

Die Zelle

—

Bau und Funktion ihrer Bestandteile

© Till Biskup

1999/2000

Till Biskup

Die Zelle.

Bau und Funktion ihrer Bestandteile

Zusammenfassung aus Lehrbüchern und Vorlesungen

Version 0.9.1
8. Januar 2011
gesetzt mit L^AT_EX

Vorwort

- erstes “Skript”
- mit jeder Vorlesung gewachsen, in der es gebraucht wurde

Inhaltsverzeichnis

1	Einführung	1
1.1	Allgemeine Definition des Lehrgebiets und der Zelle	1
1.2	Grundlegende Arbeitstechniken	2
1.2.1	Grundlagen lichtmikroskopischer Arbeitstechniken	3
1.2.2	Einführung in die Herstellung von Dauerpräparaten	4
2	Übersicht über die (eukaryotischen) Zellbestandteile	7
2.1	Euplasmatische Zellorganellen	7
2.1.1	Zellkern	7
2.1.2	Mitochondrien	9
2.1.3	Plastiden	11
2.1.4	Centriolen	13
2.2	Ribosomen	14
2.3	inneres Membransystem	15
2.3.1	endoplasmatisches Reticulum	15
2.3.2	Golgi-Apparat	18
2.3.3	Lysosomen	21
2.3.4	Vakuolen	23
2.3.5	Peroxisomen (<i>Microbodies</i>)	25
2.4	Zell- oder Plasmamembran (<i>Plasmalemma</i>)	26
2.5	Cytoskelett	26
2.5.1	Mikrotubuli	27
2.5.2	Intermediärfilamente (IF)	28
2.5.3	Actinfilamente (<i>Mikrofilamente</i>)	29
2.5.4	Titin	30
2.6	Cilien und Flagellen	31
2.7	Zellwand	36
2.7.1	Zellwand der Pflanzen	36
2.7.2	Zellwand des Protocyten	37
2.8	extrazelluläre Matrix	37
2.9	Kontaktstrukturen (<i>cell-junctions</i>) pflanzlicher Zellen	39
2.9.1	Plasmodesmen	39
2.10	Kontaktstrukturen (<i>cell-junctions</i>) tierischer Zellen	40
2.10.1	Schlußleisten	40
2.10.2	tight junctions (<i>Zonula occludens</i>)	42
2.10.3	Desmosomen (<i>Maculae adherentes</i>)	42
2.10.4	gap junctions (<i>Nexus</i>)	42
2.11	fibrilläre Strukturen	43
2.12	Ergastische Einschlüsse (paraplasmatische Strukturen)	43
2.13	Einteilung des Plasmas	44

3	Strukturelemente des Prokaryoten	45
3.1	Übersicht über die Prokaryota	45
3.2	Nucleoid	45
3.3	Ribosomen	46
3.4	Plasmamembran	46
3.5	Kompartimentierung	46
3.6	Mesosomen	47
3.7	Reservestoffe	47
3.8	Zellwand	47
3.9	Geißel	48
3.10	Sporenbildung	49
3.11	Besonderheiten der Archaea	50
3.11.1	Transkriptions- und Translationssysteme	50
3.11.2	Membranstruktur	51
3.11.3	Zellwandstruktur	51
3.11.4	Mechanismus der CO ₂ -Fixierung	51
4	Membranen	53
4.1	Bedeutung	53
4.2	Aufbau von Membranen	53
4.2.1	fluid-mosaic-model	53
4.2.2	Membranlipide	55
4.3	Klassifizierung	55
4.3.1	Biomembranen	55
4.3.2	Cytomembranen	56
4.3.3	Cisternen (<i>Doppelmembranen</i>)	56
4.4	Transportvorgänge durch Biomembranen	56
4.4.1	Transport von Ionen und kleinen Molekülen	56
4.4.2	Transport von Energie- und Reduktionsäquivalenten	58
5	Das Plasmalemma	61
5.1	Zell-Zell-Erkennung	61
5.2	Transport	61
5.3	Signalaufnahme / Signalleitung	62
5.3.1	Signalgebung durch eine sezernierende Zelle	62
5.3.2	Direkte Signalübertragung Zelle-Zelle	63
5.3.3	Signalgebung durch PL-gebundene Moleküle	63
5.4	Zell-Zell- und Zell-Matrix-Verbindungen	63
5.4.1	Zell-Zell-Verbindungen	63
5.4.2	Zell-Matrix-Verbindungen	64
5.5	Cytosen	64
5.5.1	Endocytose	64
5.5.2	Exocytose	65
5.5.3	Transcytose	67
5.5.4	Syncytose	67
5.5.5	Intracytose	67

6	Der Zellkern — Feinbau und Kernzyklus	69
6.1	Funktion	69
6.2	Bau	70
6.2.1	Kernhülle	70
6.2.2	Kernporen	70
6.2.3	Kernmatrix	73
6.2.4	Kernlamina (<i>Nuclear-Lamina</i>)	74
6.2.5	Nucleoplasma	74
6.2.6	Nucleolus	74
6.2.7	Organisationsformen der DNA	75
6.3	Zellzyklus	80
6.3.1	Mitose	81
6.3.2	Cytokinese	83
6.3.3	Meiose	84
6.4	Replikation des genetischen Materials	87
6.4.1	semikonservative Replikation	87
6.4.2	OKAZAKI–CAIRNS–Modell	87
6.4.3	An der Replikation beteiligte Proteine	87
6.4.4	Eukaryoten: allgemeiner Ablauf, Replikation der Telomer–DNA	87
6.5	Transkription — differenzielle Genexpression	87
6.5.1	Richtung des Informationsflusses	87
7	Proteinbiosynthese und Endomembransystem	89
7.1	Ribosomen	89
7.1.1	Bau	89
7.1.2	Funktion	90
7.2	Proteinbiosynthese	91
7.2.1	Übersicht	91
7.2.2	Detaillierte Darstellung der Translation (Proteinsynthese)	93
7.2.3	Proteinmodifikationen nach der Translation	96
7.2.4	Proteintransport	97
8	Extrazelluläre Matrix und pflanzliche Zellwände	99
8.1	Extrazelluläre Matrix tierischer Zellen	99
8.1.1	Kurze Einführung in den Bau tierischer Gewebe	99
8.1.2	Bau der tierischen Extrazellulären Matrix	100
8.2	Die pflanzliche Zellwand	103
8.2.1	Bau	103
8.2.2	Genese	106
9	Zellwand der Prokaryota	107
10	Plastiden	109
10.1	Strukturtypen und Entwicklung der Plastiden	109
10.2	Feinbau des Chloroplasten	111
10.3	Plastiden als semiautonome Systeme	112
10.4	Bewegungen von Chloroplasten	113
10.5	Funktion von Chloroplasten	114

11 Mitochondrien	115
11.1 Bau	115
11.2 Genese	116
11.3 Funktion	117
11.3.1 Energieumwandlung	117
12 Vergleich Prokaryoten — Eukaryoten	119
13 Molekulare Architektur der Zelle	121
13.1 Aminosäuren/Proteine	121
13.1.1 Übersicht über die wichtigsten Aminosäuren	121
13.1.2 Funktionen von Proteinen	121
13.1.3 Strukturebenen der Proteine	123
13.1.4 künstliche Proteinsynthese	123
13.1.5 Nachweise von Proteinen	123
13.1.6 Reinigung von Proteinen	124
13.1.7 Proteinsequenzierung	124
13.2 Nucleinsäuren	124
13.2.1 Die Rolle der Nucleinsäuren	124
13.2.2 Struktur und Eigenschaften der DNA	125
13.2.3 Replikation der DNA	125
13.2.4 Struktur- und Funktionstypen von RNA	125
13.3 Nucleoproteine	125
13.3.1 Ribosomen	126
13.3.2 Viren	126
13.3.3 Viroide und Prionen	127
13.4 Polysaccharide	127
13.5 Lipide und Biomembranen	127
A Endosymbionten-Hypothese	129
A.1 Ausgangspunkt	129
A.2 Inhalt der Hypothese	130
A.3 Beweise und Probleme der Hypothese	131
A.4 Konsequenzen	132
A.5 Endocytobiose	133
B Identifizierung und Klassifikation von Blutzellen	135
Literaturverzeichnis	139

Abbildungsverzeichnis

2.1	Querschnitt durch das Kinetosom (Basalkörper), nach (WEHNER und GEHRING, 1995)	32
2.2	Axonem einer Cilie oder Flagelle quer, schematisch, bei Blickrichtung vom Kinetosom zum freien Cilienende, nach (CZIHAK ET AL., 1996)	34
3.1	Phylogenetische Klassifizierung der Organismen nach drei Domänen auf Basis der ribosomalen RNA-Sequenzierung durch WOESE, nach (FRITSCHKE, 1999) .	45
4.1	<i>fluid-mosaic-model</i> , nach (CAMPBELL, 1997) u. a., verändert	54
6.1	<i>Nuclear pore complex</i> (NPC), nach (SITTE ET AL., 1998)	71
6.2	Organisationsformen der DNA, nach (BLEISS, 1999b)	75
6.3	Zellzyklus	80
6.4	1. Hauptsatz der Molekularbiologie	87
7.1	Proteinsynthese und Kompartimentierung, nach (BLEISS, 1999b)	93
13.1	Die 20 häufigsten Aminosäuren, nach (VOET und VOET, 1995)	122
13.2	Nucleinsäurebasen, nach (SCHRÖTER und BIBRACK, 1995)	124
13.3	Struktur der DNA	125
13.4	Cholesterol	127
13.5	Lecithin	128
13.6	Cardiolipin	128
13.7	Poly- β -hydroxybuttersäure	128
13.8	Teichonsäuren, nach (FRITSCHKE, 1999, S. 85f. Abb. 5-4)	128

Kapitel 1

Einführung

- Rolle der Zelle (CZIHAK ET AL., 1996), (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - kleinste Struktureinheit
 - kleinste Funktionseinheit
 - kleinste Reproduktionseinheit
- Bedeutung der Zelle für die Biologie (CZIHAK ET AL., 1996)
 - alle Organismen aus Zellen aufgebaut
 - Vielzeller durchlaufen meist einzelliges Stadium (*Zygote*)
 - * Ausnahmen: vegetative Vermehrung
 - Knospung (auch bei Tieren: z. B. *Hydra*)
 - Knollen
 - Ausleger
 - Zellen können nur aus Zellen hervorgehen
 - * “omnis cellula e cellula” (VIRCHOW 1855)
 - **Zelle universelles Bauelement der Organismen**
- Grund für die geringe Größe der meisten Zellen:
 - Verhältnis der Zelloberfläche zum Zellvolumen
 - * verkleinert sich bei zunehmender Größe
$$V \propto r^3 \quad A \propto r^2$$
 - ausreichender Stoffaustausch ab einer bestimmten Zellgröße nicht mehr gewährleistet

1.1 Allgemeine Definition des Lehrgebiets und der Zelle

“natura nusquam magis est tota quam in minimis”

Die Natur ist im Ganzen nicht vollkommener als schon im Kleinsten

- Cytologie als Wissenschaft
 - “Zellenlehre”
 - Schwerpunkt auf der Struktur der Zelle
 - morphologisch ausgerichtet

- Zellbiologie
 - interdisziplinäre Wissenschaft
 - verdrängt zunehmend den Begriff “Cytologie” in den Lehrbüchern
 - vereint Erforschung von Struktur und Form
 - wesentlich weiter gefaßt als Cytologie

Allgemeine Definition der Zelle

Zelle Die Zelle ist die kleinste Einheit, die unter geeigneten Bedingungen alle essentiellen Eigenschaften des Lebens zeigt. (BLEISS, 1999b)

- Die Zelle ist der Elementarorganismus
- Zellen stimmen in den Grundzügen ihrer Organisation überein, nehmen jedoch im Zuge der Zelldifferenzierung in beziehung auf Größe, Gestalt und spezifische Funktion eine Vielfalt an.
- Jede Zelle ist von einer Plasmamembran umgeben, die zugleich Barriere und Vermittler zur Umwelt ist.
- Zellen können nur aus Zellen hervorgehen. (“omnis cellula e cellula” Virchow 1855)
- Sie vermehren sich durch Zellteilung.
- Für Erhalt und Reproduktion sind sowohl die Zellen von Einzellern als auch Zellen pflanzlicher und tierischer Metazoen durch einige grundsätzliche Struktur–Funktions–Einheiten bildende Systeme gekennzeichnet:
 - genetische Information (Replikation, Reparatur, Transskription, Translation)
 - katalytisch wirksame Substanzen
 - energieliefernde Strukturen

Lebenserscheinungen

1. Fortpflanzung
2. Selbstvermehrungsfähigkeit
3. Weitergabe des Erbmaterials (DNA)
4. Stoffwechsel
5. Bereitstellung von Energie und Baustoffen
6. Wachstum und Differenzierung
7. Reizbarkeit
8. aktive Bewegung

1.2 Grundlegende Arbeitstechniken

- Mikroskopie
 - optische Strukturauflösung
- Röntgenstrahlung
 - ?...?

Tabelle 1.1:

Kurzer Abriß der Geschichte der Cytologie

1655	Entdeckung der Zellen und Einführung des Begriffs <i>Zelle</i> durch HOOKE
1674	LEEUVENHOEK
1833	BROWN: Beschreibung des Zellkerns
1835	SCHWANN & SCHLEYDEN: Zelltheorie
1839	Eizellen als Zellen erkannt
1857	KOLLIKER: Mitochondrien in Muskelzellen entdeckt
1874	BOVERI: Befruchtung
1883	VAN BENEDEN: Mitose
1903	SUTTON & BOVERI: Chromosomentheorie
1933	RUSKA / KNOLL: Elektronenmikroskop RUSKA erhielt 1986 den Nobelpreis für diese Entdeckung
1953	WATSON / CRICK, Entdeckung der Struktur der DNA

- Neutronenstrahlung
 - ?...?
- atomic force microscopy
 - ?...?
- Biochemie
 - ?...?
- Molekularbiologie
 - ?...?
- Genetik
 - ?...?

1.2.1 Grundlagen lichtmikroskopischer Arbeitstechniken (Bleiß, 1999a)

- Auflösungsvermögen
 - menschliches Auge: 0,1mm
 - Lichtmikroskop: 200-300 nm, mit UV-Lichtmikroskopie maximal 100 nm
 - Elektronenmikroskop: maximal 1 nm
- Gesamtvergrößerung
 - Objektiv × Okular × Tubusfaktor
 - Objektiv × Projektiv × Konusfaktor

Auflösungsvermögen d

$$d = \frac{\lambda}{n \cdot \sin \frac{\alpha}{2}}$$

α = Öffnungswinkel des Objektivs

n = Brechungsindex des Mediums

λ = Wellenlänge des verwendeten Lichtes

numerische Apertur (n. A.) A

$$A = n \cdot \sin \frac{\alpha}{2}$$

mit Kondensator

$$d = \frac{\lambda}{2 \cdot A} = \frac{550 \text{ nm}}{2 \cdot 1.5 \cdot 0.9} \approx 200 \text{ nm}$$

Faustregel für die förderliche Vergrößerung: 500–100fache n. A.

- Anforderungen an das mikroskopische Präparat
 - optimaler Erhaltungszustand
 - optimale Objektstärke (Schnittstärke)
 - Tiefenschärfe
 - optimaler Kontrast
- KÖHLERSches Beleuchtungsprinzip
 - optimale Justierung der Lampe
 - Justierung des Kondensators

1.2.2 Einführung in die Herstellung von Dauerpräparaten (Bleiß, 1999a)

Fixierung

- Aufgabe
 - Stabilisierung der Strukturen an ihrem Platz in naturgetreuem Zustand
 - Unterbrechung der Stoffwechselprozesse
- physikalische Fixierung
 - Kryofixierung
 - * schockartiges Abkühlen auf -190 bis -270°C
 - * Einschluß in flüssigen Stickstoff, Helium oder Propan
 - * Verhinderung von Zellschädigungen durch Phasentrennung und Eiskristallbildung durch
 - Durchtränkung der Proben mit Frostschutzmitteln (Glycerin)
 - Schockgefrieren auf Tiefsttemperaturen ($\geq 10\,000^\circ\text{C} \cdot \text{s}^{-1}$)
- chemische Fixierung
 - besonders für Proteine und Lipide
 - Lipide: OsO_4 (*Osmiumsäure*)
- 1. Denaturierung
 - Wasserentzug (Alkohol, Aceton)
 - Ansäuern
- 2. Vernetzen durch Aldehyde
 - Formaldehyd

– Glutaraldehyd

- Fixiergemische

1. formalinhaltige Gemische

- Bouin

- * 15 T. ges. Pikrinsäure : 5 T. Formalin : 1 T. Eisessig

- AFE

- * 19 T. Alkohol (50–70%) : 1 T. Formalin : 1 T. Eisessig

2. formalinfreie Gemische

- Carnoy

- * 6 T. Ethanol (100%) : 3 T. Chloroform : 1 T. Eisessig

- Fixierung (besonders tierischer) Präparate

- Immersionsfixierung

- * in Scheiben oder Blöcken direkt in Lösung fixieren

- Perfusionsfixierung

- * Injektion der Fixierlösung (?)

- * gefolgt von Immersionsfixierung

Schnitte

- Paraffinmethode

- Paraffinschnitte 5-10 μm

- Mikrotomarten

- * Rotationsmikrotom

- * Schlittenmikrotom

- Kunststoffeinfettung

- Kunststoff härter

- dünnere Schnitte

- * Semidünnschnitte (LM)

- 1 μm

- * Ultradünnschnitte (EM)

- 50–100nm

- Glasmesser / Diamantmesser

- Objektgröße

- LM ca. 5mm

- EM ca. 1mm³, Schnittflächen 0,3 x 0,2mm

Färbung

- Aufgabe
 - zur optischen Kontrastierung
 - konventionelle LM
 - * meist Schnittfärbungen
 - Fluoreszenzmikroskope
 - * mit spezifischen Fluoreszenzfarbstoffen
 - * Immunfluoreszenz
- histologische Färbungen
 - Übersichtsfärbungen
 - Doppel-, Dreifach- oder Mehrfachfärbungen
 - * Bsp.: H. E.: **H**ämalaun (Kerne, blau), **E**osin (Cytoplasma, rot)
- histochemische Nachweisreaktionen
 - chemische Reaktionen
 - “physikalische” Färbungen
- PAS-Färbung
 - mit Hilfe von fuchsinschwefliger Säure (SCHIFFSches Reagenz)
 - bildet mit mindestens zwei Aldehydgruppen rot-violetten Farbkomplex
 - PAS-reaction = **p**eriodic **a**cid **S**chiff's reaction

Kapitel 2

Übersicht über die (eukaryotischen) Zellbestandteile

Gliederung

euplasmatISCHE Zellorganellen¹

- Zellkern
- Mitochondrien
- Plastiden
- Centriolen

Membransystem
Ribosomen
Cytoskelett
Kontaktstrukturen
Plasma

2.1 EuplasmatISCHE Zellorganellen

- lichtmikroskopisch sichtbar (CZIHAK ET AL., 1996)

2.1.1 Zellkern

- *Nucleus, Karyon*
- \varnothing 5 μm (CAMPBELL, 1997), 7 μm (CZIHAK ET AL., 1996)
- von Doppelmembran umgeben

Funktion

- genetisches Steuerzentrum der Eucyte
- drei Grundfunktionen (an DNA gekoppelt)
 1. DNA-Replikation
 2. Weitergabe der genetischen Information bei Zell- und Kernteilung
 3. Realisierung der genetischen Information in der Zelle
 - Transkription, Translation, differentielle Genexpression
- vgl. Kap. 6, S. 69

¹Begriff nach CZIHAK ET AL. (1996)

Strukturen

- Kernhülle
 - trennt das Karyo-(Nucleo-)plasma vom übrigen Zellplasma (Cytoplasma)
 - mit Kernporen
 - * besser: Porenkomplexe
 - * runde oder oktagonale Öffnungen in der Kernhülle, 60–100nm Durchmesser
 - * von dichtem Material erfüllt
 - Bezeichnung als Porenkomplexe
 - * vermitteln den Austausch von Makromolekülen zwischen Karyo- und Cytoplasma
 - an den Kernporen innere und äußere Kernmembran verbunden
 - Details vgl. Kap. 6.2.1, S. 70
- Kernlamina
 - bedeckt Innenseite der Kernmembran
 - netzförmige Anordnung von Proteinen
 - stabilisiert die Form des Zellkerns
- Kernmatrix
 - Existenz nicht geklärt
 - vgl. Kap. 6.2.3, S. 73
 - den ganzen Zellraum durchziehendes Fasergeflecht
 - mögliche Funktion (CAMPBELL, 1997)
 - * Anheftung der Chromatin-loops
 - * vgl. Kap. 6.2.7, S. 75
- Chromatin
 - Organisationsform der DNA mit Proteinen
 - normal locker-fädige Struktur
 - bei der Zellteilung Kondensation zu strukturell sichtbaren Chromosomen
 - Name durch die gute Anfärbbarkeit (u. a. mit Karmin)
 - enthält DNA
 - * Sitz der Kerngene
 - wandelt sich bei der Kernteilung durch Kondensationsprozesse in die Chromosomen um
 - vgl. (BISKUP, 1999a) und Kap. 6.2.7, S. 75
- Nucleolus (Kernkörperchen)
 - am deutlichsten sichtbare Struktur im Zellkern
 - Bildungsstätte der Ribosomen-Untereinheiten
 - ungefähr kugelförmig
 - zeigt sich im EM als Masse kräftig gefärbter Körnchen und Fasern
 - sehr dichte Strukturen, enthalten viel RNA
 - steuert die Proteinbiosynthese mit Hilfe von Botenmolekülen (m-RNA)
 - vgl. Kap. 6.2.6, S. 74

2.1.2 Mitochondrien

- Orte der Zellatmung
- etwa 1–10 μ m lang
- in fast allen Eukaryotenzellen vorhanden
 - manchmal ein einziges großes Mitochondrium
 - meist je nach Stoffwechselaktivität Hunderte bis Tausende
- dynamisches Verhalten in der Zelle
 - Erkenntnisse aus Zeitrafferaufnahmen an lebenden Zellen
 - wandern im Cytoplasma umher
 - verändern ihre Form
 - zweiteilen sich
- Funktion
 - vgl. Kap. 11.3, S. 117

Sonderstellung unter den Organellen

- von Membran umschlossen
 - hat keine direkte Verbindung zum inneren Membransystem
 - Membranproteine werden nicht im rauhen ER produziert
 - * Produktion an freien Ribosomen in Cytosol und an Ribosomen innerhalb der Mitochondrien
- besitzen eigene Ribosomen
- besitzen kurze, ringförmige DNA
 - sorgt für die Synthese eines Teils der Proteine
 - meiste Proteine werden aber im Cytosol anhand der Anweisungen der mRNA aus dem Zellkern synthetisiert
- eigenständige Synthese der Nucleinsäuren und eines Teils der spezifischen Proteine
 - Voraussetzung: eigene Ribosomen und DNA
- wachsen und vermehren sich im Zellinneren
 - können sich je nur aus sich selbst bilden
 - besitzen genetische Kontinuität
 - * *sui generis*²

→ semiautonom

²“Entstehung aus sich selbst”; Gegenteil: *de novo*

Kompartimentierung

- von zwei Membranen umschlossen (doppelte Membranhüllen)
 - aus zwei Kompartimenten zusammengesetzt
 1. äußeres Kompartiment
 - * *Intermembranraum*
 - * zwischen den Membranen
 2. inneres Kompartiment
 - * *Matrix*
 - * entspricht dem eigentlichen Organellkörper
- äußere Membran glatt
- innere Membran mit zahlreichen Einfaltungen
 - mitunter regelmäßig wie ein Kamm (lat. *crista*) angeordnet
 - * *Cristae mitochondriales* (CZIHAK ET AL., 1996)
 - Cristae mitochondriales
 - * (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.7, 1.12)
 - * starke Oberflächenvergrößerung
 - Steigerung der Produktivität
 - Tubuli mitochondriales
 - * gleicher Effekt durch Ausbildung röhrenförmiger Membraneinwüchse
 - * z. B. viele Protozoen
 - funktionelle Bedeutung:
 - * Träger der Atmungskette (CZIHAK ET AL., 1996, S. 79f.) und der daran gekoppelten oxidativen Phosphorylierung (CZIHAK ET AL., 1996, S. 80)
- Kompartimente
 1. Intermembranraum
 - enger Zwischenraum zwischen Innen- und Außenmembran
 2. Matrix
 - von Innenmembran umschlossener Raum
 - enthält Ribosomen und mitochondriale DNA
 - * Ribosomen kleiner als jene des Cytoplasmas
 - 70s-Ribosomen, im Cytoplasma 80s-Ribosomen
 - * mitochondriale DNA = mtDNA
 - zahlreiche Enzyme des Kohlenhydrat- und Lipidstoffwechsels
 - einige Reaktionsschritte der Zellatmung hier lokalisiert
- Organellplasma im inneren Kompartiment mischt sich nie mit dem übrigen Zellplasma
 - begrifflich vom Cytoplasma abgegrenzt: *Mitoplasma*

2.1.3 Plastiden

- nur bei Pflanzen
- von Membran umschlossen
 - hat keine direkte Verbindung zum inneren Membransystem
 - Produktion der Membranproteine
 - * an freien Ribosomen in Cytosol und an Ribosomen innerhalb der Chloroplasten
 - * *nicht* im rauhen ER
- halbautonome³ Organellen
 - wachsen und vermehren sich im Zellinneren
- dynamisches Verhalten in der Zelle
 - wandern im Cytoplasma umher
 - benutzen wahrscheinlich das Cytoskelett⁴ als “Schiene”
 - verändern ihre Form
 - zweiteilen sich
- Funktion
 - vgl. Kap. 10.5, S. 114

2.1.3.1 Einteilung der Plastiden

- Proplastiden
 - in jungen Zellen (farblos)
- Leukoplasten
 - in unterirdischen Organen (farblos)
- Amyloplasten
 - farblose Plastiden
 - speichern Stärke (Amylose)
 - insbesondere in Wurzeln und Knollen
- Chromoplasten
 - Anreicherung von Pigmenten
 - verleihen Blüten und Früchten orangene bzw. gelbe Farbe
- Gerontoplasten
 - im Herbstlaub (gelb)
- Chloroplasten
 - enthalten Chlorophyll, Enzyme und andere Moleküle

³semiautonom; vgl. Mitochondrien

⁴vgl. Kap. 2.5, S. 26

- dienen der photosynthetischen Nährstoffproduktion
- linsenförmige Organellen
- Durchmesser 1-5 μ m
- Vorkommen
 - * in Blättern und anderen grünen Organen der Pflanze
 - * in pflanzlichen Protisten

2.1.3.2 Chloroplasten

- Orte der Photosynthese
 - Umwandlung von Sonnenenergie in chemische Energie
- Inhalt der Chloroplasten durch zwei Membranen vom Cytosol getrennt
- zwischen den Membranen Intermembranraum
- im Inneren des Organells weiteres Membransystem
 - Thylakoide
 - * scheibenförmig abgeflachte Vesikel
 - Grana
 - * übereinandergestapelte Thylakoide
 - Stroma
 - * Raum außerhalb der Thylakoide und Grana
- Thylakoidmembran teilt das Innere des Chloroplasten in zwei Kompartimente
 - Thylakoidlumen
 - Stroma
- doppelte Membranhüllen
 - aus je zwei Kompartimenten zusammengesetzt
 - äußeres Kompartiment zwischen den Membranen
 - inneres Kompartiment entspricht dem eigentlichen Organellkörper
 - beide begrenzende Membranen weitgehend parallel
- Thylakoide
 - taschenartige Falten verschiedener Form
 - komplexe, pigmenthaltige Membransysteme
 - Funktion
 - * Oberflächenvergrößerung
 - * wesentlich stärker ausgeprägt als bei Mitochondrien
 - im Gegensatz zu den Cristae oder Tubuli der Mitochondrien im funktionstüchtigen Zustand von der Hüllmembran des Chloroplasten vollständig getrennt

Thylakoide [griech. *thýlakos* = Sack] Doppelmembranen des Chloroplasteninneren, an denen die Lichtreaktionen der Photosynthese (CZIHAK ET AL., 1996, S. 122f.) unter Einschluß der Photophosphorylierung ablaufen (CZIHAK ET AL., 1996)

Sonderstellung unter den Organellen

- enthalten im inneren Kompartiment Ribosomen
 - kleiner als jene des Cytoplasmas
- enthalten im inneren Kompartiment DNA
 - Plastiden-DNA = ptDNA
 - auch als Chloroplasten-DNA = ctDNA bezeichnet
- Ribosomen und DNA Voraussetzung für die eigenständige Synthese der Nukleinsäuren und eines Teils der spezifischen Proteine
- Organellplasma im inneren Kompartiment mischt sich nie mit dem übrigen Zellplasma
 - begrifflich vom Cytoplasma abgegrenzt: *Plastoplasma*
- wachsen und vermehren sich im Zellinneren
 - können sich je nur aus sich selbst bilden
 - besitzen genetische Kontinuität
 - * *sui generis*
 - * Gegenteil: *de novo*

→ semiautonom

2.1.4 Centriolen

- *Centrosom, Centriolenpaar, Zentralkörperchen*
- gewöhnlich in tierischen Zellen
- liegen paarweise in einem besonderen Plasmabezirk
 - Centroplasma
- Centroplasma
 - *perinucleärer Bereich* (BLEISS, 1999b)
 - i. d. R. in der Nähe des Zellkerns
 - Größe: ca. 300x200 nm
 - enthält Enzyme zur Polymerisation der Mikrotubuli
 - MTOC⁵
- Anordnung senkrecht zueinander
 - nach neuesten Erkenntnissen keine feste Lagebeziehung zueinander

Literatur

SCHLIWA, M. (2000): Nature **405**, 292

PIEL, M. ET. AL. (2000): J. Cell Biol. **149**, 317–330

- Bau

- neun Dreiergruppen von längsverwachsenen Mikrotubuli

⁵microtubule organization centre, vgl. Kap. 2.5.1, S. 27

- * Triplets
- * umgeben die Längsachse des stabförmigen Centriols
- * Abstand ca. $0.1 \mu\text{m}$
- * leicht gegeneinander verdrillt
- vgl. Abb. 2.1, S. 32
- Funktion
 - besetzen während der Kernteilung die Pole der Spindel(–paare)
 - * vgl. (BISKUP, 1999a)
 - * s. Kap. 6.3.1, S. 81
 - von ihnen leiten sich die Basalkörper (Kinetosomen) der Wimpern und Geißeln (Cilien und Flagellen) ab
 - Zellen ohne Centriolen stets unbegeißelt
 - * Cilien kürzer als Flagellen und stets häufig
 - * Flagellenzahl pro Zelle dagegen gering
 - * vgl. Cilien und Flagellen, Kap. 2.6, S. 31

