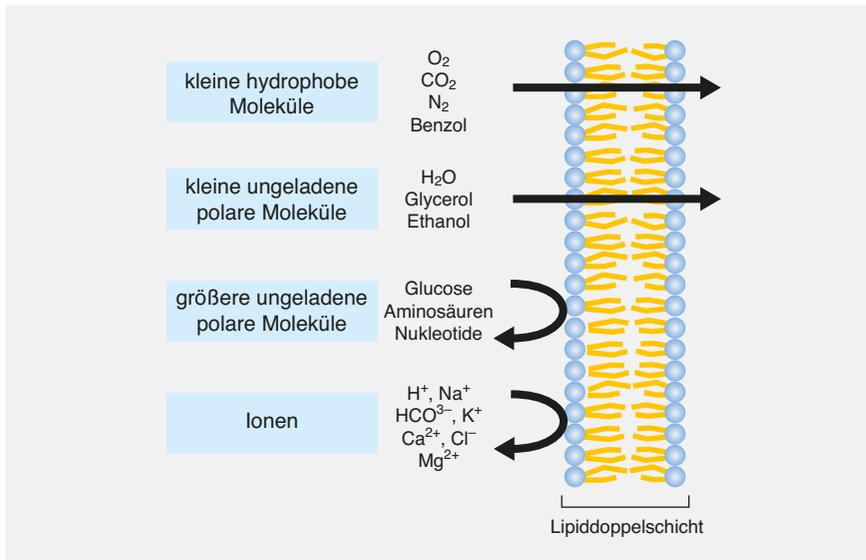
Die Bewegungsvorgänge der Vesikel werden durch das Zytoskelett der Zellen kontrolliert. Eine Störung dieses Systems verhindert die Endozytose. Bei Zellen von Säugetieren kann die Endozytose daher je nach Zelltyp über die Nahrungsaufnahme hinaus sehr **spezielle Funktionen** übernehmen. z. B. wird **Cholesterin** im Menschen durch rezeptorvermittelte Endozytose aufgenommen. Um das Körpergewebe mit Lipiden zu versorgen, werden diese zusammen mit Cholesterin in Partikel verpackt. **LDL-Partikel (low density lipoprotein)** müssen von den Leberzellen zum Recycling aufgenommen werden. Die Aufnahme beginnt mit der spezifischen Erkennung von LDL durch Rezeptoren. **Familiäre Hypercholesterolemie** ist eine erbliche Stoffwechselerkrankung, bei der ein LDL-Rezeptor geschädigt ist.

Zellen des **Immunsystems**, sogenannte Phagozyten (Makrophagen und polymorphkernige Granulozyten), haben die Fähigkeit z. B. Bakterien oder Moleküle aufzunehmen und zu eliminieren. Die Endozytose verläuft bei Säugetierzellen sehr spezifisch über die Bindung der aufzunehmenden Zellen und Strukturen an membran-

ständige Rezeptoren. So tragen die Phagozyten des Immunsystems u. a. sogenannte Fc-Rezeptoren. An diese kann der Fc-Teil eines Antikörpers binden, wenn der Antikörper seinerseits an ein Antigen gebunden ist. Bakterienzellen oder Viren, die an die Antikörper gebunden haben, können von dem Phagozyten endozytiert (phagozytiert) werden (● Abb. 1.31).

Viren und intrazellulär sich vermehrende Bakterien und Parasiten bedienen sich des Endozytosewegs, um in Körperzellen des Wirts einzudringen. Sie binden oft sehr spezifisch an Rezeptoren bestimmter Zielzellen. Solche **intrazellulär lebende Bakterien** sind z. B. Rickettsien und Chlamydien. Auch die Sporozoen von *Toxoplasma gondii* und Plasmodien (Malaria-Erreger) gelangen auf dem Wege der Endozytose in ihre Zielzellen.

Manche **Bakterien** vermögen nach Endozytose sogar in den Phagozyten (Makrophagen) zu überleben und sich in diesen Zellen zu vermehren. Beispiel hierfür sind *Legionella pneumophila*, Tuberkelbazillen und *Mycobacterium leprae*, der Erreger der Lepra.



● **Abb. 1.33** Permeabilitätseigenschaften einer künstlichen Lipiddoppelschicht für unterschiedliche Molekülklassen

Exozytose

Durch **Exozytose** können Stoffe aus der Zelle ausgeschleust werden (● Abb. 1.31). Diese Möglichkeit ist für Sekretion und Exkretion von Bedeutung. Die Membranen von Vakuolen im Inneren der Zelle, welche die auszuscheidenden Stoffe enthalten, z. B. Golgi-Vesikel, verschmelzen mit der Plasmamembran, der Inhalt wird nach außen entleert. Danach geht die Golgimembran in der Plasmamembran auf. Bei Exozytose und Endozytose liegen die Makromoleküle abgetrennt in membranumschlossenen Vesikeln. Sie vermischen sich zunächst nicht mit anderen Makromolekülen der Zelle. Die Vesikel verschmelzen nur mit ganz bestimmten Membranen. Hieraus resultiert ein gerichteter Stofftransport zwischen Zellumgebung und Zellinnerem, aber auch ein gerichteter Transport zwischen membranumschlossenen Organellen im Zellinneren.

Auch für den **intrazellulären Stoffaustausch** spielen solche Vorgänge eine wichtige Rolle. So können z. B. membranumschlossene Partikel vom Endoplasmatischen Retikulum abgeschnürt werden und zu Golgi-Zisternen verschmelzen. Hierdurch werden Proteine vom Endoplasmatischen Retikulum zu den **Dictyosomen** transportiert. Vesikel des Endoplasmatischen Retikulums können auch mit der Tonoplastenmembran verschmelzen und ihren Inhalt in die Vakuole entleeren. Des Weiteren können Stoffwechselreaktionen durch Verschmelzen verschiedener Vakuolen in Gang gesetzt werden. So werden etwa die abbauenden Enzyme der Lysosomen unter Verschmelzung der Membranen beider Vakuolen in die **Pinosomen** entleert. Zum anderen kann sich auch die Pinosomenmembran auflösen und mit dem Vakuoleninhalt im Grundplasma der Zelle aufgehen.

Membranfluss

Endozytose, Exozytose und intrazellulärer Stoffaustausch über membranumschlossene Vesikel ist also mit einem Austausch von Membranstücken verbunden. Teile der Plasmamembran, der Tonoplastenmembran, des Endoplasmatischen Retikulums, der Dictyosomen und der Lysosomen können miteinander verschmelzen. Diese membranumschlossenen Zellorganellen können sich auch gegenseitig aufbauen, z. B. das Endoplasmatische Retikulum die Kernmembran und die Dictyosomen. Die Plasmamembran entsteht nach der Teilung pflanzlicher Zellen durch Zusammenfließen von Golgi-Vesikeln, also aus Dictyosomenmembranen (● Abb. 1.19).

■ **MERKE** Innerhalb der Zelle findet ein Austausch von Membranen, ein Membranfluss statt. Ausgenommen hiervon sind die hochspezialisierten Membranen der Mitochondrien und Plastiden.

1.3.3 Semipermeabilität, Osmose, Membranpotenzial

Die Lipiddoppelschicht stellt eine nichtwässrige Barriere zwischen zwei wässrigen Kompartimenten dar. Der Austausch von wasserlöslichen Molekülen und Ionen zwischen diesen Kompartimenten ist daher stark eingeschränkt. Je lipophiler ein Molekül ist, desto besser diffundiert es durch eine Biomembran. Wasser und sehr kleine Moleküle (z. B. Glycerol, Ethanol) bilden eine Ausnahme: Sie passieren Biomembranen schneller als man es von ihrer Lipidlöslichkeit erwarten sollte (● Abb. 1.33).

Semipermeabilität

Die Eigenschaft von Biomembranen, kleine hydrophile Moleküle frei passieren zu lassen, größere jedoch nicht, wird als Semipermeabilität bezeichnet. Sie ist die Grundlage für alle osmotischen Vorgänge.

Moleküle mit hydrophoben Eigenschaften können dagegen in den lipophilen Bereich der Biomembran eindringen oder sich durch die Membran „hindurchlösen“. Zu dieser Gruppe von Molekülen gehören z. B. die Steroidhormone.

Biomembranen sind selektiv permeabel. Sie sind gut durchlässig für Wasser, jedoch weniger gut oder gar nicht für in Wasser gelöste organische oder anorganische Stoffe. Ungeladene, lipidlösliche Substanzen können recht gut durch Biomembranen permeieren. Dagegen sind Biomembranen für Ionen und organische polare Stoffe, wie Glucose oder Aminosäuren, kaum oder gar nicht permeabel. Die Möglichkeit einer Permeation (Diffusion) von Ionen durch Biomembranen nimmt mit steigender Ladungszahl und Ionengröße ab. Hierdurch hält z. B. die Plasmamembran ein osmotisches Gleichgewicht und ein Konzentrationsgefälle mit der Umgebung der Zelle aufrecht. Dadurch wird ein bestimmtes, für den Stoffwechsel unbedingt notwendiges inneres Milieu gegenüber sehr unterschiedlich zusammengesetzten Außenlösungen aufrechterhalten und verhindert, dass für die Zellfunktion notwendige Stoffe aus der Zelle diffundieren. Auch innerhalb der Zelle bilden die verschiedenen Membransysteme Barrieren gegen einen freien Stoffaustausch. Funktionell unterschiedliche, membranumschlossene Kompartimente der Zelle unterscheiden sich auch durch einen unterschiedlichen Stoffbestand.

■ **MERKE** Die Funktionen der Membranen als Diffusionsbarrieren sind eng mit der Lebensfähigkeit der Zelle verbunden. Ein Erlöschen dieser Barrierenfunktion ist ein sicheres Zeichen für den Zelltod.

Die geringe Durchlässigkeit der Membran für Ionen ist für die Resorption von Arzneimitteln von großer Bedeutung. Viele Arzneimittel dissoziieren in wässriger Lösung in positiv und negativ geladene Ionen. Da die ionisierte Form eines Arzneimittels biologische Membranen fast nicht oder sehr viel schlechter zu passieren vermag als die nichtionisierte, elektrisch neutrale, möglicherweise auch lipidlösliche Substanz, spielt der Dissoziationsgrad von Stoffen, z. B. Arzneimitteln in wässriger Lösung, für die Resorption und den Stofftransport im Organismus eine wesentliche Rolle.

Schwache Säuren, wie Penicilline, werden besser aus dem Magen resorbiert, da sie im dort herrschenden sauren Milieu nicht dissoziiert sind. Schwache Basen wie Phenazon können ebenfalls bereits im Magen aufgenommen werden, da sie trotz des sauren Milieus nur

teilweise dissoziiert vorliegen. Stärkere Basen werden erst im Dünndarm aus dem alkalischen Speisebrei resorbiert. Quartäre Ammoniumverbindungen, z. B. Curarin, werden auf diesem Wege nur sehr langsam und in geringem Umfang aufgenommen.

Osmose

Semipermeable Membranen sind die Voraussetzung für die Osmose. Unter Osmose versteht man die Passage von Wasser oder auch anderen Lösungsmitteln durch eine semipermeable Membran.

Wasser diffundiert mit hoher Geschwindigkeit durch biologische Membranen. Selbst wenn die Konzentration des Wassers in beiden Kompartimenten, d. h. zu beiden Seiten der Membran gleich ist, werden ständig Wassermoleküle durch die Membran hindurch ausgetauscht. Die treibende Kraft hierbei ist die thermische Energie der Wassermoleküle.

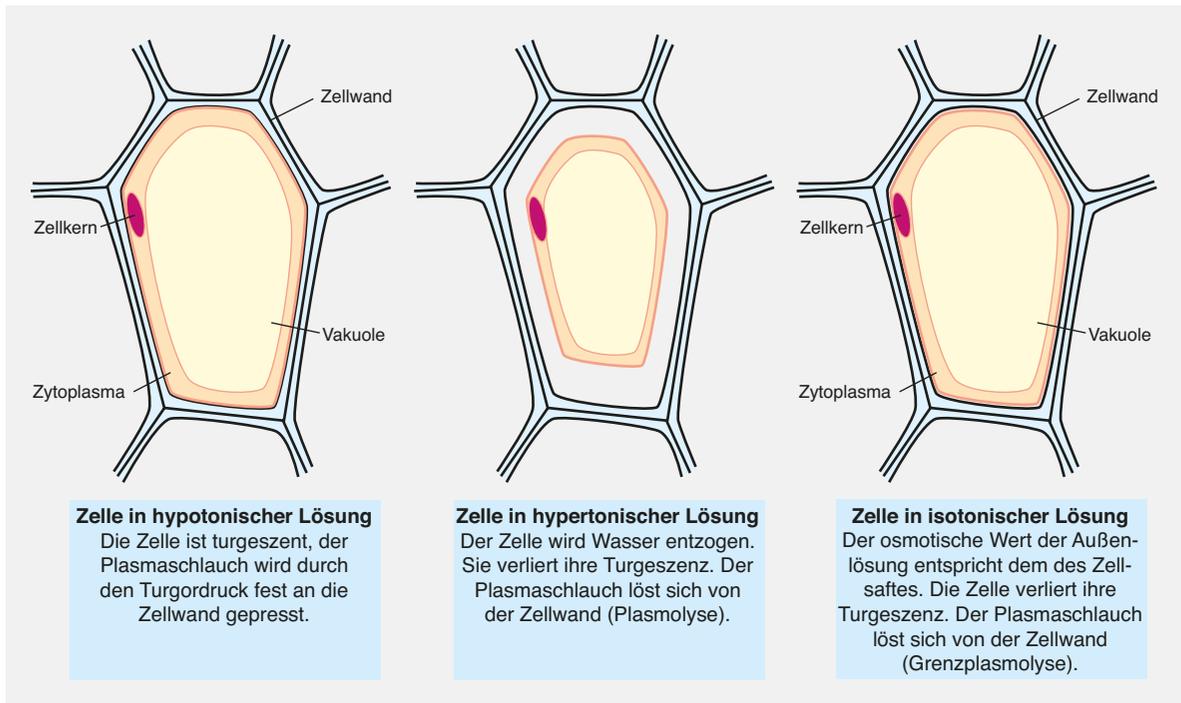
Befinden sich zu beiden Seiten einer semipermeablen Membran Lösungen unterschiedlicher Wasserkonzentration, so strömt Wasser vom Kompartiment mit der höheren in das mit der niedrigeren Wasserkonzentration. Die Wasserkonzentration, die Molarität des Wassers, wird durch darin gelöste Stoffe verringert.

Wasser fließt also aus dem Kompartiment mit der niedrigeren Konzentration gelöster Stoffe in das mit der höheren Konzentration gelöster Stoffe.

Durch die gelösten Stoffe wird die Beweglichkeit des Wassers behindert. Hierdurch entsteht ein Druckgradient in Richtung auf die konzentriertere Lösung. Man spricht auch von einer Potenzialdifferenz des Wassers zwischen Kompartimenten unterschiedlicher Konzentration. Diese Potenzialdifferenz ist die Triebkraft der Osmose.

Die Konzentration der gelösten Stoffe bestimmt die Saugkraft einer Lösung, ihren osmotischen Wert. Der **osmotische Wert** eines Kompartiments bzw. einer Zelle kann als **osmotischer Druck** gemessen werden. Kompartimente, zwischen denen keine osmotische Druckdifferenz besteht, werden als **isoosmotisch** bezeichnet. Dies trifft in den allermeisten Fällen für die Zellen von Tieren und die sie umgebenden Körperflüssigkeiten zu. **Osmotisch wirksame Substanzen** in der Zelle sind vor allem **Elektrolyte** und **polare Nichtelektrolyte**. Zu den Elektrolyten zählen **anorganische** und **organische Ionen**, zu den polaren Nichtelektrolyten Zucker, Alkohole, Purine und Pyrimidine. **Makromoleküle**, wie Nukleinsäuren, Proteine oder Polysaccharide sind wegen ihrer geringen Molarität osmotisch praktisch unwirksam.

Pflanzliche Zellen entwickeln immer einen hohen osmotischen Druck. Sie benötigen deshalb eine feste Zellwand. Da die pflanzliche Zellwand keine rasche Volumenänderung zulässt, baut sich ein Innendruck auf, den man als Turgor bezeichnet. Dieser hält krautige



● Abb. 1.34 Plasmolyse

Pflanzen aufrecht und ist Triebkraft für die Vergrößerung von Pflanzenzellen und damit auch für das Pflanzenwachstum.

Der Aufbau von Konzentrationsgradienten zwischen dem inneren und äußeren Milieu von Zellen ist ein wichtiger Mechanismus, mit dessen Hilfe beispielsweise Exkretions- und Sekretionszellen einen passiven Wassertransport ermöglichen. Absorptionsgewebe von Pflanzen, z. B. Rhizodermiszellen, halten immer einen Konzentrationsgradienten mit dem Bodenwasser aufrecht und können so Wasser aus dem Boden aufnehmen.

Plasmolyse

Der osmotische Druck einer pflanzlichen Zelle kann u. a. durch Plasmolyse gemessen werden. Bringt man Zellen, z. B. Epidermiszellen, in eine **hypertonische Lösung**, d. h. eine Lösung mit höherer Konzentration gelöster, osmotisch wirksamer Substanzen als in der Zentralvakuole, so wird der Zelle Wasser entzogen. Der Protoplast löst sich von der Zellwand. Bringt man die plasmolysierte Zelle wieder in Wasser (hypotonische Lösung), so nimmt die Zelle umgekehrt wieder Wasser auf; sie drückt sich wieder fest an die Zellwand.

Bringt man die Zelle in eine Lösung mit gleicher Konzentration gelöster Stoffe wie in der Zentralvakuole, also in eine äquimolare (isotonische, isoosmotische) Lösung, so verliert die Zelle ihren Turgor, der Protoplast löst sich gerade etwas von der Zellwand ab. Dieser Zustand wird als Grenzplasmolyse bezeichnet (● Abb. 1.34). Der Druck der Außenlösung entspricht

dem osmotischen Druck der Zelle. Der osmotische Druck einer Lösung lässt sich in einem Osmometer messen.

