

Zusammenfassung Biologie I

Teil 2 – Cytologie

1. Zellwände und extrazelluläre Matrix.....	4
1.1 Die extrazelluläre Matrix tierischer Zellen.....	4
1.1.1 Komponenten der extrazellulären Matrix.....	4
1.1.2 Die Basallamina.....	7
1.2 Die Zellwand der Pflanzen.....	8
1.2.1 Mikroskopischer Aufbau der Zellwand.....	9
1.2.2 Molekularer Aufbau der Zellwand.....	10
1.2.3 Synthese der Zellwandbausteine.....	12
1.2.4 Tüpfel und Plasmodesmen.....	12
1.3 Die Zellwände von Bakterien.....	13
1.3.1 Murein, Pseudomurein und andere Komponenten.....	13
1.3.2 Die äußere Membran gram-negativer Bakterien.....	15
1.3.3 Ein Vergleich von Matrix und Zellwänden.....	16
2. Die Plasmamembran.....	16
2.1 Die Funktion der Plasmamembran.....	17
2.2 Lipidzusammensetzung.....	18
2.3 Proteinzusammensetzung.....	19
3. Zell-Zell-Verbindungen.....	20
3.1 Zell-Zell-Verbindungen in tierischen Zellen.....	20
3.1.1 Tight Junctions.....	20
3.1.2 Haftverbindungen.....	21
3.1.3 Gap-Junctions und chemische Synapsen.....	22
3.2 Zell-Zell-Verbindungen in Pflanzenzellen.....	22
3.2.1 Verschließende Zell-Zell-Verbindungen.....	23
3.2.2 Tüpfel und Plasmodesmata.....	23
4. Die Vakuole der Pflanzenzelle.....	23
4.1 Eigenschaften der Vakuole.....	24
4.1.1 Entstehung der Vakuole.....	24
4.1.2 Der Tonoplast und seine Energetisierung.....	24
4.1.3 Spezialisierte Vakuolen.....	24
4.2 Funktion.....	25
4.2.1 Turgor.....	25
4.2.2 Speicherung.....	25
4.2.3 Lytische Funktion.....	27
4.2.3 Ausscheidungsfunktion.....	27
5. Das Lysosom der tierischen Zelle.....	27
5.1 Eigenschaften der Lysosomen.....	27
5.2 Entstehung eines Lysosoms.....	28
5.3 Die Arbeitsweise des Lysosoms.....	28
5.4 Krankheiten.....	28
6. Die Plastiden pflanzlicher Zellen.....	29
6.1 Eigenschaften der Plastiden.....	29
6.2 Chloroplasten.....	31
6.2.1 Innerer Aufbau des Chloroplasten.....	31
6.2.2 Photosynthese-Pigmente.....	32
6.2.3 Photosynthese.....	33
6.3 Chromoplasten.....	34
6.4 Leukoplast.....	34
6.4.1 Amyloplast.....	34
7. Die Mitochondrien.....	34
7.1 Bau und Eigenschaften von Mitochondrien.....	35

7.2 Die Funktion der Mitochondrien.....	36
7.2.1 Atmung	36
7.2.2. Citratzyklus	36
7.3 Reinigung und Funktionsnachweis	37
8. Die Ribosomen.....	37
8.1 Entstehung, Bau und Eigenschaften.....	37
8.2 Proteinbiosynthese	38
9. Das Endoplasmatische Reticulum	39
9.1 Struktur	39
9.1.1 Rauhes ER.....	40
9.1.2 glattes ER	40
9.2 Funktionen des ER	40
10. Der Golgi-Apparat / Das Dictyosom.....	41
10.1 Struktur	41
10.2 Funktion	41
10.2.1 Vesikel	42
10.3 Membranfluss von und zur Plasmamembran.....	42
10.3.1 Exozytose	43
10.3.2 Endozytose	43
11. Die Microbodies	44
11.1 Allgemeines	44
11.2 Peroxisomen.....	44
11.3 Glyoxysomen	44
12. Der Zellkern.....	45
12.1 Innere Struktur	45
12.2 Kernhülle.....	45
12.3 Chromatinstruktur und Chromosomen	46
12.4 Nucleolus	46
13. Cytosol und Cytoskelett.....	46
13.1 Zusammensetzung und Funktion des Cytosols	47
13.2 Mikrotubuli	47
13.2.1 Bau und Eigenschaften.....	47
13.2.2 Vorkommen und Funktion	47
13.2.3 Mikrotubuli-Assoziierte Proteine (MAPs).....	48
13.3 Actin-Filamente	49
13.4 Intermediär-Filamente.....	50
14. Cilien und Flagellen	50
14.1 Die eukaryontische Geißel.....	50
14.1.1 Struktur des Axonems	50
14.1.2 Geißelbewegung.....	51
14.1.3 Basalkörper	51
14.2 Flagellen der Bakterienzellen.....	51
14.2.1 Geißelstruktur.....	51
14.2.2 Geißelbewegung.....	52

Die Zytologie befasst sich mit der makroskopischen und mikroskopischen Betrachtung eukaryontischer und prokaryontischer Zellen, sowie mit Bau und Funktion deren einzelner Bestandteile.