2.2 Ribosomen

- annähernd sphärische, dichte Partikel
- \varnothing knapp 30 nm
- Organelle der Proteinbiosynthese
 - vgl. Kap. 7, S. 89
- häufig zu charakteristischen Aggregaten vereint:
 - Polyribosomen (Polysomen)
 - * viele Ribosomen
 - an ein mRNA-Molekül gebunden
 - eigentliches Organell der Proteinbiosynthese
- zwei Formen
 1. freie Ribosomen
 - im Cytosol verstreut
 - erzeugte Proteine erfüllen Aufgaben im Cytosol
 2. membrangebundene Ribosomen
 - an der Außenseite des (rauen) Endoplasmatischen Reticulums angeheftet
 - erzeugte Proteine meist für
 - * Einbau in Membranen
 - * Verpackung in Lysozymen und andere Organellen
 - * Ausschleusung aus der Zelle
- beide Formen strukturell identisch und austauschbar
- Zahlenverhältnis durch die Zelle an die Anforderungen des Stoffwechsels anpaßbar
- vgl. 7.1, S. 89 und 13.3.1, S. 126

2.3 inneres Membransystem

- Bestandteile (CAMPBELL, 1997)
 - Kernhülle
 - endoplasmatisches Reticulum
 - Golgi-Apparat
 - Lysosomen
 - verschiedenartige Vakuolen
 - Plasmalemma (Plasmamembran (CAMPBELL, 1997))
 - * nach seiner Lage keine innere Membran
 - * steht aber mit dem ER und anderen inneren Membranen über Vesikel in Verbindung
- 7 Hauptkompartimente (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - mit doppelter Membran
 1. Zellkern
 2. Mitochondrien
 3. Plastiden
 - mit einfacher Membran
 4. endoplasmatisches Reticulum (ER)
 5. Golgi-Apparat
 6. Lysosomen
 7. Endosomen
- doppelte Membran auch bei gramnegativen Bakterien (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - Interpretation:
 - * wahrscheinlich Zusammenhang zur Evolution der Organellen mit Doppelmembran
 - *Endosymbionten-Theorie/-Hypothese*, vgl. Anh. A, S. 129
- Membranen entweder unmittelbar verbunden oder Austausch über Vesikel
 - nicht festgelegt
 - können sich während der Existenzdauer mehrfach ändern

Vesikel winzige membranumhüllte Bläschen

- trotzdem Struktur und Funktion der einzelnen Membranen verschieden
- Zusammensetzung und Stoffwechselfunktionen einer Membran

2.3.1 endoplasmatisches Reticulum

- *endoplasmatisch*, “im Cytoplasma”; *reticulum*, lat. “Netz”
- umfangreiches Membransystem
 - in Eukaryotenzellen über die Hälfte der gesamten Membranmenge

Strukturen

- Geflecht von Membranröhren und -säcken
 - erweitern sich zu Cisternen
- Cisternen
 - *cisterna*, lat. “Kasten, Hohlraum”
 - erstrecken sich oft durch weite Bereiche des Cytoplasmas
 - hängen oft zusammen
 - tragen häufig Polysomen auf ihrer Außenfläche
 - * in Flächenansichten von ER-Cisternen als Ringe oder Spiralen sichtbar
 - * (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.7)
 - auch Kernhülle ER-Cisterne
- ER-Membran
 - trennt ER-Lumen (Innenraum) vom Cytosol
 - geht direkt in die Kernhülle über
 - perinucleärer Raum mit dem ER-Lumen verbunden
- Kernhülle
 - gehört auch zum ER
 - typische Cisterne
 - * Kompartiment, nicht einfach Membran
 - aus der Lichtmikroskopie stammende Bezeichnung Kernmembran irreführend
 - besser: Kernhülle
 - Kernporen
 - * besser: Porenkomplexe
 - * runde oder oktagonale Öffnungen in der Kernhülle
 - * \varnothing 60–100 nm
 - * von dichtem Material erfüllt
 - Bezeichnung als Porenkomplexe
 - * vermitteln den Austausch von Makromolekülen zwischen Karyo- und Cytoplasma
 - vgl. Kap. 6.2.1, S. 70

Einteilung

- zwei Bereiche:
 1. rauhes (granuläres) und
 2. glattes (agranuläres) ER
 - miteinander verbunden
- rauhes ER
 - *rough ER*, rER
 - Membran auf der Cytosolseite mit Ribosomen besetzt

- auch an der Cytosolseite der äußeren Kernhüllenmembran, die ins raue ER übergeht, Ribosomen
- glattes ER
 - *smooth ER*, sER
 - Membran auf der Cytosolseite ohne Ribosomen
 - zwei Erscheinungsformen
 - * Cisternen
 - * *tubuläres ER* (Röhrensystem)

Funktion des glatten ER

- Mitwirkung bei vielfältigen Stoffwechselfvorgängen, u. a.:
- Kohlenhydratstoffwechsel
 - in den Leberzellen Speicherung der KH als Glykogen
 - durch Glykogen-Hydrolyse Freisetzung von Glucose
 - Blutzuckerregulation
- Beseitigung von Giften und Arzneimitteln
 - i. d. R. durch Anheftung von Hydroxygruppen⁶ an die betreffenden Moleküle
 - verbesserte Löslichkeit
 - können besser aus dem Organismus ausgewaschen werden
- Synthese von Fettsäuren, Phospholipiden, Steroiden u. a. Lipiden
 - Steroide (u. a.)
 - * Sexualhormone der Wirbeltiere
 - * Steroidhormone der Nebenniere
- Muskelbewegung
 - ER-Membran pumpt Calciumionen in das ER-Lumen
 - bei Nervenimpuls Freisetzung der Ionen
 - Kontraktion

Funktionen des rauhen ER

- Synthese von Drüsenexkreten
 - in Zellen der Verdauungsdrüsen (z. B. Pankreas)
 - in antikörperbildenden Lymphocyten⁷ (Plasmazellen) besonders stark entwickelt
- Ergastoplasma
 - *griech. εργαστικός*, tätig
 - lichtmikroskopisch sichtbare Plasmabereiche
 - von dicht gepackten, parallelen Cisternen des granulären ER erfüllt

⁶Hydroxylgruppe: -OH

⁷vgl. Anh. B, S. 135

- wurden schon früh mit den besonderen Syntheseleistungen dieser Zellen in Verbindung gebracht (Name!)
- Proteinsynthese
 - Kap. 7, S. 89
 - sekretorische Proteine (i. d. R. Glycoproteine) meist hier gebildet
 - Polypeptidkette
 - * entsteht an membrangebundenem Ribosom
 - * wird durch die ER-Membran durch besondere porenbildene Proteine ins ER-Lumen geschleust
 - *limitierte Proteolyse*
 - * Zurechtschneidung durch Enzyme
 - * führt zu Faltung in native Konformation
 - Glycoproteine
 - * tragen kovalent⁸ gebunden Oligosaccharide
 - * Anheftung der KH durch spezialisierte, in die ER-Membran eingelagerte Enzyme
 - fertige sekretorische Proteine durch ER-Membran von im Cytosol befindlichen Proteinen ferngehalten
 - * verlassen das ER in besonderem Bereich in Transportvesikeln
 - * wandern meist zum Golgi-Apparat
- Membranproduktion
 - ER wächst durch Einlagerung neuer Phospholipid- und Proteinmoleküle
 - Membranproteine wachsen an den eingelagerten Ribosomen
 - * werden in die Membran eingelagert
 - * Verankerung durch die hydrophoben Abschnitte der Polypeptidketten
 - rauhes ER stellt auch eigene Membranphospholipide her
 - * durch Enzyme Zusammensetzung von Vorläufermolekülen aus dem Cytosol
 - Membranteile können in Form von Transportvesikeln zu anderen Teilen des Membransystems dirigiert werden
 - verschmelzen dort mit Membranen

2.3.2 Golgi-Apparat

- große “Fertigungs-, Lager-, Sortier- und Versandzentrale” (CAMPBELL, 1997)
- Abwandlung, Speicherung und Weiterleitung der Produkte des ER
- in auf Sekretion spezialisierten Zellen besonders umfangreich
- Produkt des ER (BÖRNER, 2000)

⁸kovalente Bindung: Atombindung, beruht auf der Bildung gemeinsamer Elektronenpaare. (SCHRÖTER und BIBRACK, 1995)

Bau

- *Dictyosomen, Golgi-Cisternen* (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.4, 1.8, 1.127)
 - abgeflachte, durch Membranen begrenzten Hohlräume
 - “wie Pitabrote” übereinandergestapelt
 - bilden Golgi-Apparat
 - häufig zu mehreren in einer Zelle
 - stehen untereinander in Verbindung
 - jede Cisterne des Stapels von eigener Membran umschlossen
 - * trennt den inneren Hohlraum vom Cytosol
 - normal von 4-10 (bei Einzellern bis über 20) Cisternen gebildet
 - Größe um 1 μm
 - einzelne Dictyosomen lichtmikroskopisch unsichtbar
- typischer Golgi-Apparat:
 - mehrere Dictyosomen zu einer größeren Struktur vereinigt
 - oft in unmittelbarer Nähe des Zellkerns und/oder Centriplasmas⁹
 - lichtmikroskopisch sichtbar
- disperser Golgi-Apparat
 - in Zellen der meisten Pflanzen
 - zahlreiche Dictyosomen über das gesamte Cytoplasma verteilt
- in der Umgebung des Golgi-Apparates zahlreiche Transportvesikel
 - dienen dem Stoffaustausch zwischen den Cisternen und anderen Strukturen
- besitzt eindeutige Polarität:
 - Vesikel an konvexer und konkaver Seite in Struktur und Funktion verschieden
 - cis-Seite
 - * konvex
 - * in der Regel dem Zellkern und dem ER zugewandt
 - * nimmt Substanzen auf
 - * zwischen ER und Golgi-Apparat Beförderung der Substanzen durch Transportvesikel:
 - Abschnürung vom ER
 - Verschmelzen mit der Membran des Golgi-Apparates
 - Entleerung des Inhalts in die cis-Seite
 - trans-Seite
 - * konkav
 - * zeigt zur Plasmamembran
 - * Abschnürung von Vesikeln
 - zur Dynamik des Golgi-Apparates vgl. (SITTE ET AL., 1998, S. 83f.)

⁹Centriplasma: Plasmazone ohne scharfe Begrenzung, fungiert als MTOC (microtubule organization centre)

Funktion

- chemische Umwandlung der Produkte des ER auf dem Weg von der cis- zu trans-Seite
- Weiterverarbeitung von Proteinen und membranständigen Phospholipiden
 - Bsp.: Veränderung der Oligosaccharid-Seitenketten der Glycoproteine
 - jedes Glycoprotein mit typischen Kohlenhydratkomponenten
- erzeugt auch selbst Makromoleküle
 - Bsp.: viele von den Zellen ausgeschiedene Polysaccharide
 - kann *keine* Proteine oder Lipide selbst herstellen (SITTE ET AL., 1998)
 - ständiger Vesikelfluß vom ER
- Herstellung und Abwandlung der Produkte in mehreren Stufen innerhalb der verschiedenen Cisternen
 - enthalten unterschiedliche Enzymgemische
 - Transport der Zwischenprodukte auch mit Transportvesikeln
- vor dem Abschnüren der Vesikel an der trans-Seite Kennzeichnung für verschiedene Bestimmungsorte in der Zelle
 - Mechanismus dieser korrekten Zielsteuerung nur teilweise bekannt
 - bei vielen Vesikeln Außenhaut aus Proteinen
 - * dürften bei der Regulation mitwirken
 - * Bsp.: “Stachelsaum-Vesikel”, mit Clathrin beschichtet
 - Entdeckung einer Familie kleiner GTP-bindender Proteine
 - * Rab-Proteine
 - * wirken offenbar als molekulare Etiketten

Exocytose-Vorgang

- beruht auf Membranfluß
 - vgl. 5.5, S. 64
- Sekrete werden durch Golgi-Vesikel an die Zelloberfläche transportiert
 - Golgi-Vesikel (Sekret-Vesikel) gehen aus lokalen Aufblähungen am Rand von Golgi-Cisternen hervor
 - dort Cisternen oft gitterartig durchbrochen
 - * *Trans-Golgi-Netzwerk* (TGN)
- Vesikel löst sich vom Golgi-Apparat
 - wandert zur Plasmamembran
 - verschmilzt mit dieser
 - ergießt dabei seinen Inhalt nach außen
 - (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.8)
- Beispiel der Dynamik der Membransysteme
 - vgl. (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.8, 1.124, 1.125)

Tabelle 2.1: Cytosomen, aus (Czihak et al., 1996)

Bezeichnung	Mittlerer \varnothing [μm]	Leitenzyme, Inhaltsstoffe	Funktion
Microbodies	0.5–2	Katalase, D–Aminosäureoxidase, α –Hydroxysäureoxidase, Uricase	oxidativer Abbau von Metaboliten (z. B. Purinbasen)
Glyoxysomen		Isocitratlyase, Malatsynthase; Enzyme des Fettsäureabbaus	Umwandlung von fettem Öl in Ausgangsstoffe der Zuckersynthese
Blattperoxisomen		Glykolatoxidase	Lichtatmung in Zellen mit Chloroplasten
<i>Transportcytosomen</i>			
Endosomen	0.04–5	extrazelluläres Material	Endocytose
Primärvesikel	0.05	Produkte des ER	Membranfluß ER \rightarrow Dictyosom
Golgi–Vesikel	0.1–1.5	saure Phosphatase	Membranfluß Dictyosom \rightarrow Plasmamembran
Akanthosomen ¹⁰	0.06–0.1	Clathrin (Hüllprotein)	intrazellulärer Transport, Rezeptor–vermittelte Endocytose
<i>Speichergranula</i>			
Synaptische Vesikel	0.03	Neurotransmitter	Speicherung und Ausschüttung von Neurotransmittern
Aminosomen	0.5	biogene Amine, z. B. Histamin	Ausschüttung aus Mastzellen fördert Entzündung
Melanosomen	0.5–1	Melanin	Pigmentspeicherung in Melanocyten

2.3.3 Lysosomen

- zur intrazellulären Verdauung von Makromolekülen dienende Membranvesikel
 - Verdauungsprozesse i. d. R. dadurch kontrolliert, daß sie in Verdauungskompartimenten ablaufen
- in Pflanzenzellen normal Zentralvakuole zentrales Kompartiment
- außer Peroxisomen und Lysosomen in vielen Zellen noch zahlreiche weitere Cytosomenarten unterschiedlicher Funktionalität (CZIHAK ET AL., 1996, S. 140)

Bau

- Form und Größe der Lysosomen stark schwankend
- strukturell heterogener, funktionell aber einheitlicher als Microbodies¹¹ (CZIHAK ET AL., 1996)
- enthalten Enzyme zur Hydrolyse¹² von Proteinen, Polysacchariden, Fetten und Nucleinsäuren
 - saure Hydrolasen
 - wirken am besten im sauren Milieu
 - * ca. pH 5

¹⁰“Coated Vesicles”

¹¹vgl. Kap. 2.3.5, S. 25

¹²Spaltung kovalenter Bindungen mit Wasser (RIEDEL, 1994)

22KAPITEL 2. ÜBERSICHT ÜBER DIE (EUKARYOTISCHEN) ZELLBESTANDTEILE

- * Aufrechterhaltung durch aktiven Protonentransport aus dem Cytosol in das Lysosom
- Proteine an der Innenseite der Lysosomenmembran und Verdauungsenzyme gegen Hydrolyse resistent
 - vermutlich aufgrund der besonderen Struktur
 - bietet Hydrolasen keine Angriffspunkte
- bei Lysosomzerstörung Enzyme im neutralen Milieu der Zelle kaum aktiv
- Autolyse
 - *Selbstverdauung*
 - bei Freisetzung der Enzyme in größerer Menge
 - Zerstörung der Zelle
- Produktion der Enzyme und der Membran im rER
- Weiterverarbeitung im Golgi-Apparat
- Entstehung der Lysosomen:
 - vermutlich durch Abschnüren auf der trans-Seite des Golgi-Apparats

Funktion

- Phagocytose
 - *Heterolysosomen*
 - Abbau durch Endocytose aufgenommener Nahrungspartikel
 - * *Phago-* und *Pinocytose*
 - * vgl. (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.8) und 5.5, S. 64
 - Entstehung
 - * durch Verschmelzung mit Nahrungsvakuolen (*Phagosomen*) mit primären Lysosomen
 - Bedeutung
 - * bei Amöben und vielen anderen Protisten Nahrungsaufnahme
 - * Umschließung kleinerer Lebewesen und anderer Substratteilchen
 - entstandenes Substratvesikel verschmilzt mit primärem Lysosom zu sekundärem Lysosom
 - * bei Protisten Nahrungsvakuole
 - auch manche menschliche Zellen zur Phagocytose befähigt
 - * Bsp.: Makrophagen (*Leukocyten*)
 - * vgl. (BISKUP, 1999a) und Anh. B, S. 135
- Autophagie
 - durch Cytolysosomen (*Autophagosomen*)
 - Abbau defekter Organellen
 - * Verwertung zelleigenen organischen Materials
 - Lysosom umschließt anderes Organell oder kleinen Teil des Cytosols

- Enzyme zerlegen aufgenommene Makromoleküle in Monomere
- Monomere stehen anschließend wieder im Cytosol zur Verfügung
 - Selbsterneuerung der Zelle
- Apoptose
 - programmierter Tod der Zellen durch eigene Lysosomenenzyme
 - wichtiger Vorgang in der Entwicklung vieler Lebewesen
 - Beispiele:
 - * Schwanz der Kaulquappe wird bei der Entwicklung abgebaut
 - * bei menschlichen Embryonen anfangs “Schwimmhäute” zwischen den Fingern
- Störung des Lysosomenstoffwechsels Ursache einiger erblicher Krankheiten
 - sogenannte Speicherkrankheiten
 - Fehlen eines hydrolytischen Enzyms
 - Anhäufung unverdauter Substanzen
 - ziehen auf Dauer andere Zellfunktionen in Mitleidenschaft

2.3.4 Vakuolen

- flüssigkeitsgefüllte Räume
 - durch Membranen (*Tonoplasten*) vom Cytoplasma abgegrenzt
 - in tierischen Zellen meist nur kleine Bläschen
 - *Vesikel*
 - vgl. 2.3.3, S. 21
 - in ausgewachsenen Pflanzenzellen Volumen der *Zentralvakuole* bis über 80% des Zellvolumens
 - dienen in der Zelle als Reaktions-, Vorrats-, Transport und Abladekompartimente
- Kompartimente** allgemein von Membranen umschlossene Reaktions- und Speicherräume innerhalb der Zelle
- Nahrungsvakuolen
 - Bezeichnung des bei der Phagozytose entstehenden sekundären Lysosoms bei Protisten
 - vgl. Kap. 2.3.3, S. 21
 - kontraktile Vakuolen
 - bei im Süßwasser lebenden Einzellern
 - pumpen überschüssiges Wasser aus der Zelle

Zentralvakuole

- *Zellsaftvakuole*
- bei Pflanzen
- von Tonoplast umschlossen
- vielfältige Aufgaben:
 - Speicherung organischer Verbindungen, auch Anreicherung im Samen
 - wichtigstes Reservoir für Kalium- und Chlorid-Ionen
 - Ablagerung schädlicher Stoffwechselprodukte
 - Verdauung von Makromolekülen
 - entspricht funktionell den Vorgängen in den Lysosomen der Tiere
 - in manchen Zellsaftvakuolen Farbstoffspeicherung
 - * z. B. blaue und rote Pigmente der Blütenblätter
 - manchmal Schutz vor Tierfraß durch enthaltene Gift- oder Bitterstoffe
 - wichtige Rolle beim Zellwachstum:
 - * nimmt durch Osmose Wasser auf
 - * entstehender Turgor läßt die Zellen wachsen
 - * Aufwand für Bildung neuen Cytoplasmas sehr gering
 - * Cytoplasma bei ausgewachsenen Zellen nur dünne Schicht zwischen Plasmalemma und Tonoplast
 - * Verhältnis Membranoberfläche — Cytoplasmavolumen auch bei großen Zellen günstig
- Streckungswachstum, vgl. (BISKUP, 1999b)
- entsteht durch Fusion kleinerer Vakuolen
 - gehen ihrerseits aus endoplasmatischem Retikulum und Golgi-Apparat hervor
- integraler Bestandteil des inneren Membransystems

kontraktile Vakuole

- (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 625)
- bei Protozoen
- dienen der Osmoregulation
- Ampullen
 - radiär angeordnet
 - münden zu mehreren in die Vakuole
 - Ende des *Radiärkanals*
- Radiärkanal
 - Sammelkanal
 - steht mit dem *Spongiom* in kontinuierlicher Verbindung
- Spongiom

- Geflecht feinsten Mikrotubuli
- Eintritt der hyposmotischen Flüssigkeit über Tubulimembranen in das Drainagesystem
 - Vorgang noch ungeklärt
 - eventuell durch Ionengradienten
 - * Aufbau über aktiven Ionentransport
 - * Wasser strömt osmotisch nach

2.3.5 Peroxisomen (*Microbodies*)

- besitzen einfache Membran
- in eukaryotischen Zellen stark verbreitet
- relativ dichte Matrix
- \varnothing um $1\mu m$
- enthalten Katalase
 - (H_2O_2 -spaltend)
- enthalten Oxidasen
 - spalten Wasserstoff von verschiedenen Substraten und übertragen ihn auf Sauerstoff
 - * dabei Entstehung von H_2O_2 (Namensgebung!)
 - H_2O_2
 - * extrem giftig
 - * wird durch Katalase zu Wasser und Sauerstoff reduziert
 - Sauerstoffverbrauch höher als dessen Bildung

Einteilung

- Glyoxysomen
 - spezialisierte Form der Peroxisomen
 - in Speichergewebe fetthaltiger Pflanzensamen
 - sorgen für den oxidativen Abbau von Fettsäuren
 - * macht gespeicherte chemische Energie des Öls zugänglich, bis der Keimling durch Photosynthese eigene Nährstoffmoleküle synthetisieren kann
 - (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.7, Abb. 1.81; S.140)
- Peroxisomen
 - Microbodies in tierischen und pflanzlichen Zellen

2.4 Zell- oder Plasmamembran (*Plasmalemma*)

- selektiv permeable Membran
- umgibt lebende Zelle
- regelt den Stoffaustausch zwischen Zelle und Umgebung
- nur knapp 10 nm dick
 - lichtmikroskopisch unsichtbar
- Existenz schon frühzeitig durch zellphysiologische Experimente nachgewiesen worden
- vgl. 5, S. 61

2.5 Cytoskelett

- Überbegriff für die Filamentnetzwerke in der Zelle
 - röhrenförmige oder filamentöse Strukturen aus Proteinen
 - bilden hochstrukturiertes, keineswegs statisches Fasergerüst im Cytoplasma
 - * durchzieht das Cytoplasma
 - * bestimmt Gestalt, Teilung und Bewegung der Zelle
 - * erleichtert den Transport von Vesikeln und Organellen
 - * wahrscheinlich Beeinflussung des Stoffwechselgeschehens (BLEISS, 1999b)
- Aufgabe
 - mechanische Stütze, Aufrechterhaltung der Form
 - * besonders bei Tierzellen notwendig, da sie keine starre Zellwand besitzen
 - Festhalten von Organellen und manchen Enzymen
 - * durch Verankerung am Cytoskelett
 - Formveränderungen
 - Bewegung der Zellen
 - * im Zusammenspiel mit sog. Motorproteinen
 - * können ganze Zelle betreffen
 - * sorgen für Transport einzelner Organellen im Zellinneren
 - * Schlagbewegung der Cilien und Geißeln
 - * Kontraktion der Muskeln
 - * Bewegung der Pseudopodien bei Amöben
 - * kreisende Cytoplasmaströmung in großen Pflanzenzellen
 - * Transport der Vesikel in den Axonen von Nervenzellen
 - kontraktile Strukturen sorgen für die Einstülpung der Plasmamembran bei der Phagozytose
- Filamente des Cytoskeletts gehören zu mindestens drei Proteinfamilien
 - Mikrotubuli
 - * dickste Fasern
 - Mikrofilamente
 - * Actinfilamente
 - * dünnste Fasern
 - Intermediärfilamente
 - * Dicke zwischen Mikrotubuli und Mikrofilamenten

2.5.1 Mikrotubuli

- (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.4, 1.28)
- röhrenförmige Gebilde
- \varnothing außen 25 nm
 - dickste Elemente des Cytoskeletts
- in pflanzlichen und tierischen Zellen
- besonders häufig im peripheren (corticalen) Plasma und in Zellfortsätzen
 - Cilien, Flagellen
 - Dendriten von Nervenzellen
 - Axopodien von Heliozoen¹³ u. dgl.
- können ein inneres Zellskelett (Cytoskelett) bilden

Bau (Herder Verlag, 1983-92 und 1994/95)

- Komplexe aus Tubulin aufgebaute Quartärstrukturen
 - Dimer aus α - und β -Tubulin (BLEISS, 1999b)
- aus 13 Protofilamenten aufgebaute Röhren
- relativ starre Hohlstäbchen
- MTOC
 - *Microtubule Organizing Centers*
- MAPs
 - *Microtubule Associated Proteins* (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95) (BLEISS, 1999b)
 - * Kinesine
 - Transport in Richtung des (+)-Endes des Mikrotubulus
 - * Dyneine
 - Transport in Richtung des (-)-Endes des Mikrotubulus

Funktion (Bleiß, 1999b)

- Transport von Organellen im Cytoplasma
 - “Schienen” für die Minimyosine (\nearrow Actinfilamente)
- bestimmen die Lage von ER und Golgi-Apparat
- Bildung komplexer Strukturen
 - Mitosespindel
 - Centriol
 - wesentliche Strukturelemente in Centriolen bzw. Kinetosomen und in von ihnen gebildeten Cilien und Flagellen
- wichtig für Zellpolarität, Geometrie der Zelle

¹³ *Heliozoa*, Sontentierchen, Einzeller, Gruppe der *Rhizopoda*

Cilien und Flagellen

- stimmen in allen wesentlichen Eigenschaften des Feinbaus überein
- vgl. Kap. 2.6, S. 31

2.5.2 Intermediärfilamente (IF)

- “10 nm-Filamente”
- Bezeichnung aufgrund ihres zwischen den Mikrotubuli und Actinfilamenten liegenden Durchmessers (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
- \varnothing 6–10nm
- relative Molekülmasse der einzelnen Untereinheiten i. a. 40 000–60 000
- Untereinheiten besitzen in ihrer Mitte einen α -Helix-Bereich
- hohe Reißfestigkeit
- nicht bei allen eukaryotischen Zellen gleich (BLEISS, 1999b)
 - zell- bzw. gewebespezifisch

Unterteilung

- fünf verschiedene Gruppen (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
 - meist auf ganz bestimmte Zelltypen beschränkt
- 1. Cytokeratinfilamente
 - *Tonofilamente*
 - kommen in Epithelzellen und Zellen epithelialer Herkunft vor
 - inserieren sehr häufig an Desmosomen¹⁴
- 2. Desminfilamente
 - in Muskelzellen
 - Bestandteile der Z-Scheiben (Z-Streifen) quergestreifter Muskeln
- 3. Vimentinfilamente
 - in Mesenchymzellen (und vielen Zellkulturen)
- 4. Neurofilamente
 - in Neuronen
- 5. Gliafilamente
 - in Gliazellen¹⁵

¹⁴vgl. Kap. 2.10.3, S. 42

¹⁵Gliazellen: umhüllen die Nervenzellen, übernehmen Aufgabe des Bindegewebes, dienen der mechanischen Stabilisierung der Neuronen, dem Auf- und Abbau neuronal wichtiger Verbindungen, dem Stoffaustausch und der elektrischen Isolierung. (WEHNER und GEHRING, 1995)

Funktionen

- Funktion(en) der 10 nm-Filamente noch weitgehend unbekannt (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
- Funktionen (BLEISS, 1999b)
 - insbesondere statisch, mechanisch
 - häufig bei starker mechanischer Belastung
 - Stabilisierung von Form und Lokation des Zellkerns in eukaryot. Zellen
 - * Netz von IF um den Zellkern bleibt bei der Cytokinese¹⁶ erhalten
 - Einsatz als Marker in der Krebsdiagnostik
 - * durch hohe Gewebespezifität Abgrenzung von Karzinomen durch Immunofluoreszenz¹⁷ möglich

2.5.3 Actinfilamente (*Mikrofilamente*)

- \varnothing 6 nm
 - dünner als Mikrotubuli
- ubiquitär (überall verbreitet) vorkommend
- häufig im corticalen Plasma vieler Zellen
- als sog. *stress fibers* Bündel von Actinfilamenten im Cytoplasma vieler Zellkultur-Zellen
- kommen im Grundplasma vor
- beteiligt an
 - Phagozytose
 - Cytokinese
 - Faltung der Epithelzellen

Bau

- Doppelfilamente
 - aus 2 helikal angeordneten Reihen globulärer Untereinheiten
 - relative Molekülmasse 42 000
- Grundbaustein: G-Actin
 - durch Polymerisation Bildung von F-Actin
 - * filamentös
- flexible Fadenstrukturen
- bilden Bündel
- quervernetzte Strukturen
- Dynamik durch Poly- und Depolymerisation

¹⁶vgl. Kap. 6.3.2, S. 83

¹⁷Immunofluoreszenz: fluoreszenzmikroskopische Methode, bei der gegen bestimmte zelluläre Proteine gerichtete Antikörper eingesetzt werden, um diese Antigene in der Zelle oder im Gewebe zu lokalisieren (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

Funktion

1. Zellstabilisierung

- generell nur möglich durch aktinassozierte Proteine
- (a) Adhäsionsgürtel
 - reicht von den gap junctions¹⁸ in das corticale Plasma
 - terminales Geflecht
- (b) spezifische Zellgestalt
 - Bsp.: Erythrocyten (vgl. Anh. B, S. 135)
- (c) Zellausstülpungen
 - Mikrovilli im Bürstensaum (*Mikrovillisaum*) des Dünndarmepithels
- (d) Stereocilien
 - z. B. an den sog. Haarzellen der Cochlea¹⁹ im Innenohr

2. Vermittlung von Bewegungen

- Muskelbewegung (Actin, Myosin, Tropomyosin, Troponin)
- Cytoplasmaströmungen
- Bewegungen von Zellorganellen
- Cytokinese
- Zellbewegungen
 - Bsp.: Fibroblasten²⁰ — amöboide Bewegungen

Tabelle 2.2:

Actin bindende Proteine

<i>Funktion</i>	<i>Protein</i>
Filamentverstärkung	Tropomyosin
Filamentgleiten (Muskelbewegung)	Myosin
Bewegung von Vesikeln auf den Filamenten	Minimyosin
Anheftung von Enden am Plasmalemma	?
seitl. Anheftung von Filamenten am Plasmalemma	Spectrin

- weitere Filamentsysteme tierischer Zellen mit Skelettfunktion s. (CZIHAK ET AL., 1996, S. 141f.)