Membranpotenzial

Ionen können keine Biomembran durchqueren, wenn sie dabei nicht durch Kanäle und Transportproteine unterstützt werden (s. unten). **Protonenpumpen** führen z. B. dazu, dass der Zellinnenraum einer **Pflanzenzelle** im Vergleich zur Umgebung stark negativ wird. Eine derartige Ladungsdifferenz über eine Membran bezeichnet man als **Membranpotenzial**. Das Membranpotenzial kann mit **Mikroelektroden** gemessen werden. Die meisten Pflanzenzellen halten ein Membranpotenzial von mindestens -120 mV aufrecht.

Besondere Bedeutung hat das Membranpotenzial bei der Erzeugung und Weiterleitung von Nervenimpulsen in tierischen Axonen (● Abb. 1.35). Dort beträgt das sogenannte **Ruhepotenzial** ungefähr -60 mV. Dieses Ruhepotenzial schafft die Möglichkeit auf Reize schnell reagieren zu können. Ein **Aktionspotenzial** ist eine besonders starke Veränderung des Membranpotenzials. Hierbei kommt es zu einer plötzlichen Spannungsumkehr über einen bestimmten Bereich der Membran und es fließt über 1–2 Millisekunden lang ein Strom durch die Membran. Die Zellinnenseite wird gegenüber der Außenseite kurzfristig sogar positiv geladen. Ein Reiz oder Nervenimpuls wird dadurch übermittelt, dass sich Aktionspotenziale am Axon entlang bewegen. Ionenpumpen und -Ionenkanäle können Membranpotenziale verändern und Ruhe- bzw. Akti-

onspotenziale erzeugen. Die Weiterleitungsgeschwindigkeit von Aktionspotenzialen ist bei den Wirbeltieren durch die Ausbildung einer diskontinuierlichen Myelinscheide (im Vergleich zu wirbellosen Tieren, die nichtmyelinisierte Axone besitzen) dramatisch erhöht. Die Aktionspotenziale „springen“ in myelinisierten Axonen von einem Ranvier-Schnürring zum nächsten. An diesen Stellen, die dicht mit Ionenkanälen besetzt sind, lässt die elektrisch isolierende Myelinscheide die Axonmembran frei. Ein ausgelöstes Aktionspotenzial kann aber nicht über die von Myelin umhüllte und daher isolierte Membran selbst weitergeleitet werden. Der Ionenstrom erfolgt daher durch das Zytoplasma. Dieser Strom kann die Membran am nächsten Schnürring depolarisieren und ein Aktionspotenzial auslösen. Diese Art der Impulsverarbeitung nennt man **saltatorische Erregungsleitung**.

1.3.4 Zellkontakte

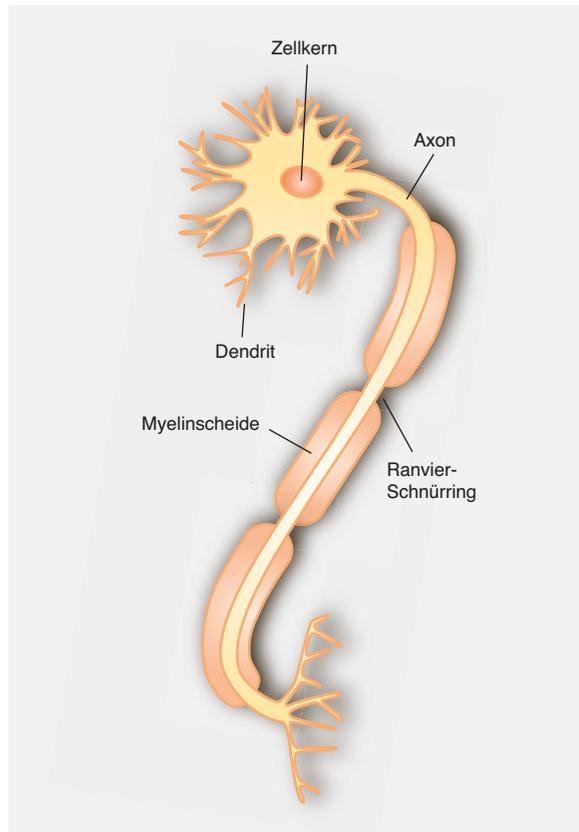
Zellen, die miteinander verbunden sind oder verbunden werden sollen, bilden bestimmte Strukturen aus, die entweder der **Haftung oder dauerhaften Bindung oder Kommunikation** dienen. Diese spezialisierten Zell-Zell-Verbindungen nennt man bei tierischen Zellen auch „Junctions“. Drei wichtige Typen von Verbindungen sind die **Tight Junctions**, **Desmosomen** und **Gap Junctions**

Tight Junctions sind spezielle Strukturen der Plasmamembran, die benachbarte Epithelzellen miteinander verbinden. Es handelt sich hierbei um fest miteinander verknüpfte Membranproteine. Sie versiegeln Gewebe, speziell Epithelien, und verhindern den freien Transport gelöster Stoffe durch die Zellzwischenräume. So müssen alle Stoffe bestimmte Zellen passieren und können zielgerichtet in den einen oder anderen Teil des Körpers geleitet werden.

Desmosomen sind mit der Plasmamembran verbundene Strukturen, die Zellen druckknopfartig miteinander verbinden, aber die Bewegung von Stoffen kaum behindern. Auf der zytoplasmatischen Seite besitzt jedes Desmosom einen sogenannten desmosalen Plaque, an den spezielle Zelladhäsionsproteine der Plasmamembran angeheftet sind. Über diese Proteine erfolgt die Bindung an die Nachbarzelle. Außerdem sind die Desmosomen mit Intermediärfilament-Proteinen des Zytoskeletts verbunden (► Kap. 1.4.12). Diese ziehen sich quer durch die Zellen und verleihen z. B. den epithelialen Geweben ihre hohe mechanische Stabilität.

Die **Basalmembran**, eine spezielle Form der extrazellulären Matrix tierischer Zellen (► Kap. 1.2.3) ist über sogenannte **Hemidesmosomen** mit den Epithelzellen verknüpft.

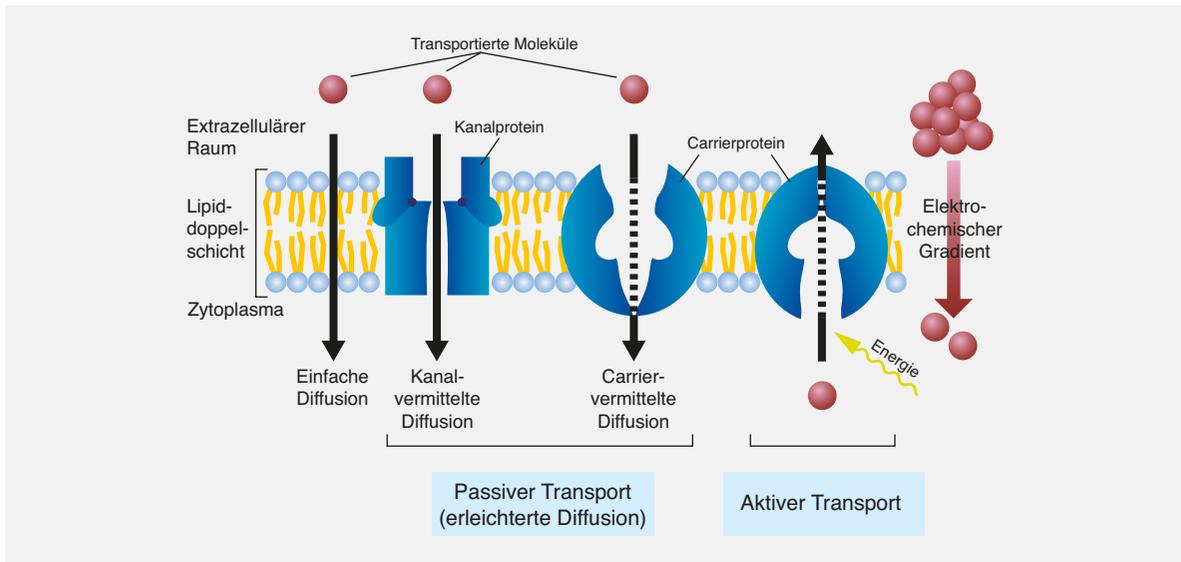
Während die Tight Junctions und Desmosomen mechanische Aufgaben erfüllen, dienen die Gap Junctions



• **Abb. 1.35** Nervenzelle (Neuron). Myelinisiertes Axon mit Ranvier-Schnürringen

tions der Zell-Zell-Kommunikation. Sie können bis zu 25 % der Plasmamembran tierischer Zellen ausmachen und hunderte kleine Kanäle bilden. Im Bereich solcher Zell-Zell-Verbindungen treffen sogenannte Connexone aufeinander, die miteinander verknüpft werden. Ein Connexon kann als Halbkanal aufgefasst werden, der sich mit einem Connexon der Nachbarzellen zu einem funktionellen Kanal verbindet. Über diese Kanäle können kleine Signalmoleküle, Metaboliten oder Ionen von einer Zelle in die andere gelangen, sie sind jedoch zu eng, um Proteine durchzulassen. Connexone sind aus sechs identischen Connexin-Untereinheiten aufgebaut. Connexin ist ein Protein. Die Gap Junctions ermöglichen den miteinander verknüpften Zellen eine Kooperation im Bereich Energie- und Baustoffwechsel sowie der Signalübermittlung.

Die **Plasmodesmata** (Plasmodesmen) der Pflanzenzellen (► Kap. 1.2.2) entsprechen funktionell den Gap Junctions der tierischen Zellen. Eine typische Pflanzenzelle besitzt viele Tausend Plasmodesmata. Im Gegensatz zu den Gap Junctions sind bei den Plasmodesmata nicht nur Kanalproteine miteinander verbunden, sondern es handelt sich um von der Plasmamembran ausgekleidete Zell-Zell-Verbindungen, das heißt in diesen Bereichen wurden die Plasmamembranen benachbarter Zellen miteinander fusioniert. Die so gebildeten



• **Abb. 1.36** Schematische Darstellung des passiven Transports, der einem elektrochemischen Gradienten folgt, und des aktiven Transports, der in der entgegengesetzten Richtung verläuft. Die einfache Diffusion und der von Membrantransportproteinen vermittelte passive Transport (auch „erleichterte Diffusion“ genannt) laufen spontan ab, der aktive Transport dagegen erfordert die Zufuhr von Stoffwechselenergie. Durch einfache Diffusion können nur nicht polare und kleine, ungeladene, polare Moleküle die Lipiddoppelschicht durchqueren, andere polare Moleküle werden mit nennenswerter Geschwindigkeit nur von Carrier- oder Kanalproteinen transportiert.

Kanäle besitzen einen etwa viermal größeren Durchmesser als die Connexone der Gap Junctions. Die Stoffpassage wird allerdings durch die Einlagerung eines kompakten Zylinders, dem sogenannten Desmotubulus erschwert, sodass auch zwischen den Pflanzenzellen normalerweise nur kleine Moleküle transportiert werden können. Allerdings können auch größere Moleküle und Viren über Plasmodesmata transportiert werden. Pflanzenviren besitzen Gene, die so genannte Bewegungsproteine (movement proteins) codieren, die die Plasmadesmata vorübergehend erweitern.

1.3.5 Spezifischer Stofftransport durch Biomembranen

Neben ihrer Trennfunktion sind die Biomembranen Organelle des Stoff- und Informationsaustausches in der Zelle. Wasser, Nährstoffe, z. B. Glucose, Aminosäuren, Ionen sowie Nukleotide und zahlreiche Zellmetaboliten müssen von der Zelle aufgenommen, Endprodukte des Stoffwechsels ausgeschieden werden und dabei die Plasmamembran passieren. Auch zwischen den einzelnen Reaktionsräumen in der Zelle muss ein spezifischer, kontrollierter Stoffaustausch ermöglicht werden.

Für den vielfältigen Stoffaustausch zwischen den Kompartimenten einer Zelle sowie der Zelle und ihrer Umgebung enthalten Biomembranen zahlreiche **spezifische Translokatoren**. Dies sind spezielle Membranproteine, die man als **Membrantransportproteine** bezeichnet.

Jedes dieser Proteine ist darauf spezialisiert, eine bestimmte Klasse von Verbindungen oder nur ein bestimmtes Molekül zu transportieren.

Alle bisher bekannten Membrantransportproteine sind Proteine, welche die Lipiddoppelschicht mit mehreren α -Helices durchdringen (Multipass Transmembranproteine, • Abb. 1.29).

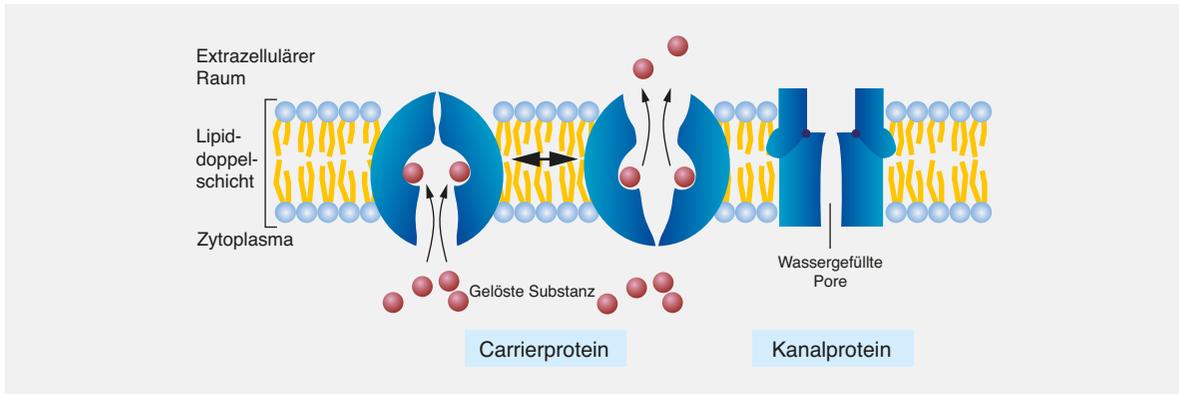
Es gibt zwei Hauptklassen von Transportproteinen: Carrierproteine und Kanalproteine. Die **Carrierproteine** binden spezifisch die zu transportierenden Moleküle und transportieren diese mittels Konformationsänderung auf die andere Seite der Biomembran.

Die **Kanalproteine** dagegen formen wassergefüllte Poren durch die Lipiddoppelschicht. Wenn diese Poren geöffnet sind, erlauben sie z. B. anorganischen Ionen den Durchtritt durch die Membranen (• Abb. 1.36, • Abb. 1.37).

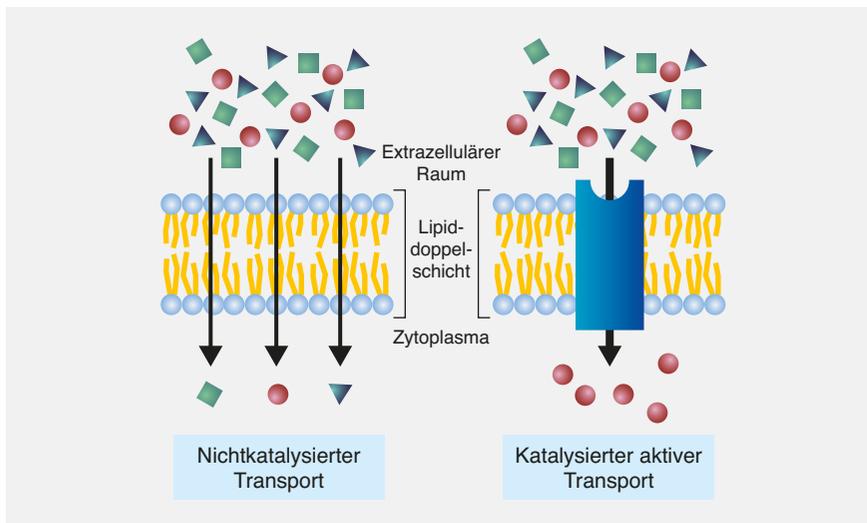
In beiden Fällen wird ein spezifischer Transport ermöglicht (▣ Tab. 1.12).

Der **spezifische Transport** ist von der freien Diffusion durch folgende Kriterien zu unterscheiden:

- Er ist normalerweise schneller als die freie Diffusion.
- Er wird durch spezifische Translokatoren vermittelt.
- Er ist substratspezifisch.
- Er verläuft bis zu einer Sättigung.
- Er ist spezifisch hemmbar.



● **Abb. 1.37** Die beiden Klassen von Membrantransportproteinen in vereinfachter, schematischer Darstellung. Ein Carrierprotein kann zwei verschiedene Konformationen einnehmen und so die Bindungsstelle für das zu transportierende Molekül zuerst auf der einen und dann auf der anderen Seite der Membran zugänglich machen. Ein Kanalprotein dagegen bildet eine wassergefüllte Membranpore, durch die spezifische Ionen hindurchfließen können.