Nur als kleine Einleitung an dieser Stelle: Eine kurze Geschichte der Zytologie

ca. 1580	erste Mikroskope
1665	Robert Hooke: Entdecker der Zelle
17. Jh.	Erste Beobachtung von Einzellern (Leeuwenhook)
1831	R. Brown: in Zellen sind Zellkerne zu finden, Zellkerne sind allgemein verbreitet; Entdecker der Brown'schen Molekularbewegung
1838	Schleiden & Schwann („Väter der Zelltheorie“): Die Zelltheorie für Pflanzen (1839: für Tiere) besagt, dass jedes Gewebe aus Zellen aufgebaut ist; aber: man glaubt, dass neue Zellen aus einer amorphen Masse gebildet werden
1855	R. Virchow: „omnis cellula e cellula“; Einführung der Zellulärpathologie, Grundlage der modernen Medizin
1880	Zeiss, Schott und Abbe erreichen die maximale Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops (0,2 μm)
ca. 1950	E. Ruska: Erfindung des Elektronenmikroskops $\rightarrow$ maximale Auflösungsgrenze bei 0,2 bis 0,3 nm
1960	erstes Rasterelektronenmikroskop (REM) $\rightarrow$ Auflösung nicht so groß, dafür sind die Bilder dreidimensional
ca. 1980	Fluoreszenz-Mikroskopie ermöglicht die gezielte Lokalisierung bestimmter Moleküle in der (lebenden!) Zelle durch Anregung ihrer Fluoreszenz
ca. 1990	KLSM (Konfokale Laser-Scanning-Mikroskopie) kann aus dem dreidimensionalen Bild des Objekts gezielt eine Ebene fokussieren.

Im folgenden arbeiten wir uns von außen nach innen durch die Zelle...

1. Zellwände und extrazelluläre Matrix

Tierische und pflanzliche Zellen sind unterschiedlich aufgebaut, ihnen gemeinsam ist jedoch die Organisation von einzelnen Zellen gleicher Funktion zu Geweben und deren Zusammenschluss zu Organen. Gewebe brauchen Abschlüsse auf Zellebene, wie die Zellwand von Pflanzen und Bakterien und die Grundsubstanz mit Namen extrazelluläre Matrix, in die tierische Zellen eingebettet sind.

Pflanzliche Gewebe bei denen die Zellwand von besonderer Bedeutung ist, sind die Epidermen, das Phloem und Xylem sowie Kollenchym und Sklerenchym. Die Bindegewebe tierischer Zellen werden hauptsächlich von der extrazellulären Matrix gebildet, in diesen Geweben nimmt die Matrix im mehr Raum ein als die Zellen, die sie umgibt. So bestimmt sie die physikalischen Eigenschaften des Gewebes.

1.1 Die extrazelluläre Matrix tierischer Zellen

Die extrazelluläre Matrix ist nicht nur Stütze und Schutz, sondern beeinflusst Bewegung, Entwicklung, korrekte Funktion, Vermehrung, Form und Stoffwechsel der Zelle bzw. des Gewebes. Sie stellt aber nicht nur einen „Klebstoff“ für Zellen oder Unterlage für Epithelien (sog. Basallamina) dar, sondern bildet auch durch Einlagerung verschiedener Substanzen spezialisierte Strukturen wie Sehnen, Knorpel, Knochen (die Bindegewebszellen [Fibroblasten] werden entsprechend in knochenbildende [Osteoblasten] und knorpelbildende [Chondroblasten] unterschieden) und Zähne aus. Entsprechend kompliziert ist ihr molekularer Aufbau.

1.1.1 Komponenten der extrazellulären Matrix

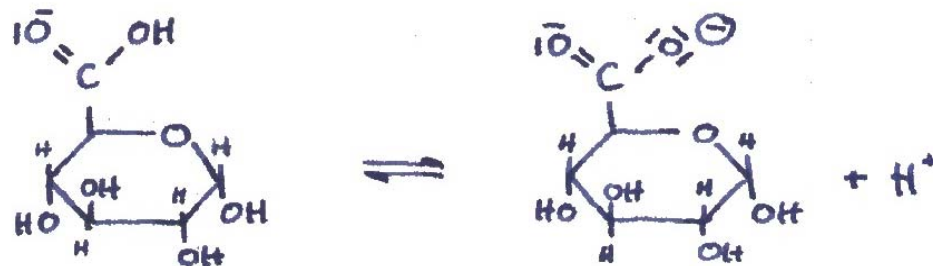
- $\Rightarrow$ Die Bestandteile der extrazellulären Matrix werden in den in die Matrix eingelagerten Zellen gebildet, ausgeschieden und in die richtige Lage gebracht. Außerhalb dieser Zellen lagern sich die Komponenten dann mit diesen Zellen zu einem komplex strukturierten Maschenwerk zusammen.