2.5.4 Titin (Herder Verlag, 1983-92 und 1994/95)

- erst neuerdings bekannt geworden
- ø 3–4 nm
- Proteinfilament

¹⁸vgl. Kap. 2.10.4, S. 42

¹⁹Cochlea, Schnecke, Schallsinnesorgan der Säugetiere im Innenohr (WEHNER und GEHRING, 1995)

²⁰[lat. *fibra* — Faser; gr. *blastanein* — keimen, entsproßen]: Bindegewebsbildungszellen bei Vertretern vieler Tierstämme, besonders bei Wirbeltieren. (WEHNER und GEHRING, 1995)

- in den Sarkomeren²¹ des quergestreiften Muskels
- Name
 - gr. *Titan* = Riese
 - wegen der noch nicht genau bekannten relativen Molekülmasse seiner Untereinheiten
 - * offenbar außerordentlich groß
 - * größtes bekanntes Polypeptid (LOCKAU, 2000)
 - Molekülmasse ca. $2.5 \cdot 10^6$ Da

2.6 Cilien und Flagellen

- stimmen in allen wesentlichen Eigenschaften des Feinbaus überein
 - (9+2)–Schema, s. u.
- Undulipodien
 - Überbegriff für Cilien (*Wimpern*) und Flagellen (*Geißeln*)
- Cilien und Flagellen im Feinbau fast identisch
 - Durchmesser
 - * $0,2 \mu\text{m}$
 - Länge
 - * Cilien
 - $5\text{--}15 \mu\text{m}$
 - * Flagellen
 - $50\text{--}500 \mu\text{m}$
- Cilien
 - in ausgedehnten Cilienfeldern
 - können bei holotrichen²² Ciliaten ganze Zelloberfläche bedecken
 - Vortriebserzeugung
 - * quer zum Basalkörper
 - Protozoen mit Cilienkleid zehnmal schneller als mit einzelnen Flagellen
 - Cilienepithelien
 - * bei Metazoen
 - * Bewegung des flüssigen Mediums relativ zum Organismus
 - * Funktion
 - Herbeistrudeln von Nahrungsteilchen oder Atmungswasser
 - Stofftransport in vielen Hohlraumsystemen
- Flagellen
 - stets geringe Anzahl

²¹Sarkomer: Einheitsabschnitt einer Myofibrille (kontraktilen Element der Muskelfasern, aus Actin- und Myosinfilamenten), von 2 Z-Scheiben begrenzt (WEHNER und GEHRING, 1995)

²²[gr. *holos*, ganz, vollständig; *triches*, Haare] vollständig behaart; *Holotricha*: artenreiche Ordnung der Wimperntierchen (→ *Paramecium*) (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

- Vortriebserzeugung
 - * parallel zum Basalkörper
- ermöglichen bei vielen Organismen aktive Fortbewegung im flüssigen Medium
 - Beispiele
 - * Protozoen
 - * Turbellarien²³
 - * Larvenstadien
 - * Spermien

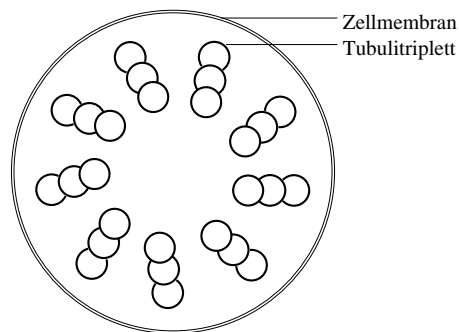


Abbildung 2.1: Querschnitt durch das Kinetosom (Basalkörper), nach (WEHNER und GEHRING, 1995)

Struktur

- Kinetosom
 - *Basalkörper*
 - eigentlicher Geißelkörper
 - vom Plasmalemma umhüllt
 - Ausgangspunkt jeder Cilie und Flagelle eines Eukaryoten
 - dem Centriol homolog
 - besteht aus Kranz neun peripherer Tubulitriplets
 - * vgl. Abb. 2.1, S. 32
- Axonem
 - distal (weiter entfernt vom Mittelpunkt) an das Kinetosom anschließend
 - folgt meist (9+2)-Schema
 - * neun periphere *Tubulidupletts*
 - um zwei zentrale *Einzeltubuli* gruppiert
 - * vgl. Abb. 2.2, S. 34
 - *elastische Elemente*
 - * Verbindungen der Tubuli untereinander und mit der Cilienmembran
 - * Radialspeichen
 - * schraubenförmige Zentralscheide

²³ *Turbellaria*: Strudelwürmer

- * Tangentialbrücken
- * aus *Nexin*
 - hochmolekulares Strukturprotein
- * Mollusken
 - 5/6-Doppelbrücke
 - führt zu zweidimensionalem Schlagmodus
- 9+2-Muster bei Eukaryoten weit verbreitet
 - Vermutung, daß alle heute lebenden Eukaryoten eine einzige phylogenetische Wurzel haben
- in einigen Tiergruppen Spermienschwanzgeißeln, deren Axonemen z. T. erheblich vom 9+2-Muster abweichen
 - * u. a. bei Insekten
 - * Beweglichkeit oft eingeschränkt
- Stereocilien
 - * nichtbewegliche Cilien
 - * besitzen im Gegensatz zu den beweglichen Kinocilien gewöhnlich keine Zentraltubuli
 - * z. B. in vielen Sinneszellen von Tieren (CZIHAK ET AL., 1996, S. 495f., Abb. 5.159a)
- Mikrotubulus
 - aus 13 *Protofilamenten*
 - B-Tubulus teilt drei Filamente mit A-Tubulus
 - *Dynein*-Arme
 - * besondere Bedeutung für Bewegungsmechanismus
 - * entspringen paarweise längs der Mikrotubuli aus A-Tubulus
 - Abstand: 24 nm
 - * weisen zum B-Tubulus des benachbarten Dupletts
 - * ciliäres Dynein
 - großes Protein
 - aus mehreren Polypeptiden
- Feinbau der ciliären Tubuli
 - entspricht dem der Mikrotubuli aller übrigen Zellen
 - meist 13 Protofilamente
 - * je aus reihenförmig angeordneten *Protein-Heterodimeren*
 - α - und β -Tubulin
 - je 50 kD
 - * in benachbarten Protofilamenten gegeneinander versetzt
 - jedes α -Tubulin allseits von β -Tubulin umgeben und umgekehrt
 - in vitro
 - * spontane Anordnung von Tubulinmolekülen zu MT
 - * Energiequelle
 - 2 GTP-Moleküle pro angelagertes Dimer
 - Cilie
 - * nicht spontan
 - * Basalkörper als Organisationszentrum notwendig

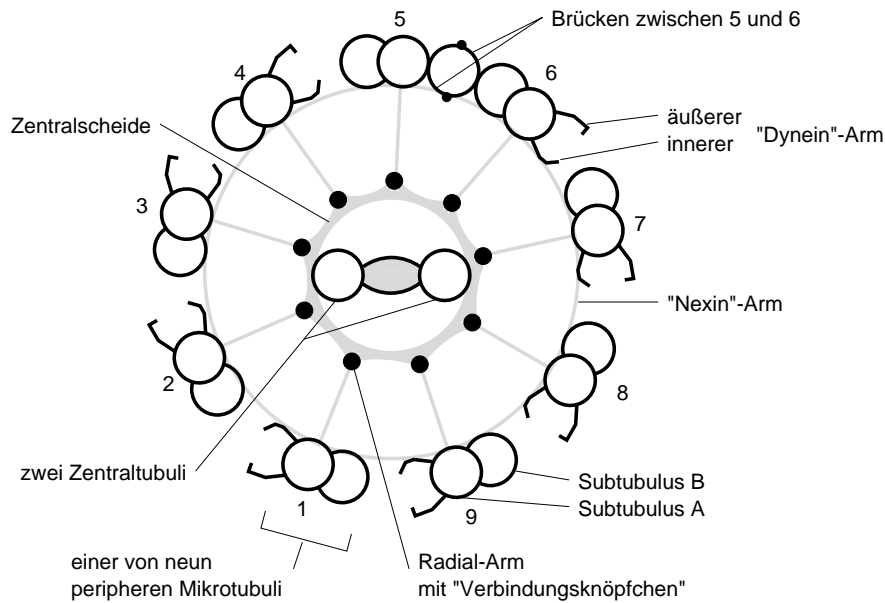


Abbildung 2.2: Axonem einer Cilie oder Flagelle quer, schematisch, bei Blickrichtung vom Kinetosom zum freien Cilienende, nach (CZIHAK ET AL., 1996)

- ziemlich stabile Strukturen
 - * Gegensatz zu meisten Mikrotubuli des Zellkörpers
- (+/-)-Polarität
 - * unterschiedliche Polymerisationsgeschwindigkeiten an beiden Enden
 - * Schlagrichtung der Dyneinarme

Funktion

- Gleitfasermodell²⁴
 - Tubuli entsprechen Actinfilamenten
 - Dyneinarme entsprechen Myosinköpfen
- globuläre Tubulinmonomere
 - gewisse Ähnlichkeiten mit ebenfalls globulären Actinmonomeren
 - polymerisieren nicht zu Doppelhelix
- Dyneinarme
 - ATPase-Aktivität
 - bewegliche Querbrücken
 - * Konformationsänderung in Gegenwart von ATP
 - * treten in Kontakt mit benachbartem Tubulus
 - * schlagen nach unten (Richtung Basalkörper)
- elastische Kopplungen zwischen Tubulidupletts
 - übersetzen gegenseitige Verschiebungen der Tubuli in Abbiegung der Geißel

²⁴Gleitfasermodell: *sliding filament model*, molekularer Grundmechanismus jeglicher Bewegungserzeugung bei Eucyten in Form einer Gleitbewegung zwischen Filamenten bestimmter Proteine (Actin-Myosin, Tubulin-Dynein). Kommt durch abwechselndes Schließen und Lösen von Bindungsbrücken zwischen den beteiligten Reaktanden zustande. (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

Koordination (Wehner und Gehring, 1995)

- *flexibles Ruder*
 - krafterzeugender “Abschlag”
 - * Cilie gestreckt
 - langsamerer “Aufschlag”
 - * Biegungswelle von Cilienbasis zu –spitze
 - * führt Cilie unter möglichst geringem Kraftaufwand zurück in Ausgangslage

- Koordination der Phase
 - nebeneinanderstehende Cilien
 - * *synchron*
 - * in Phase
 - hintereinanderstehende Cilien
 - * *metachron*
 - * mit bestimmter Phasenverschiebung
 - *gekoppelte Oszillatoren*
 - * Hypothese
 - * hydrodynamische Koppelung
 - * Viskosität des Mediums ausreichend
 - *kinetodesmale Fibrillen*
 - * verbinden Basalkörper der Cilien
 - * nicht an Schlagkoordination beteiligt
 - * spezifische Funktion unbekannt

- Koordination der Schlagrichtung
 - durch intrazelluläre Ca^{2+} -Konzentration
 - Bsp.: *Paramecium*
 - Vorderende stößt gegen Hindernis
 - * Öffnung lokaler Ca^{2+} -Kanäle in der Zellmembran
 - Depolarisierung der Zellmembran
 - Schlagumkehr der Cilien
 - Rückwärtsschwimmen
 - * Ca^{2+} -Pumpe
 - innerhalb von Sekunden normaler Ca^{2+} -Pegel
 - Vorwärtsschwimmen
 - * zufällige Rotationsbewegung zwischen Richtungsumkehr
 - Hindernis umschwimmbar
 - mechanische Reizung des Hinterendes
 - * Hyperpolarisation der Zellmembran
 - * beschleunigt Schlagfrequenz nach vorwärts
 - * durch Öffnung lokaler K^+ -Kanäle

2.7 Zellwand

- besondere Form der extrazellulären Matrix (BLEISS, 1999b)
- bei den meisten Prokaryoten und Pilzen sowie bei den Pflanzen
- auch bei manchen tierischen Zellen
 - *Interzellulärsubstanz* (CZIHAK ET AL., 1996)
 - besonders im Binde- und Stützgewebe
 - massive Ausscheidungen (CZIHAK ET AL., 1996)
 - vgl. Kap. 2.8, S. 37 und Kap. 8, S. 99
- Glykocalyx
 - selbst bei augenscheinlich fehlender Zellwand
 - feinste Überzüge aus Polysacchariden auf dem Plasmalemma (CZIHAK ET AL., 1996)
 - * saure Heteropolysaccharide
 - * können als Adsorbens und Kationenaustauscher fungieren
 - * verhindern Fusionieren von Gewebezellen
 - negativ geladen
 - Abstoßung
 - * spezifische Rezeptoren zur Erkennung von
 - Hormon- und Mediatorsignalen
 - Nahrungspartikeln
 - anderen Zellen

2.7.1 Zellwand der Pflanzen

- 0,1 bis mehrere μm dick
 - wesentlich dicker als das Plasmalemma
- chemische Zusammensetzung unterschiedlich
 - zwischen Pflanzenarten
 - zwischen verschiedenen Zelltypen einer Pflanze
- grundlegender Aufbau stets gleich
 - Mikrofibrillen aus Cellulose in Matrix aus anderen Polysacchariden eingelagert
- Schichtaufbau
 - Mittellamelle
 - * liegt zwischen Primärwänden benachbarter Zellen
 - * dünne Schicht
 - * reich an klebrigen Polysacchariden aus der Gruppe der Pektine
 - * hält Zellen zusammen
 - primäre Zellwand
 - * relativ dünn
 - * biegsam

- sekundäre Zellwand
 - * oft aus mehreren lamellenartigen Schichten
 - * mit kräftiger, widerstandsfähiger Matrix
 - Schutz und Stütze
 - * Holz überwiegend aus sekundären Zellwänden
- Pflanzenzelle ausgesprochen osmotisches System
 - entwickelt beträchtlichen Binnendruck
 - Stabilisierung durch Zellwand notwendig
- vgl. Kap. 8, S. 99

2.7.2 Zellwand des Protocyten

- Literatur
 - (CZIHAK ET AL., 1996, S. 25ff.), (CAMPBELL, 1997, S. 548ff.), (SITTE ET AL., 1998, S. 112ff.)
- dient der Formgebung und Zellstabilisierung
 - analog zu Saccoderm
- Peptidoglykan–Sacculus
 - *Murein–Sacculus*
 - regelmäßiges Gespinst aus langen, unverzweigt–parallelen Polysaccharidketten (CZIHAK ET AL., 1996)
 - in Querrichtung durch kurze Peptidspangen vernetzt
 - “Kettenhemd” (CZIHAK ET AL., 1996)
- Details vgl. Kap. 3.8, S. 47

2.8 extrazelluläre Matrix

- *extracellular matrix* (ECM)
- *Interzellulärsubstanz* (CZIHAK ET AL., 1996)
- massive Ablagerung zwischenzelliger Substanzen (CZIHAK ET AL., 1996)
- Grundsubstanz, in die tierische Zellen eingebettet sind
- den sekundären Zellwänden der Pflanzen analog (CZIHAK ET AL., 1996)
- bei vollständig ausgebildeter Interzellulärsubstanz oft keine Abgrenzung der Wandbereiche der einzelnen Zellen möglich (CZIHAK ET AL., 1996)
 - aufgrund des anderen Zellteilungsmodus keine Mittellamelle wie bei Pflanzengewebe
- molekulare Mischkörper (CZIHAK ET AL., 1996)
- Bsp. für Interzellulärsubstanz
 - Knorpelgewebe (CZIHAK ET AL., 1996, S. 452f.)

- Funktion (CZIHAK ET AL., 1996)
 - Stabilisierung eines Gewebes bzw. des ganzen Organismus
- Bildungen (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - Basallamina
 - * Unterlage von Zellepithelien
 - “Klebstoff”
 - * hält Zellen zusammen
 - spezialisierte Strukturen wie Sehnen, Knorpel, Knochen, Zähne
 - * Knorpel, Sehnen
 - besonders auf Zug beansprucht
 - * Knochen, Zähne
 - besondere Härte
 - durch Einlagerung von Calciumphosphatkristallen in die Matrix

Bestandteile (Wehner und Gehring, 1995)

1. Proteine

- Kollagen, Elastin, Fibronectin, Laminin
- in wasserreiches Gel aus Polysacchariden und Proteoglykanen eingebettet
 - amorph-gallertige, wasserreiche Grundsubstanz (CZIHAK ET AL., 1996)
- Details vgl. Kap. 8.1.2, S. 101

2. Polysaccharide

- z. B. Hyaluronsäure
 - unverzweigte Kette mehrerer tausend Zuckermoleküle
 - alternierend N-Acetylglucosamin und Glukuronsäure
 - gehört zu den Glykosaminoglykanen
- *Glykosaminoglykane*
 - GAGs (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
 - * neue Bezeichnung für Mucopolysaccharide
 - unverzweigte Polysaccharide
 - aus repetierten Disacchariden aufgebaut

3. Proteoglykane

- serinreiche Polypeptidkette
- mit Glykosaminglykanseitenketten
 - machen bei Knorpelproteoglykanen 90–95% des mehr als 10^6 D erreichenden Molekulargewichtes aus
- sehr hydrophile, große Molekülkomplexe ($M_r > 10^7$)²⁵ (CZIHAK ET AL., 1996)
- aus Protein- und Heteroglykaneinheiten aufgebaut (CZIHAK ET AL., 1996)
- *Proteoglykan-Aggregat* (CZIHAK ET AL., 1996)
 - 1 μm große, büschelige Struktur

²⁵ M_r = relative Molekularmasse; gibt Teilchenmasse als Vielfaches der Molekularmasseneinheit an (CZIHAK ET AL., 1996)

- * (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.173)
- Zentralstrang aus Hyaluronsäure
- an diesem seitlich abstehend ca. 40 Proteoglykanmoleküle aufgereiht
- *Proteoglykanmolekül*
 - * 0,3 μm lange Polypeptidkette
 - * trägt über 100 seitlich abstehende, kovalent gebundene, saure Heteroglykanketten

2.9 Kontaktstrukturen pflanzlicher Zellen

2.9.1 Plasmodesmen

- den *gap-junctions* tierischer Zellen analog

Bau

- feine Kanäle
 - verbinden lebende Protoplasten benachbarter Zellen
 - durch Zellwand und Mittellamelle hindurch
- Plasmalemma beider Zellen verbindet sich in der Wandauskleidung der Kanäle
- Desmotubulus
 - feine Verbindung der ER–Cisternen beider Zellen
 - schlauchförmig
 - unklar, ob er eine offene Röhre (\rightarrow Transportweg) darstellt, oder ob nur der Cytoplasmaschlauch des Anulus den Durchtritt ermöglicht (JACOB ET AL., 1994)
- Halsregion
 - außen
 - wesentlich enger als *Anulus*
- Anulus
 - Mittelteil des Plasmodesmos
- sowohl verzweigte als auch unverzweigte Plasmodesmen
- werden bei absterbenden Zellen durch Kallose verstopft

Funktion

- Stofftransport
- maximale Substanzgröße: 1000 Dalton
- Passage wesentlich größerer Viruspartikel
 - fördernder Einfluß eines speziellen “Bewegungs–Proteins”
 - * durch Viren codiert

Entstehung

- primäre Plasmodesmen
 - entstehen als feine Plasmabrücken
 - * werden bei der Zellteilung bei der Bildung der Zellplatte zwischen den jungen Tochterzellen ausgespart
 - offener Kontakt beider Protoplasten
 - bleibt auch durch Primärwände hindurch erhalten
- sekundäre Plasmodesmen
 - sich neu bildende Kanäle
 - korrespondierend von zwei benachbarten Protoplasten aus angelegt
 - verbinden auch Zellen verschiedener Pflanzenarten an der Verwachsungsstelle von Pfropfpartnern
- Halbplasmodesmen
 - vom lebenden zu toten Protoplasten
 - reichen vom lebenden Protoplasten bis zur Mittellamelle

2.10 Kontaktstrukturen (*cell-junctions*) tierischer Zellen

2.10.1 Schlußleisten

Definition: *Kittleisten*, Begriff aus der Histologie für lichtmikroskopisch darstellbare, komplex gebaute Interzellularverbindungen in einschichtigen, v. a. prismatischen tierischen Epithelien. (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

Einteilung nach (Herder Verlag, 1983-92 und 1994/95)

- bilden einen Haftring um die Apikalregion der einzelnen Zellen
- zeigen einen einheitlichen Aufbau aus drei Substrukturen unterschiedlicher Funktion (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
 1. Zonula occludens²⁶ (*tight junctions*)
 - gürtelförmig die Zellen umziehende Abdichtungszone
 - Membranen benachbarter Zellen kleben unmittelbar aneinander (Diffusionsbarriere)
 - z. T. mit eingeschlossenen plaqueförmigen gap-junctions (Erregungskupplungen)
 2. Zonula adhaerens²⁷ (*belt desmosome*)
 - ebenfalls gürtelförmig
 - “Klebzone”
 - dient der mechanischen Zell-Zell-Verbindung
 3. Maculae²⁸ adhaerentes (*Desmosomen*)
 - plaqueförmige Klebpunkte

²⁶lat. *occludere*, verschließen

²⁷lat. *adhaerere*, an etw. (fest)hängen, kleben

²⁸lat. *macula*, Fleck

- gleiche Funktion wie Zonula adhaerens
- im Bereich der beiden letztgenannten mechanischen Zellverbindungen bleibt der normale Interzellularspalt von etwa 30 nm Breite erhalten
 - * aber von fädigen Strukturen erfüllt
 - * reich an sauren Mucopolysacchariden
 - durch Ca^{2+} vernetzter “Interzellularkitt”
- Zellmembranen zellinnenseitig am Cytoskelett verankert (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
 - durch dichte Büschel membrangebundener Tonofilamente

Einteilung nach (Czihak et al., 1996)

- durch Plasmamembranen benachbarter Epithelzellen gebildet (CZIHAK ET AL., 1996)
- umfassen ringförmig den apikalen Bereich der Zellen
- Doppelstruktur (CZIHAK ET AL., 1996) (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.13a-c)
 1. Zonula occludens (*tight junctions*) (CZIHAK ET AL., 1996)
 - unmittelbare Aneinanderheftung der gegenüberliegenden Plasmamembranen durch besondere Bindeproteine
 - Sperrung eines unkontrollierten Stoffdurchtritts zwischen den Epithelzellen im Interzellularspalt
 - Stofftransport zwischen Lumen und Zellbasis bzw. Blut daher nur durch lebende Epithelzellen möglich
 - verfügen über spezifische Kontrolleinrichtungen
 2. Zonula adhaerens (*Band-, Gürteldesmosom, belt desmosome*) (CZIHAK ET AL., 1996)
 - basalseitig an die Zonula occludens anschließend
 - breitere Kontaktzone
 - dichtes Wandmaterial als Kittsubstanz zwischen auseinandergerückten Plasmamembranen
 - hier Aktinfilamente (*Mikrofilamente*) verankert
 - * reichen bis tief in die Zellen
 - * bilden wichtige Komponente des Cytoskeletts (CZIHAK ET AL., 1996, S. 141)
 - * steifen Mikrovilli aus
 - * ragen von dort in das Cytoplasma
 - * bilden in vielen Epithelzellen kompliziertes Terminalgeflecht im apikalen Cytoplasma (CZIHAK ET AL., 1996, S. 142, 456)
- Epithelzellen auch durch Verzahnungen ihrer Seitenwände zusammengehalten
 - (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.10)

2.10.2 tight junctions (*Zonula occludens*) (Campbell, Herder Verlag, Wehner und Gehring)

Definition: [engl. = dichte Verbindungen], charakteristische Zell–Zell–Verbindungen (cell–junctions) zwischen benachbarten Epithelzellen, in deren Bereich die Plasma–Membranen unmittelbar aneinanderliegen. (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

- Abschluß des internen interzellulären Milieus eines Organs vom externen Milieu
- Unterbindung der interzellulären Diffusion von Substanzen zwischen beiden Bereichen
- umgeben diese Zellen lückenlos
- häufig in enger Nachbarschaft sogenannte *Desmosomen* (*Zonula adhaerens*)
 - zur mechanischen Verstärkung des interzellulären Zusammenhaltes

2.10.3 Desmosomen (*Maculae adhaerentes*)

Definition: [griech. *δεσμός*, Band; *σῶμα*, Körper], Haftstrukturen bei tierischen Gewebe– und Epithelzellen, über die die feste Verbindung der Zellen miteinander erfolgt. (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

- *Punkt-desmosomen* (CZIHAK ET AL., 1996), *Plaques-desmosomen* (WEHNER und GEHRING, 1995)
- noch häufiger als Verzahnungen (CZIHAK ET AL., 1996)
- im Querschnitt einer *Zonula adhaerens* ähnlich, aber auf engen Bereich beschränkt (CZIHAK ET AL., 1996)
 - Schlußleiste: Nähte
 - Desmosomen: Nieten
- häufig in enger Nachbarschaft zu den tight junctions
 - zur mechanischen Verstärkung des interzellulären Zusammenhaltes
- Cytokeratinfilamente
 - *Tonofilamente*
 - von Desmosomen ausgehende Filamente

2.10.4 gap junctions (*Nexus*)

Definition: [engl. = Lückenverbindungen], der metabolischen Kooperation von Zellen dienende Zellkontakte, die in fast allen tierischen Geweben vorhanden sind. (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

- “Erregungskupplungen” (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
 - Zellen elektrisch gekoppelt
 - elektrische Synapsen
- Kontaktbereiche benachbarter Zellen
 - an deren Plasmamembranen
 - für den Austausch von Ionen und niedermolekularen Stoffen

- physiologisch bedeutsam
- innerhalb der Zonula occludens (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
- besitzen besondere molekulare Architektur (CZIHAK ET AL., 1996)
 - Plasmamembranen benachbarter Zellen auf 3 nm angenähert
 - zwischen ihnen verbleibender Spalt (“gap”) wird durch Connexonen (Proteinkomplexe) überbrückt
 - * kommunizieren direkt mit den Connexonen der Nachbarzellen
 - * durchsetzen auch die Plasmamembran (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.13, S. 22)
 - Connexon
 - * Hexamer: Quartärstruktur aus sechs Polypeptideinheiten
 - Connexin, $M_r = 26\,000$
 - * wird von einem 2 nm weiten Kanal durchzogen
 - Moleküle bis Molekularmassen von gut 10^3 können durchdiffundieren (CZIHAK ET AL., 1996)
- den *Plasmodesmen* pflanzlicher Gewebezellen analog

2.11 fibrilläre Strukturen (Czihak et al., 1996)

- *metaplasmatisc*he Bildungen (CZIHAK ET AL., 1996)
- treten in bestimmten spezialisierten Zellen auf
- Beispiele
 - Myofibrillen in Muskelzellen
 - Tonofibrillen in Epithelzellen

Myofibrillen *Muskelfibrillen*, kontraktile Strukturen in quergestreiften Muskelzellen bzw. Muskelfasern. Die Myofibrillen sind im Lichtmikroskop sichtbar und haben einen \emptyset von 1–2 μm . Sie setzen sich aus hochgeordneten Bündeln nur elektronenmikroskopisch darstellbarer Myofibrillen zusammen. (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

Tonofibrillen *Tonusfibrillen*, v. a. in zugbelasteten Epithelzellen z. B. der Oberhaut von Vögeln und Säugern ausgebildete, lichtmikroskopisch sichtbare Bündel aus Proteinfilamenten (*Tonofilamente*, *Tonusfilamente*), die als Zugtrajektoren der mechanischen Verfestigung dienen. Sie setzen sich aus zahllosen Einzelfilamenten von je etwa 8 nm \emptyset zusammen und bestehen gewöhnlich aus *Cytokeratinen*, die als Vorstufen der Hornbildung in der Zelle entstehen. (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

2.12 Ergastische Einschlüsse (paraplasmatisc

- paraplasmatisc

- * Fetttropfen
- * Stärkekörner
- ergastische Einschlüsse/paraplastische Strukturen (JACOB ET AL., 1994)
 - Zellsaft–Vakuolen (Vakuom)
 - Aleuronkörner
 - Oleosomen
 - Stärkekörner
 - Kristalle

2.13 Einteilung des Plasmas

- Hyaloplasma
 - im Lichtmikroskop strukturlos erscheinende Grundsubstanz in der Zelle
- Grundplasma
 - *Grundcytoplasma*
 - jener Teil des Hyaloplasmas, der auch im Elektronenmikroskop amorph erscheint
- Cytosol
 - bei der Zellfraktionierung mit der Ultrazentrifuge entstehende Fraktion des Homogenats
 - besteht aus dem Hyaloplasma