● **Abb. 1.38** Transport durch eine Biomembran. Nichtkatalysierter Transport: wenig selektive, langsame Diffusion. Katalysierter aktiver Transport: schneller, sehr selektiver Transport bestimmter Moleküle durch Vermittlung von Translokatoren

■ **Tab. 1.12** Stofftransport durch Biomembranen (Übersicht)

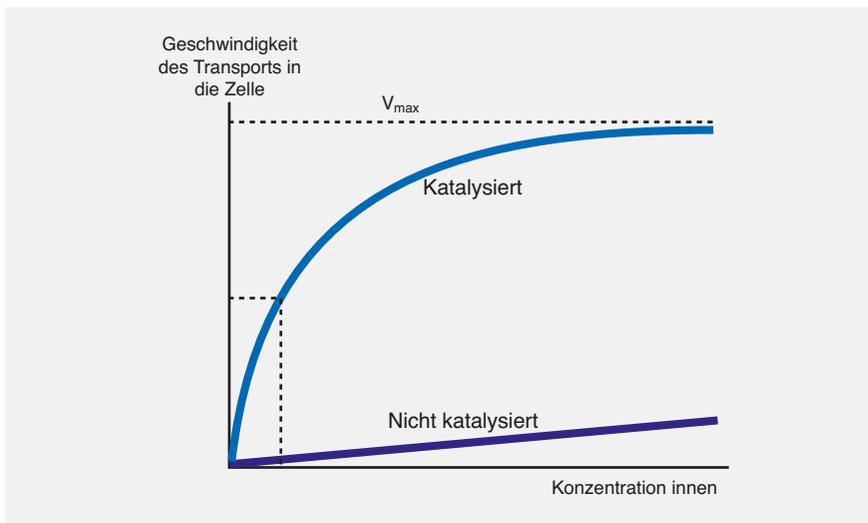
Transportart	Bemerkung
1. Freie Diffusion: Diffusion kleiner hydrophiler bzw. lipophiler Moleküle	Passiv, ohne Energieverbrauch nur mit Konzentrationsgradienten
2. Erleichterte Diffusion: Über Translokatoren, substratspezifisch, sättigbar, hemmbar, schneller als freie Diffusion	
3. Aktiver Transport: <ul style="list-style-type: none"> ■ primärer aktiver Transport, ■ sekundärer aktiver Transport, ■ Gruppentranslokation, ■ Polyrenolzyklus 	Aktiv, unter Energieverbrauch gegen Konzentrationsgradienten, nur in eine Richtung

Es werden grundsätzlich zwei Formen von spezifischem Transport unterschieden (● Abb. 1.38, ● Abb. 1.39):

- passiver Transport (katalysierte, erleichterte Diffusion),
- aktiver Transport.

Passiver Transport (katalysierte, erleichterte Diffusion)

Die katalysierte Diffusion kann wie die freie Diffusion nur zu einem Konzentrationsausgleich zwischen zwei Kompartimenten führen. Katalysierte Diffusion im Stoffaustausch mit der Umwelt ist nicht bekannt. Offensichtlich sind hier selektive Anreicherungs Vorgänge



● **Abb. 1.39** Kinetik katalysierter (erleichterte Diffusion) und nichtkatalysierter (freie Diffusion) Transportprozesse. Katalysierte Transportprozesse verlaufen viel schneller als der nichtkatalysierte Transport.

durch aktiven Transport unerlässlich. Bei Zellen im Inneren vielzelliger Organismen, die von einer körpereigenen Flüssigkeit mit relativ konstanter molekularer Zusammensetzung umgeben sind, können jedoch Aminosäuren oder Glucose durch katalysierte Diffusion aufgenommen werden, z. B. aus dem Blut. Epithelzellen können umgekehrt Moleküle an das Blut abgeben, ohne dass hierfür Energie aufgewendet werden muss.

Ein gut untersuchtes Beispiel für ein solches Transportsystem ist der Glucose-Translokator der Erythrozytenmembran beim Menschen. Über diesen kann Glucose um den Faktor 10^5 schneller aufgenommen werden als durch freie Diffusion.

Es sind auch Translokator-Systeme nach dem Prinzip der katalysierten Diffusion für Ionen bekannt. Dies sind die sogenannten Ionenkanäle in den Plasmamembranen elektrisch erregbarer Zellen, Nervenzellen und Muskelzellen, für Na^+ , K^+ , Ca^{2+} und Cl^- .

Spezifische Transportsysteme beschleunigen dabei lediglich den Transport von Stoffen durch die Membran in Richtung eines Konzentrationsgefälles. Passive Transportsysteme können daher Substanzen in beiden Richtungen durch eine Biomembran transportieren. Die Richtung des Transportes wird allein durch die Richtung des Konzentrationsgefälles der Substanz bedingt.

■ **MERKE** Passive Transportvorgänge durch Biomembranen benötigen keinen Energieaufwand von Seiten der Zelle. Sie können jedoch nur in Richtung eines Konzentrationsgefälles verlaufen.

Aktiver Transport

Eine Zelle braucht Transportproteine, die Moleküle aktiv gegen ein Konzentrationsgefälle durch die Biomembranen transportieren. Dieser aktive Transport

wird immer von Carriermolekülen ausgeführt und benötigt Energie. Ein Carrierprotein bindet spezifisch ein bestimmtes Molekül und transportiert es durch die Lipiddoppelschicht. Bei aktiven Transportvorgängen können verschiedene Mechanismen unterschieden werden.

Beim **primären aktiven Transport** werden Protonen und anorganische Ionen unter **ATP-Verbrauch** durch die Zytoplasmamembran gepumpt. Primäre aktive Transportsysteme sind Na^+/K^+ -ATPase, Ca^{2+} -ATPase, K^+/H^+ -ATPase und H^+ -ATPase.

Die Na^+/K^+ -ATPase bewirkt in tierischen Zellen eine Ungleichverteilung von Na^+ und K^+ zwischen Zytoplasma und Zellumgebung.

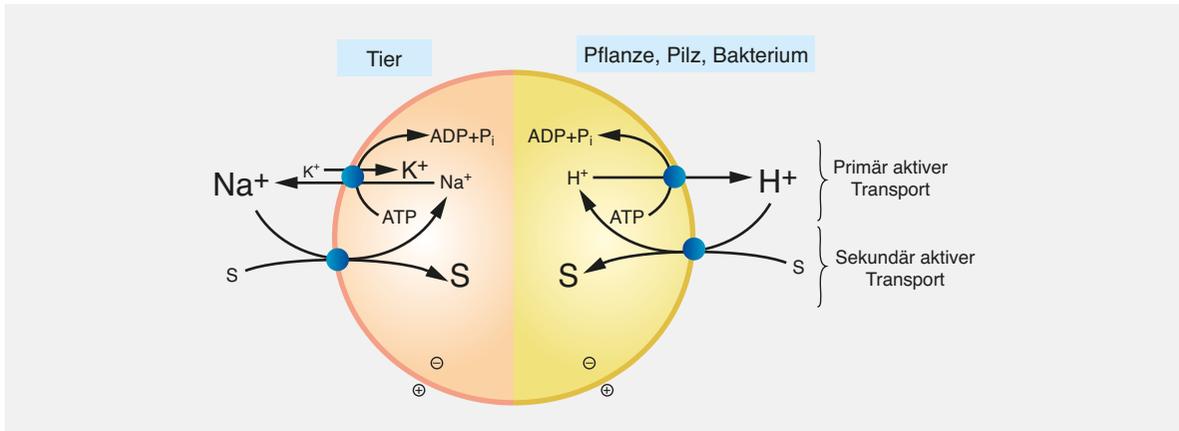
Die Ca^{2+} -ATPase hält die Konzentration von Ca^{2+} im Zytoplasma niedrig. Die H^+/K^+ -ATPase in den Belegzellen des Magens ist für die Aufrechterhaltung des sauren Magenmilieus verantwortlich.

Die H^+ -ATPase fungiert z. B. in Pflanzenzellen als Protonenpumpe. Zellen verwenden einen erheblichen Teil ihrer chemischen Energie in Form von ATP für die Energetisierung des aktiven Transports.

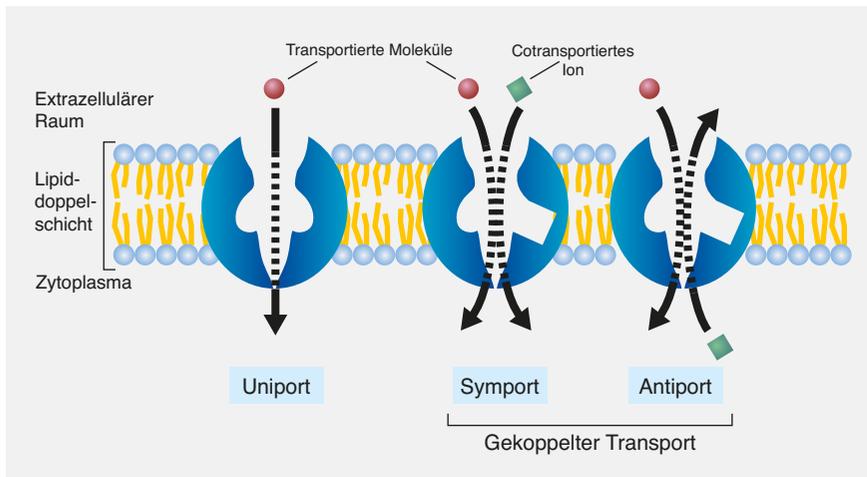
Beim **sekundären aktiven Transport** ist der Transport eines Na^+ -Ions oder eines Protons mit dem Transport eines organischen Moleküls gekoppelt (Kotransport). Voraussetzung hierfür ist ein elektrochemisches Potenzial dieser Ionen, das durch einen primären aktiven Transport aufgebaut werden kann.

Für den Vorgang des **Kotransports** selbst wird keine Energie benötigt, sondern das elektrochemische Potenzial des Ions ausgenutzt. Auf diese Weise werden z. B. Zucker und Aminosäuren in die Zelle transportiert.

Der sekundäre aktive Transport besteht aus zwei strukturell getrennten Transportsystemen, einmal der Na^+ - oder H^+ -ATPase, bei dem ATP verbraucht wird und einer katalysierten Diffusion in Gegenrichtung, in Form eines Kotransports. Die über dieses System rück-



● **Abb. 1.40** Aktive Transportvorgänge. Durch primär aktive Transportvorgänge hält die Zelle Protonen- bzw. Ionengradienten mit der Umgebung aufrecht. Diese Vorgänge des „Ionenpumpens“ sind energieabhängig und verlaufen unter ATP-Verbrauch. Bei der Rückdiffusion von Protonen bzw. Ionen in die Zelle können sie andere Substrate, z. B. Glucose oder Aminosäuren, sekundär aktiv ohne erneuten Energieverbrauch in die Zelle „mitnehmen“ (Kotransport). S Substrat, links tierische Zellen pumpen u. a. Na^+ und K^+ , rechts Pflanzen, Pilze und Bakterien vornehmlich H^+



● **Abb. 1.41** Die Funktionsweise von Uniport-, Symport- und Antiport-Carrierproteinen

diffundierenden Na^+ -Ionen oder Protonen nehmen gewissermaßen ein anderes Molekül mit, das angereichert werden kann, vorausgesetzt, die Zelle hält den aktiven primären Transportvorgang von Ionen bzw. Protonen aufrecht (● Abb. 1.40, ● Abb. 1.41).

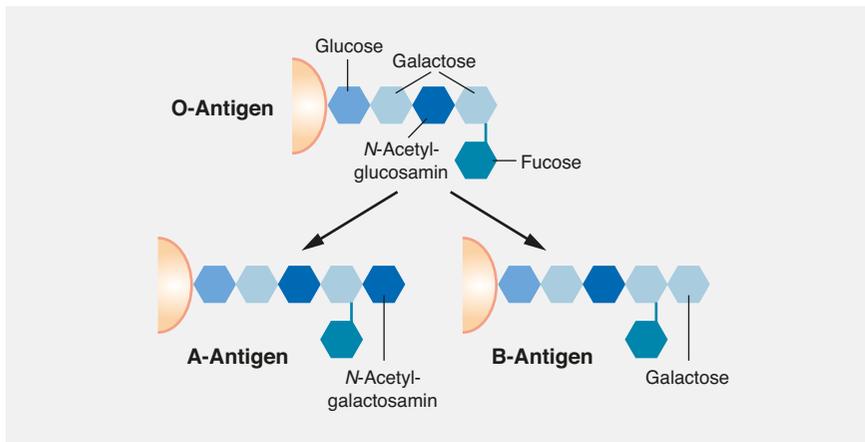
Ein Beispiel für einen sekundären aktiven Transport ist die sogenannte Natriumpumpe. Bei höheren Tieren ist eine treibende Kraft für den aktiven Transport von Substanzen in die Zelle das aktive Ausschleusen (Herauspumpen) von Na^+ aus der Zelle. Die Na^+ -Konzentration in der Zelle wird hierdurch niedrig, die der umgebenden Körperflüssigkeit hoch gehalten. Der so entstehende Na^+ -Konzentrationsgradient von außen nach innen bildet offensichtlich die Grundlage für die aktive Aufnahme von Stoffen, wie K^+ , Glucose oder Aminosäuren. Diese Natriumpumpe der tierischen Zellen verbraucht einen erheblichen Teil der gesamten ATP-Produktion der Zelle. Sie ist an ein in der Membran lokalisiertes ATPase-System gekoppelt.

Pflanzenzellen können in der Regel kein Na^+ pumpen. Na^+ -ATPasen wurden aber z. B. in Moosen nachgewiesen

Bei Prokaryonten sind weitere Transportsysteme bekannt. Gut untersucht ist das Phosphotransferase-System. Von diesem werden Zucker unter Verwendung metabolischer Energie in das Zytoplasma transportiert und dabei gleichzeitig zu Zuckerphosphaten phosphoryliert, also in energiereiche Verbindungen überführt.

Ein anderes Transportsystem dient bei Bakterien dazu, Zucker und Oligosaccharide aus dem Zytoplasma durch die Plasmamembran zu transportieren. Dieser **Polyprenolzyklus** transportiert z. B. Bausteine für die Mureinschicht von innen nach außen durch die Plasmamembran von Bakterien (► Kap. 1.2.1).

Bei Eukaryonten werden von diesem Transportsystem Zucker resp. Oligosaccharide durch die Membranen des Endoplasmatischen Retikulums, resp. der Dic-



● **Abb. 1.42** Determinanten des ABO-Blutgruppensystems als Beispiel für einen Oberflächenrezeptor in einer Zytoplasmamembran. Erythrozyten der Blutgruppe 0 tragen nur die „Kern-Zucker“ Glucose, Galactose, N-Acetylglucosamin und Fucose. Bei der Blutgruppe A kommt noch ein endständiges N-Acetylglucosamin, bei der Blutgruppe B eine endständige Galactose hinzu.

tyosomenmembran, zur Synthese von Wandsubstanzen oder Glykoproteinen transportiert.

■ **MERKE** Der aktive Transport ist für den Zellstoffwechsel unentbehrlich. Hiermit können Nährstoffe aus der Umgebung spezifisch aufgenommen und in der Zelle angereichert werden. Die Ionenkonzentration innerhalb der Zelle oder bei Tieren auch in Körperflüssigkeiten wird mithilfe aktiver Transportvorgänge reguliert.

In einigen Fällen ist die Biosynthese eines Transportsystems mit der Synthese spezifischer Enzyme für den Abbau der in die Zelle transportierten Substanz gekoppelt. Ein Beispiel dafür bietet das Transportsystem für β -Galactoside bei *E. coli* (► Kap. 3.2.1).

1.3.6 Signaltransduktion und Informationsverarbeitung

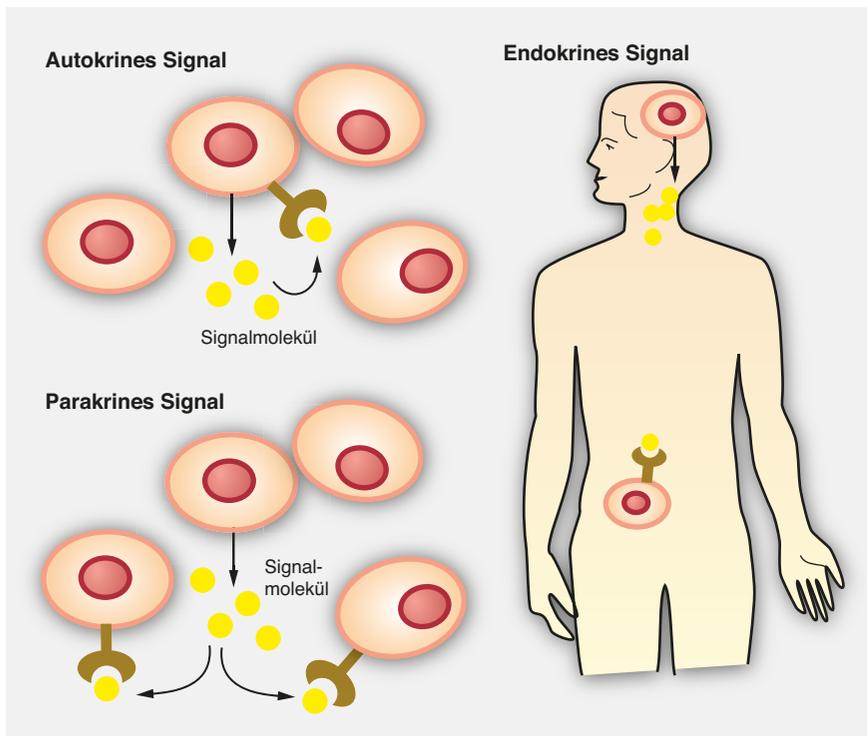
Die Plasmamembran muss die Beziehung der Zelle zu ihrer Umgebung und zu anderen Zellen vermitteln. Plasmamembranen von Säugetierzellen enthalten **Glykoproteine** und **Glykolipide**, deren Oligosaccharidseitenketten ausschließlich auf der Außenseite der Membran lokalisiert sind (● Abb. 1.30). Diese Glykoproteine und Glykolipide werden im Endoplasmatischen Retikulum und den Dictyosomen gebildet und gelangen von den Membranen dieser Organellen durch Membranfluss in die Plasmamembran. Die Struktur der Oligosaccharidketten kann sehr vielfältig sein. Vielen dieser Oberflächenstrukturen kommen **Rezeptorfunktionen** zu. An sie binden z. B. Viren bei der „Adsorption“ an die Zelloberfläche. Zu diesen Strukturen zählen auch die zellständigen Antigene. Die verschiedenen Zelltypen eines tierischen Organismus unterscheiden sich in der Struktur und Zusammensetzung ihrer Glykocalyx und damit auch in ihren zellständigen Antigenen. Auf solchen Oberflächenstrukturen beruhen die Phänomene der Zell-Zell-Erkennung. Die Bindung einer bestimmten Substanz kann als Signal dienen, um

eine bestimmte Zellfunktion zu regulieren. Gerade in der Medizin sind solche Erkennungsphänomene von weit reichender Bedeutung. Um die Glucose-Homöostase aufrecht zu erhalten, die durch Insulin und Glucagon gesteuert wird, müssen diese Hormone an bestimmte Rezeptoren der Zielzellen binden, damit eine Zellantwort erfolgen kann.

Bei Bluttransfusionen und Organ- bzw. Gewebetransplantationen können Zellen und Gewebe mit körperfremden Oberflächenstrukturen vom Immunsystem des Empfängers angegriffen werden. Die Blutgruppenantigene sind auf den Plasmamembranen der Erythrozyten lokalisiert. Die antigenen Determinanten des ABO-Systems sind Zuckerreste (● Abb. 1.42). Die wichtigsten Rezeptoren für die Erkennung körpereigener Zelloberflächen gehören zum HLA-System (Humanes Lymphozyten-Antigen), auch Transplantations- oder Histokompatibilitätssystem genannt. Es findet sich in den Plasmamembranen aller Zellen, mit Ausnahme der Erythrozyten.

Signale und Signaltransduktion

Für Zellen ist die Kommunikation mit der Umgebung von essenzieller Bedeutung, um Differenzierungsprozesse oder Zellbewegung zu steuern. Diese **Steuerung** erfolgt z. B. durch **Ionen**, **Neurotransmitter**, **Zytokine** oder **Hormone**. Viele Hormone, z. B. Peptidhormone, Catecholamine wie Adrenalin und Noradrenalin und alle bekannten Neurotransmitter können Plasmamembranen nicht passieren. Sollen sie ihre Wirkung entfalten, müssen sie an der Oberfläche von Zellen von **Rezeptoren** gebunden werden. Von dieser Bindung aus können sie in der Zelle Stoffwechselfvorgänge auslösen. Die Übertragung eines Nervenimpulses z. B. geschieht durch Neurotransmittersubstanzen. In der postsynaptischen Plasmamembran finden sich Rezeptoren zur Bindung dieser Transmittermoleküle. Durch deren Bindung werden Ionenkanäle in dieser Membran geöffnet. Der Impuls wird so von Zelle zu Zelle weiter gereicht.



● **Abb. 1.43** Autokrine, parakrine und endokrine Signale

Innerhalb eines vielzelligen Organismus erreichen chemische Signale ihre Ziele durch Diffusion oder Zirkulation. Man unterscheidet (● Abb. 1.43):

- **Autokrine** Signalstoffe: Sie beeinflussen die Zellen von denen sie produziert wurden.
- **Parakrine** Signalstoffe: Die signalgebenden Zellen beeinflussen so Zellen in unmittelbarer Nachbarschaft.
- **Endokrine** Signalstoffe: Sie wirken über weitere Entfernungen und werden in Säugetieren mit dem Blutstrom verteilt.

Signale müssen erzeugt, empfangen, evtl. moduliert, übersetzt oder anderweitig verarbeitet werden, um in der Zielzelle einen Effekt auszulösen. Diese Schritte zusammen bilden einen **Signaltransduktionsweg** oder eine **Signalkaskade**. Zu einem Signaltransduktionsweg gehören Signal (s. oben), Rezeptor, die eigentliche Transduktion (meist mehrere Schritte) und die Reaktion (z. B. Expression eines Gens).

Rezeptor

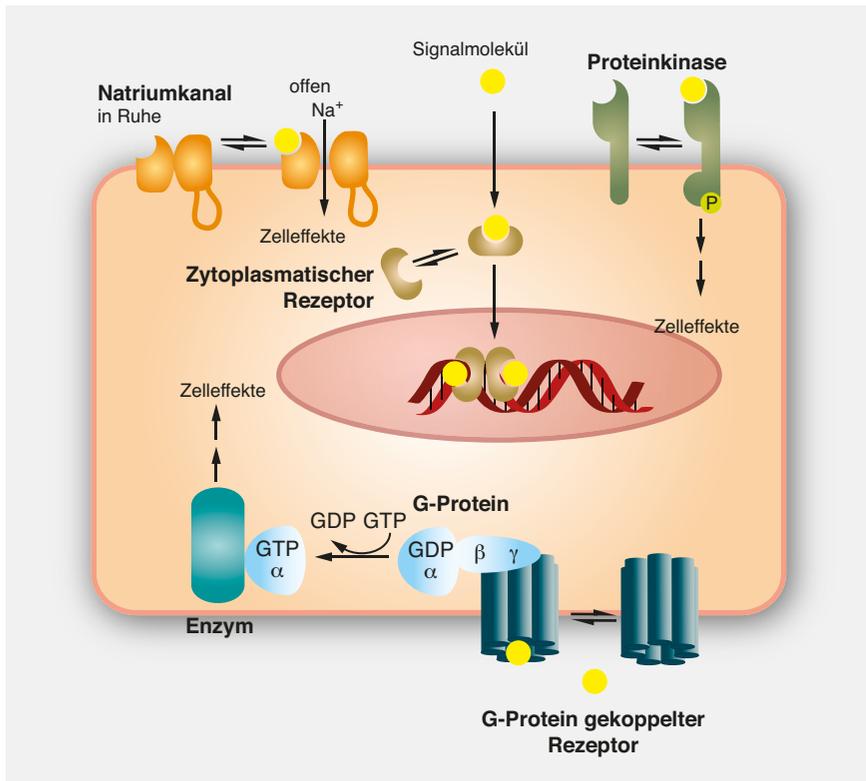
Die erste Komponente der Signalübertragung der Empfängerzelle ist ein Rezeptor. Dieser kann ein Transmembranprotein sein, dessen Konformation sich nach Bindung eines geeigneten Signals verändert. Durch die Bindung eines Signalmoleküls (Liganden) kann der Teil des Rezeptorproteins, der ins Zellinnere ragt und zum Beispiel Proteinkinase-Eigenschaften hat, in eine katalytisch aktive Konformation überführt werden. Es kommt in diesem Fall zur Übertragung eines

Phosphatrests von ATP auf eine geeignete Aminosäure (z. B. Tyrosin, Serin) eines Proteins. Das Signal ist so in die Zelle gelangt und kann weiterverarbeitet werden. Die Elemente, die zur Signaltransduktion verwendet werden, sind bei allen Lebewesen dieselben:

- Ein Rezeptor verändert nach Bindung eines Signalmoleküls seine Konformation.
- Die Konformationsänderung bedingt eine Proteinkinase-Aktivität.
- Die Phosphorylierung verändert die Funktion eines Effektorproteins.
- Das Signal wird verstärkt und transportiert.
- Ein Transkriptionsfaktor wird aktiviert.
- Ein Promotor (und damit Genexpression) wird aktiviert bzw. reprimiert.
- Die Zellaktivität wird verändert.

Rezeptoren haben eine hohe Spezifität für ihr Signalmolekül und werden in der Regel nicht verändert, d. h. ihre Bindung muss reversibel sein, damit der Rezeptor überhaupt seine Schalterfunktion erfüllen kann. Es gibt viele Arten von Rezeptoren, sie lassen sich aber in zwei große Gruppen einteilen, nämlich die **zytoplasmatischen Rezeptoren** und die **Plasmamembran-Rezeptoren**.

Apolare Liganden können die Plasmamembran durchqueren und in der Zelle an ihren Rezeptor binden (z. B. Steroidhormone). Die Bindung eines Liganden führt hier zu einer Strukturänderung des Rezeptors, sodass dieser in den Zellkern eindringen und dort als



● **Abb. 1.44** Beispiele für Rezeptor-vermittelte Vorgänge. Erläuterungen zu Ionenkanälen („Natriumkanal“), Proteinkinasen und G-Protein gekoppelten Rezeptoren im Text

Transkriptionsfaktor wirken kann. Polare Liganden (z. B. Acetylcholin) oder große Liganden (z. B. Insulin) können die Plasmamembran nicht passieren, ihre Rezeptoren müssen daher eine extrazelluläre Bindedomäne besitzen. Bei den Säugetieren gibt es drei gut untersuchte Arten von Plasmamembran-Rezeptoren (● Abb. 1.44):

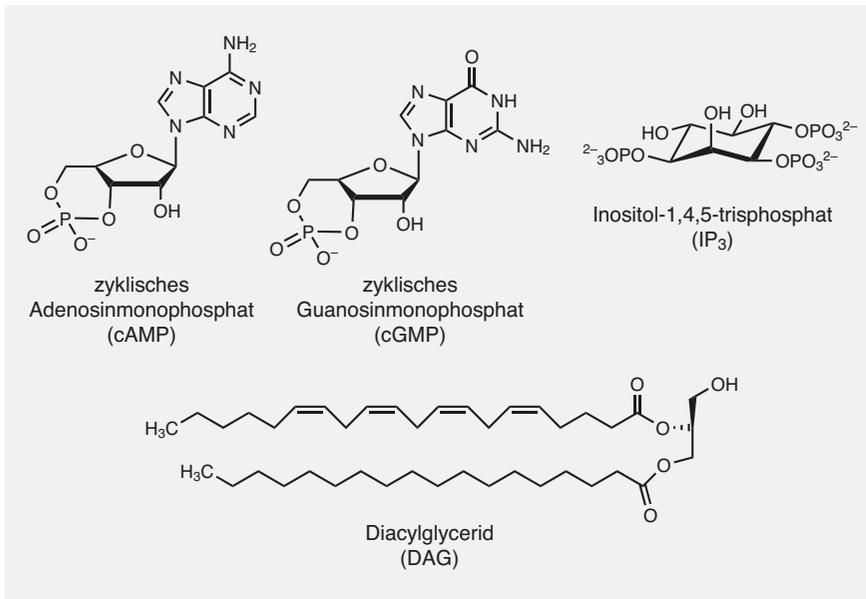
- Ionenkanäle,
- Proteinkinasen,
- G-Protein-gekoppelte Rezeptoren.

Ionenkanäle „schleusen“ Ionen (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^-) in die Zelle hinein oder aus dieser heraus. Das Signal, das die Konformationsänderung der kanalbildenden Proteine hervorruft, ist nicht das zu transportierende Ion, sondern ein anderer chemischer Ligand oder ein sensorischer Reiz (z. B. Licht). Der Acetylcholinrezeptor ist beispielsweise ein Ionenkanal. Binden zwei Moleküle Acetylcholin an diesen Rezeptor, öffnet er sich für etwa eine Tausendstelsekunde. Na^+ strömt in die Zelle ein und es wird ein Aktionspotenzial aufgebaut, das zur Muskelkontraktion führt.

Proteinkinasen wurden weiter oben bereits vorgestellt. Beispiel für einen solchen Rezeptor ist der Insulinrezeptor. Insulin ist ein Proteinormon, das in den Inselzellen der Bauchspeicheldrüse gebildet und für die Regulation des Blutzuckerspiegels benötigt wird. Wenn zwei Insulinmoleküle an die extrazelluläre Domäne des Rezeptors binden, verändert dieser seine Struktur und

entfaltet auf der zytoplasmatischen Seite seine Proteinkinase-Aktivität.

G-Protein-gekoppelte Rezeptoren haben eine komplexe Struktur und sind mit sieben Transmembranhelices in der Plasmamembran verankert. Wiederum bewirkt die Bindung eines Liganden an der extrazellulären Seite des Rezeptors die Änderung der Struktur auf der zytoplasmatischen Seite. Dort kann nach Stimulierung ein anderes Membranprotein, ein sogenanntes G-Protein binden, das außer der Bindestelle für das Rezeptorprotein auch eine Bindestelle für die Nukleotide GDP bzw. GTP besitzt. G-Proteine bestehen aus mehreren Untereinheiten. Bindet das G-Protein an einen aktivierten Rezeptor, dann bindet in der Folge eine der Untereinheiten GTP. Diese trennt sich zusammen mit dem gebundenen GTP vom Komplex und diffundiert an der Membran entlang, bis es auf ein Effektorprotein trifft, das z. B. ein Ionenkanal oder ein Enzym sein kann. Nach der Bindung wird das GTP zu GDP hydrolysiert worauf sich die G-Protein-Untereinheit vom Effektorprotein löst. Diese Untereinheit muss mit den anderen G-Protein-Untereinheiten einen Komplex bilden, um dann wieder an den G-Protein-gekoppelten Rezeptor binden zu können. Kommt die Bindung zustande, wird das noch anhaftende GDP gegen GTP ausgetauscht und das neue Signal kann verarbeitet werden. G-Proteine können ihre Effektoren entweder aktivieren (Adrenalin-Wirkung am Herzen über die Bildung von zyklischem Adenosinmonophosphat, s.



● **Abb. 1.45** Beispiele für sekundäre Botenstoffe (second messenger)

unten) oder hemmen (Adrenalin-Wirkung an der glatten Muskulatur führt zur Muskelentspannung).

Signaltransduktion

Das vom Rezeptor empfangene Signal löst eine Kaskade von biochemischen Reaktionen aus, wodurch das Signal verstärkt und weiter getragen werden kann. Das Signal kann entweder direkt oder indirekt transduziert werden. Die **direkte Signaltransduktion** ist eine Funktion des Rezeptors selbst, die **indirekte Signaltransduktion** benötigt zusätzliche Moleküle, die das Signal in die Tiefe der Zelle übermitteln können. Man bezeichnet solche Botenstoffe als „second messenger“.

Reine **Proteinkinasekaskaden** benötigen keinen second messenger. In diesem Fall wird eine Folge von Proteinen der Reihe nach durch Kinasen phosphoryliert und damit aktiviert. Eukaryontische Genome codieren für hunderte oder tausende von Kinasen. Nicht alle Kinasen sind in allen Zellen oder Geweben gleichzeitig aktiv. Am Ende einer Proteinkinasekaskade steht immer ein Protein, das nach Aktivierung in den Zellkern eindringt und dort die Transkription beeinflussen kann. Proteinkinasekaskaden kann man folgendermaßen charakterisieren:

- Bei jedem Schritt der Kaskade wird das Signal verstärkt.
- Die Vielzahl der Schritte erlaubt Spezifität und Variation.

Sekundäre Botenstoffe

Sekundäre Botenstoffe (second messenger) sind Verbindungen, die im Zytoplasma freigesetzt werden, nachdem ein erster Botenstoff, nämlich das Signalmolekül, an seinen Rezeptor gebunden hat. Auch über

sekundäre Botenstoffe kann ein Eingangssignal verstärkt werden.

Zyklisches Adenosinmonophosphat (cAMP), ● Abb. 1.45) ist ein universeller sekundärer Botenstoff. Es wird von einer Adenylat-Cyclase aus ATP gebildet. Das Enzym ist an der zytoplasmatischen Seite der Plasmamembran lokalisiert. In der Regel wird es durch G-Proteine (siehe oben) aktiviert. cAMP kann als Cofaktor oder allosterischer Regulator von Zielproteinen dienen. Zu diesen zählen z. B. Ionenkanalproteine oder Proteinkinasen. So kann direkte und indirekte Signaltransduktion kombiniert und feinreguliert werden.

Andere wichtige sekundäre Botenstoffe sind **Diacylglycerol (DAG)** und **Inositoltrisphosphat (IP₃)**, ● Abb. 1.45), die beide nach Hydrolyse eines Membranlipids (Phosphatidylinositol-4,5-bisphosphat, PIP₂) durch Phospholipasen – ein wichtiger Vertreter ist die Phospholipase C – entstehen. Die Initiation der Signaltransduktionskaskade über diese sekundären Botenstoffe kann wiederum über G-Proteine (s. oben) erfolgen. Nach der Hydrolyse verbleibt das lipophile DAG in der Plasmamembran, wo es die Proteinkinase C (PKC), ein membranständiges Enzym, aktiviert. Die PKC ist Ca²⁺-abhängig. Ca²⁺-Ionen können selbst sekundäre Botenstoffe sein (s. unten). Jetzt kommt IP₃, das zweite Produkt der Hydrolyse ins Spiel: Es diffundiert zum glatten Endoplasmatischen Retikulum und moduliert dort einen Ionenkanal so, dass Ca²⁺ ins Zytoplasma entlassen wird. Dies führt zusammen mit DAG zur Aktivierung der PKC, die dann verschiedene Proteine phosphorylieren kann.

Die Konzentration von Ca²⁺ im Cytosol ist in der Regel sehr gering. Transportproteine pumpen dieses Ion aus der Zelle hinaus oder in das Endoplasmatische Retikulum hinein. Dazu wird Energie in Form von ATP

verbraucht. Die intrazelluläre Ca^{2+} -Konzentration wird durch das Öffnen und Schließen von Kanälen zusammen mit den membranständigen Ionenpumpen reguliert.

Stickstoffmonoxid (NO) ist ein gasförmiger sekundärer Botenstoff, der in lebenden Geweben nur eine Halbwertszeit von fünf Sekunden besitzt. NO wird in Endothelzellen durch die NO-Synthase aus Arginin gebildet. Dieses Enzym ist durch Ca^{2+} aktivierbar. In der glatten Muskulatur aktiviert NO die Guanylat-Cyclase und zyklisches **Guanosinmonophosphat (cGMP)** wird gebildet. Diese Reaktionsfolge führt schließlich zur Muskelerschlaffung, Blutgefäße werden erweitert, der Blutzufluss zum Herzen und in den Beckenbereich wird verstärkt. Dieser Mechanismus erklärt die Wirksamkeit von Nitroglycerin bei coronaren Durchblutungsstörungen (Angina pectoris) und Aktivatoren der NO-Synthase bei Erektionsstörungen.

■ **MERKE** Viele rezeptorvermittelte Signale werden über sogenannte sekundäre Botenstoffe (second messenger) verstärkt und weitergegeben. Zu diesen Stoffen zählen zyklisches Adenosinmonophosphat (cAMP), zyklisches Guanosinmonophosphat (cGMP), Diacylglycerol und Inositoltrisphosphat, Ca^{2+} und Stickstoffmonoxid.