Kapitel 3

Strukturelemente und Besonderheiten des Protocyten

3.1 Übersicht über die Prokaryota

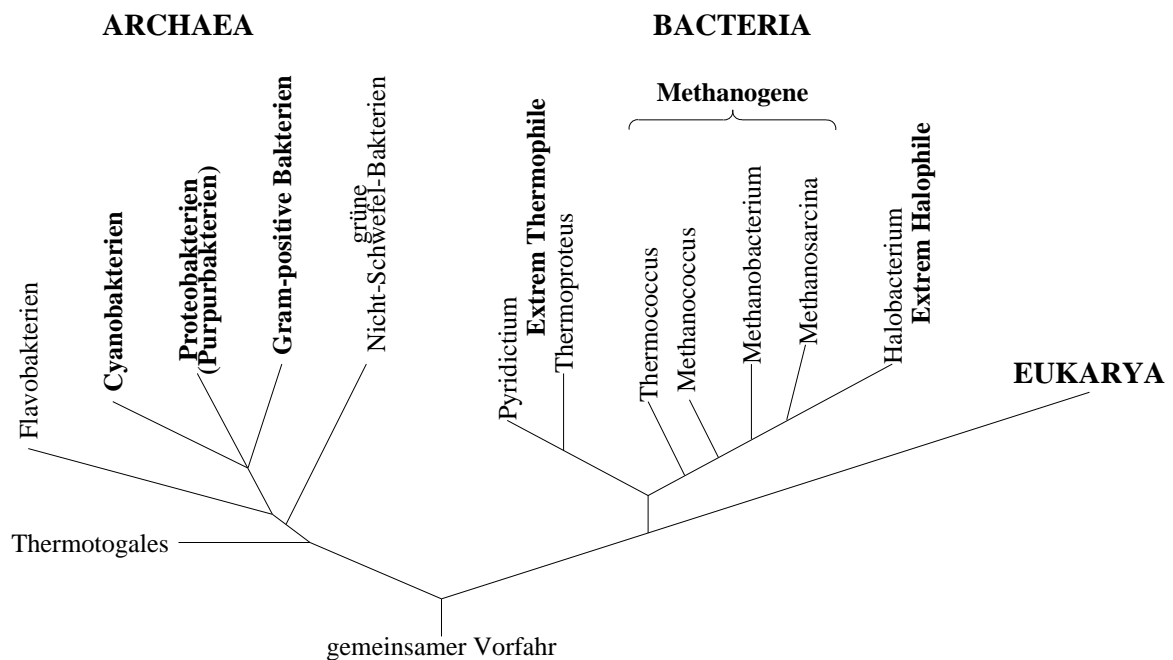


Abbildung 3.1: Phylogenetische Klassifizierung der Organismen nach drei Domänen auf Basis der ribosomalen RNA-Sequenzierung durch WOESE, nach (FRITSCH, 1999)

3.2 Nucleoid (Czihak et al., 1996)

- *Kernäquivalent*
- zentrale Region der Zelle
- Lokalisation der Gensubstanz (DNA)
 - DNA-Menge nur etwa $\frac{1}{1000}$ der DNA-Menge im Zellkern von Eucyten
- dichte Chromosomen können von Protocyten nicht gebildet werden

- dazu benötigte Begleitproteine (v. a. Histone) fehlen
- frei von Ribosomen

3.3 Ribosomen (Czihak et al., 1996)

- erfüllen das Zellplasma bis auf das Nukleoid
- kleiner (15 nm) als jene der Eucyten
 - vgl. Kap. 7.1, S. 89
- entsprechen in vielen Eigenschaften den Ribosomen von Mitochondrien und Plastiden
 - Endosymbionten-Hypothese, s. Kap. A, 129

3.4 Plasmamembran (Czihak et al., 1996)

- erscheint elektronenmikroskopisch als Elementarmembran
- weicht chemisch von den Membranen der Eucyten erheblich ab
- bildet stellenweise differenzierungsfähige Einfaltungen
 - vgl. Kompartimentierung

3.5 Kompartimentierung (Sitte et al., 1998)

- bei den meisten Procyten Plasmamembran einzige Biomembran
 - Zelle einziges Kompartiment
- intrazelluläre nichtplasmatische Kompartimente
 - bei Bakterien normalerweise nicht ausgebildet
 - * kein ER, keine Dictyosomen
 - * weder Vesikel noch Vakuolen
 - * keine membranumhüllten Organelle
- Thylakoide der Cyanobakterien
 - nicht Komponenten eigener, membranumgrenzter Plastiden
 - flache Doppelmembranen im Cytoplasma
 - mit Photosynthesepigmenten ausgestattet
 - führen Lichtreaktionen mit Wasserspaltung aus
 - Entstehung
 - * gehen aus Einstülpungen der Plasmamembran hervor
- *intracytoplasmatische Membranen*
 - bei manchen Eubakterien
 - unterschiedlich geformte Invaginationen der Plasmamembran
 - bleiben aber mit der Plasmamembran in steter Verbindung
 - tragen ebenfalls Photosynthesepigmente

3.6 Mesosomen

- gehen aus Einstülpungen der Cytoplasmamembran hervor (SITTE ET AL., 1998)
 - u. a. als Vesikel und tubuläre Körper beschrieben worden
- Membrankonvolute (CZIHAK ET AL., 1996)
 - Beobachtung häufig in Zusammenhang mit Septen bei der Querteilung
 - nach neuen Untersuchungen Präparationsartefakte

3.7 Reservestoffe (Czihak et al., 1996)

- Glykogen
 - Polysaccharid
 - (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.40q)
 - bei anaeroben Bakterien verbreitet
 - auch bei Pilzen und Tieren als Speicherstoff
- Poly- β -hydroxybuttersäure
 - häufig bei aeroben Bakterien
 - in Tropfenform
- Polyphosphat
 - polymere Phosphorsäure
 - Phosphatspeicher
 - bei allen Bakterien

3.8 Zellwand

- dient der Formgebung und Zellstabilisierung
 - analog zu Saccoderm
- Peptidoglykan-Sacculus
 - *Murein-Sacculus*
 - regelmäßiges Gespinnst aus langen, unverzweigt-parallel Polysaccharidketten (CZIHAK ET AL., 1996)
 - in Querrichtung durch kurze Peptidspangen vernetzt
 - “Kettenhemd” (CZIHAK ET AL., 1996)
- Peptidoglykan nicht bei allen Bakterien im gleichen Umfang am Aufbau der Zellwand beteiligt
 1. gramnegative Bakterien
 - Gram-Färbung mit Gentianaviolett/Jod wird durch Ethanol ausgewaschen
 - Peptidoglykan nur dünne Schicht
 - * außerhalb der Plasmamembran
 - äußere Membran

- * auf den Peptidoglykan-Sacculus aufgelagert
 - * aus Lipoproteinen, Lipiden und Lipidanteilen von Lipopolysacchariden
 - * bietet weitgehenden Schutz gegen Antibiotika
 - Dreierkomplexe aus Porin
 - * in die äußere Membran eingelagert
 - * Durchlaßstellen
 - \varnothing 1 nm
 - lassen Ionen und kleine hydrophile Moleküle passieren
 - Polysaccharide und Lipopolysaccharide ragen nach außen
 - * bestimmen bei Enterobakterien antigene Eigenschaften
2. grampositive Bakterien
- Gram-Färbung bleibt im Ethanol erhalten
 - Zellwand
 - * überwiegend aus Peptidoglykan-Schichten
 - * nur wenige andere Komponenten eingelagert
 - z. B. Teichonsäure

chemische Bestandteile (Friedrich, 2000)

- Eubacteria
 - grampositiv
 - * Cytoplasmamembran
 - * mehrschichtige Zellwand
 - * Lipoteichonsäuren
 - Teichonsäuren (Oberfläche) +
 - Lipid
 - gramnegativ
 - * Cytoplasmamembran
 - * einschichtige Zellwand
- Archaeobacteria
 - Pseudomurein
 - Lipopolysaccharide
 - Protein

3.9 Geißel (Sitte et al., 1998)

- viele Eubakterien begeißelt
 - Flagellen der Bakterien völlig anders gebaut als die komplexen Geißeln bzw. Cilien der Eukaryoten
- nur 20 nm dick
 - kleiner als MT
- Aufbau
 - einheitliches Strukturprotein (**Flagellin**)

- schraubenförmig
- nicht formveränderlich, starr
- an ihrer Basis drehbar in Plasmalemma und Zellwand eingefügt
 - * Lagerstruktur aus vier koaxialen Ringen
- Geißel selbst extrazellulär
 - * im Gegensatz zur Eukaryotengeißel nicht von einer Membran überzogen
- Bewegung
 - Geißel wirkt wie Schiffsschraube
 - gesamte Geißel wird im Uhrzeiger- bzw. Gegenuhrzeigersinn gedreht
 - * ohne Formveränderung
 - * Vor- und Rückwärtsbewegung wechseln ständig einander ab
 - “Motor” der Rotationsbewegung
 - * an der Geißelbasis
 - * *nicht* von ATP getrieben
 - * Protonengradient am Plasmalemma
 - treibt direkt Geißelbewegung
 - wird durch Protoneneinstrom in die Zelle nivelliert

3.10 Sporenbildung (Czihak et al., 1996)

- Besonderheit einiger Eubakterien
 - v. a. der Gattungen *Bacillus* und *Clostridium*
- Dauerformen mit ungewöhnlichen Eigenschaften
 - können viele Jahre Trockenheit überdauern
 - ausgesprochen hitzeresistent
 - * vertragen stundenlanges Kochen
 - Hitzesterilisation bei 120°C
- fallen im LM durch einen hohen Brechungsindex auf
 - Ursache: geringe Wassermenge und hohe Proteinkonzentration
- Entstehung
 - durch inäquale Teilung
 - großer Teil der Plasmamasse der Mutterzelle wird in *einer* Tochterzelle (spätere Spore) konzentriert
- Abschluß der Sporenbildung durch Bildung einer Sporenhülle
 - dick, widerstandsfähig
- Auskeimung zu vermehrungsfähigen Bakterienzellen unter günstigen Umweltbedingungen
- Sporenbildung vor dem eintretenden, vitale Formen zerstörenden Ereignis (HOFFMANN, 1998)
 - Problem: Signalerfassung als Auslöser für die Sporenbildung
 - * sog. *Praealarmsignale*
 - * Mechanismen vollkommen unbekannt

3.11 Besonderheiten der Archaea

Literatur (FRITSCHKE, 1999, S. 84ff.)

- wichtig für die Betrachtung der Besonderheiten der Archaea
 - grundlegende Gemeinsamkeiten mit den Bacteria und Eukaryota
 - läßt nach FRITSCHKE (1999) auf gemeinsamen Ursprung aller Organismen schließen
- wesentliche Charakteristika (FRITSCHKE, 1999)
 - Komponenten der Translations- und Transkriptionssysteme
 - Membranstruktur
 - Zellwandstruktur
 - Mechanismus der CO₂-Fixierung

3.11.1 Transkriptions- und Translationssysteme

Literatur (FRITSCHKE, 1999, S. 84f.)

Transkriptionssystem

- Struktur des Nucleotids oder Chromosoms
 - mit Proteinen assoziiert
 - * den Histonen der Eukaryota ähnlich
 - Introns
 - Intron** DNA-Abschnitt, der den codierenden Bereich (Exon) unterbricht (FRITSCHKE, 1999)
- RNA-Polymerase
 - verschiedene Typen
 - mehr Untereinheiten als bei den Bacteria
 - * Bacteria: 4 UE
 - * Archaea: 8–10 UE

Translationssystem

- spezifische rRNA-Struktur
 - führte in der Klassifikation nach CARL WOESE zu einer eigenen Domäne Archaea
 - spiegelt sich in der Form der Ribosomen wider
- Besonderheiten der Proteinbiosynthese
 - Grund für Unwirksamkeit vieler Antibiotika, die die bakterielle Proteinsynthese hemmen
 - * Erythromycin, Streptomycin, Chloramphenicol
 - spezifisches Startcodon für die ribosomale Peptidsynthese
 - * Synthese beginnt mit Methionin (Bacteria: Formylmethionin)

3.11.2 Membranstruktur

Literatur (MADIGAN ET AL., 1997, p. 65)

- neben der spezifischen rRNA-Struktur markantestes Merkmal
- lipophile Komponente
 - **Isoprenoidalkylketten** (*nicht* Fettsäuren)
 - * durch **Etherbindung** an Glycerin gebunden
 - * Länge der Ketten kann schwanken
 - * auch pentazyklische Ringe in der Kette
 - Bilayer
 - * Glyceroldiether
 - * Glycerol-Komponenten (polar) nach außen gerichtet
 - Monolayer
 - * Glyceroltetraether
 - * noch stabiler als Bilayer

3.11.3 Zellwandstruktur

Literatur (MADIGAN ET AL., 1997, pp. 73–4)

- Aufbau der Zellwand stark uneinheitlich
- Gemeinsamkeit aller Archaea
 - kein Peptidylglykan (Murein)
- Zellwand-Typen (FRITSCHKE, 1999)
 1. Pseudopeptidoglycan/Pseudomurein
 - N-Acetyltalosaminsäure anstelle von N-Acetylmuramin
 - Glykankomponenten β -1,3-verknüpft
 - ausschließlich L-Aminosäuren
 2. Polysaccharide, Glykoproteine, Proteine
 - (Pseudo)peptidoglykan-Struktur fehlt völlig
 3. S-Layer
 - aus kristallin angeordneten Glykoprotein-Untereinheiten
 - * bilden hexagonales Muster
 - nicht nur bei Archaea, auch bei Bacteria (FRITSCHKE, 1999)
 - * durch Fehlen bei Modellorganismen (*E. coli*, *Bac. subtilis*) lange Zeit übersehen

3.11.4 Mechanismus der CO₂-Fixierung

Literatur (FRITSCHKE, 1999, S. 87ff.)

- nicht wie bei Eubakterien und Pflanzen über den CALVIN-Cyclus
- zwei (alternative) Wege
 1. Reduktiver Acetyl-CoA-Weg
 2. Reduktiver Tricarbonsäure-Cyclus

Kapitel 4

Membranen

4.1 Bedeutung (Lockau, 2000)

- Kompartimentierung
- selektiver Transport
- Energiekonservierung und Energieumwandlung
- Signalaufnahme und Signalweiterleitung
- Biosynthesen
- Bewegungen

4.2 Aufbau von Membranen

4.2.1 fluid-mosaic-model

Literatur (CZIHAK ET AL., 1996, S. 50), (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 6), (SITTE ET AL., 1998, S. 74), (CAMPBELL, 1997, S. 154f.)

- SINGER, NICOLSON (1972)

Literatur

SINGER, S. J. AND NICOLSON, G. L. (1972): *The fluid mosaic model and the structure of cell membranes*. Science **175**, 720–731 (1972)

- Diffusionsbarriere
 - bimolekularer, fluider Film aus Strukturlipiden
 - stellenweise von Proteinteilchen durchsetzt
- periphere Membranproteine
 - *extrinse Membranproteine*
 - oberflächlich anhaftend
 - können leicht abgelöst werden
- integrale Membranproteine
 - reichen quer durch den Lipidfilm hindurch
 - durch hydrophobe Wechselwirkungen mit Membranlipiden verbunden

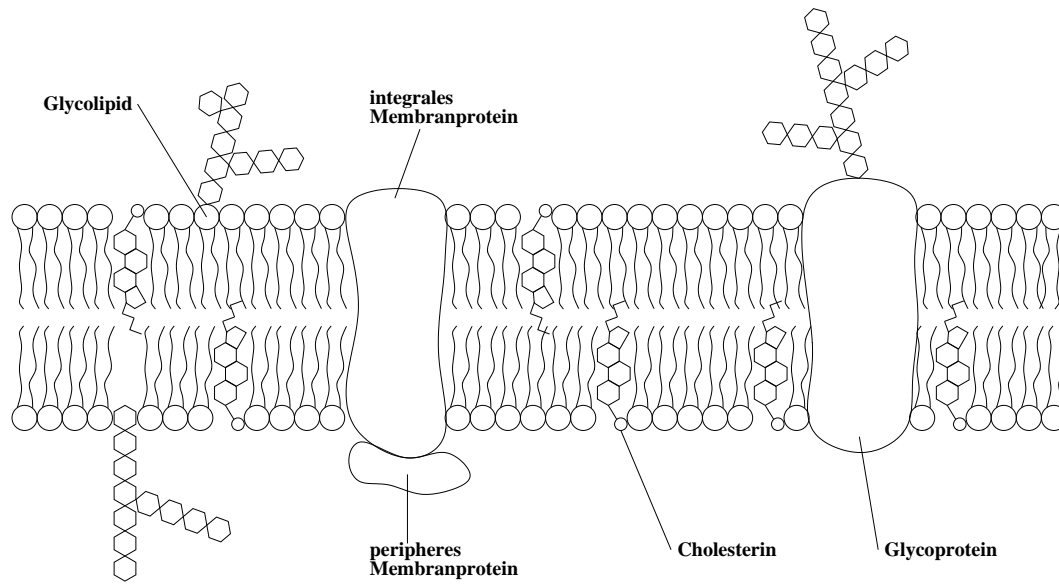


Abbildung 4.1: *fluid-mosaic-model*, nach (CAMPBELL, 1997) u. a., verändert

- nur schwer heraustrennbar
- u. a. Translokatoren
 - * aktiver Transport
 - * katalysierte Permeation
- Lipidfilm zähflüssig wie schweres Heizöl (CZIHAK ET AL., 1996)
 - Proteine verlagerbar
- Proteine i. d. R. untereinander nicht in direkter Verbindung
- flächige Struktur der Membranen durch Strukturlipide bedingt
- Grundschemata variabel
 1. Lipid-dominierte Membranen
 - v. a. isolierende Funktion
 - Bsp.: Membranen der Myelinscheide markhaltiger Nerven
 - * Lipidanteil über 70% des Trockengewicht
 2. Protein-dominierte Membranen
 - Membranproteine können sich direkt miteinander verbinden
 - regelmäßige Flächengitter
 - Beispiele
 - * Thylakoide der Chloroplasten
 - * Purpurmbranen der Halobakterien
 - * *gap junctions*
 - vgl. Kap. 2.10.4, S. 42
 - * Synapsen von Nervenzellen

4.2.2 Membranlipide

- amphiphile Strukturlipide
 - lipophiler Teil
 - hydrophiler Teil
- zeigen in Wasser starke Tendenz, sich zu flächigen Aggregaten zusammenzulagern
 - energetisch günstige Konformation
 - entsteht spontan aufgrund hydrophober Wechselwirkungen
 - *zweidimensionale Flüssigkeit*
- diffundieren aufgrund der BROWNSchen Molekularbewegung
 - relativ schnell innerhalb der Schichten
 - Flip-Flop sehr selten
- Fluidität abhängig von
 - Temperatur
 - chemischer Zusammensetzung
- vgl. Kap. 13.5, S. 127

4.3 Klassifizierung

4.3.1 Biomembranen (Czihak et al., 1996)

Literatur: (CZIHAK ET AL., 1996, S. 139f.)

- *Elementarmembran, unit membrane*
- Überbegriff für alle biologischen Membranen
- weisen niemals freie Ränder auf
- eigentlich dreidimensional
 - “vergleichbar einer Ballonhülle, aber nicht einem Blatt” (CZIHAK ET AL., 1996)
- 5–9 nm dick
- bestehen aus Proteinen und Lipiden
- erscheinen im Querschnitt als dunkel kontrastierte Linien oder feine Doppellinien (gute Auflösung)
 - (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.6, 1.45)
- befinden sich wie die meisten Zellstrukturen in ständigem Umbau und fortwährender Bewegung
 - Dynamik der Membransysteme
 - (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.8, 1.124, 1.125)
 - vgl. Kap. 5.5, S. 64
- Kompartimentierung der Zelle

- Membranen trennen immer ein Außen von einem Innen
 - zur gleichen Zeit in derselben Zelle gegenläufige chemische Reaktionen möglich
- zelluläre Kompartimente
 - variieren stark in bezug auf ihre räumliche Ausdehnung und Gestalt
 - wenn Kompartimentinhalt maximalisiert, Kugelform
 - je nach Größe
 1. Vakuolen
 2. Vesikel
 - * *Cytosomen*
- Granula
 - lat. *granulum* = Körnchen
 - frühere Bezeichnung an der Grenze lichtmikroskopischer Sichtbarkeit liegender Vesikel
- Vakuoleninhalt meist weniger dicht als das Grundplasma (“Zellsaft”)
- Cytosomen
 - oft besonders dichte Kompartimente
 - enthalten bestimmte Stoffe (z. B. Enzyme) in konzentrierter, mitunter sogar kristalliner Form

4.3.2 Cytomembranen (Czihak et al., 1996)

Literatur: (CZIHAK ET AL., 1996, S. 135ff.)

- durch das Elektronenmikroskop sichtbar gemachte Membranen in der Zelle
 - ohne Plasmalemma und Tonoplast

4.3.3 Cisternen (*Doppelmembranen*) (Czihak et al., 1996)

- Oberfläche maximal entwickelt
- Gestalt flacher Membransäcke
- häufigste Arten solcher Kompartimente
 - endoplasmatisches Reticulum
 - Golgi-Apparat

4.4 Transportvorgänge durch Biomembranen

4.4.1 Transport von Ionen und kleinen Molekülen durch Membranen

Funktionen

- Regulation der Ionenverhältnisse
 - zwischen Zellinnerem und –äußerem
 - zwischen Kompartimenten innerhalb des Intra- und Extrazellulärraums

- Beispiele
 - intrazellulär
 - * Muskelzellen
 - steiler Ca^{2+} -Gradient zwischen Cytosol und sarkoplasmatischem Reticulum
 - an der Steuerung der Muskelkontraktion maßgeblich beteiligt
 - extrazellulär
 - * Gliazellen mancher Nervensysteme
 - erzeugen von den anderen Körperflüssigkeiten stark abweichendes Ionenmilieu
 - erst dadurch Gewährleistung der Erregungsfähigkeit des Nervensystems

Formen

- passiver Transport
 1. über die Phospholipid-Doppelschicht (PLATTNER und HENTSCHEL, 1997)
 - einfache Diffusion
 2. Kanalprotein
 - einfache Permeation (CZIHAK ET AL., 1996)
 - schnelle Diffusion (PLATTNER und HENTSCHEL, 1997)
 3. Carrier-Protein (Ionenpumpe)
 - spezifische Permeation (CZIHAK ET AL., 1996)
 - “erleichterte” Diffusion (PLATTNER und HENTSCHEL, 1997)
- aktiver Transport
 - nur durch Carrier-Proteine (Ionenpumpen)
 - 1. Uniport
 - Transport eines einzelnen Teilchens
 - 2. Co-Transport
 - Transport zweier Teilchen gleichzeitig
 - (a) Symport
 - Transport in gleiche Richtung
 - (b) Antiport
 - Transport in entgegengesetzte Richtung
 - elektrogene Pumpe
 - * erzeugt Ladungsdifferenz
 - * Bsp.: Na^+/K^+ -Pumpe
 - elektroneutrale Pumpe
 - * transportiert gleiche Mengen gleich geladener Ionen in entgegengesetzter Richtung
- Einteilung nach PLATTNER und HENTSCHEL (1997)
 1. primär aktiver Transport
 - * Pumpen
 - (a) Uniport

- * Bsp.: Ca^{2+} -ATPase, H^{+} -ATPase
- (b) Antiport
 - * Bsp.: $\text{Na}^{+}, \text{K}^{+}$ -ATPase
- 2. sekundär aktiver Transport
 - * Carrier
 - * Symport
 - * Bsp.: Glucose
- Gruppentranslokation (FRIEDRICH, 2000)
 - *group translation*
 - Bsp.: PTS
 - * *phosphotransferase system, phosphoenolpyruvate-dependent PTS, PEP-dep. PTS*
(VOET und VOET, 1995)
 - * bestuntersuchte Gruppentranslokation (VOET und VOET, 1995)
 - * bei Gram-positiven und -negativen Bakterien
 - * besonders zur Aufnahme von Hexosen

Strukturen

- Ionenpumpen
 - *Carrier-Proteine*
 - integrale Membranproteine
 - Ionen-transport durch Konformationsänderung des Carriers
- Ionenkanäle
 - integrale Membranproteine
 - bei allen gleiches Bauprinzip in Tertiär- und Quartärstruktur
 - * Gruppierung mehrerer Polypeptidketten oder Domänen einer Polypeptidkette um zentrale Pore
 - alle aufgrund evolutiver Herkunft miteinander verwandt
 - * Übereinstimmung in der generellen Molekülstruktur
 - * ähnliche Aminosäuresequenzen

4.4.2 Transport von Energie- und Reduktionsäquivalenten zwischen Zellkompartimenten (Czihak et al., 1996)

- Energiestoffwechsel der Zellen
 - Wasserstofftransport
 - Elektronentransport
 - Protonentranslokation
 - Phosphorylierung
- Translokation von Protonen
 - an spezielle Membranen gebunden
- Reduktionsäquivalente

- H^+ und e^-
- in der gesamten Zelle ablaufende Prozesse
 - Gewinnung und Transport von Reduktionsäquivalenten
 - Transport und Verwendung von ATP
- große Unterschiede im Verhältnis von e^- -Donatoren und -Akzeptoren und ADP/ATP
 - bedarf strikter kinetischer Kontrollen
 - * durch besondere Enzyme und Transportmechanismen in Membranen
 - *Carrier*

Transport von Energieäquivalenten (ATP/ADP-System)

- ATP/ADP-System der Mitochondrien
 - ADP + P_i vom Cytosol in die Matrix
 - ATP aus der Matrix ins Cytosol
 - durch besondere Carrier
 - * gehören zu den häufigsten Proteinen der inneren Mitochondrienmembran
 - Vorgänge
 - * Transport von P_i mit einem Proton von außen nach innen
 - elektroneutral
 - * Austausch $ADP^{3-} \text{ — } ATP^{4-}$
 - wahrscheinlich elektrogen
 - Energietransport durch Kette koordinierter Reaktionen darstellbar
- energetische Kosten der Verwendung eines Moleküls ATP
 - im Mitochondrium zwei Protonen
 - im Cytosol drei Protonen
- hohes Phosphatübertragungspotential des ATP/ADP-Systems im Cytosol
 - stammt zu etwa $\frac{1}{3}$ aus elektrogenem ATP-Transport
 - konserviert gesamte in den Transportprozeß investierte Energie

Transport von Reduktionsäquivalenten

- $NAD^+/NADH$ -Verhältnis im Cytoplasma und in Mitochondrien sehr unterschiedlich
 - Cytoplasma: 1160
 - Mitochondrien: 7,3
 → Transport von Reduktionsäquivalenten unterliegt strengen Kontrollen
 - * auch zwischen anderen Zellkompartimenten
 - * v. a. durch “*shuttles*”
- shuttles
 - schleusen aktiv Wasserstoffpaare aus einem Kompartiment in ein anderes
 - * über eine Serie oxidierender und reduzierender Reaktionen
 - Oxidationsäquivalente in umgekehrter Richtung
 - Beispiele (CZIHAK ET AL., 1996, Abb. 1.70, S. 86)

Steuerung des Energieflusses durch Mitochondrien

- O_2 -Verbrauch der Mitochondrien
 - abhängig von Möglichkeit der ATP-Synthese aus $ADP + P_i$
 - beeinflusst Geschwindigkeit des Elektronenflusses durch die Transportkette
- state 4
 - “*controlled state*”
 - B. CHANCE
 - im Matrixraum kein ADP bzw. kein P_i vorhanden
 - O_2 -Verbrauch der Mitochondrien niedrig
- state 3
 - maximaler Elektronendurchsatz in der Transportkette
- respiratory control index (RCI)
 - Verhältnis der Geschwindigkeiten state 3/state 4
 - je höher die RCI-Werte, desto besser die Steuerung des Energieflusses
 - Werte
 - * in den meisten Geweben
 - 3–7
 - * in Mitochondrien aus Insektenmuskeln
 - bis zu 50

⇒ zentraler Mechanismus der Steuerung des Energiwechsels der Zellen

- enge Koppelung von Elektronentransport, O_2 -Verbrauch und ATP-Synthese

Kapitel 5

Das Plasmalemma

5.1 Zell–Zell–Erkennung

- besonders durch Glycoproteine und –lipide
- Beispiele:
 - Immunsystem
 - Zellzusammenlagerung zu Organen
 - Erkennung körpereigen — körperfremd
 - Blutgruppen
 - Befruchtung
 - geordneter Zellabbau (Erkennung durch Makrophagen)

5.2 Transport

- passiver Transport
 - Konzentrationsausgleich
- aktiver Transport
 - Aufbau und Aufrechterhaltung eines Konzentrationsgradienten
- Membran–Transportproteine
 - integrale multipass–Membranproteine
 - Carrier–Proteine
 - Kanalproteine
 - hydrophile “Röhre”
- aktiver Transport
 - entgegen des Konzentrationsgradienten
 - ATP–Verbrauch
 - Konformationsänderung
- Carrier–Proteine (Zucker, AS)
 - spezifische Bindungstaschen
 - * besonders für Zucker und AS

Tabelle 5.1:
Das Plasmalemma (BLEISS, 1999b)

Funktionen	verantwortliche Struktur
Zell–Zell–Erkennung (<i>Vermittlung selektiver Zellkontakte</i>)	Glycoproteine Glycolipide
Transport (<i>selektiver Transport auch entgegen einem Transportgefälle</i>)	integrale Transmembranproteine
Signalaufnahme und –leitung (<i>Verständigung zwischen Zellen</i>)	Rezeptorproteine, G–Proteine, z. T. auch Lipidanteile
Zell–Zell–Verbindungen (<i>Kommunikation zwischen Zellen, Stabilisierung von Zellverbänden</i>)	Transmembranproteine, Transmembranglycoproteine
Stabilisierung von Zellformen (<i>in Verbindung mit Elementen des Cytoskeletts bei tierischen Zellen</i>)	Transmembranproteine
Cytosen (<i>Transport von Makromolekülen und Partikeln durch Ausbildung und Fusion von Vesikeln</i>)	Rezeptorproteine, fusogene Proteine, Elemente des Cytoskeletts

– Konformationsänderung

- Kanalproteine (Ionen)
 - meist Bindungsstelle für Ligand
 - durch Bindung Konformationsänderung
 - Rezeptorprotein
 - Liganden–kontrolliert
 - spannungskontrolliert
- viele Krankheiten aufgrund von Störungen der Transportproteine
- Patch Clamp–Technik
 - Methode zur Messung der durch Ionenkanäle fließenden Ionenströme
 - durch Glasmikropipette
 - * erlaubt Messung einzelner Ionenkanäle

5.3 Signalaufnahme / Signalleitung

5.3.1 Signalgebung durch eine sezernierende Zelle

- Zelle produziert Signalmolekül
 - meist Hormon
- Signalmolekül

- wird (im Blut) zur Zielzelle transportiert
- a) dringt in die Zielzelle ein (z. B. Steroidhormon)
 - * braucht Rezeptorprotein
 - * löst gezielte Genexpression im Zellkern aus
- b) dringt nicht in die Zelle ein
 - * Signalmolekül dockt an Zelloberflächen-Rezeptor an
 - * Rezeptor sendet G-Protein zu Enzym
 - * Enzym sendet intrazellulären Messenger (cAMP oder Ca^{2+}) zu Empfängerenzym
 - *second messenger*

5.3.2 Direkte Signalübertragung Zelle-Zelle

- direkte cytoplasmatische Verbindungen
- *Plasmodesmen*
 - s. Kap. 2.10.4, S. 42
- *gap junctions*
 - s. Kap. 2.9.1, S. 39