1.3.7 Plasmamembran der Bakterien

Einziges Biomembransystem der Bakterienzelle ist die **Plasmamembran**. Wie die Plasmamembran der Zellen von Pflanzen und Tieren ist die der Bakterien eine Lipoproteinmembran. In ihrer chemischen Zusammensetzung weicht sie aber von entsprechenden Membranen der Eukaryonten deutlich ab. Wie bei der Eukaryontenzelle dient sie jedoch als **osmotische Barriere** und **Regulationsorganell** des **Stofftransportes**. Sie regelt den Stoffaustausch der Bakterienzelle mit der Umgebung und besitzt Strukturen und Enzyme, die den passiven und aktiven Stoffaustausch der Zelle mit der Umgebung ermöglichen und regulieren. Ein Erlöschen dieser Membranfunktion bedeutet den Zelltod. Antibiotika, die diese Funktionen der Plasmamembran stören, wirken daher primär bakterizid, d.h. zelltötend auch auf ruhende Keime. Zu solchen Antibiotika gehören z. B. **Polymyxin**, **Colistin** und **Tyrothricin**. Da der Bau der Zytoplasmamembran der Zellen des Menschen demjenigen der Plasmamembran der Bakterien ähnelt, wirken solche Antibiotika nicht spezifisch. Sie sind daher nur bei strenger Indikationsstellung, vornehmlich lokal anwendbar und zeigen starke Nebenwirkungen. Bei den Prokaryonten hat die Plasmamembran darüber hinaus noch weitere Aufgaben als Ort wichtiger Stoffwechselfunktionen.

Funktionen der prokaryontischen Zytoplasmamembran:

- Diffusionsbarriere,
- aktiver Transport,
- Proteinbiosynthese (+ Ribosomen),
- Energiestoffwechsel (evtl. Mesosomen),
- Photosynthese (evtl. Thylakoide),
- Angriffsort von Antibiotika.

Die Zytoplasmamembran ist Sitz des **Elektronentransportsystems** und zumindest einiger Enzyme des **Citratzyklus**. Weiterhin ist die Plasmamembran hier ein Ort aktiver **Proteinsynthese**; an ihr sind **Ribosomen assoziiert**. Auch bei der Biosynthese der Zellwand und der Kapselkomponenten spielt sie eine Rolle.

Bakterien besitzen **keine Mitochondrien**. Deren Funktion als Träger der Enzyme der Endoxidation wird von der Plasmamembran übernommen.

Lamellenförmige Einfaltungen der Plasmamembran können Photosynthesepigmente tragen. Solche **Thylakoide** sind bei manchen **photoautotrophen Bakterien** ausgebildet. Sie entsprechen funktionell den Thylakoiden der Chloroplasten von Pflanzen.

1.3.8 Andere Aufgaben von Membranen

Bisher wurden die Hauptfunktionen von Membranen dargestellt: Kompartimentierung, Transport, Zell-Zell-Erkennung sowie Signalempfänger und -umsetzer. Weitere wichtige Aufgaben erfüllen sie bei der **Informationsverarbeitung**, der **Energieumwandlung** und der **Kopplung chemischer Reaktionen**.

Membranen dienen als strukturelle Basis für eine ganze Reihe von Enzymen, die nur in Bindung an Membranen aktiv sind. Beispiele sind die Membranen der Mitochondrien und Chloroplasten. Membrangebundene Enzyme katalysieren hier sehr wichtige Stoffwechselforgänge, nämlich den Elektronentransport (►Kap.4.5.7), die oxidative Phosphorylierung (►Kap.4.5.7) und die Photosynthese (►Kap.4.6.1).

Biosynthesen und andere Zelleistungen erfordern eine definierte Abfolge biochemischer Reaktionen. Diese werden in der Regel durch Enzyme katalysiert, die jeweils nur eine chemische Reaktion durchführen können. Zwar gibt es auch sehr effiziente multifunktionelle Enzyme und Enzymkomplexe, die Spezialisierung hat aber auch ihre Vorteile, z. B. weil die monofunktionellen Enzyme vielfältiger eingesetzt werden können. Da meist das Produkt einer bestimmten Enzymreaktion das Substrat für ein weiteres Enzym liefert, würde eine Bildung der Zielprodukte nur sehr langsam und ungeordnet verlaufen, wenn man nicht annimmt, dass die Enzymkomponenten eines bestimmten Biosynthesewegs in einer geeigneten Reihenfolge z. B. an Membranen gebunden vorliegen. Dadurch können in einem

Zusammenfassung

- Biomembranen bestehen aus Lipiden und Proteinen. Sie enthalten Aminoalkohole, Aminosäuren, Fettsäuren, Sterole und Zucker. Sie gliedern die Zellen von Eukaryonten in zahlreiche Reaktionsräume, Kompartimente. Biomembranen haben eine flüssige Mosaikstruktur. Grundstruktur ist ein doppelter Lipidfilm, in den Proteine eingelagert oder angelagert sind. Membranproteine verleihen der jeweiligen Membran ihre spezifische Funktion. Sie vermitteln z.B. die Transportvorgänge durch die Membran. Andere sind Rezeptoren für Hormone oder Neurotransmitter. In Membranen sind zahlreiche Enzyme eingelagert.
- Biomembranen dienen als **Diffusionsbarrieren**. Sie sind semipermeabel. Die Semipermeabilität von Biomembranen ist die Grundlage für alle osmotischen Vorgänge. Lipophile Stoffe dagegen können sich durch die Lipidschicht hindurchlösen. Pflanzliche Zellen entwickeln immer einen hohen osmotischen Druck. Sie benötigen daher eine feste Zellwand. Osmotisch wirksame Substanzen sind Ionen und polare Nichtelektrolyte, z.B. Zucker, Alkaloide. Makromoleküle sind osmotisch unwirksam. Die Lipidschichten von Biomembranen sind für die meisten wasserlöslichen Moleküle und Ionen undurchlässig.
- Zum Transport derartiger Moleküle dienen zahlreiche spezifische Transportproteine, die in die Biomembran integriert sind. Es sind dies Carrier- und Kanalproteine.
- **Carrierproteine** binden niedermolekulare Stoffe und transportieren sie durch Konformationsänderung durch die Biomembran.
- Dieser Transport kann ohne Energieaufwand als katalysierte, resp. erleichterte Diffusion entlang eines Konzentrationsgradienten erfolgen. Andere Carrier-vermittelte Transportvorgänge verlaufen aktiv unter Energieaufwand, meist über eine Hydrolyse von ATP, und können das gebundene Molekül gegen einen Konzentrationsgradienten transportieren.
- **Kanalproteine** bilden wassergefüllte Poren, welche die Lipiddoppelmembran durchdringen. Sie ermöglichen anorganischen Ionen entsprechend ihrem Konzentrationsgradienten den Durchtritt durch die Biomembran. Solche Ionenkanäle öffnen sich gewöhnlich nur als Antwort auf spezifische Reize, die die Membran treffen.
- Durch Ein- bzw. Ausstülpungen und Bildung von Transportvakuolen sind Biomembranen an den Vorgängen der **Endozytose** und **Exozytose** beteiligt. Der Größenbereich der so transportierten Partikel reicht von Kolloiden bis zu Bakterien, einschließlich Zellen und Zellbestandteilen.
- Innerhalb der Zelle kann ein Austausch von Membranteilen zwischen verschiedenen Membranen stattfinden. An diesen Vorgängen des **Membranflusses** sind die Plasmamembran, die Tonoplastenmembran, das Endoplasmatische Retikulum, die Dictyosomen, Lysosomen und andere Vakuolenmembranen beteiligt. Nicht am Membranfluss beteiligt sind die Membranen der Mitochondrien und Plastiden.
- Biomembranen vermitteln **Erregungsleitung** und Erregungsübertragung.
- Die direkte **Kommunikation** zwischen Zellen erfolgt über Gap Junctions (tierische Zellen) oder Plasmodesmata (pflanzliche Zellen). Desmosomen heften tierische Zellen fest aneinander, hemmen aber nicht den Stoffdurchtritt. Tight Junctions verhindern den Durchtritt von Molekülen durch den Interzellularraum.
- Zellen empfangen **Signale** von der Umwelt und von anderen Zellen. Die Signalübertragung umfasst drei Schritte: Aufnahme des Signals (**Rezeptor**), die Übertragung des Signals (**Signaltransduktion**) und die zelluläre Reaktion. Rezeptoren können Ionenkanäle, Proteinkinasen und G-Protein-gekoppelte Rezeptoren sein. Signaltransduktion kann direkt oder indirekt über **sekundäre Botenstoffe** erfolgen. Wichtige sekundäre Botenstoffe sind cAMP, cGMP, Ca²⁺, NO, DAG und IP₃.

sogenannten **Metabolite Channelling** die Zwischenprodukte wie an einem Fließband von Enzym zu Enzym weiter gereicht werden; die Reaktionen laufen so schneller und effizienter ab.

1.4 Zellstrukturen und ihre Funktion

Prokaryontische und eukaryontische Zellen haben im Lauf ihrer Evolution unterschiedliche Strukturen entwickelt, die besondere Funktionen erfüllen. Gemeinsame Strukturen sind Plasmamembranen, Zytoplasma und Ribosomen. Zu den für manche Bakterien charakteristischen Strukturen zählen komplex aufgebaute

Zellwände (►Kap. 1.2.1), eine innere Membran (z. B. bei Cyano- und Purpurbakterien), die eine verbesserte **Kompartimentierung** von Stoffwechselfvorgängen erlaubt, Geißeln und Pili sowie Ansätze eines Zytoskeletts. Eukaryontische Zellen sind nicht nur sehr viel größer als prokaryontische Zellen, sondern auch wesentlich komplexer strukturiert und enthalten eine Vielzahl von **Organellen**.

1.4.1 Zusammensetzung und Funktion des Cytosols

Das Zytoplasma setzt sich aus Cytosol und unlöslichen Partikeln zusammen. Das Cytosol besteht hauptsächlich aus Wasser. Es enthält Ionen, kleine Moleküle und einige wasserlösliche Polymere. Substanzen und Partikel sind im Cytosol in ständiger Bewegung. Eukaryontische Zellen enthalten zusätzlich zahlreiche Kompartimente (Organellen), deren Innenraum durch Membranen vom Cytosol getrennt ist (►Kap. 1.1.1).

1.4.2 Zellkern

Die Zelle der **Eukaryonten** besitzt in der Regel einen Zellkern. **Kernlose Zellen** sind äußerst selten. Sie können sich nicht mehr teilen und haben nur eine relativ kurze Lebensdauer. Beispiele sind die **Erythrozyten** der Säugetiere und die differenzierten Siebzellen höherer Pflanzen. Der Zellkern ist mit ca. 5 µm Durchmesser das größte Organell, er ist größer als die meisten prokaryontischen Zellen. Er ist von zwei Membranen umgeben, die zusammen die **Kernhülle** ergeben. Der Zellkern hat mehrere Aufgaben: Er ist der Ort der DNA-Verdopplung (Replikation ►Kap. 3.3.1), der Ort der genetischen Kontrolle der Zellaktivitäten (Transkriptionskontrolle, ►Kap. 3.2) und der Ort der Bildung und des Zusammenfügens von Ribosomenbausteinen (im Nukleolus).

■ **MERKE** Wichtige strukturelle Bestandteile des Zellkerns sind Chromatin, Nukleoli, Kernplasma und Kernmembran.

Nur **selten** sind in einer Zelle **mehrere Kerne** zu finden. So etwa bei manchen Algen, Pilzen (Basidiomyceten: Paarkernstadium) und Protozoen, bestimmten Zellen der Leber und des Knochenmarks sowie in quergestreiften Muskelfasern. In solchen mehrkernigen Zellen bildet ein Kern zusammen mit einem Teil des Zytoplasmas eine **Energide**. Vielkernige Zellen sind polyenergid.

Nahezu die gesamte Erbinformation einer Eukaryontenzelle ist im Zellkern enthalten (siehe Mitochondrien, Plastiden). Im Zellkern ist die genetische Information in linearen, doppelsträngigen DNA-Molekülen gespeichert. Hier erfolgt die Replikation der DNA, hier beginnen die Gen-Wirkketten mit der Synthese von RNA.

Gewöhnlich ist der Zellkern annähernd kugelförmig und liegt mehr oder weniger zentral in der Zelle. Je nach dem Funktionszustand der Zelle ändern sich Form und Funktion des Zellkerns sowie der Chromosomen. Es lassen sich zwei verschiedene Zustände unterscheiden: der Interphasekern und der Mitosekern.

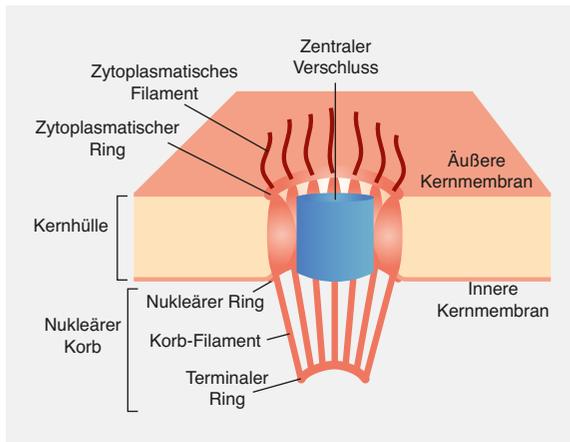
Interphasekern

Als Interphasekern (Arbeitskern) wird der Kern einer Zelle bezeichnet, die sich nicht in Teilung befindet.

■ **MERKE** Im Interphasekern wird die DNA der Chromosomen verdoppelt (Replikation) und es findet die RNA-Synthese statt (Genexpression).

Die DNA der Chromosomen wird verdoppelt und es findet RNA-Synthese statt. In dieser Phase ist der Zellkern von einer Doppelmembran umgrenzt. Sie besteht aus zwei Lamellen, die durch den perinukleären Raum voneinander getrennt sind. Die äußere Kernmembran ist teilweise mit Ribosomen besetzt und geht direkt in das Endoplasmatische Retikulum über (►Kap. 1.4.4). Die **Kernmembran** ist von Poren durchbrochen, durch die größere Moleküle aus dem Kern heraus oder in den Kern hinein transportiert werden können. Die **Kernporen** verbinden Karyoplasma und Zytoplasma und vermitteln den Austausch von Makromolekülen zwischen Karyo- und Zytoplasma. Die Kernporen haben einen inneren Durchmesser von etwa 8 nm. Sie sind an ihrem inneren und äußeren Rand von einem Ringwulst umgeben. Dieser besteht aus acht großen, oktagon angeordneten Proteinuntereinheiten (Porenkomplex, ◉Abb. 1.46). Der Zentralkanal der Kernporen dient dem selektiven Transport wasserlöslicher Moleküle zwischen Kernplasma und Zytoplasma. Im Bereich der Kernporen ist ein hoher ATP-Verbrauch festzustellen. Dies deutet auf aktive Transportvorgänge hin. Über diese aktiven Transportvorgänge werden z. B. Proteine in den Zellkern transportiert. Die Kernporen können sich erweitern, wenn sie von einem großen Protein aktiviert werden. Nur Proteine mit entsprechenden Signalstrukturen werden aktiv und selektiv durch die Kernporen hindurch in den Zellkern transportiert. Eine solche Struktur kann an einer beliebigen Stelle im Protein lokalisiert sein. Sie besteht aus einem kurzen Peptid aus etwa vier bis acht Aminosäuren. Es ist reich an positiv geladenen Aminosäuren, Lysin und Arginin. Oft ist auch noch Prolin enthalten. Solche Signalstrukturen werden auch an viralen Proteinen gefunden, die für die Replikation viraler DNA im Zellkern benötigt werden.

Der Mechanismus, mit dem Proteine in den Zellkern aufgenommen werden, unterscheidet sich grundlegend von den Transportprozessen, mithilfe derer Proteine in andere Zellorganellen aufgenommen werden. Der

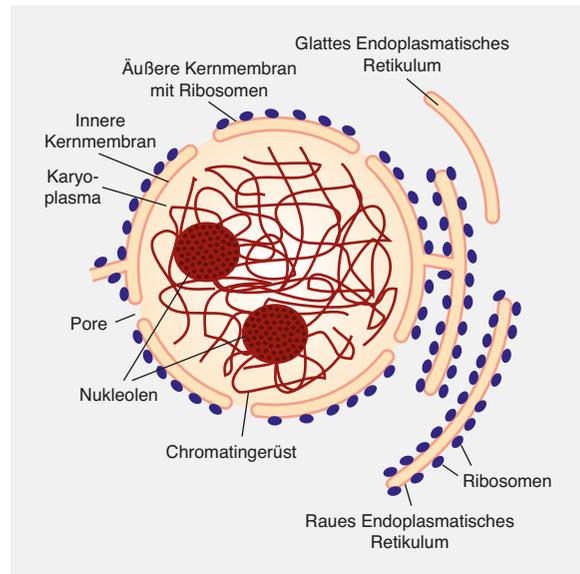


● **Abb. 1.46** Feinbau der Kernporen. Jede Pore ist von einem Kernporenkomplex ausgekleidet, der aus acht im Achteck angeordneten Proteinen besteht. Proteinfibrillen auf der Kerninnenseite bilden eine Art Käfig. Kernporen vermitteln einen aktiven, selektiven Stofftransport zwischen Zellkern und Zytoplasma.

Transport in den Zellkern erfolgt nicht durch eine Biomembran hindurch, sondern durch mit wässriger Lösung gefüllte Poren. Wichtige Kernproteine, die durch die Kernporen in den Zellkern transportiert werden müssen, sind die **Histone**. Kernproteine gelangen so spezifisch in den Zellkern, nicht jedoch in andere Organellen. Import und Export von Proteinen werden von Transportrezeptoren, den Importinen und Exportinen, vermittelt.

Die Kernporen transportieren Ribosomen-Untereinheiten und mRNA-Moleküle, die im Kern gebildet wurden, in das Zytoplasma. Sie können die Kernporen nur in eine Richtung, nämlich nach außen, passieren. Offensichtlich existieren auch hier spezifische Signalstrukturen. Ribosomen können nicht in den Zellkern gelangen. Damit ist sichergestellt, dass die Proteinsynthese nur im Zytoplasma stattfindet. Die Kernmembran trägt auf ihrer äußeren, zytoplasmatischen Oberfläche oft Ribosomen und ist mit dem Membransystem des Endoplasmatischen Retikulums verbunden (● Abb. 1.47). Das Innere des Zellkerns, die Matrix, ist vom Karyoplasma erfüllt. In diesem sind die Chromosomen eingebettet. Sie sind in diesem Stadium nicht als Einzelindividuen erkennbar, sondern liegen als lange, dünne, vielfach gewundene Fäden vor, die ein scheinbar regelloses Netzwerk innerhalb des Zellkerns, das Chromatingerüst, bilden. Dies ist die Funktionsform der Chromosomen. **Chromatin** ist ein filamentöser Komplex aus DNA und einer Vielzahl von Proteinen.