5.3.3 Signalgebung durch PL-gebundene Moleküle

- besonders bei der Immunabwehr
 - Lipidmolekül der Bakterienmembran als Signalmolekül

5.4 Zell-Zell- und Zell-Matrix-Verbindungen

5.4.1 Zell-Zell-Verbindungen

- undurchlässige Verbindungen
 - *tight junctions*
 - vgl. Kap. 2.10.2, S. 42
- Haftverbindungen
 - Adhäsionsgürtel: *Zonula adhaerens*
 - * Anheftstellen für Actinfilamente
 - * vgl. Kap. 2.10.1, S. 40
 - Desmosomen: *Maculae adhaerentes*
 - * Anheftstellen für Intermediärfilamente
 - * vgl. Kap. 2.10.3, S. 42
- kommunizierende Verbindungen
 - *gap junctions*
 - direkte cytoplasmatische Verbindungen
 - vgl. Kap. 5.3.2, S. 63 und Kap. 2.10.4, S. 42

Hier signalisiert der Makrophage: "Ich habe ein Bakterium gefressen" — produziert Antikörper, macht sie fertig!" (BLEISS, 1999b)

5.4.2 Zell–Matrix–Verbindungen

- Hemidesmosomen
 - Anheftstellen für Intermediärfilamente
- Fokalkontakte
 - Anheftstellen für Actinfilamente

5.5 Cytosen

Definition: dynamische Vorgänge an und zwischen Zellen, bei denen immer ein Vesikulieren und/oder Fusionieren von Membranen entscheidend ist. (BLEISS, 1999b)

5.5.1 Endocytose

- Aufnahme von Material in Zellen
- drei Formen:
 1. Pinocytose
 - Aufnahme von Flüssigkeiten inkl. gelösten Molekülen
 - gr. *pinein* = trinken
 - meist ungetriggert
 2. Endocytose über *coated vesicles*
 - *receptor-mediated endocytosis*
 - (WEHNER und GEHRING, 1995, Box 1.1, S. 11f.); (VOET und VOET, 1995, Fig. 11-57, p. 322)
 - Moleküle werden von Rezeptoren in der Plasmamembran gebunden und anschließend endocytiert
 - coated pit
 - * Vertiefung der Plasmamembran
 - * auf der cytoplasmatischen Seite mit dem Protein *Clathrin* assoziiert
 - coated vesicle
 - * schnürt sich vom *coated pit* ab
 - * von korbartigem Gerüst aus *Clathrin* gebildet
 - Rezeptosom
 - * ohne *Clathrin*
 - *Clathrin* wird im Cytoplasma enzymatisch entfernt und recycled
 - frühes Endosom
 - * CURL = compartment of *uncoupling receptor and ligand*
 - * weist sauren pH-Wert auf
 - Proteinrezeptorkomplex dissoziiert
 - * Rezeptorrecycling
 - * *Clathrin*- und rezeptorfrei
 - * Liganden ungebunden
 - * Rezeptoren werden in einem Membranbläschen aussortiert
 - schnürt sich vom Endosom ab
 - spätes Endosom
 - * *Lysosom*

- * Organell der intrazellulären Verdauung
- * $\text{pH} < 4$
- * Proteine der Lysosomen-Membran an der Innenseite glycolysiert
→ vermutlich Grund für die Resistenz gegen die eigenen Verdauungsenzyme

3. Phagocytose

- Aufnahme von geformten Partikeln
 - Aufnahme lichtmikroskopisch sichtbarer Teilchen ($>250 \text{ nm}$) (BLEISS, 1999b)
 - Einzeller: Nahrungsaufnahme
 - höher entwickelte Organismen: Immunabwehr
 - * besonders Makrophagen
 - Umfließung des Partikels durch Pseudopodien
 - * Actinfilamente
 - * vgl. Kap. 2.5.3, S. 29
 - sehr spezifisch
 - Antikörper der Immunabwehr
 - * neutrophile Leukocyten
 - * vgl. Anh. B, S. 135
 - nicht alles aufgenommene wird verdaut
 - Parasiten
 - * parasitophore Vakuole
- Endocytose im engeren Sinn:
 - Pinocytose
 - Endocytose über *coated vesicles*

5.5.2 Exocytose

- Abgabe von Material aus Zellen
- Abgabe von in der Zelle in Vesikeln verpacktem Material
- Knospung (*budding*)
 - Abgabe von frei im Cytoplasma liegendem Material in Form von Vesikeln
- zwei Formen (PLATTNER und HENTSCHEL, 1997)
 - ungetriggert
 - getriggert

ungetriggerte Exocytose (Plattner und Hentschel, 1997)

- *konstitutive Exocytose*
- „*ungeregelte*“ *Exocytose*
 - aber: in der Zelle alles geregelt
- Bsp.:
 - Biogenese der Zellmembran mit ihrer Glykokalyx

- Sekretion von Antikörpern
 - * aber: Antigen als Trigger zur Antikörperproduktion notwendig
- Sekretion von
 - * Serum-Lipoproteinen aus Hepatocyten
 - * Wachstumsfaktoren
 - * bestimmten Komponenten der ECM bzw. Zellwand
- Funktionen
 1. Biogenese bzw. permanente Erneuerung der Zellmembran
 - u. a. Glykokalyx, Ionenkanäle, Rezeptoren, Carrier
 2. Sekretion von
 - Antikörpern
 - Lipoproteinen des Blutserums
 - Wachstumsfaktoren
 3. Sekretion mancher Komponenten der ECM
 - Monomere von Kollagen, Chondroitinsulfat, Dermatonsulfat
 - *nicht* Hyaluronsäure
 4. Ausschleusung einzelner Komponenten der pflanzlichen Zellwand
 - z. B. Proteine
 - *nicht* die Hauptmasse (Cellulose)
- Vesikel ziemlich klein

getriggerte Exocytose (Plattner und Hentschel, 1997)

- Bsp.:
 - Reizweiterleitung an Axonen
 - * chemische Synapse
 - * Zeitspanne: Millisekunden
 - Abgabe von Catecholaminen
 - * Zellen des Nebennierenmarks
 - * Zeitspanne: Sekunden
 - anregung von Drüsen zur Sekretion
 - * Zeitspanne: Minuten
- Stoffe
 1. Proteine
 - Verdauungsenzyme der exokrinen Drüsen
 - Proteohormone
 2. Mukoproteine
 - stark glykolysierte Proteine
 3. Amine
 - Mastzellen: Histamin
 - Nebennierenmark: Adrenalin, Noradrenalin
 4. Neurotransmitter

5.5.3 Transcytose

- *Cytopempsis*
- Transport von Material durch Zellen
- *coat*¹ bleibt beim Transportvorgang erhalten (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

5.5.4 Syncytose

- Fusion von Zellen
- Fusion von Zellen und künstlichen Liposomen
- Bildung von *Syncytien*²

5.5.5 Intracytose

Literatur (SITTE ET AL., 1998, S. 83f.)

- Vesikulieren und Fusionieren von Vesikeln innerhalb einer Zelle
- intrazelluläre Membran- und Stoffverschiebung (SITTE ET AL., 1998)
- Beispiel
 - primäre Lysosomen → Endocytosevesikel
- Begriff nicht sehr verbreitet
 - KLEINIG/SITTE: Zellbiologie

¹engl., Hülle, Überzug

²[griech. *συν*, zusammen, gemeinsam; *κύτος*, Höhlung (heute Zelle)], durch Verschmelzen ursprünglich einkerniger Zellen entstandener, zelläquivalenter, vielkerniger (polyenergider) Plasmakörper. (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

Kapitel 6

Der Zellkern — Feinbau und Kernzyklus

6.1 Funktion

- genetisches Steuerzentrum der Eucyte
 - nahezu gesamte DNA der Eucyte im Zellkern eingeschlossen
- drei Grundfunktionen, an DNA gekoppelt
 1. DNA-Replikation
 - Verdopplung der DNA-Menge
 - in der Interphase des Zellzyklus'
 2. Weitergabe der genetischen Information bei Zell- und Kernteilung
 - Mitose, s. Kap. 6.3.1, S. 81
 - Meiose, s. Kap. 6.3.3, S. 84
 3. Realisierung der genetischen Information in der Zelle
 - durch Transkription
 - * im Zellkern
 - * vgl. Kap. 6.5, S. 87
 - und Translation
 - * im Cytoplasma
 - * vgl. Kap. 7.2, S. 91
 - Genexpression
 - Steuerung von Stoffwechsel und Morphogenese
 - * ca 10^{13} Körperzellen
 - * ca. $3 \cdot 10^{13}$ Blutzellen
 - * pro Tag 2% erneuert
- Funktionen des Zellkerns (BLEISS, 1999b)
 1. *Replikation der DNA*
 2. Reparatur der DNA
 3. Transkription → *differenzielle Genexpression*
 4. RNA-Bearbeitung (Processing)
 5. Ribosomenbiogenese

6.2 Bau

6.2.1 Kernhülle

- Bestandteile
 - äußere Kernmembran
 - Perinucleärraum
 - innere Kernmembran
- genzt Nucleo– vom Cytoplasma ab
 - aber: Nucleo–Cytoplasma, Vermischung durch Poren
- Struktur
 - Doppelmembran
 - * schließt perinucleären Raum ein
 - Verbindungen zum ER
 - komplexe Poren
 - * bis zu 15% der gesamten Oberfläche
 - * 2 Annuli aus je 8 Untereinheiten
 - * mit Zentralgranulum (temporär)
 - cytoplasmatische Seite der äußeren Kernmembran oft mit Polysomen
 - Nuclear–Lamina
 - * Proteinfaserschicht
 - * zum Kernlumen gerichtete Oberfläche der inneren Kernmembran
- Funktion
 - Schutz des Chromatins vor Beanspruchung durch das Cytoskelett
 - Vermittlung von Anheftungsmöglichkeiten für das Chromatin (Nuclear–Lamina)
 - Makromolekültransport durch die Kernporen
 - * Kern → Cytoplasma: RNAs, RNPs
 - RNP = Ribonucleoprotein
 - s. Kap. 13.3, S. 125
 - * Cytoplasma → Kern: nucleäre Proteine
 - RNA–Processing

6.2.2 Kernporen

- *Kernporenkomplex, nuclear pore complex (NPC)* (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95, E 1995)
- regelmäßig gebaute Porenkomplexe
- aus acht ringförmig angeordneten Granula
- im Zentrum Kanal
 - für Proteine bis ca. 20 kD frei durchlässig
- größere Proteine

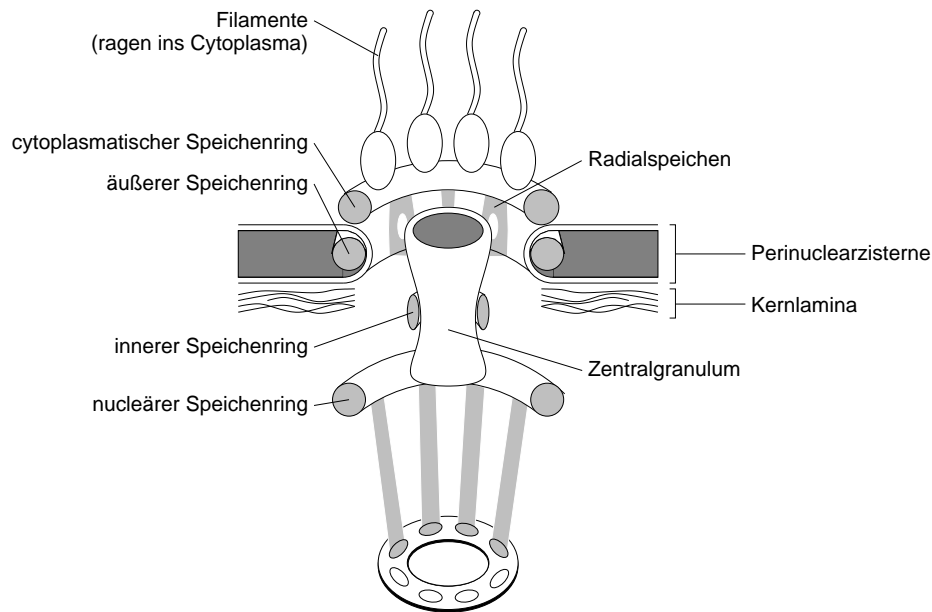


Abbildung 6.1: *Nuclear pore complex* (NPC), nach (SITTE ET AL., 1998)

- dringen langsam oder gar nicht durch die Kernporen
- können durch aktiven Transport in den Kern gelangen
- Kernproteine
 - * *Histone, Nucleoplasmin*
 - * im Cytoplasma synthetisiert
 - * gelangen durch *vektoriellen Transport* in den Kern
 - Signalsequenz wird nicht abgespalten
 - Gegensatz zu vektoriellen Transport am ER
- können geöffnet und geschlossen werden
- Signalpeptide
 - zeigen bei verschiedenen Kernproteinen nur geringe Übereinstimmungen
 - bestehen aus Blöcken basischer Aminosäuren
- RNA
 - wird im Zellkern an DNA-Matrize synthetisiert
 - Export durch Kernporen ins Cytoplasma
 - * als Ribonucleoproteinpartikel (RNP)
 - RNP vgl. 13.3, S. 125

(Sitte et al., 1998)

- pro Quadratmikrometer Kernhülle bis zu 80 NPC
- bei allen Eukaryoten sehr ähnlich
- enorme Komplexität
 - Gesamtmasse >100 MDa

- * dreißigfache Masse eines Ribosoms
- * dreihundertfache Masse eines *Connexons*
- mehr als 100 verschiedene Proteine
- bei vielen NPC–Proteinen Zweiersequenz Phe–Gly
 - phyletische Verwandtschaft
- Translokationssignal
 - *Nucleäre Lokalisationssequenz* (NLS)
 - variiert bei verschiedenen karyophilen Proteinen
 - immer an Massierung basischer Aminosäurereste erkennbar
- Import durch NLS codierter Proteine
 - Dreistufenprozeß
 1. NLS wird im Cytoplasma von *Importin 60* (Importin– α) erkannt
 - * *Importin 90* (Importin– β) bindet zusätzlich
 2. Dreierkomplex bindet über Importin– β an Cytoplasmaseite eines NPC
 - * durch Nucleoporinfilamente
 3. Translokation durch den Kanal des Zentralgranulums
 - * energiebedürftig (im Gegensatz zu den beiden anderen)
 - * Energie durch GTPase *Ran*

(Herder Verlag, 1983-92 und 1994/95, E 1995)

- Kanalkomplex
 - liegt zwischen cytoplasmatischem und nucleärem Ring
 - wird von *Speichenkomplex* auf extracytoplasmatischer Seite umrahmt
 - achtfache Rotationssymmetrie
 - \varnothing 120 nm
 - Höhe 70 nm
- Transport von Substraten
 - durch zentrale Pore
 - * \varnothing 26 nm
 - * gated (reguliert)
 - durch acht kleine Kanäle
 - * \varnothing 9 nm
 - * liegen um die zentrale Pore
- erst wenige NPC–Moleküle bekannt
 - inzwischen Massenisolierung und intensive genetische und feinstrukturelle Untersuchung (SITTE ET AL., 1998)
- dient dem Stoffaustausch zwischen Nucleolus und Cytoplasma in eukaryotischen Interphasezellen
- Transport kleiner Moleküle und Ionen

- wahrscheinlich passive Diffusion
- durch kleine Kanäle
- Transport großer Moleküle
 - durch “regulierten” (gegateten) Kanal
- cytoplasmatische Seite
 - Filamente zum NPC
 - dienen möglicherweise der Anlieferung von Transportgut
- nucleäre Seite
 - vom Kanal ausgehende Filamente
 - durch terminalen Ring verbunden
 - bilden Korb unbekannter Funktion
- Import cytosolischer Proteine
 - Bindung der Kernlokalisierungssignalsequenz an cytosolische Rezeptoren
 - * *shuttling carrier*
 - Andocken an den äußeren Ring
 - aktive Translokation durch gegateten Kanal
 - * Rezeptor recyclet
 - * evtl. ATP-Verbrauch für Gating/Translokation
- RNA-Export
 - Signal-abhängig
 - Rezeptor-vermittelt
 - ATP-verbrauchend
 - Targeting-Mechanismen verschieden von denen des Importes
 - abhängig von Assoziation mit Signalsequenz-haltigen Proteinen

6.2.3 Kernmatrix (Sitte et al., 1998)

- *Nuclearmatrix, Kernskelett*
- aus Gemisch verschiedener Proteine
- enge Verbindung mit
 - replikativ bzw. transkriptiv engagierten Chromosomenregionen
 - Enzymen der DNA-Replikation
 - RNA-Polymerasen
 - DNA
 - * besitzt in bestimmten Abständen Anheftungssequenzen
 - * bildet zwischen diesen Fixpunkten Schleifen
 - verhalten sich trotz Linearität der DNA wie zirkuläre DNA
 - Transkription bzw. Replikation unabhängig von benachbarten Schleifen regulierbar
- verdichtet sich unmittelbar innerhalb der Kernhülle zur *Nuclearlamina*

6.2.4 Kernlamina (*Nuclear-Lamina*)

- gehört zu den Intermediärfilamenten
- Grundbaustein: Lamin
- Funktion
 - Verankerung des Chromatins
 - * wichtig für die Transkription
 - wichtig für die Struktur des Zellkerns bei der Karyokinese

6.2.5 Nucleoplasma

- *Karyoplasma*
- Grundsubstanz
- steht durch die Kernporen mit dem Cytoplasma in Verbindung

6.2.6 Nucleolus

- 1781 entdeckt
- Funktion
 - Synthese, Reifungs- und Sammelort von Ribosomenvorstufen (Präribosomen)
- Bau
 - sphärisch
 - 2–5 μm groß
 - kompakte Struktur aus rRNA und *Ribonucleoproteinen* (RNPs)
 - mit aufgelockerten Bereichen
 - *Pars granulosa* (RNP-Granula)
 - *Pars fibrosa* (RNP-Filamente)
 - z. T. Vakuolen
 - * nicht von Membran umgeben
- Genese
 - Neubildung in der Telophase der Mitose
 - an der sekundären Einschnürung (NOR) der SAT-Chromosomen (Satelliten-Chromosomen)
 - NOR
 - * *nucleolus organization region*
 - * Bildung aller rRNA
 - rRNA = ribosomale RNA
 - * Ausnahme: 5S rRNA
- dichteste Struktur in den Zellen

(Wehner und Gehring, 1995)

- entspricht strukturell einem besonders großen Puff
- Bildungsort der Ribosomen
- rDNA
 - die rRNA codierenden Gene
 - im NOR lokalisiert
 - stark repetiert
 - bilden Serie von meist mehreren hundert im Tandem angeordneten Genen
 - * dekondensiert
 - * hohe Transkriptionsrate
- bei einigen Tierarten mehrere NOR
 - fusionieren häufig zu großer globulärer Struktur
- Bestandteile des Nucleolus
 - rDNA
 - * für 18S-, 28S- und 5,8S-rRNA
 - entstehende rRNA-Transkripte
 - ribosomale Proteine
- werden im Cytoplasma synthetisiert
- danach Transport in den Nucleolus
- im Nucleolus Zusammenbau zu (Pro-)Ribosomen
 - Selbstorganisationsprozeß
- 5S-rRNA-Gene
 - ebenfalls tandem-repetiert¹
 - nicht im NOR lokalisiert
- Proribosomen
 - werden wahrscheinlich durch die Kernporen ins Cytoplasma transportiert
 - übernehmen dort Funktion bei der Proteinsynthese

6.2.7 Organisationsformen der DNA

Abbildung 6.2: Organisationsformen der DNA, nach (BLEISS, 1999b)

- Chromatin
 - genetisches Material während der Interphase

¹viele Kopien des gleichen Gens unmittelbar hintereinander auf der DNA (WEHNER und GEHRING, 1995)

- Chromosom
 - sichtbar verdichtetes Chromatin
 - tritt während der Kernteilung auf
- substantiell identisch
- Bestandteile des Chromatins
 - DNA
 - Proteine
 - RNA
 - Verhältnis: 1 (DNA) : 1,5 (Proteine) : 0,05 (RNA)
 - Proteine
 - * Histone (Strukturproteine)
 - * Nicht-Histone (z. B. Genregulationsproteine)
- Interphasechromatin
 - Euchromatin
 - * transkriptionsaktiv
 - Heterochromatin
 - * größtenteils transkriptionsinaktiv
 - a) konstitutives Heterochromatin
 - differentielle Genexpression
 - b) fakultatives Heterochromatin
 - Bsp.: Sex-Chromatin
 - s. u. S. 79

(Herder Verlag, 1983-92 und 1994/95, E 1995)

- DNA einer Säugerzelle
 - ca. $6 \cdot 10^9$ bp
 - Konturlänge ca. 2 m
 - 20000fache Kompression
- Chromatin
 - äußerst kompakte Organisation
 - * hauptsächlich durch *Histone* (H1-H4)
 - fundamentale Bedeutung für Transkription, Replikation und Rekombination aller höheren Lebewesen
- vier Ebenen der Chromatinorganisation
 1. Nucleosom
 - flach-ellipsoides Histon-Oktamer
 - * aus je zwei Kopien H2A, H2B, H3 und H4
 - darum gewickelter DNA-Abschnitt
 - * ca. 146 bp
 - * 1,8mal gewunden

2. Solenoid
 - *Chromatosom*
 - Helix
 - sechs Nucleosomen pro Helix-Windung
 - * durch Wirkung von H1
 - * bilden 30 nm-Filament
3. “Chromatin-loops”
 - 30 nm-Filament an Kernmatrix angeheftet
 - * SARs = **s**caffold **a**ssociated **r**egions
 - * MARs = **m**atrix **a**ttachement **r**egions
 - bildet von dort aus loops
 - * 10–180 kbp
4. “minibands”
 - *Nucleosomen*
 - Überstruktur der “Chromatin-loops”
 - * “*radial-loop-model*”

- Chromatosom

- *dicke Faser, 30 nm-Solenoid*
- entsteht aus extrahiertem Chromatin
 - * bei erhöhter Ionenstärke
 - * in Anwesenheit zweiwertiger Kationen
- besteht aus spiraling um H1 gewundenem *Nucleosomenstrang*
- \varnothing 30 nm

- Nucleosom

- *Histon-DNA-Partikel*
- aus Histonen und DNA aufgebaute Struktur der eukaryotischen Erbsubstanz
- Untereinheit der Chromatinstruktur
- Histone
 - * galten jahrelang als reines Verpackungsmaterial zur Kondensation der DNA
 - * auch für die Regulation der Genexpression wichtig
 - DNA durch “Verpacken” von Bindungsstellen für Transkription nicht zugänglich
- können regulatorische Funktion haben
 - * besonders bei Positionierung im Bereich von Promotoren oder enhancern

- strenge Korrelation zwischen

- Veränderung der Chromatinstruktur
- Modifikation von Histonproteinen und
- Transkriptionsaktivität eukaryotischer Gene

Chromosomen

- Definition “Chromosom” im ursprünglichen Sinn (CZIHAK ET AL., 1996)
 - *hochkondensierte Chromatinportionen* bei den Eukaryoten
 - v. a. bei der Kernteilung sichtbar
- Definition “Chromosom” in neuerer Zeit (CZIHAK ET AL., 1996)
 - allgemein Bezeichnung von DNA–Strängen
 - wesentlich weiter gefaßt
- Grund für Neudefinition
 - den Chromosomen zugrundeliegende Chromatineinheiten bleiben zwischen den Kernteilungen erhalten
 - * in aufgelockerter Form
 - können im Interphasekern nicht mehr erkannt werden
 - im folgenden Chromosomen–Begriff in seiner engen, ursprünglichen Fassung zu verstehen
- Chromosom in der Metaphase maximal kondensiert
 - Chromatiden
 - * spätere Tochterchromosomen
 - * hängen an der Spindelansatzstelle noch zusammen
 - * Teilung an den beiden “Armen” schon vollzogen
- Einteilung der Chromosomen nach Verhältnis der Armlängen
 - *metazentrisch*
 - * Arme etwa gleich lang
 - *submetazentrisch*
 - * Arme ungleich lang
 - *akrozentrisch*
 - * Arme extrem ungleich lang
- SAT–Chromosomen
 - weisen neben dem Centromer noch sekundäre Einschnürung auf
 - * NOR — *Nucleolus Organisator Region*
 - * Ort der Nucleolusneubildung am Ende der Kernteilung
 - Satellit
 - * an das NOR anschließendes Reststück des Chromosomenarmes
 - * mitunter sehr kurz (CZIHAK ET AL., 1996)
- Chromozentren
 - bleiben auch während der Interphase kondensiert
 - *Heteropyknose*²

²[griech. *ετερος*, anderer; *πυκνός*, dicht], Unterscheidung bestimmter Chromosomen bzw. Chromosomen-segmente in ihrer Anfärbbarkeit, bedingt durch besonders kompakte (positive H.) oder besonders aufgelockerte (negative H.) Spiralisierung. (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

- häufig Satelliten und Regionen in unmittelbarer Nähe des Centromers
- Heterochromatin
 - von Heteropyknose betroffenes Chromatin
 - wird oft in der Interphase erst nach dem *Euchromatin* repliziert
 - transkriptionsinaktiv
 - Einteilung:
 1. konstitutiv
 - * betreffende Chromosomenabschnitte treten nur hochkondensiert auf
 2. fakultativ
 - * Chromosomen oder Chromosomenabschnitte, die unter anderen Umständen euchromatisch sind
 - * wichtiges Beispiel: *Sex Chromatin* weiblicher Säugetiere
- Euchromatin
 - lockert sich beim Übergang vom Teilungs- zum Arbeitskern auf
- in den Chromosomen des Teilungskerns weder Replikation noch Translation
 - DNA- und RNA-Polymerasen können aufgrund der dichten Packung der DNA und ihrer Maskierung durch Proteine nicht aktiv werden.
- Chromonema (CZIHAK ET AL., 1996)
 - feine Fadenstruktur eines Chromosoms
- Chromomeren (CZIHAK ET AL., 1996)
 - knotige Verdickungen des *Chromonemas*
 - unregelmäßig
 - für jedes Chromosom charakteristisch

Sex Chromatin / Barr-Körperchen (Bleiß, 1999a)

- fakultatives Heterochromatin
- nur bei weiblichen Säugetieren
 - Geschlechtsnachweis
- entspricht normalerweise einem der beiden X-Chromosomen
- zufällig, welches der X-Chromosomen aktiv bleibt
- einmal eingetretene Heterochromatisierung wird bei allen Abkömmlingen der einzelnen Embryonalzellen beibehalten
- Beispiele
 - Drumstick
 - * trommelschlegelartig geformter Anhang des Zellkerns von polymorphkernigen *neutrophilen Granulocyten*
 - * vgl. Anh. B, S. 136
 - BARR-Körperchen

- * 1949 von BARR und BERTRAM in den Nervenzellen von Katzen entdeckt
- * liegt periphär im Zellkern
- * Inaktivierung des zum Barr-Körperchen werdenden X-Chromosoms scheint zum Ausgleich der Gen-Dosis erforderlich zu sein
→ *Lyon-Hypothese*

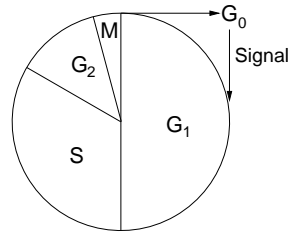


Abbildung 6.3: Zellzyklus

6.3 Zellzyklus

- (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 37ff.)
- Phasen
 - Interphase (G₁, S, G₂)
 - * G₁ = präsynthetische Phase
 - * S = synthetische Phase
 - * G₂ = postsynthetische Phase
 - Mitose (M) — Pro-, Meta-, Ana-, Telophase
 - *Cytokinese*
 - * Teilung des Cytoplasmas
 - * folgt auf die Mitose
 - G₀ = Phase der Zelldifferenzierung
- Apoptose = programmierter Zelltod
- Nekrose
 - Zellabbau über Immunsystem
 - immer mit Entzündungsreaktion verbunden
- Transkription / differentielle Genexpression
 - laufen im Zellkern an den Chromosomen ab
 - vier Hauptklassen von RNA (WEHNER und GEHRING, 1995)
 1. mRNA (*messenger RNA*)
 - * codiert für Proteine
 - * wird von den Ribosomen in Proteine übersetzt
 - * kurze Halbwertszeit
 - Prokaryoten: kurzlebig
 - Eukaryoten: Halbwertszeit Minuten bis mehrere Tage
 2. tRNA (*transfer RNA*)

- * Adaptor bei der Proteinbiosynthese
- 3. rRNA (*ribosomal RNA*)
 - * stabiler Strukturbestandteil der Ribosomen (lange Halbwertszeit)
- 4. snRNA (*small nuclear RNA*)
 - * kleine RNA-Species des Zellkerns
 - * hauptsächlich am Verspleißen der RNA-Moleküle beteiligt
 - * lange Halbwertszeit
- prokaryotische Zellen
 - * nur eine RNA-Polymerase
 - * Transkription und Translation nicht getrennt
- scheinbar intakte Nucleosomenstruktur bei der Transkription (EM-Bild)

6.3.1 Mitose

Prophase

- Beginn der Kondensation des Chromatins (2 Schwesterchromatiden werden sichtbar)
- Nucleolus löst sich auf
- Beginn der Ausbildung der Mitosespindel außerhalb des Zellkerns
- *Centriolen*
 - haben sich schon vor Beginn der S-Phase zu teilen begonnen
 - organisieren Teilungsspindel (Mitosespindel)
 - * cytoplasmatische Mikrotubuli (MT) des Cytoskeletts werden depolymerisiert
 - Zelle rundet sich ab
 - * aus dem entstandenen Reservoir an Tubulinuntereinheiten Aufbau der MT der Spindel
 - zunächst sternförmig um die Centriolen angeordnet
 - *Astral-MT, Aster*
 - ein Centriolenpaar wandert auf die gegenüberliegende Seite des Zellkerns
 - zwei Aster sichtbar
 - Centriolen bilden nun die beiden Pole der Kernteilungsspindel
 - *Pol-MT*
 - * erstrecken sich von einem Pol bis über den Spindeläquator hinaus
 - * überlappen ein Stück weit mit den vom anderen Pol ausstrahlenden MT
- reife Kinetochoren (Proteinkomplexe, s. u.) bilden sich an der Centromerregion jeder Schwesterchromatide

Prometaphase

- Auflösung der Kernhülle
 - Überreste unterscheiden sich morphologisch kaum vom ER
- Spindel dringt ins Nucleoplasma ein
- Ausbildung der *Kinetochore*