Im Inneren des Kernes sind die **Kernkörperchen**, die **Nukleolen**, im Lichtmikroskop erkennbar. Sie bilden kugelige, stark lichtbrechende, elastische, homogen erscheinende Einschlüsse, die nicht von einer Membran umgrenzt sind. Ein Kern kann einen Nukleolus oder



● **Abb. 1.47** Interphasenkern, Arbeitskern

mehrere Nukleolen enthalten. Nukleolen treten durch ihre hohe Dichte und ihren kompakten Bau im Licht- und Elektronenmikroskop deutlich hervor. Ein Nukleolus enthält vor allem Proteine (ca. 80 %) und RNA (ca. 5 %). Er wird immer von Chromatinfäden durchzogen.

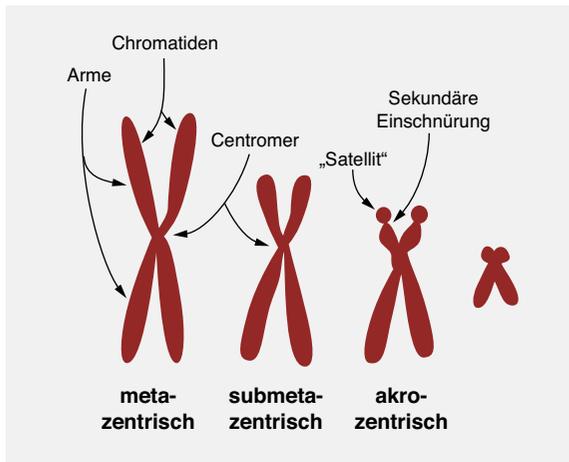
Die Kernhülle des Interphasenkerns kann auf ihrer zytoplasmatischen Seite Ribosomen tragen (● Abb. 1.47).

■ **MERKE** Den Nukleolen kommt eine wesentliche Funktion bei der Synthese der ribosomalen RNA zu. Hier findet durch die Nukleolus-eigene RNA-Polymerase I die Synthese und Prozessierung der großen RNA-Moleküle statt. In den Nukleolen werden die Präribosomen gebildet. Diese Vorstufen der zytoplasmatischen Ribosomen werden durch die Kernporen ins Zytoplasma transportiert. Erst dort werden die Ribosomen zusammengesetzt.

Mitosekern

Bei Beginn der Kernteilung werden die Kernmembran und die Nukleolen aufgelöst. Die **Chromosomen** treten als lichtmikroskopisch erkennbare, individuell gestaltete Gebilde in Erscheinung. Sie haben die Gestalt kurzer, gedrungener Stäbchen, die oft etwas gekrümmt oder abgewinkelt sind und im Allgemeinen zwei Schenkel aufweisen, die durch eine Einschnürung voneinander getrennt sind. An dieser primären Einschnürung liegt das **Centromer**, an dem die **Spindelfasern** während der Mitose angreifen.

Daneben sind auch sekundäre Einschnürungen an den Chromosomenschenkeln zu beobachten. Durch sie werden sogenannte **SAT-Bereiche** abgesetzt. Der SAT-Bereich ist mit dem Chromosom durch ein dünnes Fila-



● Abb. 1.48 Chromosomenformen

■ Tab. 1.13 Chromosomenzahlen verschiedener Organismen (2 n)

Organismus	Chromosomen
Fruchfliege (<i>Drosophila melanogaster</i>)	8
Rotklee (<i>Trifolium pratense</i>)	14
Erbse (<i>Pisum sativum</i>)	14
Biene (<i>Apis mellifera</i>)	16
Mais (<i>Zea mays</i>)	20
Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>)	24
Katze (<i>Felis catus</i>)	38
Mensch (<i>Homo sapiens</i>)	46
Schimpanse (<i>Pan troglodytes</i>)	48
Kartoffel (<i>Solanum tuberosum</i>)	48
Natternzunge (<i>Ophioglossum vulgatum</i>)	480

ment verbunden, in dem sich die DNA schlecht anfärben lässt. Man nahm daher früher an, dass dieser Teil des Chromosoms keine DNA enthält (Sine Acido Thymonucleinico). Chromosomen mit einem solchen Anhang werden SAT-Chromosomen genannt. Das Filament der SAT-Chromosomen wird auch als Nukleolarfaden oder **Nukleolusorganisator** bezeichnet. An ihm entsteht nach der Kernteilung, beim Übergang der Chromosomen in die Funktionsform, der Nukleolus.

Struktur der Chromosomen

Die Struktur der Chromosomen wird durch ein zentrales Proteingerüst (Scaffold) aufrechterhalten. An dieses ist das Chromatin in Schleifen gebunden.

Nach Abschluss der Mitose lösen sich die Chromosomen wieder zu Chromatin auf. Dabei bleibt die Anheftung an die Scaffoldproteine erhalten. Damit bleibt auch im Interphasenkern die Schleifenanordnung des Chromatins erhalten. Die Schleifen werden an ihrer Basis durch die Scaffoldproteine zusammengehalten. An der Basis einer Chromatinschleife, also der Anheftungsstelle für die Scaffoldproteine finden sich charakteristische Nukleotidsequenzen. Das Chromatin ist ein System von DNA-Schleifen, welches das Innere des Zellkerns ausfüllt. Jede Schleife kann dabei als Bereich eines oder mehrerer Gene angesehen werden.

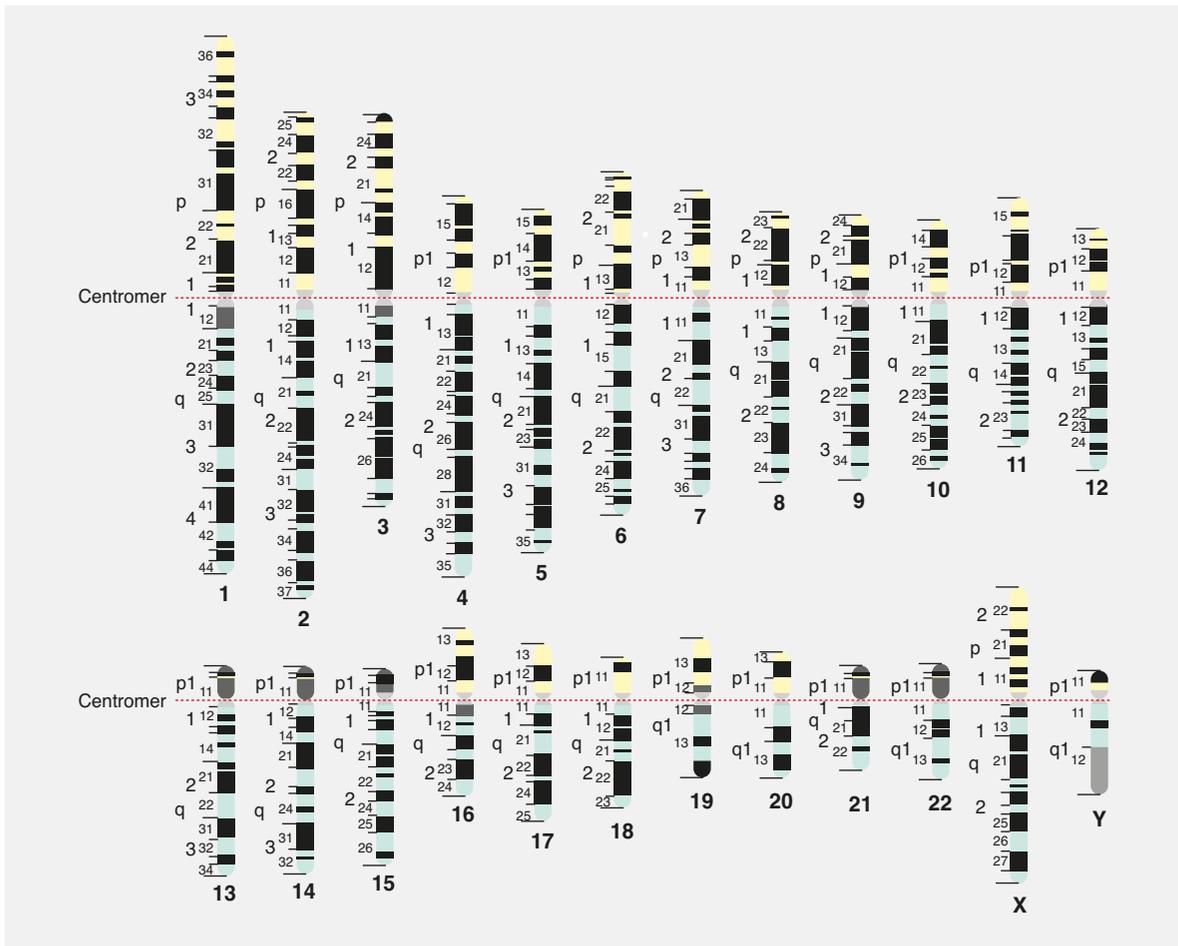
Auf den Chromatiden lassen sich in großer Zahl stark färbare, in Größe und Gestalt unterschiedliche Knoten, die sogenannten **Chromomeren**, nachweisen. Die Anordnung dieser Chromomeren ist für jedes Chromosom charakteristisch und bei den Chromatiden ein und desselben Chromosoms gleich. **Homologe Chromosomen** besitzen das gleiche **Chromomerenmuster**.

Manche Chromatinabschnitte lassen sich mit DNA-spezifischen Farbstoffen besonders stark anfärben. Sie werden als **heterochromatische Zonen** von den normal anfärbaren **euchromatischen Zonen** unterschieden. Die euchromatischen Bereiche enthalten fast alle Gene und mehr DNA als das Heterochromatin. Heterochromatin liegt auch während der Interphase in mitotisch kondensiertem Zustand vor. Es enthält einen hohen Anteil an repetitiven DNA-Sequenzen (►Kap. 3.1.1) und ist transkriptionsinaktiv.

Euchromatin liegt in der Interphase dekondensiert vor. Es stellt den Bereich hoher Transkriptionsaktivität dar.

Die einzelnen Chromosomen einer Zelle haben in ihrer Transportform eine ganz bestimmte, unverwechselbare Gestalt (●Abb. 1.48). Für Chromosomenuntersuchungen eignen sich besonders Chromosomen, die in der Metaphase einer Kernteilung in der Äquatorialebene einer Zelle angeordnet sind, sogenannte **Metaphasenchromosomen**.

Die Anzahl der Chromosomen pro Zelle ist artkonstant (■Tab. 1.13). Auch die Verteilung der Formen der Chromosomen ist für jede Zelle einer Art konstant und charakteristisch. Geschlechtsspezifische Unterschiede können auftreten (Sex-Chromosomen, ●Abb. 1.49). In diploiden Zellen entsprechen sich je zwei Chromosomen in Größe und Gestalt. Sie werden als homologe Chromosomen bezeichnet. Durch somatische Mutationen kann der Chromosomensatz einzelner Zellen innerhalb eines Organismus unterschiedlich werden (►Kap. 3.4).



● **Abb. 1.49** Die Chromosomen des Menschen. Die Autosomenpaare nach Größe und Lage des Centromers geordnet (Metaphasenchromosomen). Haploider Chromosomensatz im männlichen Geschlecht

Stoffliche Zusammensetzung der Chromosomen

In den Chromosomen der eukaryontischen Organismen lassen sich DNA, RNA, verschiedene Proteine sowie Lipide, Polysaccharide und Metallionen nachweisen. Bei den Proteinen, die in Chromosomen vorkommen, handelt es sich hauptsächlich um **Histone**. Dies sind **basische Proteine** mit einem hohen Gehalt an Arginin, Lysin und Histidin. Alle Histone sind mit DNA zu einem Nukleohistonkomplex verbunden. Das Massenverhältnis von DNA und Histonen in Eukaryontenzellen beträgt in der Regel 1:1. Histone werden synchron mit der DNA synthetisiert und weisen praktisch keinen Turnover auf. Es sind fünf verschiedene Gruppen von Histonen bekannt. Daneben finden sich als Bestandteile der Chromosomen sogenannte **Nichthistonproteine**, die auch als „saure“ Proteine bezeichnet werden.

Feinbau von Chromatin und Chromosomen

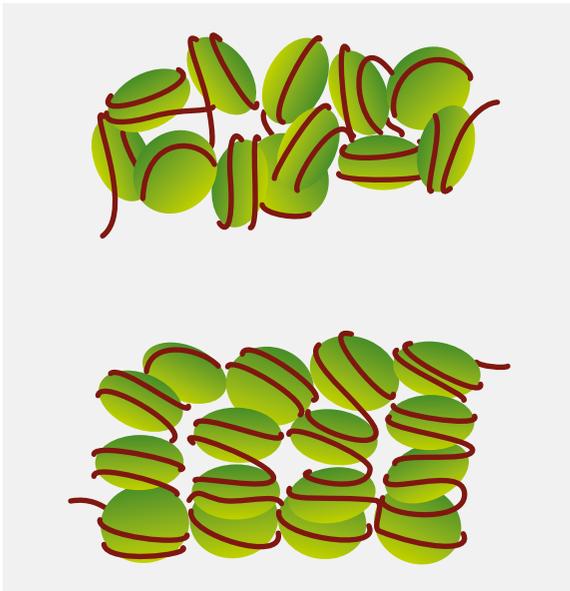
Als Chromatin wird die Gesamtheit des chromosomalen Materials einer Zelle bezeichnet. Ein Chromosom kann chemisch definiert werden als DNA-Doppelhelix

mit basischen und nichtbasischen Proteinen und etwas RNA.

Bei Eukaryonten ist das Chromatin aus 15–35 nm dicken Fäden, Nukleofilamenten (Chromonemen), aufgebaut, die lockere bis dichte Überstrukturen bilden.

Die Nukleofilamente zeigen im Elektronenmikroskop eine perlenkettenartige Struktur. Durch **Endonukleasen** können sie in **Untereinheiten**, die **Nukleosomen** zerlegt werden. Nukleosomen bestehen aus einem doppelsträngigen DNA-Abschnitt und Histonen (● Abb. 1.50), 4 oder 5 Histone bilden durch Selbstorganisation stabile Oktamer-Komplexe, so genannte Core-Partikel. In den Nukleosomen umwindet die DNA dieses flach-ellipsoide Histonoktamer auf dessen Außenseite (● Abb. 1.51).

Die Perlenkettenstruktur des Chromatins tritt nur nach Entfernung des H1-Histons auf. Dieses Histon ist nicht am Aufbau der Core-Partikel beteiligt. Es bewirkt vielmehr das Auftreten übergeordneter Chromatinstrukturen und reguliert so den Kondensationsgrad des Chromatins. Durch Wechselwirkung der Nukleosomen mit H1-Histonen werden die Core-Partikel zu dichteren



● **Abb. 1.52** Übergeordnete Chromatinstrukturen mit hohem Kondensationsgrad. Der Grundbaustein der Chromatinstruktur ist das Nukleosom. Jedes Nukleosom besteht aus einem zentralen Teil, dem Chromatosom, in dem die Helix in zwei superhelikalen Windungen um einen Komplex von Histonproteinen „umgewickelt“ ist.



● **Abb. 1.53** Riesenchromosom von *Glyptotendipes pallens* (Chironomidae, Diptera). Aufnahme O. Hoffrichter

terienchromosom. Sie bieten der Zelle eine zusätzliche Erbinformation. Die Gene auf solchen Plasmiden können unter anderem die Ausbildung der **Resistenzen gegen Antibiotika** determinieren (■ Tab. 3.9). Das Vorkommen solcher Plasmide ist vor allem für die gramnegativen Enterobacteriaceen sowie die grampositiven Staphylokokken bekannt (► Kap. 3.3.5).

Zusammenfassung

- In der Regel besitzt die Zelle der Eukaryonten einen Zellkern. Jedoch können in besonderen Fällen auch kernlose oder mehrkernige Zellen beobachtet werden. Ein Zellkern ist von einer Doppelmembran umschlossen. Diese weist Poren auf, wird vom Endoplasmatischen Retikulum gebildet und bleibt mit dem Membransystem des Endoplasmatischen Retikulums in Verbindung. Über dieses Membransystem sind die Kernmembranen benachbarter Zellen miteinander verbunden.
- Das Innere des Zellkerns wird vom Karyoplasma erfüllt. Hierin finden sich Chromatin und Nukleolen. Das Chromatin ist aus Nukleofilamenten aufgebaut. Diese bestehen aus DNA und Proteinen. Nukleolen sind die Orte der Synthese und Prozessierung der mRNA. In den Nukleolen werden Präribosomen gebildet.
- Chromosomen werden während der Zellteilung besonders in der Metaphase in ihrer individuellen Gestalt sichtbar. Sie lassen in ihrem Inneren Chromatiden erkennen. Jede Chromatide besteht aus einer DNA-Doppelhelix mit assoziierten Proteinen. Diese Filamente zeigen im Elektronenmikroskop eine Perlenketten-artige Struktur. Diese wird verursacht durch Nukleosomen. Nukleosomen bestehen aus einem Kern von Histonen, um den die DNA gewunden ist. Chromosomen bestehen aus DNA und Proteinen. Die basischen Histonproteine sind an der Genregulation beteiligt.
- Die Zahl der Chromosomen pro Zelle ist artkonstant und -typisch. In diploiden Zellen entsprechen sich je zwei Chromosomen in Größe und Gestalt. Im Zellkern der Eukaryonten finden die Replikation von DNA, die Speicherung von DNA, die Transkription und die Prozessierung der RNA statt.

1.4.3 Vakuolen

Die Zentralvakuole bei Pflanzen

Parenchymzellen von Pflanzen sind im ausgewachsenen Zustand von einer großen, zentralen Vakuole erfüllt, der sogenannten Zellsaftvakuole. Diese ist durch eine einfache Biomembran, dem **Tonoplast**, gegen das Zytoplasma abgegrenzt. Die Zentralvakuole entsteht während der Entwicklung einer meristematischen zur ausdifferenzierten Pflanzenzelle durch Fusion kleiner Vesikel und Vakuolen. Letztere entstehen ihrerseits aus Vesikeln des Endoplasmatischen Retikulums und der Dictyosomen. In der ausdifferenzierten Pflanzenzelle

nimmt die Zentralvakuole bis zu 90 % des Zellvolumens ein. Im Zuge der Zellteilung zerfällt sie in kleinere Vakuolen und Vesikel, die nach erfolgter Zellteilung wieder miteinander verschmelzen.