- Spindelmikrotubuli (*Kinetochor–Mikrotubuli*) setzen an den Kinetochoren an
 - stehen senkrecht zur Chromosomenachse
 - parallel zu den Polfasern
- gleitende Bewegung zwischen den MT bewegt die Chromosomen

Metaphase

- Chromosomen in der Metaphaseplatte angeordnet
 - unter dem Einfluß der Kinetochor–MT
 - senkrecht zur Spindel angeordnet
- Zugkräfte zu beiden Polen gleich

Anaphase

- plötzliche Trennung der Schwesterchromatiden
 - hingen bisher noch an den Centromeren zusammen
- Verkürzung der Kinetochor–Mikrotubuli
 - Chromosomen werden zu den Spindelpolen gezogen
 - Kinetochoren gehen voran
 - * ziehen die Arme der Chromosomen nach
 - Bewegungsgeschwindigkeit ca. $1 \mu\text{m}$ pro min.
 - Vergleich: \varnothing Zellkern ca. $5\text{--}7 \mu\text{m}$
- *Pol–MT*
 - werden länger
 - gleiten aneinander vorbei
 - * Pole werden voneinander weggestoßen

Telophase

- Tochterchromatiden an den Zellpolen angekommen
- *Kinetochor–Mikrotubuli*
 - werden zunehmend kürzer
 - depolymerisieren
- *Pol–MT*
 - verlängern sich zunächst weiter
 - Pole weichen noch weiter auseinander
 - werden dann bis auf einen Rest abgebaut
- Bildung der Kernhüllen
- Chromatin dekondensiert
- Nucleoli bilden sich

6.3.2 Cytokinese

- Teilung des Cytoplasmas
- beginnt bereits in der späten Ana- oder Telophase
- Zelle schnürt sich senkrecht zur Spindelachse durch
 - kontraktile Ring
 - * aus Actinfasern
 - * Wechselwirkung mit Myosin
- Furche
 - an der Zelloberfläche
 - vertieft sich zunehmend
- Überreste der Spindel
 - können eine Zeitlang erhalten bleiben
 - bis zur Fusionierung der Plasmamembranen
 - vollständige Trennung der Tochterzellen

Spindelbildung (Wehner und Gehring, 1995)

- Unterschiede zwischen Pflanzen, verschiedenen Protozoen und höheren Metazoen
- Organisationszentrum der Mikrotubuli
 - scheinbar nicht ausschließlich Centriolen
 - *Centrosom*
 - * amorphe Masse
 - * mit den Centriolen assoziiert
 - * MTOC
- Centriolen
 - fehlen bei vielen Pflanzen völlig
 - können in mitotischen Tierzellen ohne Beeinflussung der Spindelfunktion zerstört werden
- Kernmembran bei einigen eukaryotischen Einzellern während der Mitose intakt
 - Bsp.: *Dinoflagellaten*
 - Spindel bildet sich außerhalb der Kernmembran
 - Mikrotubuli setzen an äußerer Kernmembran an
 - * über kinetochorähnliche Strukturen mit Centromeren der Chromosomen verbunden
 - Hypothese
 - * Kinetochoren höherer Organismen aus Spezialisierungen der Kernmembran hervorgegangen
- typisch bei Tieren:
 - Centriolen

- Astral–MT
- Kinetochor–MT
- Pol–MT
- Astral–MT
 - Mikrotubuli der Spindel zu Beginn der Kernteilung
 - aus dem entstandenen Reservoir an Tubulineinheiten aufgebaut
 - stehen sternförmig um die Centriolen
- Kinetochor
 - Spindelanheftungsstelle am *Centromer*
 - spezielle, dreischichtige Struktur
- Kinetochor–MT
 - Mikrotubuli, die an den Kinetochoren der Chromatiden ansetzen
 - stehen senkrecht zur Chromosomenachse
 - parallel zu den Pol–MT
- Pol–MT
 - erstrecken sich von einem Pol (*Centriol*) bis über den Spindeläquator hinaus
 - überlappen ein Stück weit mit dem vom anderen Pol ausstrahlenden Pol–MT
- Kinesine
 - MAP's (*Microtubule Associated Proteins*)
 - Motorproteine
 - verschieben Filamente gegeneinander
 - * *sliding-filament-model*, (Gleitfasermodell) (SITTE ET AL., 1998)
 - * vgl. Kap. 2.6, S. 34
- vgl. auch Kap. 6.3.1, S. 81

6.3.3 Meiose

- besondere Reduktionsteilung
- dient der Erhaltung des artspezifischen Chromosomensatzes

Meiose I

- Prophase
 - besonders langes Stadium
 - * Dauer Tage, Monate, bei Primaten Jahre
- 1. Leptotän
 - Chromosomen erstmals als dünnfädige Strukturen sichtbar
 - Replikation bereits erfolgt
 - Chromatiden im LM noch nicht auflösbar
 - Chromosomen

- * mit *Telomeren* (Enden) an innere Kernmembran gebunden
- * zeigen charakteristisches Chromomeren-Muster

2. Zygotän

- beginnt mit Einsetzen der Chromosomenpaarung
 - * *Synapsis*
 - * reißverschlußartig
- Synaptonemalkomplex
 - * bildet sich i. d. R. an den Enden der Chromosomen
 - * beide parallele Chromosomenachsen ca. 100 nm auseinander
 - * zentrales Element
 - zwischen den Chromosomen
 - bisher Struktur und Zusammensetzung unklar
- Bivalent
 - * Homologenpaar
 - * entsteht durch vollständige Paarung der Homologen
 - * nur Paarung homologer DNA-Abschnitte
 - Synapsis beruht letztendlich auf Sequenzhomologie der beiden DNA-Moleküle

3. Pachytän

- Synapsis abgeschlossen
 - * vier Chromatiden erscheinen eng gepaart
- genetische Rekombination
 - * *Crossover, crossing over*
 - * Brechen homologer Chromosomen
 - Nicht-Schwesterchromatiden
 - * können über Kreuz wieder verknüpft werden
- Rekombinationsnodule
 - * lichtmikroskopisch erkennbar
 - * innerhalb des Synaptonemalkomplexes
 - * Auftreten korreliert mit *crossover*
 - Anzahl und Verteilung stimmt mit derjenigen der Rekombinationsergebnisse überein

4. Diplotän

- homologe Chromosomen beginnen sich wieder zu trennen
 - * an den *Chiasmata* noch zusammengehalten
- Chiasma
 - * Überkreuzungsstelle
 - * Ort des *Crossover*
- bei vielen Tieren jetzt vier Chromatiden erkennbar
 - * bilden eine Achse
 - * nach beiden Seiten ausgehende Schleifen
 - *Lampenbürstenchromosom*
 - * jede Schleife in vier Kopien
 - Orte intensiver RNA-Synthese
 - bestehen aus DNA-Faser als Achse
 - DNA mit Transkriptionsprodukten dicht bepackt

- Transkriptionseinheiten entsprechen aktiven Genen
- geht allmählich in *Diakinese* über
- 5. Diakinese
 - RNA-Synthese hört auf
 - Chromosomen beginnen sich zu kondensieren
 - Chiasma und (vier) Chromatiden deutlich sichtbar
- Metaphase
 - Bivalente ordnen sich in der Äquatorialebene
 - Kinetochoren nur auf *einer* Seite der Schwesterchromatiden gebildet
 - Kinetochorfasern richten sich nur gegen einen Spindelpol
 - Centromeren der Bivalente noch ungeteilt
- Anaphase
 - Centromeren der Bivalente teilen sich
 - von jedem Schwesterchromosom je *zwei* Chromatiden zu unterschiedlichen Polen gezogen
 - wichtiger Unterschied zur *Mitose* (Kap. 6.3.1, S. 81)
 - Kinetochoren beidseitig ausgebildet
 - Schwestercentromere trennen sich
 - je *ein* Chromatid wandert zu den Polen
- Telophase
 - vgl. Mitose: Kap. 6.3.1, S. 81
- Ausbildung der Kernmembranen
- Cytokinese

Meiose II

- unterscheidet sich im Mechanismus nur wenig von normaler Mitose
- in der kurzen Interphase *keine* DNA-Synthese
 - Chromosomen aus *zwei* Chromatiden
- Prophase
 - Chromosomen aus *zwei* Chromatiden
 - * hängen am Centromer zusammen
- Metaphase
 - Kinetochoren
 - * bilden sich auf *beiden* Seiten des Centromers
 - wie bei der Mitose
 - * Ansatzstellen der Kinetochorfasern
- Anaphase
 - Centromeren trennen sich

- Chromatiden werden in entgegengesetzter Richtung zu den Polen gezogen
- Resultat
 - vier haploide Zellen
 - * differenzieren sich zu Geschlechtszellen

6.4 Replikation des genetischen Materials

Literatur BÖRNER (2000), (VOET und VOET, 1995, S. 1020ff.)

6.4.1 semikonservative Replikation

6.4.2 Okazaki–Cairns–Modell

6.4.3 An der Replikation beteiligte Proteine

6.4.4 Eukaryoten: allgemeiner Ablauf, Replikation der Telomer–DNA

6.5 Transkription — differenzielle Genexpression

Literatur (CZIHAK ET AL., 1996, S. 181ff.), (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 63ff., S. 142ff. (Regulation))

6.5.1 Richtung des Informationsflusses

1. Hauptsatz der Molekularbiologie, Zentrales Dogma

*DNA directs its own replication and its transcription to RNA which, in turn, directs its translation to proteins.*³

- “zentrales Dogma”⁴
- CRICK (1958)

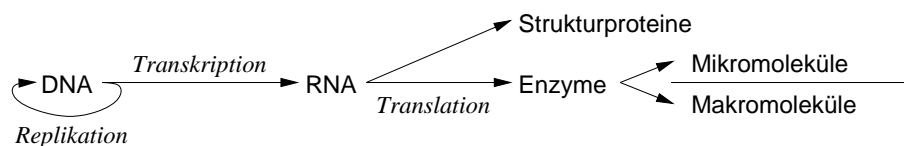


Abbildung 6.4: 1. Hauptsatz der Molekularbiologie (CRICK, 1958): Der Fluß genetischer Information ist nur von DNA zu DNA oder von DNA über RNA zum Protein möglich. Aus CZIHAK ET AL. (1996)

³nach VOET und VOET (1995)

⁴The peculiar use of the word “dogma” one definition of which is a religious doctrine that the true believer cannot doubt, stemmed from a misunderstanding. When Crick formulatet the central dogma, he was under the impression that dogma meant “an idea for which there was no reasonable evidence.” (VOET und VOET, 1995)

2. Hauptsatz der Molekularbiologie

Eine umgekehrte Informationsübertragung ist nur von RNA auf DNA, nicht von Proteinen auf RNA möglich.

DNA \rightleftharpoons RNA \rightarrow Proteine

- notwendig geworden durch die Entdeckung der Reversen Transkriptase
 - *reverse transcriptase*
 - TEMIN, H. AND D. BALTIMORE (1970)

The discovery of reverse transcriptase caused a mild sensation in the biochemical community because it was perceived by some as being heretical to the central dogma of molecular biology. There is, however, no thermodynamic prohibition to the reverse transcriptase reaction; in fact, under certain conditions, Pol I can likewise copy RNA templates. (VOET und VOET, 1995)

Kapitel 7

Proteinbiosynthese und Endomembransystem

7.1 Ribosomen

- Genese
 - Eukaryoten:
 - * Nucleolus Bildungs- und Sammelort von Präribosomen
 - * s. 13.3.1, S. 126
- Klassifizierung
 - 80S-Ribosomen
 - * Cytoribosomen
 - * in Eukaryoten
 - * 30 nm
 - * 60S/40S
 - 70S-Ribosomen
 - * Plastiden: 20
 - * Mitochondrien: 15–20
 - * Prokaryoten: 20–24
 - * 50S/30S
 - “S-Zahl”
 - * SVEDBERG-*Einheit*
 - * wird mit der Ultrazentrifuge ermittelt
 - * Sedimentationsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zentrifugalbeschleunigung
 - * Dimension: $1\text{S} \stackrel{\Delta}{=} 10^{-13}\text{s}$

7.1.1 Bau

- Aufbau aus kleiner und großer Untereinheit (UE)
- kleine UE
 - bindet mRNA und tRNA
- große UE

- katalysiert Ausbildung der Peptidbindung zwischen den AS
- Bausteine der UE
 - rRNA
 - ribosomale Proteine
- nicht von Membran umgeben
- spiralförmige Struktur (BLEISS, 1999b) (der Untereinheiten)
- Lebensdauer eines Ribosoms: ca. 6h

7.1.2 Funktion

- Organell der Bioproteinsynthese bei Pro- und Eukaryoten
- Polyribosomen
 - viele Ribosomen
 - an einzelnes mRNA-Molekül gebunden
 - eigentliches Organell der Proteinbiosynthese
- in Eukaryoten Unterschiede
 1. membrangebundene Polyribosomen (ER-gebunden)
 - Synthese von Proteinen und Glykoproteinen
 - * der Membranen des ER selbst
 - * des Golgi-Apparates
 - * der Lysosomen
 - * der Plasmamembran
 - * der extrazellulären Matrix
 - Synthese von Sekretproteinen
 - * werden aus der Zelle ausgeschieden
 2. freie Polyribosomen (frei im Cytosol)
 - Synthese von
 - * löslichen Proteinen des Cytosols
 - * membranassoziierten Proteinen
 - auf der *cytoplasmatischen* Seite an die Membran gebunden
 - * Proteine der Peroxisomen
 - * mitochondriale Proteine
 - Anteil der in der DNA im Zellkern codierten Proteine
- zwei wichtige Wege der Polysomen
 1. Cytosol
 2. rER
- Unterteilung der Polysomen
 - mit Signalsequenz am N-terminierten Ende
 - * Synthese am rER
 - *vektorielle Translation*

- ohne Signalsequenz
 - * mit topogener Sequenz
 - Mitochondrien
 - Plastiden
 - Zellkern
 - Microbodies
 - * ohne topogene Sequenz

7.2 Proteinbiosynthese

7.2.1 Übersicht

Literatur (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 12ff.; S. 68ff.), (CZIHAK ET AL., 1996, S. 186ff.), (JACOB ET AL., 1994, S. 460ff.)

- Aminosäuresequenz
 - bestimmt nicht nur Struktur des Proteins
 - wichtig für Entscheidung, wohin das Protein transportiert wird
 - Signalsequenz
 - topogene Sequenz
 - * Voraussetzung für Aufrechterhaltung der Kompartimentierung

Proteinsynthese an freien Ribosomen (Wehner und Gehring, 1995)

- Ribosomen bewegen sich relativ zur mRNA in 5'–3'–Richtung
- Proteinsynthese
 - beginnt am Aminoende
 - schreitet Richtung Carboxylende fort
- Termination
 - mRNA, Ribosomen und Protein dissoziieren
 - Ribosom zerfällt in große und kleine Untereinheit

Proteinsynthese an membrangebundenen Ribosomen (Wehner und Gehring, 1995)

- Proteinsynthese beginnt frei im Cytoplasma
 - Polymerisierung der ersten etwa 70 Aminosäuren
 - große Ribosomenuntereinheit bindet wachsende Polypeptidkette
 - Synthese des Signalpeptids
 - * Andockstelle für Signalerkennungspartikel
 - * ca. 30–40 Aminosäuren durchspannen die große Ribosomenuntereinheit
- Signalerkennungspartikel (SRP)
 - *signal recognition particle*
 - wird an SRP–Rezeptor in der Membran des ER gebunden
 - spezifische Bindung des Ribosoms an die ER–Membran

- besteht aus sechs Proteinen und einem RNA-Molekül
 - * RNA: 7SL-RNA (BÖRNER, 2000)
- löst sich nach erfolgtem Andocken des Ribosoms an die Membran (BÖRNER, 2000)
 - * kann wiederverwendet werden
- Signalpeptid
 - lipophil
 - dringt in die Membran ein
 - * nicht bekannt, ob direktes Durchdringen aufgrund der Struktur des Signalpeptids oder durch Proteinkanal
- SRP und Rezeptor dissoziieren
 - können neuen Bindungszyklus beginnen
- Ribosom
 - bleibt über wachsende Polypeptidkette mit der ER-Membran verbunden
- Signalpeptid
 - wird im Lumen des ER abgespalten
 - * proteolytisch
 - * durch Signalpeptidase
- Rest des Polypeptids
 - mit neuem Aminoende
 - wird ins Lumen des ER hineinsynthetisiert
 - *vektorielle Translation*
 - und glykolysiert
- Verankerung des Proteins in der ER-Membran
 - durch helikale Transmembrandomäne

Signalpeptid

- führt zur Bindung der Ribosomen an die Membran des ER
- im zu synthetisierenden Protein selbst enthalten
- häufig am Aminoterminus des Proteins lokalisiert
 - hier Beginn der Translation
- ca. 16–30 Aminosäuren
 - einige stets lipophil
 - andere stets positiv geladen
 - sonst kaum Sequenzhomologien
- fehlt dem reifen Protein
 - wird beim Translationsvorgang proteolytisch abgespalten
- *Präproteine*
 - Proteinvorläufer, die das abspaltbare Signalpeptid noch aufweisen

Glykolysierung

1. N-gekoppelte Glykolysierung

- auf der Lumenseite des **ER**
- kurze Kohlenhydratseitenketten
 - bestehen aus drei Zuckern
 - * N-Acetylglucosamin
 - * Mannose
 - * Glucose
 - vorfabriziert
 - werden noch während der Proteinsynthese übertragen
 - * Zielsequenz: Asp-X-Ser/Thr
- Hemmung
 - durch Tunicamycin

2. O-gekoppelte Glykolysierung

- beginnt erst im **Golgi-Apparat**
- Zucker entweder an Serin- oder Threoninreste im Protein gebunden

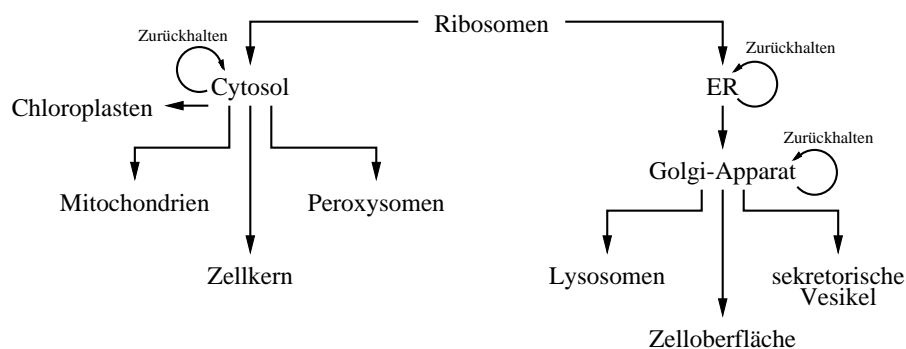


Abbildung 7.1: Proteinsynthese und Kompartimentierung, nach (BLEISS, 1999b)

7.2.2 Detaillierte Darstellung der Translation (Proteinsynthese)

- (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 68ff.)
- Adaptorhypothese (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - *adaptor hypothesis*
 - CRICK 1955 (VOET und VOET, 1995)
 - zur Erklärung des Übersetzungsvorganges von Nucleinsäure-Sequenz in Aminosäure-Sequenz
 - auf Basis rein theoretischer Überlegungen entwickelt
 - Inhalt der Hypothese
 - * Aminosäuren binden nicht direkt an Nucleotide des entsprechenden Codons
 - * Adaptormolekül stellt spezifische Bindung an das Codon her
 - enthält Nucleotide, die sich mit dem Codon über H-Brücken paaren können

- Erkennungsmechanismus über Basenpaarung
- * Enzym, das die Aminosäure an den entsprechenden Adaptor bindet
 - hochgradig spezifisch
- experimenteller Befund
 - * Adaptormolekül
 - *transfer-RNA* (tRNA)
 - * spezifisches Enzym
 - Aminoacyl-tRNA-Synthetasen
- Wobblehypothese (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - *wobble hypothesis*
 - engl. *wobble*, wackeln
 - CRICK
 - zur Erklärung der Degeneration des Genetischen Codes (VOET und VOET, 1995)
 - * *genetic code degeneracy*
 - * viele tRNAs binden an zwei oder drei unterschiedliche Codons
 - * *isoaccepting tRNAs*
 - unterschiedliche tRNAs, die für die gleiche Aminosäure codieren
 - Basenpaarung des dritten Nucleotids eines Codons weniger spezifisch als diejenige der ersten beiden
- Ort der Translation
 - an Ribosomen
 - * vgl. Kap. 7.1, S. 89
 - im Cytoplasma
 - Prokaryota
 - * Transkription und Translation eng verbunden
 - * Ribosomen beginnen bereits vor Vollendung des RNA-Transkriptes mit der Translation
 - Eukaryota
 - * Transkription und Translation streng getrennt
 - * Transkription immer im Zellkern
 - * mRNA wird vom Kern ins Cytoplasma transportiert
 - Mitochondrien und Plastiden
 - * eigene Synthesemaschinerie
 - * der der Prokaryota ähnlicher als der der Eukaryota
- Richtung (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - vom Amino- zum Carboxylende

Initiation (Wehner und Gehring, 1995)

- Startsignal
 - Initiatorcodon AUG
 - codiert für Methionin

- spezielle Initiator-tRNA^{Met}
 - bindet im Ribosom an P-Bindungsstelle
 - übrige tRNA bindet an A-Bindungsstelle
- Initiationskomplex
 - Bestandteile
 - * mRNA
 - * kleine Ribosomenuntereinheit
 - * beladene Initiator-tRNA
 - Voraussetzung für die Bildung
 - * Initiationsfaktoren
 - Proteine
 - erforderlich zur Bildung des Initiationskomplexes
 - * Guanosintriophosphat (GTP)
 - bindet an große Ribosomenuntereinheit
 - * Hydrolyse des GTP zu GDP
 - * Initiator-tRNA besetzt P-Bindungsstelle
 - Codon-Anticodon-Paarung
 - richtiger Leseraster für die mRNA gegeben
- Beginn der Elongation

Elongation (Wehner und Gehring, 1995)

1. Bindung der entsprechenden Aminoacyl-tRNA
 - Codon-Erkennung
 - durch Elongationsfaktor
 - Protein
 - nicht permanent mit dem Ribosom gebunden
 - Bindung an die Aminoacyl-tRNA-Bindungsstelle
 - Energiebereitstellung durch Hydrolyse von GTP zu GDP
2. Bildung der Peptidbindung
 - durch Peptidyltransferase
 - integraler Bestandteil der großen Ribosomenuntereinheit
3. Translokation
 - (a) unbeladene tRNA verläßt P-Bindungsstelle
 - (b) Peptidyl-tRNA wird von der A- auf die P-Stelle verschoben
 - (c) mRNA verschiebt sich um drei Basen
 - mindestens ein weiterer Elongationsfaktor beteiligt
 - benötigt GTP als Energiequelle

Termination (Wehner und Gehring, 1995)

- an Stopcodons
 - UAA, UGA, UAG
 - normalerweise keine tRNA-Moleküle mit entsprechenden Anticodons
 - * Ausnahme: sog. *Nonsense-Suppression*
 - Stopcodons werden von Terminationsfaktoren erkannt
- Bindung eines Terminationsfaktors
 - an das Stopcodon
 - aktiviert Peptidyltransferase
 - * hydrolysiert Bindung zwischen tRNA und Polypeptid
 - Polypeptid löst sich vom Ribosom
- Ribosom dissoziiert in seine beiden Untereinheiten

7.2.3 Proteinmodifikationen nach der Translation (Wehner und Gehring, 1995)

- Abspaltung einer oder mehrerer Aminosäuren am Aminoende
 - durch Aminopeptidase
 - nicht alle Proteine beginnen mit Methionin
- Synthese von Vorläuferproteinen mit nachfolgender Spaltung
 - Beispiele
 - * Proinsulin → Insulin
 - * Signalpeptid (16–30 AS) bei Membranproteinen
- Bildung von Disulfidbrücken
 - S–S
 - durch Oxidation zweier Cysteingruppen
- Modifikation bestimmter Aminosäuren
 - Beispiele
 - * Hydroxylierung von Prolin und Lysin
 - * Phosphorylierung von Serin, Threonin, tyrosin
 - * Acetylierung von Lysin
- Glykolysierung
 - Bindung von Zuckerketten an bestimmte Aminosäuren (Asp, Ser, Thr)
 - Glykoproteine
- Bindung prosthetischer Gruppen und Coenzyme
 - für die Enzymfunktion unerlässlich

7.2.4 Proteintransport (Börner, 2000)

7.2.4.1 Cotranslationaler Transport

Transport in das ER

- Unterschied zu anderen Proteintransporten
 - membrangebundene Ribosomen

7.2.4.2 Posttranslationaler Transport

posttranslational targeting; Transport cytosol-synthetisierter Proteine

Kapitel 8

Extrazelluläre Matrix und pflanzliche Zellwände

Übersicht

1. Extrazelluläre Matrix tierischer Zellen

- Einführung in den Bau tierischer Gewebe
- Bau der tierischen Extrazellulären Matrix

2. Pflanzliche Zellwand

- Bau
- Genese

Extrazelluläre Matrix (ältere Definition): Abscheidungen des Protoplasten von verschiedener Dicke und Beschaffenheit, die u. a. der Formgebung der Zellen bei Pflanzen, Pilzen und vielen Bakterien dienen und insbesondere bei tierischen Zellen Bindegewebe stabilisieren.

Zusammensetzung der extrazellulären Matrix

- Tiere
 - Proteine
 - Glykoproteine
- Pflanzen
 - Polysaccharide (90%)
 - Proteine (10%)

8.1 Extrazelluläre Matrix tierischer Zellen

8.1.1 Kurze Einführung in den Bau tierischer Gewebe

- Verbindung von extrazellulärer Matrix und Cytoskelett über Transmembranproteine

Klassifizierung tierischer Gewebe

1. Epithelgewebe und Abkömmlinge
2. Gewebe mit Interzellulärsubstanz
 - extrazelluläre Matrix
3. Muskelgewebe
4. Nervengewebe

Merkmale von Zellen mit extrazellulärer Matrix (Bleiß, 1999b)

- rER und Golgi-Apparat stark ausgeprägt
- endochromatische Kerne
- gut ausgebildeter Nucleolus

8.1.2 Bau der tierischen Extrazellulären Matrix**Bestandteile (Wehner und Gehring, 1995)**

1. Proteine

- Kollagen, Elastin, Fibronectin, Laminin
- in wasserreiches Gel aus Polysacchariden und Proteoglykanen eingebettet
 - amorph-gallertige, wasserreiche Grundsubstanz (CZIHAK ET AL., 1996)
- Details s. u.