■ **MERKE** Die Zentralvakuole ist das größte Kompartiment ausdifferenzierter Parenchymzellen von Pflanzen. Sie enthält eine wässrige Lösung zahlreicher anorganischer und organischer Ionen und Moleküle, z. B. Aminosäuren, Zucker, Nukleotide und organische Säuren, wie Äpfelsäure, Citronensäure, Oxalsäure.

Die Zellsaftvakuole kann Makromoleküle wie Proteine oder Pektine enthalten. Kohlenhydrate sind vor allem als Mono- oder Disaccharide enthalten, z. B. als Saccharose oder Fructose. Auch Glucose kann in beträchtlicher Menge im Zellsaft gespeichert werden. Saccharose kann als Reservestoff z. B. in Zellen der Zuckerrübe und des Zuckerrohrs gespeichert werden. Auch Inulin, das typische Reservopolysaccharid der Asteraceen, findet sich im Zellsaft.

Ihre wichtigste Aufgabe erfüllt die Zentralvakuole als **osmotisches System** bei der Regulierung des Zellturnovers. Durch die gelösten Stoffe enthält die Vakuolenflüssigkeit („Zellsaft“) einen hohen osmotischen Wert. Auf diesem beruht die Saugkraft der Zelle für Wasser sowie die Gewebespannung (Turgor) pflanzlicher Gewebe.

Die molare Gesamtkonzentration des Zellsafts liegt weit über der der Flüssigkeit außerhalb der Zellen. Der Zellsaft ist also hypertonisch und saugt deshalb Wasser durch Plasmamembran und Tonoplast in die Zentralvakuole. Der hierdurch entstehende hydrostatische Druck, der **Turgordruck**, spannt die Zellwand und wird vom Zellwanddruck aufgefangen.

Die Zellsaftvakuole dient also über die Regulierung des osmotischen Drucks zur Aufrechterhaltung der Turgeszens, der Regulierung des Wasserhaushalts.

Neben dem Grundtyp der Vakuole, bei dem eine einzige Vakuole den größten Teil der Zelle ausfüllt und der Protoplast auf einen dünnen Saum zwischen Vakuole und Zellwand beschränkt ist, gibt es Zellen, die mehrere Vakuolen enthalten. Bei der Ausdifferenzierung wird von allen Zellen ein solches Stadium durchlaufen, da sich die zentrale Vakuole durch Vereinigung vieler, anfänglich kleiner Vakuolen entwickelt. Beim dritten Vakuolentyp ist der Vakuolenraum durch zahlreiche Plasmastränge gegliedert.

Die **Grundfunktion** der Zentralvakuole steht zweifelsohne in Zusammenhang mit dem **Wasserhaushalt** der Pflanze. Die Vakuole stellt ein osmotisches System dar, das je nach Konzentration der osmotisch wirksamen Moleküle der Umgebung Wasser entzieht oder an diese abgibt. Durch osmotisch aktive Substanzen in der Vakuole entwickelt die Zelle **Saugkräfte**, die wesentli-

chen Anteil an der Wasseraufnahme der Pflanze haben (►Kap. 4.7.3). Durch diese Saugkraft trägt die Vakuole wesentlich zur **Festigung** der **nicht verholzten Gewebe** bei. Auch beim Streckungswachstum der Pflanze ist die Vakuole beteiligt (►Kap. 4.7.1).

Die Zentralvakuole ist wichtiger **Wasserspeicher** für die Pflanze. Neben Wasser können in der Vakuole zahlreiche andere Stoffe gespeichert werden. Zahlreiche sogenannte **sekundäre Pflanzenstoffe** sind in der Vakuole nachweisbar. Phenole, hydrophile Farbstoffe wie Anthocyane oder Betalaine, Alkaloide und Herzglykoside, werden in der Vakuole vorübergehend oder dauernd gespeichert. Der Transport solcher Moleküle in die und aus der Vakuole wird durch die Tonoplastenmembran spezifisch geregelt.

Vor dem Transport vom Zytoplasma in die Vakuole werden manche Verbindungen glykosidiert. Dies erhöht ihre Wasserlöslichkeit. Manche dieser Verbindungen sind für Pflanzenzellen toxisch. Ihre Konzentration und Speicherung in der Vakuole kann als „Entgiftungsvorgang“ angesehen werden. Neben diesen organischen Verbindungen finden sich in den Vakuolen auch anorganische Ionen sowie gelegentlich ungelöste Ca^{2+} -Salze von Oxal- oder Kohlensäure. Die kristallinen Einschlüsse, z. B. **Calciumoxalatdrusen**, **Rhaphiden** und **Kristallsand**, können zur mikroskopischen Erkennung von Drogen dienen.

Grundsätzlich besteht für alle Stoffe, die in der Vakuole gespeichert sind, die Möglichkeit, wieder in das Zytoplasma aufgenommen und damit wieder in den Stoffwechsel zurückgeführt zu werden.

Dies gilt vor allem für anorganische Ionen und organische Reservestoffe, wie Mono- und Disaccharide, Aminosäuren, Nukleotide und Enzyme. Auch Proteine, die als Reservestoffe dienen, können in der Zentralvakuole gespeichert werden, u. a. auch als **Aleuronkörner** und **Proteinkristalle**. Die Speicherproteine werden am rauen ER gebildet. Die Aleuronkörner entstehen entweder direkt aus ER-Vesikeln oder über die Dictyosomen durch Zusammenfließen von Golgi-Vesikeln. Bei der **Proteinspeicherung**, z. B. in Samen, handelt es sich allerdings um einen Grenzfall besonderer Art. Die Vakuolen gehen dabei graduell in spezielle Speicherorganellen über, sogenannte Protein-Bodies. Bei der Mobilisierung der Proteine im Zuge der Samenkeimung verschmelzen die leeren Protein-Bodies unter erneuter Bildung der Vakuolen.

Ein weiteres Beispiel für kurzfristige Speicherung in der Vakuole ist bei Hefen bekannt. Hefen speichern vor allem basische Aminosäuren in der Vakuole, z. B. liegen 95 % des freien Arginins in der Vakuole vor. Wachsen Hefen auf einem stickstofffreien Medium, dann wird das Arginin des Vakuolenspeichers aufgebraucht. Wird dem Medium dann eine Stickstoffquelle zugesetzt, wird der Argininspeicher der Vakuole sofort wieder aufgefüllt.

Über den Transport sekundärer Pflanzenstoffe in die Vakuolen ist bisher nur wenig bekannt. In einigen Fällen konnte man zeigen, dass sogenannte ABC-Transporter (ATP Binding Cassette) die Aufnahme ermöglichen. Viele dieser Verbindungen liegen in der Vakuole als Glykoside vor. Die entsprechenden zuckerübertragenden Enzyme, Glykosyltransferasen, sind im Zytoplasma und in Plastiden lokalisiert. Der Transport durch den Tonoplasten erfolgt mittels spezifischer Transportsysteme, durch aktiven Transport. Die Energie hierfür wird durch Tonoplasten-spezifische ATPasen geliefert.

Neben der Regulierung des Wasserhaushalts und der Speicherspeicherung dient die Zentralvakuole der ausdifferenzierten Pflanzenzellen auch als **lysosomales Kompartiment**. Der Zentralvakuole fällt somit eine Rolle beim Abbau organischer Strukturen und Moleküle zu. In allen daraufhin untersuchten Zentralvakuolen höherer und niedrigerer Pflanzen wurden Hydrolasen gefunden. Im Zytoplasma solcher Zellen lassen sich keine Lysosomen nachweisen. Die lysosomalen Enzyme finden sich dagegen im Zellsaft.

Der Vakuole kommt eine viel aktivere und vielfältigere Rolle im Stoffwechselgeschehen zu, als bisher angenommen.

Spezialisierte Vakuolen

In spezialisierten Vakuolen von Dauerzellen von Pflanzen kann es zu einer Akkumulation praktisch nur einer Substanzklasse kommen, z. B. von Gerbstoffen, Proteinen und Schleimstoffen.

Gerbstoffvakuolen finden sich etwa in Rinden und manchen Früchten (Ericaceen).

Vakuolen mit fetten Ölen finden sich gehäuft in Speicherorganen z. B. ölhaltiger Samen und Früchte. Fettes Öl wird jedoch nicht in einer Zentralvakuole, sondern in kleinen, im Plasma verstreuten Vakuolen akkumuliert.

Aus Kohlenhydraten bestehender **Schleim** findet sich in den Zentralvakuolen mancher Zwiebeln und Knollen (z. B. *Scillae bulbosus*, *Salep tuberosa*). Schleim dient in diesen Fällen als Reservepolysaccharid. Zur Osmoregulation und Unterstützung der Wasserspeicherung dienen Schleimsubstanzen in Vakuolen von Zellen in Blättern und Stängeln sukkulenter Pflanzen. In Vakuolen spezialisierter Zellen können sich auch **ätherische Öle** finden, z. B. in den Ölzellen von Kalmus (*Acorus calamus*), Ingwer (*Zingiber officinale*), Zimt (*Cinnamomum ceylanicum*), Lorbeer (*Laurus nobilis*) und Pfeffer (*Piper nigrum*). Solche Zellen werden auch als **Ölidioblasten** bezeichnet.

Reservestoffe wie Stärke, Glykogen und Speicherlipide (fette Öle) finden sich nicht in der Zentralvakuole. Reservestärke wird in besonderen Organellen, den Amyloplasten gebildet und gelagert. Fette Öle finden sich als flüssige Ansammlung, sogenannte Oleosomen, im Zytoplasma. Solche verstreut im Zytoplasma lie-

gende Öltröpfchen sind wegen ihrer hohen Lichtbrechung gut im Lichtmikroskop zu erkennen, z. B. auf Querschnitten von Bärentraubenblättern. Sie lassen sich mit Sudan-III rot anfärben

Zusammenfassung

- Vakuolen sind mit Flüssigkeit erfüllte Räume innerhalb der Zelle, die durch Biomembranen gegen das Zytoplasma abgegrenzt sind.
- Typische pflanzliche Zellen besitzen eine große Zentralvakuole. Diese ist durch die Tonoplastenmembran vom Zytoplasma abgegrenzt. In dieser großen Zentralvakuole finden sich Kohlenhydrate, Glykoside, Proteine sowie Farbstoffe, z. B. Beta-laine oder Anthocyane.
- Der Zentralvakuole der Pflanze kommt wesentliche Bedeutung bei osmotischen Vorgängen zu. Sie dient zur Aufrechterhaltung der Gewebsspannung.

1.4.4 Endoplasmatisches Retikulum Vorkommen

Das Endoplasmatische Retikulum (ER) kommt, mit Ausnahme der Erythrozyten und Thrombozyten, in allen **tierischen, pilzlichen und pflanzlichen Zellen** vor. Das stark gefaltete Membransystem des Endoplasmatischen Retikulums bildet im Normalfall mehr als die Hälfte der Membranmenge einer Eukaryontenzelle. Es erstreckt sich durch das ganze Zytoplasma.

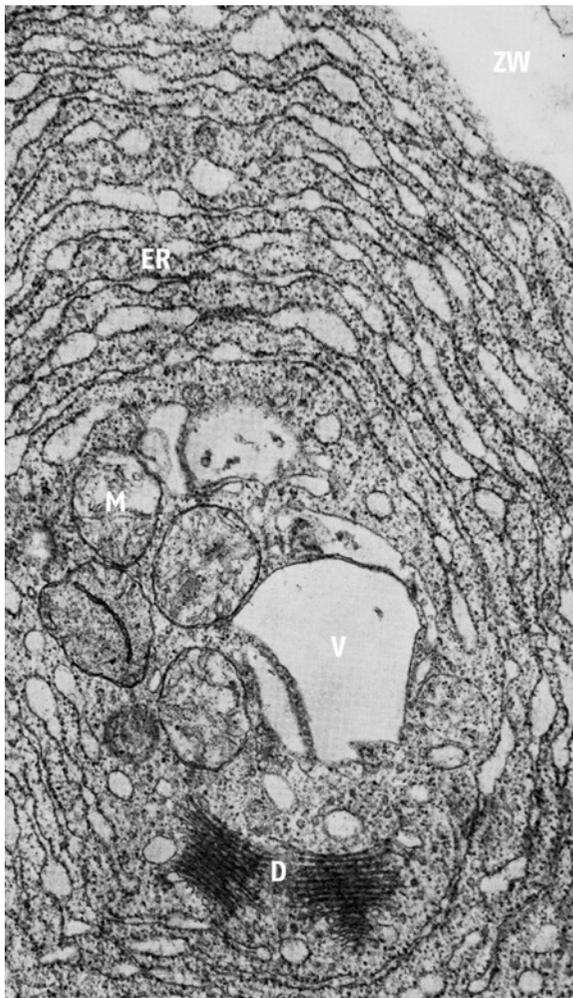
Bau

Das lichtmikroskopisch homogen erscheinende Grundplasma der Zellen der Eukaryonten zeigt sich im Elektronenmikroskop durchzogen von einem **Netzwerk** von miteinander verbundenen **röhrenförmigen Kanälchen**, die häufig zu **flächigen Hohlräumen**, sogenannten **Zisternen** oder **rundlichen Bläschen** unterschiedlicher Größe erweitert sind. Dieses Netzwerk durchzieht als lockeres oder dichtes, mehr oder weniger geordnetes System große Teile der Zelle (● Abb. 1.54).

Es kann ausgedehnt oder eingeschränkt, bei Bedarf neu aufgebaut oder weitgehend abgebaut werden. Zahlreiche Fremdstoffe, die in die Zelle eindringen, beispielsweise Arzneimittel, können seine Ausbildung hemmen oder stimulieren.

Die Kanäle, Zisternen und Bläschen des ER werden von **einer Biomembran umgeben**. Ihre Dicke ist variabel, beträgt jedoch im Durchschnitt etwa 7,5 nm.

Im Inneren des ER findet sich eine serumartige Flüssigkeit. Auch größere Einschlüsse, Proteinkristalle, Lipidtröpfchen, lassen sich beobachten.



◉ **Abb. 1.54** Endoplasmatisches Retikulum in einer Rhizomzelle von *Acorus calamus*. ER Endoplasmatisches Retikulum, ZW Zellwand, V Vakuole, D Dictyosom, M Mitochondrium. Amelunxen 1969

Das Membransystem des ER bildet als hohlkugelig gestaltete Zisterne die Kernmembran und steht andererseits mit den Dictyosomen und der Plasmamembran in Verbindung. Die Innenräume des ER haben also eine offene Verbindung zum sogenannten perinukleären Raum und zum Extrazellularraum.

■ **MERKE** Das Endoplasmatische Retikulum ist kein festes, starres System, sondern äußerst variabel. Ausmaß und Form seiner Ausbildung sind in hohem Maße abhängig vom Entwicklungszustand und vom Stoffwechsel der Zelle.

Das Membransystem des ER liegt in der Zelle in zwei Modifikationen vor, die nach dem Aussehen im Elektronenmikroskop als **glattes** und **raues ER** bezeichnet werden.

Die Membranen des **rauen ER** sind außen **dicht mit Ribosomen** besetzt. An den Membranen im **glatten ER**

fehlen diese. Die Bindung der Ribosomen an die Membranen des ER entspricht einer lockeren Assoziation. Sie ist in starkem Maße abhängig vom Zelltyp sowie von dessen Funktions- und Differenzierungszustand. Die raue granuläre Form findet sich meist in Form von parallel geordneten Zisternen, die dicht gepackt in den betreffenden Zellen liegen und als Ergastoplasma bereits in lichtmikroskopischen Untersuchungen beschrieben wurden. Die glatte Form des ER ist ausschließlich aus röhrenartigen Elementen aufgebaut.

Beide Formen des ER stehen miteinander in Verbindung. Ihr Anteil in den einzelnen Zellen ist recht unterschiedlich. In pflanzlichen Meristemzellen oder in den Epithelzellen der Retina ist die raue Form nur spärlich ausgebildet. In Leberzellen findet sich neben einem großen Anteil des glatten ER auch ein gut ausgebildetes, raues ER. In endokrinen Pankreaszellen sowie in Plasmazellen, die der Antikörperbildung dienen, also in Zellen, die hauptsächlich Proteine bilden und sezernieren, ist bevorzugt die raue Form entwickelt.

Funktionen des Endoplasmatischen Retikulums

Durch das Endoplasmatische Retikulum werden definierte, vom Grundplasma **getrennte Stoffwechselräume**, Kompartimente geschaffen. Das Innere des ER bietet einen **Transportweg** in der Zelle. Die Membranen des ER bilden eine **Matrix** für **zahlreiche Enzyme**, die an den verschiedensten Stoffwechselreaktionen der Zelle teilnehmen. Die Enzymausstattung der Membranen ist je nach Funktion der Zelle im Organismus sehr unterschiedlich. An den Membranen des ER verlaufen eine Reihe von außerordentlich wichtigen biochemischen Reaktionen, z. B. **Proteinbiosynthese**, **Biosynthese von Fettsäuren**, **Steroiden** und **Phospholipiden** sowie **Ionentranslokationen**. In Membranuntereinheiten des ER lässt sich eine **Elektronentransportkette** nachweisen. In den Leberzellen ist eine Vielzahl von wichtigen Stoffwechsellzymen an die Membranen des ER gebunden, die u. a. eine sehr wesentliche Rolle für die **Biotransformation von Arzneimitteln** spielen.

Als spezifisches Enzym der Membranen des glatten ER tritt in verschiedenen Geweben, z. B. Leber, Niere, Nebenniere, Intestinum, Glucose-6-Phosphatase auf. In den Leberzellen hängt dieses Enzym eng mit der spezifischen Leistung dieses Organs, Glykogen zu synthetisieren, zusammen.