2. Polysaccharide

- z. B. Hyaluronsäure
 - unverzweigte Kette mehrerer tausend Zuckermoleküle
 - alternierend N-Acetylglucosamin und Glukuronsäure
 - gehört zu den Glykosaminoglykanen
- *Glykosaminoglykane*
 - GAGs (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
 - * neue Bezeichnung für Mucopolysaccharide
 - unverzweigte Polysaccharide
 - aus repetierten Disacchariden aufgebaut

3. Proteoglykane

- serinreiche Polypeptidkette
- mit Glykosaminglykanseitenketten
 - machen bei Knorpelproteoglykanen 90–95% des mehr als 10^6 D erreichenden Molekulargewichtes aus
- sehr hydrophile, große Molekülkomplexe ($M_r > 10^7$) (CZIHAK ET AL., 1996)
- aus Protein- und Heteroglykaneinheiten aufgebaut (CZIHAK ET AL., 1996)
- *Proteoglykan-Aggregat* (CZIHAK ET AL., 1996)
 - 1 μm große, büschelige Struktur (Abb. (CZIHAK ET AL., 1996) 1.173)
 - Zentralstrang aus Hyaluronsäure
 - an diesem seitlich abstehend ca. 40 Proteoglykanmoleküle aufgereiht
 - *Proteoglykanmolekül*
 - * 0,3 μm lange Polypeptidkette
 - * trägt über 100 seitlich abstehende, kovalent gebundene, saure Heteroglykanketten

Proteine der extrazellulären Matrix

- Kollagene (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - stellen größten Anteil der extrazellulären Matrixproteine
 - bei Säugetieren ca. 25% des gesamten Proteingehalts
 - mindestens 12 verschiedene Typen
 - * werden von verschiedenen Genen codiert
 - Synthese der Kollagenpolypeptidketten
 - * im rauen ER
 - * zunächst Synthese sog. Pro- α -Ketten
 - weisen Signalpeptid auf
 - bestehen zum größten Teil aus der Aminosäuresequenz (Gly-Pro-X)_n
 - schwach gewundene Schraubenstruktur der Polypeptidkette aufgrund der Besonderheiten von Prolin
 - * je drei α -Ketten zu Tripelhelix verdrillt
 - * Verknüpfung über Disulfidbrücken
 - * Sezernierung in extrazellulären Raum
 - * Abspaltung der nichthelikalen Enden der Polypeptide durch spezielle Proteasen
 - ermöglicht die Polymerisation der Tripelhelices zu Kollagenfasern
 - Kollagenfasern
 - * Länge: viele μm
 - * reißfeste, flexible Fibrillen (CZIHAK ET AL., 1996)
 - * verleihen Geweben Elastizität und Festigkeit
- Elastin (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - bestimmt wesentlich die Elastizität der extrazellulären Matrix
 - kreuzvernetzt
 - Knäuelstruktur
 - * kann sich nach Streckung wieder gummiartig zusammenziehen
- Fibronectin (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - faserbildendes Glykoprotein
 - besteht aus zwei ähnlichen Polypeptiduntereinheiten
 - * je 250 kD
 - * durch Disulfidbrücken verknüpft
 - kann durch partielle Proteolyse in verschiedene Domänen gespalten werden
 - * binden spezifisch an andere Komponenten der extrazellulären Matrix
 - Kollagen
 - Heparin
 - Fibrin (entsteht bei der Blutgerinnung)
 - Rezeptoren in der Plasmamembran von Zellen
 - dient als Substrat bei
 - * Adhäsion von Zellen an die Unterlage bzw. extrazelluläre Matrix
 - * Zellwanderung

- Zellerkennungsregion scheint im wesentlichen aus dem Tetrapeptid Arg–Gly–Asp–Ser zu bestehen
- Fibronectinrezeptor auf der Zelloberfläche
 - * besteht aus Glykoproteinkomplex
 - * gehört zur “Familie” der *Integrine*
 - Transmembranproteine
 - stellen Verbindung zwischen extrazellulärer Matrix und Cytoskelett her
 - binden auf extrazellulärer Seite an Fibronectin
 - auf der cytoplasmatischen Seite über das Protein Talin mit Actinfilamenten verbunden
 - * trägt zur Steuerung der Genaktivität im Zellkern bei
 - Produktion spezifischer mRNA (CAMPBELL, 1997)
 - * überträgt möglicherweise mechanische Reize aus der extrazellulären Matrix auf das Cytoskelett (CAMPBELL, 1997)
 - Cytoskelett löst seinerseits Produktion chemischer Signalsubstanzen aus
 - Signalsubstanzen übermitteln Information an Zellkern
- Fibronectinfasern außerhalb der Zelle parallel zu den Actinfilamenten innerhalb des Cytoskeletts angeordnet
- Beeinflussung von
 - * Adhäsion der Zellen an das Substrat
 - * Zellwanderung
 - * Morphologie der Zelle
- Hinweise auf Beeinflussung der Differenzierung und Teilung der Zellen durch die extrazelluläre Matrix
- extrazelluläre Matrixproteine von Bedeutung für (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - Struktur der Gewebe
 - Zelladhäsion
 - Zellwanderung
 - Differenzierung

Basallamina (Wehner und Gehring, 1995)

- spezielle Form der extrazellulären Matrix
- Funktion
 - grenzt Epithelzellen gegen das Bindegewebe ab
 - umschließt Muskelzellen
 - umhüllt im Rahmen der Myelinscheide Nervenzellen
- wird von den auf ihr sitzenden Zellen sezerniert
- besteht hauptsächlich aus Kollagen (Typ IV), Laminin und Proteoglykanen
- *Laminin*
 - Glykoprotein
 - dient zur Verankerung von Epithelzellen
 - weist (ähnlich wie Fibronectin) verschiedene Domänen auf

- * binden an verschiedene Rezeptoren und andere Komponenten der extrazellulären Matrix
- enthält (ebenso) Zellerkennungsregion Arg–Gly–Asp–Ser
- Aufgaben der Basallamina
 - Filter: im Glomerulum¹ der Niere
 - * reguliert Passage von Stoffen in den Urin
 - Barriere: in Epithelien
 - * verhindert Eindringen von Fibroblasten
 - * erlaubt Zellen des Immunsystems Durchtritt
- Basallamina kann auch heterogen strukturiert sein
 - spezielle Differenzierung an der neuromotorischen Synapse (Kontaktstelle zwischen Nerv und Muskel)
 - extrazelluläre Matrix spielt wahrscheinlich während der Entwicklung auch beim Erkennungsmechanismus zwischen Nerven– und Muskelzellen eine wichtige Rolle²

Inkrustation (Czihak et al., 1996)

- dient zur Verfestigung der Interzellulärsubstanz
- kann zur Erstarrung des ganzen Gewebes führen
 - Hartsubstanzen der Knochen und Zähne, Schalenbildungen
- Knochen, Dentin und Zahnschmelz
 - Einlagerung anorganischer Materialien in Form winziger Kristallite zwischen die Kollagenfibrillen
 - v. a. Hydroxylapatit
 - * komplexes Calciumphosphat
 - * $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$
 - in anderen Fällen überwiegend Calciumcarbonate oder –silikate
- Cuticulen der Arthropoden
 - weitgehend wasserundurchlässig
 - Chitin charakteristischer Bestandteil
 - besonders bei höheren Krebsen Inkrustierung mit Calciumsalzen

8.2 Die pflanzliche Zellwand — eine besondere Form der extrazellulären Matrix

8.2.1 Bau

Mittellamelle

- Kittschicht

¹Blutkapillarknäuel im *Malpighi-Körperchen* der Wirbeltiere (WEHNER und GEHRING, 1995)

²Auswachsen von Axonen: komplexe Navigationsprozesse, die im Einzelnen noch nicht verstanden sind (WEHNER und GEHRING, 1995), vgl. auch1 (RONACHER, 1999)

- geht aus der Zellplatte hervor
 - plastisch dehnbar
- paßt sich dem Zellwachstum an

Primärwand

- plastisch dehnbar
 - paßt sich dem Zellwachstum an
- echtes Wachstum
- *Apposition*
 - ältere Wandlamellen werden gedehnt
 - * werden lockerer und dünner
 - Protoplast lagert neue Wandlamellen von innen her ab
 - Anteil an Gerüstsubstanz (Cellulose, bei vielen Pilzen Chitin) steigt von 5% auf über 30% des Trockengewichtes
 - schließlich Blockierung jeder weiteren Expansion des Protoplasten
 - *Saccoderm*
 - nicht mehr plastisch dehnbar
 - nur noch elastisch verformbar
 - stabiles Endstadium der Primärwand
- drastische Änderung von Feinbau und Zusammensetzung mit der Apposition der sekundären Wandschichten auf das Saccoderm

cellulosereiche Sekundärwände

- v. a. bei Zellen der Festigungsgewebe und Wasserleitbahnen
- auch bei Haarzellen (Baumwolle)
- Übergangslamelle (S_1) erste Schicht
- Hauptschicht (S_2)
 - massiv, oft über 30 Lamellen stark
 - besonders cellulosereich
- Tertiärschicht (S_3)
 - chemisch besonders resistent
 - abweichende Textur
 - eventuell Wurzelschicht apponiert
- Mittellamelle und Saccoderm bleiben erhalten
- Zellen nicht mehr wachstumsfähig
 - Sekundärwandbildung stets Einschränkung des Zellumens
 - * kann zum Tod des Protoplasten führen

- * wesentliche Funktion dieser Zellen im Bauplan des Gesamtorganismus ohnehin durch leblose Zellwand erfüllt
- cellulosereiche Sekundärwände wesentlich fester als Primärwände
 - Gerüstsubstanz überwiegt
 - Füllmaterial rigider
 - gallertige Pectine durch resistente Hemicellulosen ersetzt
 - * binden Gerüstfibrillen relativ fest aneinander
 - *Verholzung*
 - * Grundsubstanz weitgehend durch *Lignin* verdrängt
 - entsteht als echtes Polymerisat aus aromatischen Monomeren in der Zellwand selbst
 - *Inkrustation*
 - Inkrustation** Einlagerung von Stoffen in ein Cellulosegerüst
 - * zuletzt Cellulosegerüst fest in starr-amorphes Lignin einpolymerisiert
 - ähnliche Festigkeitseigenschaften wie bei Fiberglas

cellulosefreie Seitenwände

- *Akkrustation* statt Inkrustation
 - Anlagerung cellulosefreier Schichten an das Saccoderm
- typisch an mit der Luft in Kontakt stehenden Oberflächen der Pflanzen
 - Cuticula
 - * zartes Häutchen
 - * überzieht Außenseite der Epidermiszellen
 - Suberinschichten
 - * funktionell analoge Sekundärwände in Korkzellen
 - Cutin und Suberin chemisch nahe verwandt
 - * entstehen durch Polykondensation aus Fettsäuren
 - lipophil
- Steigerung der Wasserundurchlässigkeit durch lamellenweise Einlagerung extrem hydrophober Wachsmoleküle
 - Suberin- und Cutinschichten sollen v. a. unkontrollierten Wasseraustritt aus der Pflanze unterbinden

andersartige akkrustierte Sekundärwände

- Zellwände der Sporen von Gefäßkryptogamen
- Zellwände der Pollen von Samenpflanzen
- bestehen aus zwei Schichten
 - *Endospor, Intine*
 - * innere Schicht
 - * Struktur einer cellulose- und pectinhaltigen Primärwand
 - entsteht bei der Pollenreifung aber als letzte Wandschicht

- *Exospor, Exine*
 - * akkrustiert
 - * enthält keine Cellulose
 - * besteht aus Polymerisat lipidartiger Substanzen (*Sporopollenin*)
 - * *Sporopollenin*
 - unter nicht-oxidativen Bedingungen äußerst haltbar
 - Exine verschiedener Pflanzenarten weisen unterschiedliche Skulpturen auf
 - in Seetonen, Hochmoortorfen, Braunkohlelagern u. ä. zahlreiche Exinenfunde
- *Pollenanalyse*

8.2.2 Genese

- Zellwand erfüllt wichtige Funktionen bei Zellwachstum und Zellteilung
- bis heute kein eindeutiges Modell der pflanzlichen Zellwand
 - Grund: Bestandteile strukturell schwer zugänglich
- Ebene der Zellteilung durch Cytoskelettelemente festgelegt
 - *Zellplatte*
- Genese
 - Interphase
 - * corticale MT + AF
 - Praeprophase
 - * Praeprophaseband (MT)
 - * keine AF an der Kontaktstelle des Praeprophasebandes mit der Zellwand
 - * verschwindet in der Prophase
 - * Ort der Zellplatte
 - Spindelapparat der Praemetaphase/Metaphase
 - * aus MT und AF
 - Telophase
 - * Zellplatte
 - * Phragmoplast (MT + AF)

Kapitel 9

Zellwand der Prokaryota

Literatur

Übersicht

- allgemeine Charakteristika der Eubacteria
 - Vorkommen von D-Aminosäuren
 - * Alanin, Glutaminsäure
- 1. Gram-positive Eubacteria
 - relativ einfacher Zellwandaufbau
 - im Vergleich zu Gram-negativen
 - stoffliche Zusammensetzung
 - mehrschichtige Peptidoglykanstruktur (90%)
 - eingelagerte Teichonsäuren
 - hohe Artspezifität bezüglich
 - Querverbindung der Tetrapeptidketten
 - Aminosäurebausteine
 - Teichonsäuren
 - kettenförmige Makromoleküle aus Glycerol- oder Ribitolphosphat
 - teils D-Alanin oder Glucose als Substituenten
 - mit der Zellmembran und dem Peptidoglykan verbunden
 - reichen über die Wandoberfläche hinaus
 - haben Antigen-Eigenschaften
 - Funktionen (vermutlich)
 - * u. a. Bildung von Kationen (?)
- 2. Gram-negative Eubacteria
 - komplexere Wandstruktur
 - (a) meist einschichtige Peptidoglykan-Schicht
 - (b) **äußere Membran**
 - Peptidoglykan
 - relativ einheitlich aufgebaut
 - typisch Tetrapeptidkette aus L-Alanin, D-Glutaminsäure, Meso-Diaminopimelinsäure (m-DMP) und D-Alanin

- endständiges D-Ala-Molekül immer mit der m-DMP der benachbarten Tetrapeptidkette verbunden
- charakteristischer Baustein
 - **Meso-Diaminopimelinsäure** (m-DMP)
 - * Vorstufe des Lysins
- periplasmatischer Raum
 - zwischen Peptidoglykanschicht und Membranen
 - enzymatischer Reaktionsraum
 - * Enzymmoleküle hier fixiert
 - * Zugang durch Substanzen von außen und innen
 - * Funktionen
 - Inaktivierung von Antibiotika
 - Zusammenbau von Monomeren aus dem Zellinneren
 - Rezeptoren für chemotaktische Reize und deren Weitergabe an den Geißelapparat
- äußere Membran
 - Aufbau weicht von dem der Cytoplasmamembran ab
 - nach innen gerichtete Schicht
 - * im wesentlichen aus Phospholipiden
 - äußere Schicht
 - * aus Lipopolysacchariden (LPS)
 - stammspezifisch
 - wichtig bei Erkennungsreaktionen zwischen Krankheitserreger und Wirt

3. Archaea

- viele Besonderheiten
- *kein* Peptidylglykan (Muramin)
- Details vgl. Kap. 3.11.3, S. 51

-

Kapitel 10

Plastiden

Literatur

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 149ff.), (SITTE ET AL., 1998, S. 104ff.), (JACOB ET AL., 1994, S. 63ff.)

Übersicht

1. Strukturtypen und Entwicklung der Plastiden
2. Feinbau des Chloroplasten
3. Plastiden als semiautonome Systeme
4. Bewegungen von Chloroplasten
5. Funktion von Chloroplasten
6. Evolution

10.1 Strukturtypen und Entwicklung der Plastiden (Czihak et al., 1996)

1. Proplastiden

- formveränderlich
- einfacher gebaut als Chloroplasten
- nicht-pigmentierte Vorstufen
- für Meristemzellen charakteristisch
- v. a. bei höheren Pflanzen
- wachsen heran zu:
 - (a) pigmentlosen Leukoplasten
 - (b) Chloroplasten
 - v. a. in jungen Sproß- und Blattzellen

2. Leukoplasten

- gewöhnlich in Wurzel- und Epidermiszellen
- Sonderformen
 - Amyloplasten
 - * Stärke-speichernd
 - Elaioplasten
 - * ölspeichernd

- Proteinoplasten
 - * enthalten Proteinkristalle

3. Chloroplasten

- Entwicklung aus Proplastiden erfordert Licht
 - bei den Angiospermen, insbesondere den Monokotylen
- bei Lichtmangel Bildung von Hemmformen
 - Etioplasten

4. Etioplasten

- Hemmformen
- bei Lichtmangel gebildet
- Prolamellarkörper
 - bestehen aus verzweigten Mikrotubuli (MT)
 - * mit kristallgitterartiger Regelmäßigkeit angeordnet
 - enthalten Vorstufen von Chlorophyll a
 - * Prochlorophyllid a, Prochlorophyll a
- Umwandlung in Chloroplasten
 - minimale Lichtenergien
 - * Oxidation zum Chlorophyll(id) a
 - * Prolamellarkörper wandelt sich in erste Thylakoide um
 - häufig perforiert
 - energiereiches Blaulicht
 - * weitere Thylakoidbildung und Chlorophyllsynthese

5. Chromoplasten

- enthalten kein Chlorophyll
- durch Carotine und Xanthophylle gelb, orange oder rot gefärbt
- Beispiele
 - Löwenzahnblüte
 - Möhrenwurzel
 - Tomatenfrucht
- Feinstruktur variiert stark
 - Membranen treten gewöhnlich zurück
 - häufig Pigmente in Plastoglobuli oder Tubuli konzentriert
 - gelegentlich Bildung von Carotinkristallen (Kulturmöhre) oder carotinhaltigen Membransystemen (gelbe Narzisse)
- Aufgabe
 - Tieranlockung für Pollen-, Samen- und Fruchtausbreitung
- Entstehung
 - im Gegensatz zu Gerontoplasten i. allg. blaßgrünen Jungchloroplasten
 - * enthalten erst wenige Thylakoide
 - oder aus Proplastiden bzw. Leukoplasten
 - meist nicht aus voll ausgebildeten Chloroplasten

6. Gerontoplasten

- seneszent, funktionslos
- Entstehung
 - durch Umwandlung aus Blattchloroplasten
 - im Herbstlaub
 - durch katabole Prozesse beherrscht
 - * v. a. Abbau von Proteinen, Stärke und Chlorophyll
 - * mehr oder weniger großer Teil der Chloroplastencarotinoide bleibt zurück
- Proplastiden, Leuko- und Chloroplasten beliebig ineinander umwandelbar
 - unter geeigneten Bedingungen
 - gilt mit Einschränkungen auch von Chromoplasten
- Xanthophyllester
 - *Farbwachse, Sekundärcarotinoide*
 - charakteristisch für Chromo- und Gerontoplasten
 - fehlen in funktionstüchtigen Chloroplasten
 - Entstehung
 - * durch Veresterung von Xanthophyllen¹ mit Fettsäuren

10.2 Feinbau des Chloroplasten (Czihak et al., 1996)

- komplexe Thylakoidstruktur
 - mit Grana- und Stromapartien
- einzelne Thylakoide kommunizieren untereinander
 - besonders stark in Grana
- zwei Typen
 1. *“granulärer”* Chloroplast
 2. *“homogener”* Chloroplast
- granuläre Chloroplasten
 - bei allen “Höheren Pflanzen”
 - * incl. meiste Moose und Farne
 - * gewöhnlich bei Grünalgen
 - Gliederung in Grana- und Stromabereiche
- homogene Chloroplasten
 - besonders im Bereich der Algen
 - * Ausnahme: Grünalgen (s. o.)
 - werden in voller Länge durchzogen von
 1. Einzelthylakoiden
 - * Rotalgen
 2. Thylakoidpaaren

¹Carotinoide mit OH-Gruppen

- * Cryptophyten
- 3. Thylakoidtripletts
 - * alle übrigen Formen einschließlich *Euglena*
- auch physiologisch von den granulären Chloroplasten verschieden
 - * Thylakoide enthalten kein Chlorophyll b
 - Ausnahme: *Euglena*
 - * Produkte der Photosynthese
 - der Stärke chemisch verwandt, aber nicht identisch
 - werden außerhalb der Plastiden im Grundplasma abgelagert
- Thylakoide
 - Träger der Photosynthesepigmente²
 - * v. a. Chlorophyll a und (soweit vorhanden) b
 - Träger der Lichtreaktion der Photosynthese
- Matrix
 - enthält zahlreiche Enzyme der CO₂-Fixierung
 - * v. a. *Ribulosebiphosphatcarboxylase* (Rubisco)
 - katalysiert erste Schritte des Einbaues von CO₂ in organische Substanz
 - andere Matrixkomponenten auch bei den übrigen Plastidenformen
 - * Komponenten des genetischen Systems
 - * Plastoglobuli
 - * Stärke und Stärke-synthetisierende Enzyme
 - * häufig Speicherproteine
 - bilden gelegentlich Kristalle
 - *Phytoferritin*: speichert Eisen in seinen hohlkugeligen Molekülen
- Photosynthese
 - vgl. (BISKUP, 1999b)
 - * insbes. “molekularer Aufbau photosynthetisch aktiver Membranen”
 - * und “photosynthetisch aktive Proteine”

10.3 Plastiden als semiautonome Systeme (Czihak et al., 1996)

- *Plastiden können nur aus ihresgleichen hervorgehen*
 - Verlust in der Evolution endgültig
 - * Bsp.: apoplastidische *Euglenen*, Pilze
 - zu rascher Teilung befähigt:
 - * Proplastiden
 - * funktionstüchtige Chloroplasten
 - * Chromatophoren³
- ringförmige Doppelstrang-DNA

²Photosynthesepigmente vgl. (BISKUP, 1999b)

³“Farbstoffträger”, Oberbegriff für alle pigmentierten Plastiden (SITTE ET AL., 1998), große PLastiden mancher Algen, verbleiben stets auf Chloroplastenstufe (CZIHAK ET AL., 1996)

- ptDNA
- in sämtlichen Plastidenformen enthalten
- vielfältige Unterscheidung von linearer Kern-DNA
- Konturlänge
 - * ca. 50 μm
- Anzahl der Kopien
 - * Chloroplasten: 50–100
 - * in manchen Algen wesentlich mehr
- DNA-Menge pro Plastide deutlich höher als in Mitochondrien
- auf mehrere aufgelockerte Bezirke in der Matrix verteilt
 - * erinnern an Nucleoide von Protozoen
- Anteil der ptDNA an der gesamten Zell-DNA
 - * schwankt zwischen 1% (*Euglena*) und 25% (Tabak, Mesophyllzellen)
- Informationsgehalt der ptDNA
 - * nicht ausreichend, um Synthese aller plastidenspezifischen Proteine zu steuern
- vom Cytoplasma gelieferte Proteine (Bsp.)
 - * plastidenspezifische DNA- und RNA-Polymerasen
 - * kleinere Untereinheit der Rubisco
- vom Plastid synthetisierte Proteine (Bsp.)
 - * große Untereinheit der Rubisco
- Plastom
 - Genom der Plastiden (SITTE ET AL., 1998)
 - stellt eigenes Erbgefüge innerhalb der Zelle dar

10.4 Bewegungen von Chloroplasten (Czihak et al., 1996)

- alle zellulären Komponenten zu reizgesteuerten Bewegungen befähigt
- lichtabhängige Lageveränderung der Chloroplasten
 - besonders gut bekanntes Beispiel
 - bei vielen Pflanzen aktiv beweglich
 - * nach Maßgabe der Beleuchtungsstärke
- komplexer Apparat aus kontraktilen Zugfasern
 - Aktomyosinfilamente
 - vermitteln Transport der Plastiden
- Bewegungssteuerung
 - i. allg. durch im blauen Bereich absorbierende Photorezeptoren
 - Phytochromsystem
 - * hochgeordnete Struktur
 - * in der Zellperipherie
- Wirkungsdichroismus
 - lichtabhängige physiologische Reaktion von der Lage der Schwingungsebene des linear polarisierten Lichtes abhängig

10.5 Funktion von Chloroplasten

- (CAMPBELL, 1997, Kap. 9 und 10)

Kapitel 11

Mitochondrien

- Zellorganellen der Energieumwandlung
- vgl. Kap. 2.1.2, S. 9

11.1 Bau

- von zwei Membranen begrenzt
- Membranen unterteilen Mitochondrium in vier Kompartimente (WEHNER und GEHRING, 1995)
 1. äußere Membran
 2. Intermembranraum
 3. innere Membran
 4. Matrix
- äußere Membran
 - enthält Enzyme des Lipidstoffwechsels
 - Transportprotein
 - * bildet hydrophile Kanäle
 - Moleküle bis zu einem Molekulargewicht von 10 kD können in den Intermembranraum eindringen
- innere Membran
 - für die meisten Moleküle undurchlässig
 - enthält mengenmäßig großen Anteil an *Cardiolipin*¹
 - zu *Cristae* aufgefaltet
 - Oberflächenvergrößerung
 - Enzymausstattung
 - * Enzyme der Atmungskette
 - * ATP-Synthase-Komplex
 - wird durch elektrochemischen Gradienten angetrieben
 - produziert in der Matrix ATP

¹[griech. *καρδία*, Herz, Magen; *λίπος*, Fett], *Diphosphatidylglycerin*, Phospholipid bakterieller Membranen und der inneren Mitochondrien-Membran und daher eine Stütze für die Endosymbionten-Hypothese (vgl. Anh. A, S. 129). (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

- * Transportproteine
 - transportieren Metabolite in die Matrix bzw. aus ihr heraus
- Matrix
 - enthält Hunderte von Enzymen
 - * zur Oxidation von Pyruvat und Fettsäuren
 - * für den Citronensäurezyklus
 - * für die Biosynthese von Aminosäuren
 - mtDNA
 - * *mitochondrial DNA*
 - * mehrere identische Kopien
 - * ringförmig
 - spezifische mitochondriale Ribosomen
 - * kleiner als die des Cytoplasmas
 - * 70 S
 - * ähnlich den Prokaryoten-Ribosomen
 - Endosymbionten-Hypothese, Anh. A, S. 129
 - tRNA
 - alle Enzyme für Expression und Replikation der mitochondrialen Gene

11.2 Genese

- *sui generis*
 - können sich nur aus sich selbst bilden
- Teilung
 - beginnt wie bei Bakterien mit Einfaltung der inneren Membran
- genetische Information für die Genese in zwei Genomen enthalten
 - mitochondriales Genom
 - Zellkern
- Mechanismus der RNA- und Proteinsynthese
 - ähnelt dem der Bakterien
 - Inhibitoren der Proteinsynthese bei Bakterien wirken auch bei Mitochondrien
 - spezifisch eukaryotische Inhibitoren ohne Wirkung
 - Endosymbionten-Hypothese, Anh. A, S. 129
- Biogenese unterliegt weitgehend der Kontrolle des Zellkerns
- Proteinsynthese importierter mitochondrialer Proteine
 - an freien Ribosomen im Cytoplasma
- im Kern codierte mitochondriale Proteine
 - enthalten *Signal-* und *Präsequenzen*

- * ermöglichen posttranslationalen² Import
- * werden anschließend proteolytisch abgespalten
- Signalsequenz
 - * scheint im wesentlichen aus α -Helix zu bestehen
 - * auf einer Seite v. a. positiv geladene Aminosäuren
 - * auf der anderen Seite v. a. lipophile Aminosäuren
 - * kann beliebiges “Passagierprotein” in die Mitochondrienmatrix befördern
- Sortiersignal
 - * bei Proteinen für die äußeren Kompartimente
 - * zusätzlicher lipophiler Abschnitt
 - * von positiv geladenen Aminosäuren flankiert
- Transport nicht nur während, sondern auch nach der Proteinsynthese
 - * Unterschied zur Synthese von Proteinen am rER
- meiste Phospholipide der Mitochondrien aus dem ER
 - werden von Transferproteinen in die Mitochondrienmembranen transportiert
- Konversion von Phosphatidylsäure zu Cardiolipin
 - ausschließlich in der inneren Mitochondrienmembran

11.3 Funktion

- (CAMPBELL, 1997, Kap. 9 und 10)

11.3.1 Energieumwandlung

Literatur (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 25f., S. 262), (CZIHAK ET AL., 1996, S. 80ff., bes. 81)

- chemiosmotische Hypothese (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - *chemiosmotische Theorie* (CZIHAK ET AL., 1996)
 - P. MITCHELL
 - vier Postulate (CZIHAK ET AL., 1996)
 1. Der Elektronenfluß in der Elektronentransportkette ist unmittelbar mit der Translokation von Protonen und dem Aufbau eines Protonengradienten verknüpft.
 2. Es gibt eine protonentranslozierende ATPase, an der die Entladung des Protonengradienten mit der Synthese von ATP gekoppelt ist.
 3. Die Translokation von Protonen ist auch mit dem Transport von Anionen und Kationen verbunden, wodurch der Austausch wichtiger Metaboliten zwischen Kompartimenten von Zellen und Zellorganellen möglich ist.
 4. Die unter 1–3 genannten Systeme sind in intakten, Ionen-impermeablen Membranen lokalisiert.

²Import in das Mitochondrium nach ihrer Synthese im Cytoplasma

Kapitel 12

Vergleich Prokaryoten — Eukaryoten

Protocyte (bei allen Prokaryoten)	Eucyte (bei allen Eukaryoten)
kein Zellkern, DNA im Nucleoid	Zellkern mit Kernhülle
DNA–Doppelhelix nicht dauerhaft mit Proteinen verknüpft	DNA–Doppelhelix verbunden mit Histonen (basischen Proteinen)
ein zirkuläres DNA–Molekül	mehrere lineare DNA–Moleküle
DNA mit wenigen nicht–codierenden Sequenzen	DNA enthält umfangreiche nichtcodierende Sequenzen
Introns in Strukturgenen nur bei Archaeobakterien	Introns in Genen regelmäßig vorhanden
DNA–Synthese während der gesamten Lebensdauer der Zelle (kein Zellcyclus)	DNA–Synthese nur während einer bestimmten Phase des Zellcyclus
kein Nucleolus	Nucleolus (1 bis mehrere) im Kern
Zelle mit wenig differenzierter innerer Struktur, wenige Organellen	Zelle mit differenzierter innerer Struktur, viele verschiedene Organellen
RNA– und Proteinsynthese im gleichen Kompartiment	RNA– und Proteinsynthese in getrennten Kompartimenten
70 S–Ribosomen, sensitiv gegen Chloramphenicol und Streptomycin	80 S–Ribosomen im Cytoplasma, sensitiv gegen Cycloheximid; 70 S–Ribosomen in Mitochondrien und Plastiden
Plasmabewegung und Cytoskelett fehlen	Plasmabewegung und Cytoskelett vorhanden
Geißeln, falls vorhanden, als Flagellen ausgebildet, diese sind extracellulär	Geißeln, falls vorhanden, gebaut nach “9+2–Prinzip”; sie sind intracellulär
Photosynthetische Pigmente (falls vorhanden) in abgeschnürten Einfaltungen der Zellmembran (Thylakoide)	Photosynthetische Pigmente (falls vorhanden) in Plastiden, die Thylakoide bilden
System der genetischen Rekombination mit einseitiger Übertragung genetischen Materials vom Donor zum Acceptor	Sexualsystem mit Kernverschmelzung der Gameten und Meiose
Grundgerüst der Zellwand aus Murein (nicht bei Archaeobakterien)	Grundgerüst der Zellwand bei Pflanzen zumeist aus Cellulose; bei vielen Pilzen aus Chitin
verschiedene Arten mit Stickstoff–Fixierung	keine Stickstoff–Fixierung

anaerob lebende Arten bekannt	Anaerobiose nur als vorübergehende Lebensweise bei wenigen Arten (z. B. Hefen)
Organismen vorwiegend einzellig, Mehrzeller nur bei Cyanobakterien und Myxobakterien	Organismen häufig mehrzellig und mit Zelldifferenzierung

Tabelle 12.2: Vergleich Procyte — Eucyte (Übersicht)

Merkmal	Protocyte	Eucyte
Zellgröße	0.5 – 3 μm	10 – 100 μm
Zellkern	-	+
DNA	Bakterienchromosom	Chromosomen
Organellen	-	Mitochondrien, Plastiden
Ribosomen	70S	80S
Zellwand	Peptidoglycan	falls vorhanden, Zusammensetzung divers

Kapitel 13

Molekulare Architektur der Zelle

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 28ff.)
- Übersicht (CZIHAK ET AL., 1996, Tab. 1.4, S. 29)

Nucleinsäuren

DNA

RNA

Proteine

Polysaccharide

Strukturpolysaccharide

Cellulose

Hyaluronsäure

Reservepolysaccharide

Amylose

Amylopectin

Glykogen

13.1 Aminosäuren/Proteine

13.1.1 Übersicht über die wichtigsten Aminosäuren

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 31ff.)
- Übersicht über die proteinogenen Aminosäuren
 - (CZIHAK ET AL., 1996, Tab. 1.5, S. 32)

13.1.2 Funktionen von Proteinen (Lockau, 2000)

- Enzyme
 - “Biokatalysatoren”
 - hohe Anzahl mit unterschiedlicher Substrat- und Wirkungsspezifität
- Transportproteine
 - Transport von Substraten/Produkten in Zellen, Geweben, Organen und Organismen
 - Bsp.: Hämoglobin
- Nährstoff- und Speicherproteine

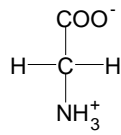
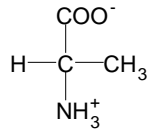
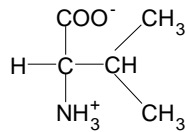
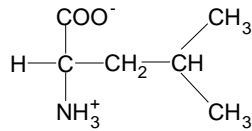
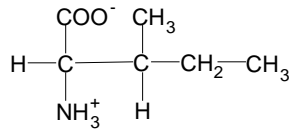
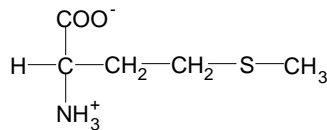
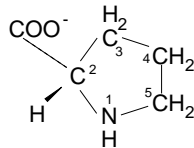
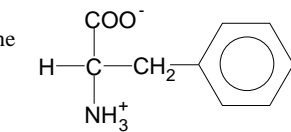
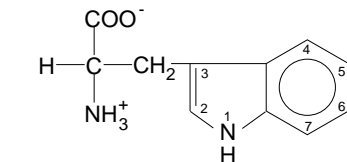
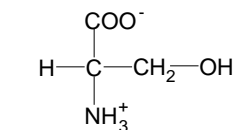
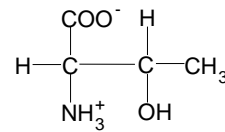
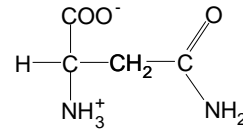
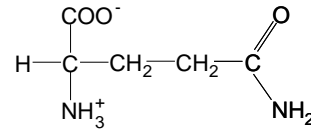
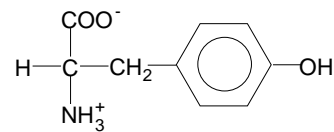
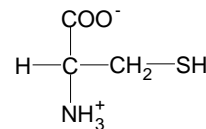
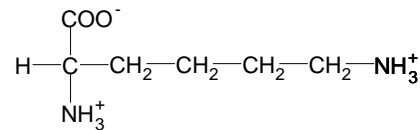
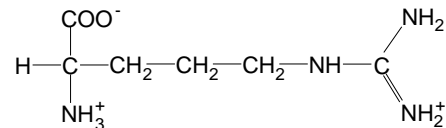
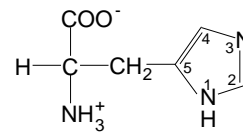
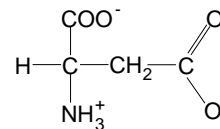
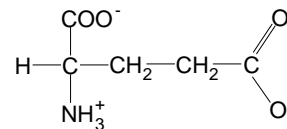
Amino acids with nonpolar side chainsGlycine
Gly
GAlanine
Ala
AValine
Val
VLeucine
Leu
LIsoleucine
Ile
IMethionine
Met
MProline
Pro
PPhenylalanine
Phe
FTryptophan
Trp
W**Amino acids with uncharged polar side chains**Serine
Ser
SThreonine
Thr
TAsparagine
Asn
NGlutamine
Gln
QTyrosine
Tyr
YCysteine
Cys
C**Amino acids with charged polar side chains**Lysine
Lys
KArginine
Arg
RHistidine
His
HAspartic acid
Asp
DGlutamic acid
Glu
E

Abbildung 13.1: Die 20 häufigsten Aminosäuren, nach (VOET und VOET, 1995)

- Bsp.:
 - * Casein (Milch)
 - * Ferritin (Eisenspeicherprotein)
- Kontraktile und motile Proteine
 - Bsp.:
 - * Actin, Myosin, Tubulin (Mikrotubuli)
- Strukturproteine
 - Bsp.:
 - * Kollagen (Sehnen, Knorpel)
 - * Keratin (Haar)
- Abwehrproteine
 - Bsp.:
 - * Immunglobuline (Antikörper)
 - * Ricin (giftiges Protein von Ricinus)
- Regulatorproteine
 - Bsp.:
 - * manche Hormone
 - * G-Proteine
- Proteine mit speziellen Aufgaben
 - Bsp.:
 - * Antifrost-Proteine (Senkung des Gefrierpunktes)
 - * Entkoppler-Protein (Wärmeerzeugung im braunen Fettgewebe)

13.1.3 Strukturebenen der Proteine

-

13.1.4 künstliche Proteinsynthese

- (LOCKAU, 2000)
 - Festphasen-Synthese (MERRIFIELD)

13.1.5 Nachweise von Proteinen

- (LOCKAU, 2000)
 - Ionenaustausch-Chromatographie
 - Ninhydrin-Methode
 - UV-Absorption
 - Farbreaktionen
 - * Biuret-Test
 - Bindung von Cu^{2+} -Ionen an die Peptidbindungen
 - * über photometrische Messung quantifizierbar

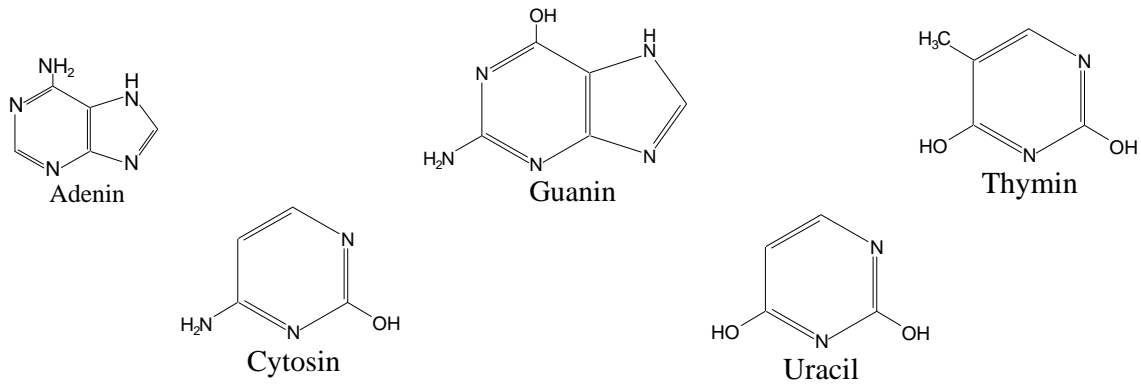


Abbildung 13.2: Nucleinsäurebasen, nach (SCHRÖTER und BIBRACK, 1995)

– Polyacrylamid–Gelelektrophorese

Auswahl von Proteineigenschaften und –trennverfahren ¹		
Eigenschaft	Auswahl von Trennmethode	Anwendung
Löslichkeit	fraktionierte Salzfällung	präparativ
Teilchengröße	Gelfiltration, Ultrafiltration	präparativ
Ladungsträger	Ionenaustauschchromatographie	präparativ
	Elektrophorese	analytisch
	isoelektrische Fokussierung	präparativ
Bindungsverhalten an Antikörper/Substrate	Affinitätschromatographie	präparativ
Denaturierbarkeit	selektive thermische Denaturierung	präparativ

13.1.6 Reinigung von Proteinen

- (LOCKAU, 2000)
 - Salzfällung
 - Ionenaustausch–Chromatographie
 - Gelfiltration
 - Affinitätschromatographie
 - Polyacrylamid–Gelelektrophorese

13.1.7 Proteinsequenzierung

- (LOCKAU, 2000)
 - EDMAN–Abbau

13.2 Nucleinsäuren

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 27ff.)

13.2.1 Die Rolle der Nucleinsäuren

•

¹aus (MEGOW und LUDWIG, 2000)

13.2.2 Struktur und Eigenschaften der DNA

Literatur

WATSON, J. D. AND F. H. C. CRICK (1953): *Molecular Structure of nucleic acids*. Nature **171**, 737–738 (1953)

— (1953): *General implications of the structure of desoxyribonucleic acid*. Nature **171**, 964–967 (1953)

•

Abbildung 13.3: Struktur der DNA

13.2.3 Replikation der DNA

Literatur (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 54ff.), (FRITSCHKE, 1999, S. 337ff.), (VOET und VOET, 1995, p. 1020ff. (excessive))

•

13.2.4 Struktur- und Funktionstypen von RNA

- vier Hauptklassen von RNA (WEHNER und GEHRING, 1995)
 1. mRNA (*messenger RNA*)
 - codiert für Proteine
 - wird von den Ribosomen in Proteine übersetzt
 - kurze Halbwertszeit
 - * Prokaryoten: kurzlebig
 - * Eukaryoten: Halbwertszeit Minuten bis mehrere Tage
 2. tRNA (*transfer RNA*)
 - Adaptor bei der Proteinbiosynthese
 3. rRNA (*ribosomal RNA*)
 - stabiler Strukturbestandteil der Ribosomen (lange Halbwertszeit)
 4. snRNA (*small nuclear RNA*)
 - kleine RNA-Species des Zellkerns
 - hauptsächlich am Verspleißen der RNA-Moleküle beteiligt
 - lange Halbwertszeit

•

13.3 Nucleoproteine

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 43ff.)
- Abkürzung: RNP

13.3.1 Ribosomen

- (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 37)
- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 43)

Genese (WEHNER und GEHRING, 1995)

- im NOR
 - Gene, die für die *ribosomale RNA* (rRNA) codieren
 - * 18S-, 28S- und 5,8S-RNA
 - * stark dekondensiert
 - * hohe Transkriptionsrate
 - RNA-Transkripte
 - *ribosomale Proteine* werden
 - * im Cytoplasma synthetisiert
 - * in den Nucleolus transportiert
- Zusammenbau der Proteine und rRNAs im NOR
 - Selbstorganisationsprozeß
- große Untereinheit (UE)
 - je ein Molekül 28S-, 5,8S- und 5S-rRNA
 - ca. 45 Proteine
- kleine UE
 - ein Molekül 18S-rRNA
 - ca. 33 Proteine
- 5S-rRNA nicht im NOR lokalisiert
- entstandene Polyribosomen werden wahrscheinlich durch die Kernporen ins Cytoplasma transportiert
 - hier Funktionsübernahme bei der Proteinbiosynthese

Ribosomen-Zyklus

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 44)
- (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 70ff.)

1. Initiation
2. Elongation
3. Termination

13.3.2 Viren

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 44ff.), (FRITSCHKE, 1999, S. 167ff.)

13.3.3 Viroide und Prionen

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 46), (FRITSCHKE, 1999, S. 182ff.)

13.4 Polysaccharide

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 47)

13.5 Lipide und Biomembranen

- Überblick über die drei wichtigsten Membranlipide

1. Lecithin

- *Phosphatidylcholin*
- Struktur
 - * zwei unpolare Fettsäurereste
 - * polarer Glycerinrest mit Phosphorsäure und Cholin

2. Cardiolipin

- wesentlich komplexer als Phosphatidylcholin
- bei Bakterien bis über ein Viertel der Gesamtlipide
- bei höheren Organismen nur in der inneren Mitochondrienmembran

3. Cholesterol

- *Cholesterin*
- unpolares Membranlipid
- Steroid
- ungesättigter Kohlenwasserstoff
- Struktur
 - * plane lipophile Ringstruktur
 - * polare Hydroxylgruppe
 - * lipophile Seitenkette
- bei höheren Organismen bis zu ein Drittel der gesamten Lipidfraktion
- in der Verbreitung dem Cardiolipin komplementär
- hemmt Phasenübergang von der flüssigen Sol- zur visköseren Gelphase
- in eukaryotischen Membranen in hoher Konzentration
- scheint die mechanische Stabilität der Doppelschicht zu erhöhen (WEHNER und GEHRING, 1995)

- vgl. 4.2.2, S. 55

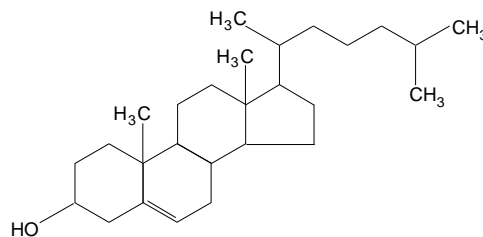


Abbildung 13.4: Cholesterol

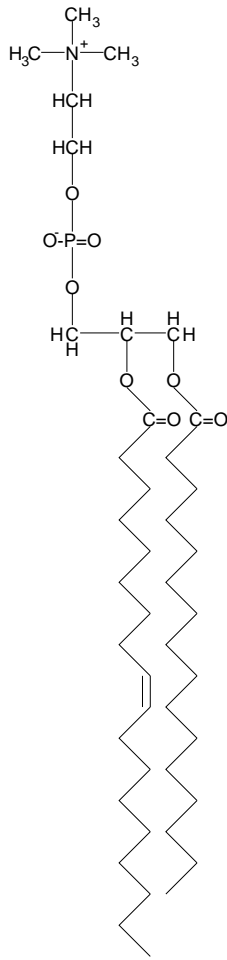


Abbildung 13.5: Lecithin

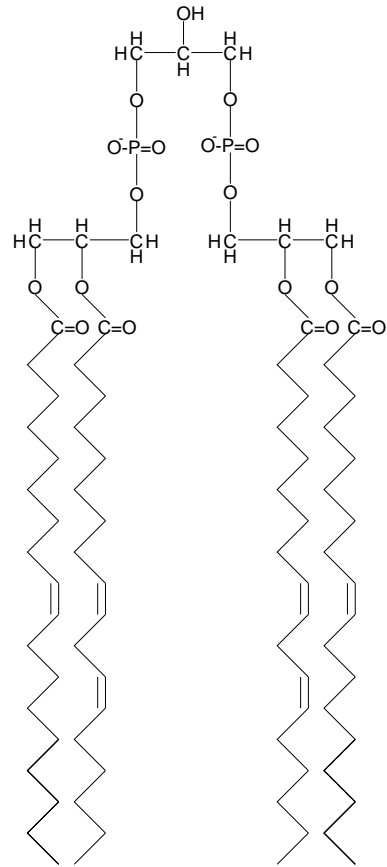


Abbildung 13.6: Cardiolipin

Abbildung 13.7: Poly- β -hydroxybuttersäure

Abbildung 13.8: Teichonsäuren, nach (FRITSCH, 1999, S. 85f. Abb. 5-4)

Anhang A

Endosymbionten–Hypothese

Literatur

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 152f.)
- (SITTE ET AL., 1998, S. 114ff.)
- (CAMPBELL, 1997, S. 568f.)

A.1 Ausgangspunkt

- heute allgemeine Annahme, daß sich erste Eukaryoten aus prokaryotischen Vorfahren entwickelt haben
 - trotz der bei den rezenten Pro- und Eukaryoten großen Unterschiede
 - Eukaryoten erdgeschichtlich jünger als Prokaryoten
- in Protocyten weder Mitochondrien noch Plastiden
 - Frage nach Entstehung in der Stammesgeschichte
- auffällige Gemeinsamkeiten zwischen Mitochondrien und Plastiden
 - doppelte Membranhülle
 - * innere und äußere Membran wesentlich verschieden
 - Besitz eigener genetischer Information
 - * mtDNA, ptDNA
 - eigene Proteinsynthesemaschinerie
 - * stimmt in wesentlichen Eigenschaften mit der der Prokaryoten überein
 - * Bsp.: 70S–Ribosomen
- bakterielle Merkmale aufweisende Strukturen der Mitochondrien und Plastiden (SITTE ET AL., 1998)
 - zirkuläre DNA
 - * ohne höherrepetitive Sequenzen
 - * mit Membrananheftung
 - * in Nucleoiden konzentriert
 - * keine Histone bzw. Nucleosomen
 - Replikation zeitlich unabhängig von S–Phase des Zellzyklus
 - nahe Sequenzverwandtschaft (z.B.) der rRNAs

- * bei Mitochondrien mit α -Purpurbakterien
- * bei Plastiden mit Cyanobakterien
- nur eine rifamycinempfindliche RNA-Polymerase
 - * im Zellkern drei, unterschiedlich amanitinsensitiv
- Enden der mRNAs
 - * keine Cap-Struktur am 5'-Ende
 - * keine Poly-A-Extension am 3'-Ende
- Ribosomen entsprechen dem bakteriellen 70S-Typ
 - * (u.a.) nach Größe und Empfindlichkeit gegenüber Hemmstoffen
- Translationsbeginn mit formyliertem Methionin
 - * bei cytoplasmatischen 80S-Ribosomen mit Methionin
- stoffliche Zusammensetzung der Membranen
 - * innere Mitochondrienmembran enthält Cardiolipin
 - sonst nur bei Bakterien
 - dafür keine für Eucytenmembran typischen Sterollipide
- Endosymbionten-Hypothese erklärt obige Befunde auf einfache Weise

A.2 Inhalt der Hypothese

- Plasten gehen stammesgeschichtlich auf protocytyische, intrazelluläre Symbionten zurück
 - *Endocytosymbionten*
 - in die Zellen urtümlicher Eukaryoten aufgenommen
 - Inkorporation vermutlich durch Phagozytose
 - * zwangsläufig Entstehung der von Plastiden und Mitochondrien her bekannten Kompartimentierung (SITTE ET AL., 1998)
- Plastiden
 - leiten sich von Cyanobakterien ab
- Mitochondrien
 - leiten sich von atmenden Purpurbakterien ab
- hypothetischer “Ur-Eucyt”
 - *Urkaryot, Proto-Eukaryot* (SITTE ET AL., 1998)
 - relativ groß
 - vermutlich wandlos
 - amöboid beweglich
 - zu Phagozytose befähigt
 - hat sich Prokaryoten einverleibt und in sein zelluläres Funktionsgefüge integriert
 - schon entwickelte wesentliche Merkmale von Eucyten (SITTE ET AL., 1998)
 - * größere Zellen
 - * Endomembransysteme mit Kernhülle
 - * lineare Chromosomen

- * Cytoskelett und Motorproteine für Mitose (und Meiose, Sexualität)
- * amöboide Beweglichkeit
- * Befähigung zur Phagozytose

→ Eucyt nach dieser Hypothese begrifflich *Mosaikzelle*, keine Einzelzelle

A.3 Beweise und Probleme der Hypothese

- Endosymbionten–Hypothese nicht direkt überprüfbar
- aber zahlreiche rezente Organismen mit labilen oder stabilen Symbiosen
 - Beispiele
 1. *Pelomyxa palustris*
 - * Amöbe
 - * besitzt keine eigenen Mitochondrien
 - * Funktion wird von endosymbiontischen Bakterien übernommen
 2. *Geosiphon pyriforme*
 - * primitiver Pilz
 - * baut Cyanobakterien in seinen Zellkörper ein
 - * betreibt so Photosynthese
 3. *Cyanophora paradoxa*
 - * Flagellat
 - * “Cyanellen”
 - cytosymbiotische Cyanobakterien
 - besitzen sogar noch Reste eines Mureinsacculus
 - ähneln in genetischer Ausstattung und Art der Nitratreduktion Chloroplasten
 - Beispiele zahlreich vorhanden
 - * in fast allen Stämmen des Tier– und Pflanzenreiches
- Bildung und Stabilisierung intrazellulärer Symbiosen (*Endocytobiose*) zwischen Pro– und Eukaryoten unter natürlichen Bedingungen möglich
- “Domestizierung” der Mitochondrien und Plastiden
 - * Ergebnis der milliarden Jahre andauernden Koevolution
- u. a. Erklärung für geringe DNA–Menge in den Organellen
- spezifische Proteine von Plastiden und Mitochondrien
 - mehrheitlich in Kerngenen codiert
 - an cytoplasmatischen Ribosomen außerhalb der Organellen synthetisiert
- Widerspruch zu Endosymbionten–Hypothese
- einfachste Erklärung
 - * umfangreicher Gentransfer aus den Organellen in den Zellkern
- Gentransfer
 - * durch molekularbiologische Verfahren nachgewiesen
 - mtDNA–Sequenzen in Kern–DNA
 - ptDNA sowohl in mtDNA als auch im Kern
 - Spinat: gesamtes Plastidengenom auch mehrfach im Kern

- * über Mechanismen nur Vermutungen
- Hypothese durch Sequenzvergleiche überzeugend gestützt worden
 - bei analogen Proteinen
 - und Nucleonsäuren aus Plastiden, rezenten Pro- und Eukaryoten
- aber: Hypothese betrachtet nur *einen* Aspekt der Eukaryoten-Evolution
 - Entstehung der DNA-haltigen Organelle
- viele andere Aspekte unberührt
 - Vergrößerung der Zelle
 - Bildung intrazellulärer Membranen und Kompartimente
 - Entwicklung von kontraktilen Elementen
 - Entstehung echter Zellkerne mit linearer DNA in Chromosomen
 - * mit Nucleosomen, Nucleolen und Kernhülle
 - auch Mitose, Meiose und Sexualität nur bei Eukaryoten
- Endosymbionten-Theorie (SITTE ET AL., 1998)
 - sehr weitreichende Konsequenzen
 - heute durch viele Daten gestützt
 - Rang einer Theorie

A.4 Konsequenzen (Sitte et al., 1998)

- intertaxonische Kombination
 - neue Organismen evolutiv nicht durch durch Mutation und/oder genetische Rekombination
 - auch sprunghaft durch Bildung stabiler intrazellulärer Sybiosen
 - * für epicytische (zwischenzellige) Symbiosesysteme seit langem bekannt
 - Flechte
 - entstandene “Superorganismen” zellulär und genetisch Chimären
 - moderne Eucyten chimäre *Mosaikzellen*
 - * zusammengesetzt aus Abkömmlingen von Zellen verschiedener Organismenreiche
- Symbiogenese
 - sehr lange dauernde Co-Evolution (SITTE ET AL., 1998) zwischen Wirtszellen und Endosymbionten
 - Verwandlung der Symbionten in die heutigen Organelle
 - Veränderungen
 - * Wandverlust
 - * Abstimmung von Vermehrung und konkreter Ausgestaltung auf spezielle Bedürfnisse des Wirtes
 - * Entwicklung von Translokator-Systemen in den Hüllmembranen für intensiven Stoffaustausch

- Fähigkeit, ATP bzw. Triosephosphate durch Membranen auszuschleusen
- * Verlagerung von genetischen Informationen aus Symbionten/Organellen in die Wirtszellkerne
 - kombiniert mit spezifischem Import von Proteinen (und tRNAs) aus dem Cytoplasma
- horizontaler Gentransfer
 - von den Symbionten in den Wirtszellkern
 - Mechanismus noch unbekannt
 - Grund
 - * DNA der Plastiden und im besonderen der Mitochondrien ohne genügende Informationskapazität
 - * kann nicht alle organellspezifischen Proteine codieren
 - *promiscue DNA*
 - * DNA-Sequenzen, die zwischen verschiedenen Kompartimenten eines Eucyten ausgetauscht werden
 - nach erfolgtem Gentransfer Endocytobiose nicht mehr auflösbar
 - Entwicklung und Vermehrung der Organelle vom Wirt kontrollierbar
- komplexe Plastiden
 - bei vielen Algen
 - drei oder vier statt zwei Hüllmembranen
 - aus eukaryotischen, plastidenhaltigen Endosymbionten hervorgegangen
 - * wurden bis auf Zellmembran und Plastiden reduziert
 - Plastiden einzige im Wirt noch nicht vorhandene Organellen
 - Nucleomorph
 - * Reste des Symbionten-Zellkerns
 - * bei Cryptomonaden
 - starkes Indiz für Theorie

A.5 Endocytobiose (Sitte et al., 1998)

- intrazelluläre Symbionten
 - bei vielen Protisten, Tieren, Pilzen und Pflanzen
 - spielen physiologisch Rolle von Organellen
- starkes Indiz für Endosymbionten-Theorie
- Beispiele
 - Rhizobium, Bradyrhizobium
 - * bei Hülsenfrüchtlern
 - * assimilieren Luftstickstoff
 - * machen Wirtspflanzen unabhängig von Bodenstickstoff und Stickstoffdüngung
 - endocytische Dinoflagellaten
 - * bei Steinkorallen
 - * bewirken durch Photosynthese bis zu zehnfach beschleunigtes Wachstum

- endocytobiontische einzellige Grünalgen
 - * bei Amöben, verschiedenen Ciliaten, manchen Pilzen, *Hydra*
 - * Wirte können durch Symbionten Photosynthese betreiben
 - teilweise oder ganz photoautotroph geworden
- Bildung stabiler Endocytobiosen weit verbreitet
 - * ökologisch bedeutsames Phänomen
- Endocyanome
 - Einzeller
 - besitzen Cyanobakterien als permanente intrazelluläre Symbionten
 - Symbionten übernehmen die Rolle von Chloroplasten
 - * *Cyanellen*
- Cyanellen
 - außerhalb ihrer Wirte nicht lebensfähig
 - Konturlänge der DNA nur noch $\frac{1}{10}$ derer freilebender Cyanobakterien
 - Mehrzahl cyanellenspezifischer Proteine in der Kern-DNA der Wirtszellen codiert
 - Situation auch in genetischer Sicht gleich der der Plastiden
 - * Symbionten-Charakter außer Zweifel
 - Reste einer prokaryotischen Zellwand

Anhang B

Identifizierung und Klassifikation von Blutzellen

Literatur

- (CZIHAK ET AL., 1996, S. 454, 526ff.)
- (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 309ff., bes. 311f.)
- (CAMPBELL, 1997, S. 910ff., 934ff.)

Übersicht

- *Thrombocyten* (Blutplättchen)
- *Erythrocyten*
- *Leukocyten*
 - Monocyten
 - Granulocyten
 - * eosinophile
 - * neutrophile
 - * basophile
 - Lymphocyten

Thrombocyten

- Blutplättchen
- keine Zellen
- kernlose Abschnürungsprodukte von Knochenmarks-Riesenzellen (*Megakaryocyten*)
- am Gerinnungsprozeß maßgeblich beteiligt

Erythrocyten

- rote Blutkörperchen
- hämoglobinhaltig
- O₂-Transport
- Teil des CO₂-Transports

- zahlreichste Blutzellen
 - Mensch: ca. 25 Billionen (CAMPBELL, 1997)
- bikonkave Scheibe
- ca. 7,5 μm \varnothing
- bei Säugetieren ohne Zellkern
- keine Mitochondrien
 - ATP-Gewinnung ausschließlich anaerob

Leukocyten

- Monocyten
 - ca 5% der Leukocyten
 - zirkulieren nach ihrer Reifung mehrere Stunden im Blut
 - wandern dann in die Gewebe
 - * Differenzierung zu Makrophagen
- Lymphocyten
 - Zellen des Immunsystems
 - B-Lymphocyt (Plasmazelle)
 - * Antikörperbildung, humorale Immunantwort
 - T-Lymphocyt
 - * zelluläre Immunantwort
 - * Helfer-T-Zelle
 - Initiierung/Verstärkung der Immunantwort
 - * Suppressor-T-Zelle
 - Beendigung/Abschwächung der Immunantwort
 - * Cytotoxische T-Zelle
 - Abtöten fremder/maligner/transformierter Zellen
- eosinophile Granulocyten
 - ca. 1,5% der Leukocyten
 - nur begrenzte Phagozytoseaktivität
 - enthalten große Mengen lytischer Enzyme
 - * in cytoplasmatischen Granula gespeichert
 - Aufgabe: Abwehr größerer Eindringlinge
 - * Bsp.: parasitische Würmer
 - lagern sich an die Außenhülle der Parasiten an
 - lassen dort lytische Enzyme frei
- neutrophile Granulocyten
 - 60–70% der Leukocyten
 - werden durch chemische Signale angelockt (*Chemotaxis*)

- können die Blutbahn verlassen und durch amöboide Bewegungen in infizierte Gewebe einwandern
- vernichten Erreger
- neigen zur Selbstzerstörung bei Vernichtung von Keimen (CAMPBELL, 1997)
 - * Lebensdauer nur wenige Tage
- Drumstick (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
 - * trommelschlegelartig geformter Anhang des Zellkerns
 - * nur bei Frauen
 - auch hier nur bei kleinem Prozentsatz der Zellen
 - * repräsentiert wie das *Barr-Körperchen* ein X-Chromosom
 - * vgl. 6.2.7, S. 79
- basophile Granulocyten
 - enthalten Histamin
 - * *inflammatorischer* (entzündungsfördernder) Signalstoff

Literaturverzeichnis

- BAYRHUBER, H. und U. KULL, Hg. (1989): *Linder Biologie* (Metzlersche Verlagsbuchhandlung), 20. Aufl.
- BISKUP, T. (1999a): *Bleiß, Dr. W.: Cytologie Praktikum, HU Berlin, WS 1998/99.* Vorlesungs-Mitschrift, unveröffentlicht
- (1999b): *Prof. P. Hoffmann: Vorlesung Allgemeine Botanik, HU Berlin WS 1998/99.* Vorlesungs-Mitschrift
- BLEISS, W. (1999a): *Cytologische Übungen, WS 1998/99*
- (1999b): *Vorlesung Cytologie, WS 1998/99*
- BÖRNER, T. (2000): *VL Grundlagen der Genetik und Molekularbiologie, SS 2000*
- CAMPBELL, N. A. (1997): *Biologie* (Spektrum Akad. Verl.), erste deutsche Aufl. Dt. Übers. hrsg. v. J. Markl
- CZIHAK, G.; H. LANGER und H. ZIEGLER, Hg. (1996): *Biologie. Ein Lehrbuch* (Springer), sechste Aufl.
- FRIEDRICH, B. (2000): *VL Allgemeine Mikrobiologie, WS 1999/2000*
- FRITSCH, W. (1999): *Mikrobiologie* (Spektrum), 2. Aufl.
- GLASER, R. (1996): *Biophysik* (Gustav Fischer), 4. Aufl.
- HERDER VERLAG, Hg. (1983-92 und 1994/95): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl.)
- HOFFMANN, P. (1998): *Vorlesung Allgemeine Botanik, WS 1998/99*
- JACOB, F.; E. J. JÄGER und E. OHMANN (1994): *Botanik* (Gustav Fischer), vierte Aufl. UTB Bd. 1431
- LOCKAU, W. (2000): *VL Grundlagen der Biochemie I, WS 1999/2000*
- MADIGAN, M. T.; J. M. MARTINKO und J. PARKER (1997): *Brock Biology of Microorganisms* (Prentice Hall), eighth edition Aufl.
- MEGOW, D. und P. LUDWIG (2000): *Praktikum der Biochemie — Proteine: Trenn- und Nachweismethoden*
- MEINCKE, I. ET AL. (1994): *Wissensspeicher Biologie* (Volk und Wissen), 9. Aufl.
- MIRAM, W. und K.-H. SCHARF, Hg. (1988): *Biologie heute SII* (Schroedel Schulbuchverlag GmbH)
- PLATTNER, H. und J. HENTSCHEL (1997): *Taschenlehrbuch Zellbiologie* (Thieme)

- RIEDEL, E. (1994): *Allgemeine und Anorganische Chemie* (de Gruyter), 6. Aufl.
- RONACHER, B. (1999): *Einführung in die Neuro- und Sinnesphysiologie, VL SS 1999*
- SCHRÖTER, L. und BIBRACK (1995): *Taschenbuch der Chemie* (Harri Deutsch), 17. Aufl.
- SITTE, P.; H. ZIEGLER; F. EHRENDORFER und A. BRESINSKY, Hg. (1998): *Strasburger. Lehrbuch der Botanik* (Fischer), 34. Aufl.
- VOET, D. und J. G. VOET (1995): *Biochemistry* (Wiley & Sons), 2. Aufl.
- WEHNER, R. und W. GEHRING (1995): *Zoologie* (Thieme), 23. Aufl.