Funktionen des rauen ER

Die raue Form des ER findet sich gehäuft in Zellen mit intensiver **Proteinsynthese**. Durch die an der Außenseite der Membran gebundenen Ribosomen ist es ein Organell der Proteinbiosynthese. Die Proteine werden aus Aminosäuren an den Ribosomen gebildet und anschließend in das Innere des Retikulums aufgenommen. Proteingranula und Proteinkristalle lassen sich in

den intrazisternalen Räumen des rauen ER beobachten. Das raue ER fungiert allgemein als **Sammelbecken** und **Transportbahn** für die an seiner Oberfläche gebildeten Proteine. Auch die Enzymausstattung der Lysosomen, die vom Grundplasma getrennt gespeichert wird, sammelt sich bei der Synthese zunächst in ER-Zisternen. **Transmembranproteine** durchqueren die ER-Membran nur teilweise und werden in diese integriert. Sie werden durch **Membranfluss** auch in das Membransystem anderer Zellorganellen oder in die Plasmamembran eingebaut.

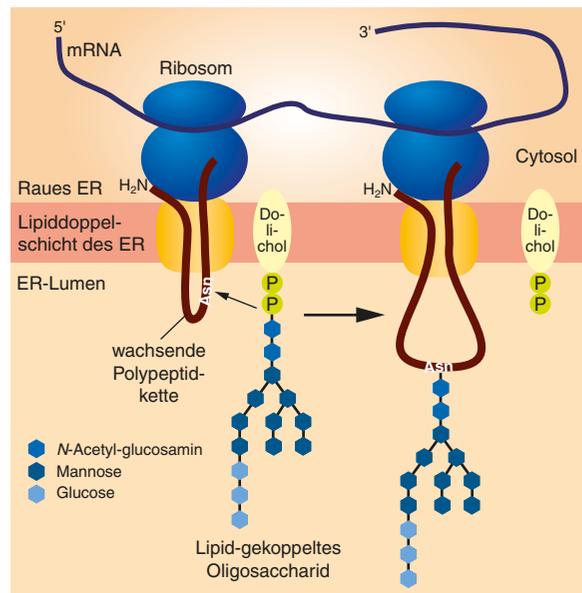
Proteine, die später als Sekrete aus der Zelle ausgeschieden werden, werden vollständig durch die ER-Membran transportiert und in das Lumen des ER aufgenommen. Sie werden von dort in das Lumen anderer Zellorganellen, z. B. der **Dictyosomen**, transportiert. Auch dieser Transport wird durch Membranfluss, d. h. Abscheidung von membranumschlossenen Vesikeln, Transportvesikeln, aus dem ER bewirkt (►Kap. 1.3.2, ●Abb. 1.31). Alle Proteine, die in das Lumen des ER aufgenommen werden, müssen bestimmte **Signalpeptide** enthalten (►Kap. 3.2.4, ●Abb. 3.41). Im Lumen des ER werden die aufgenommenen Proteine glykosyliert, d. h. kovalent mit Zuckern verknüpft. Die meisten Proteine, die sich im Lumen des ER ansammeln und von dort zum Golgi-Apparat, zu den Lysosomen, zur Plasmamembran transportiert oder aus der Zelle ausgeschieden werden, sind daher Glykoproteine (bei Säugetierzellen). Im Cytosol gebildete Proteine werden dagegen kaum glykosyliert.

Die Synthese der Oligosaccharide erfolgt an der Außenseite der ER-Membran unter Koppelung an ein membrangebundenes Lipid, dem Dolichol (●Abb. 1.55). Dieses Lipidmolekül klappt im Verlaufe der Biosynthese des Oligosaccharids in der Membran zur Lumen-seite hin um und transportiert so das Oligosaccharid in das Lumen des ER. Das Oligosaccharid wird dann im ER in der Regel über die NH_2 -Gruppe eines Asparagins in einem Protein gebunden. Die N-gekoppelten Oligosaccharide werden noch im ER modifiziert, ein Vorgang, der im Golgi-Apparat fortgesetzt wird.

Die Proteine des Grundplasmas werden an freien, d. h. nicht ER-gebundenen Ribosomen, gebildet. Es gibt jedoch Belege dafür, dass auch membrangebundene Ribosomen in nichtsekretorischen Geweben, z. B. im Gehirn, intrazelluläres Protein synthetisieren.

Manche Hormone, z. B. Thyroxin und Wachstumshormon, stimulieren die Bildung von intrazellulären Membranen und die Akkumulation von Ribosomen.

An den Membranen des rauen Endoplasmatischen Retikulums können sich Enzyme des glatten ER (s. unten) befinden. Damit kann dieses zusätzlich zur Proteinsynthese auch Funktionen des glatten ER übernehmen.



● **Abb. 1.55** G-gekoppelte Proteinglykosylierung im ER. Eine Polypeptidkette wird fast sofort nach ihrem Eindringen ins ER-Lumen an den erreichbaren Asparaginsresten (Asn) glykosyliert.

Funktionen des glatten ER

Das glatte Endoplasmatische Retikulum findet sich vor allem in Zellen, die Lipide oder Steroidhormone produzieren, so z. B. in Talgdrüsen oder in den Hoden. Damit in Zusammenhang steht das Vorkommen von Enzymen für den Auf- und Abbau von Lipiden und Steroiden an den Membranen des glatten ER. Die meisten Enzyme, die für die **Cholesterolsynthese** benötigt werden, finden sich in der Mikrosomenfraktion, die hauptsächlich Membranstücke des ER enthält. Teilprozesse der Cholesterolsynthese werden allerdings auch durch Enzyme, die an den Mitochondrien und im Zytoplasma lokalisiert sind, katalysiert. Die Cholesterolsynthese ist ein eindrucksvolles Beispiel für das Zusammenwirken verschiedener Zellorganellen im Zellstoffwechsel. Die Aufteilung der Reaktionskette auf verschiedene Zellstrukturen und Kompartimente ist sicher auch von Bedeutung für die Regulation solcher Biosynthesen. Die Membran des glatten ER bildet fast alle Lipide, die für den Aufbau neuer Biomembranen in der Zelle benötigt werden, auch Phospholipide und Cholesterol. Das hauptsächliche Phospholipid, das an den Membranen des glatten ER synthetisiert wird, ist das **Lecithin** (Phosphatidylcholin). Die notwendigen Enzymsysteme sind an die ER-Membran gebunden. Deren aktive Zentren sind zum Cytosol hin ausgerichtet. Zunächst verknüpfen Acetyltransferasen zwei Fettsäuremoleküle mit einem Molekül Glycerinphosphat. Die entstehende Phosphatidsäure ist lipidlöslich und wird in die ER-Membran integriert. In weiteren Reaktionsschritten werden Cholin oder andere Bausteine mit der Phosphatidsäure verknüpft.

■ **MERKE** Die meisten Lipiddoppelschichten für die Biomembranen der Zelle werden im ER zusammengesetzt. Durch Membranfluss über Transportvesikel werden diese neugebildeten Membranen zur Plasmamembran, zu Dictyosomen, Lysosomen und Kernmembran befördert. Mitochondrien und Plastiden sind nicht am Austausch von Membranen über Membranfluss beteiligt. Zu diesen Organellen transportieren Phospholipidtransfer-Proteine die vom ER gebildeten Phospholipidmoleküle.

Biotransformation und Enzyminduktion

An die Membranen des glatten Endoplasmatischen Retikulums sind zahlreiche Enzyme gebunden, die verschiedene Stoffumwandlungen an körpereigenen und körperfremden Substanzen durchführen können. Desalkylierungen, hydrolytische Spaltung, Oxidationen, Desaminierungen, Abspaltungen von Seitenketten oder Koppeln mit anderen Molekülen wie Acetylierung, Sulfurierung, Hydroxylierung, Koppeln mit Glucuronsäure sind Reaktionen, die durch Enzyme des glatten ER katalysiert werden können. Proteine können im glatten ER zu Lipoproteinen umgebaut werden.

Diese Enzymsysteme sind für die **Biotransformation** von **Arzneimitteln** von größter Bedeutung. Im Wirbeltierorganismus laufen solche Prozesse vorwiegend in der Leber ab. Diese Biotransformation dient vor allem der Umwandlung biologisch aktiver Stoffe in eine besser wasserlösliche Form, die über die Niere ausgeschieden werden kann. Diese Enzymsysteme können durch manche Arzneimittel und Gifte gehemmt werden, sodass u. a. auch der Arzneimittelabbau verlangsamt wird. Durch eine solche Enzyminhibition wird der Abbau etwa von Hexobarbital, Phenazon oder Codein stark gehemmt. Im Elektronenmikroskop lassen sich parallel hierzu strukturelle Veränderungen des ER der Leberzellen beobachten.

Von besonderer Bedeutung ist jedoch, dass diese Enzymsysteme unter dem Einfluss bestimmter Arzneimittel auch vermehrt gebildet werden können.

Durch Gabe von solchen Enzyminduktoren können auch andere Arzneimittel im Organismus schneller umgesetzt werden. Bei Gabe von Phenobarbital wird beispielsweise der Abbau von gleichzeitig gegebenem Phenazon, Testosteron, Pregnenolon, Androsteron oder Griseofulvin stark erhöht. Da Steroidhormone als körpereigene Substanzen ohnehin normale Substrate der Enzyme des ER sind, wird mit einer Enzyminduktion ihr Umsatz im Organismus stark erhöht.

In den Membranen des ER wurde ein **Elektronentransportsystem** gefunden, das Elektronen über $\text{NADH} + \text{H}^+$ oder $\text{NADPH} + \text{H}^+$ zu Cytochrom P450 transportiert. Mit Cytochrom P450 (CY8) wird eine

Gruppe von Monooxygenasen bezeichnet. Ihre prosthetische Gruppe ist Häm. Das Häm-Eisen ist mit Cystein-Schwefel des Apoproteins verknüpft. Es sind sogenannte Häm-Thiolat-Proteine. Cytochrom P450 kann mit molekularem Sauerstoff reagieren und vermag u. a. Steroide und andere Substanzen zu hydroxylieren. Cytochrom-P450-Enzyme sind induzierbar. Es ist an der Biotransformation u. a. von Arzneimitteln am glatten ER, vor allem von Leberzellen, beteiligt.

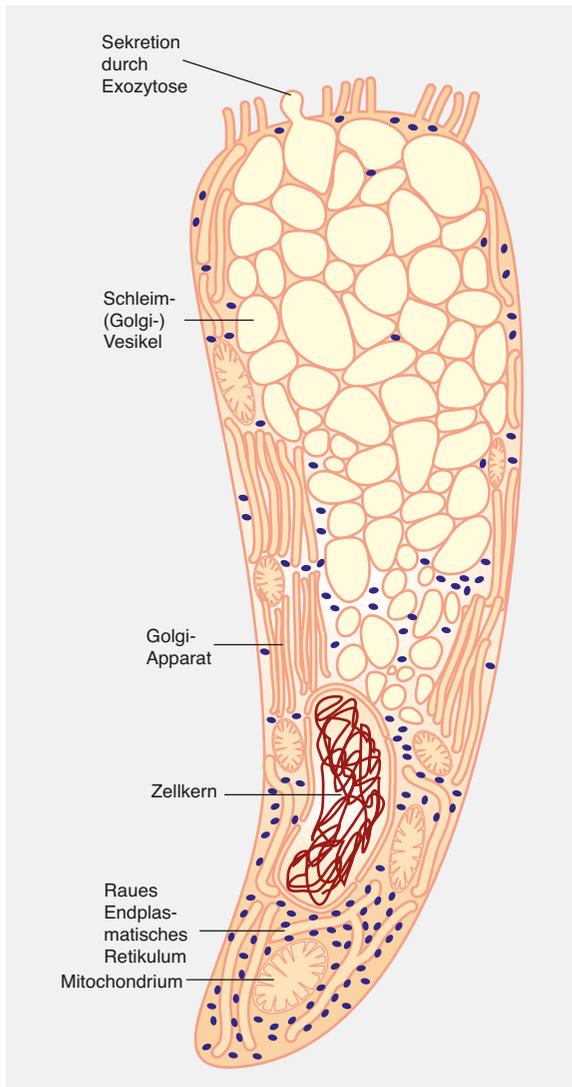
Spezielle Funktionen des ER

In verschiedenen Zelltypen hat das ER spezielle Funktionen. In Muskelzellen steht das ER, hier speziell **Sarkoplasmatisches Retikulum** genannt, in funktionellem Zusammenhang mit den Kontraktions- und Erschlaffungserscheinungen der Muskeln, möglicherweise durch Resorption und Speicherung von Ca^{2+} während der Erschlaffung. Für einen funktionellen Zusammenhang sprechen hier auch morphologische Kriterien, nämlich die spezielle Anordnung der Membranen im quergestreiften Muskel, die das Sarkolemma mit den kontraktile Strukturen verbindet.

Besondere Differenzierungsformen sind die sogenannten Myeloidkörper. Sie stellen ein lokal differenziertes System dicht gepackter Membranen in Form bikonvexer Linsen dar, die vor allem in Pigmentzellen der Retina vorkommen und vermutlich lichtempfindliche Organellen darstellen.

Zusammenfassung

- Das ER bildet innerhalb der Zelle ein System von röhrenförmigen, flächigen oder abgerundeten Hohlräumen. Im Inneren werden Stoffe transportiert. Es bestehen enge Beziehungen zur Plasma- und zur Kernmembran.
- An die Membran des rauhen ER sind Ribosomen gebunden; dort findet Proteinbiosynthese statt. An die Membranen des glatten ER sind je nach der Funktion der Zelle verschiedene Enzyme gebunden. Diese sind u. a. am Steroid- und Lipidmetabolismus, an der Glykogenbiosynthese sowie an der chemischen Umwandlung, der Biotransformation, von Arzneimitteln beteiligt.
- Das ER ist Bildungsort für Transportproteine und Lipide. Des Weiteren werden Membranproteine und Membranlipide anderer membranumschlossener Zellorganellen am ER gebildet. Auch an den Membranen des rauhen Endoplasmatischen Retikulums können sich Enzyme des glatten ER befinden. Damit kann dieses, zusätzlich zur Proteinbiosynthese, auch Funktionen des glatten ER übernehmen.

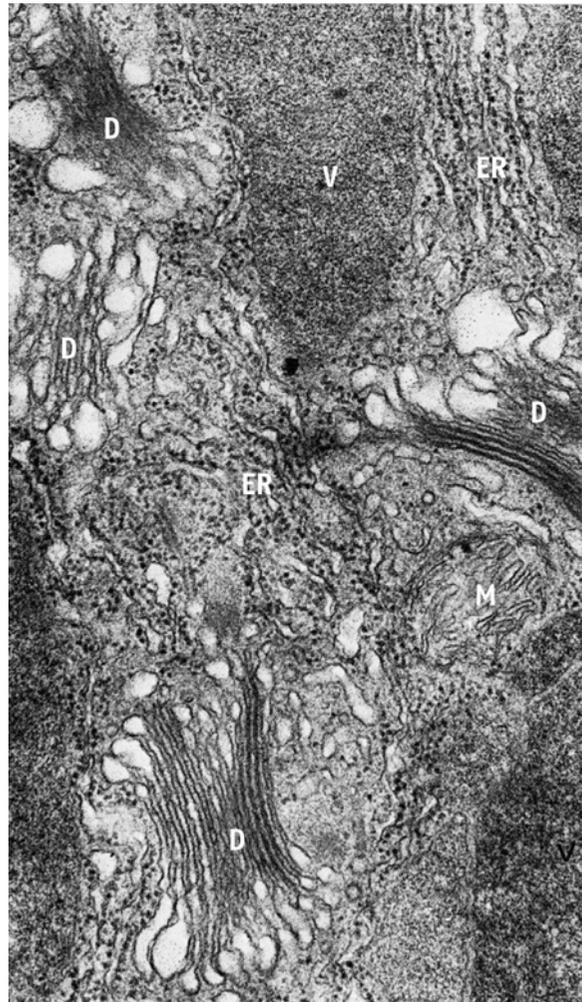


● **Abb. 1.56** Schleimsekretierende Zelle aus der Darmschleimhaut. Die Glykoproteine des Schleims werden im Golgi-Apparat gebildet und von den Golgi-Vesikeln ausgeschieden.

1.4.5 Dictyosomen, Golgi-Apparat Vorkommen

Dictyosomen entstehen über Membranfluss aus dem Endoplasmatischen Retikulum. Sie finden sich in den Zellen aller Eukaryonten. Prokaryonten besitzen dagegen keine Dictyosomen.

In tierischen Zellen, vor allem in endokrinen Drüsenzellen, sind die Dictyosomen oft in bestimmten Bereichen konzentriert. Sie formen dann in ihrer Gesamtheit einen nach oben offenen Kelch, der die Sekretionsgranula umhüllt (● Abb. 1.56, ● Abb. 1.57). In Zellen höherer Pflanzen umringen die Dictyosomen gelegentlich den Zellkern. Jedoch hängt die Lokalisation dieser Zellorganelle vom Entwicklungszustand und der speziellen Funktion der betreffenden Zellen ab. Sowohl bei Tieren, etwa in den neurosekretorischen



● **Abb. 1.57** Dictyosomen und granuläres Endoplasmatisches Retikulum aus einem Drüsenhaar von *Mentha piperita*. ER Endoplasmatisches Retikulum, D Dictyosomen, M Mitochondrium, V gefüllte Vakuolen. Aufnahme Prof. Amelunxen

Zellen, als auch bei Pflanzen finden sich Dictyosomen unregelmäßig verstreut in der Zelle.

Die Gesamtheit der Dictyosomen einer Zelle wird **Golgi-Apparat** genannt. Der Golgi-Apparat erledigt wichtige Aufgaben:

- Er empfängt Proteine vom ER und kann diese weiter modifizieren.
- Er verpackt und sortiert Proteine.
- In ihm werden einige Polysaccharide (nicht jedoch Cellulose!) synthetisiert.

Dictyosomen sind je nach Funktion und Entwicklungszustand in mehr oder weniger großer Zahl vorhanden. Im Durchschnitt finden sich etwa 20 Dictyosomen pro Zelle. In Drüsenzellen kann ihre Zahl bis zu mehrere