- ⇒ Die einzelnen Makromoleküle sind in der Matrix in unterschiedlichem Ausmaß vertreten und auch in ihrer Struktur gibt es viele Varianten, angepasst an die Funktion des Gewebes.
- ⇒ In der Matrix gibt es zwei Hauptklassen extrazellulärer Makromoleküle:
 - Glucosaminoglykane (Polysaccharide, liegen meist an Proteine gekoppelt als Proteoglykane vor)
 - Faserproteine (können anhand ihrer Funktion in zwei Gruppen eingeteilt werden: strukturgebende Proteine wie Kollagen und Elastin und für die Vernetzung sorgende Anheftungsproteine wie Fibronectin und Laminin)
- ⇒ Glucosaminoglykane (GAG)

GAGs sind 1,4-verknüpfte Polysaccharide, die aus sich wiederholenden Disaccharid-Bausteinen aufgebaut sind.

Einer der beiden Zuckerreste in diesem Disaccharid ist immer ein Aminosucker, der andere ist meist eine Uronsäure (z.B. Glucuronsäure, Iduronsäure).

Aufgrund der Carboxyl- und Sulfatgruppen, die an die meisten der Zuckerreste gebunden sind, reagieren die Polysaccharide sauer und tragen eine stark negative Ladung.



Die hohe negative Ladungsdichte zieht osmotisch aktive Kationen an, was die Polysaccharidketten stark hydrophil macht und große Mengen Wasser in die Matrix saugt. Es kommt zur Bildung von Gelen (selbst bei einer sehr geringen Konzentration von GAGs) die, aufgrund des hydratisierten Zustands der Polysaccharide und deren Unfähigkeit, kompakte Molekularstrukturen einzunehmen, ein für ihre Masse überaus großes Volumen beanspruchen. Die GAGs machen in der Matrix nur etwa 10 % des Gewichts aus, füllen aber den extrazellulären Raum zum größten Teil aus.

Die Glucosaminoglykane sind die mechanische Stütze für das Gewebe und erlauben gleichzeitig die schnelle Diffusion hydrophiler Moleküle und die Wanderung von Zellen.

Nach Art der Verbindung und Anzahl / Position der Sulfatgruppen kann man die GAGs in vier Hauptgruppen einteilen:

- Hyaluronan(säure) → einfachstes GAG, bis 25000 sulfatfreie Disaccharid-Einheiten, wahrscheinlich evolutionär ältestes GAG

wird direkt von Enzymkomplex in der Plasmamembran in den extrazellulären Raum synthetisiert; in embryonalen Geweben besonders häufig vorhanden, da es die Wanderung von Zellen (und damit die Morphogenese) erleichtert; dient in der Gelenkflüssigkeit als Schmiermittel, wird bei der Wundheilung verstärkt gebildet
- Chondroitinsulfat und Dermatansulfat → Chondroitinsulfat ist Hauptbestandteil aller Knorpelgewebe, durch die osmotische Anlagerung von Wasser verleiht es dem Gewebe elastische und stoßdämpfende Eigenschaften, steuert Bildung und Stabilisierung von Kollagen; Dermatansulfat kommt – als Proteoglykan mit Kollagen – in der Haut vor

- Heparansulfat und Heparin → Heparin ist ein Gerinnungshemmer, Heparansulfat spielt bei der Bindung bzw. Erkennung von Molekülen an der Zelloberfläche eine Rolle
- Keratansulfat → Bestandteil der Kornea und des Knorpels

⇒ Proteoglykane

Werden Glucosaminoglykane im Gewebe kovalent über die Aminosäuren Serin oder Threonin an Proteine geknüpft, entstehen stark verzweigte Riesenmoleküle, die Proteoglykane. Sie sind durch einen großen Polysaccharidanteil von 80-94% und einen kleinen Proteinanteil gekennzeichnet. (Bitte nicht mit Glykoproteinen verwechseln, bei denen der Proteinanteil groß und der Zuckeranteil klein ist!)

Das am besten untersuchte Proteoglykan ist das in der extrazellulären Matrix des Knorpels. Es besteht aus Keratansulfat- und Chondroitinsulfatketten, die kovalent an ein Polypeptidrückrad (sog. Core-Protein) verknüpft. Etwa 140 dieser Protein-Polysaccharid-Ketten sind im Abstand von etwa 30nm an ein langes Filament von Hyaluronsäure nichtkovalent gebunden. Die Wechselwirkung wird von einem Verbindungsprotein vermittelt (Link-Protein). Das stark hydratisierte Polyanion kann komprimierende Kräfte dämpfen und nach Verformung wieder die ursprüngliche Gestalt annehmen

Proteoglykane dienen außerdem zur Verankerung von Bindegewebszellen in der Matrix und als Ankerstellen für Fibroblasten-Wachstumsfaktoren und andere Signalmoleküle.

⇒ Kollagen

Die Struktur des Kollagens wurde zwar schon im vorherigen Teil der Vorlesung (1.5) besprochen, aber hier noch mal das wichtigste:

Grundsequenz: $(\text{Gly} - \text{X}_1 - \text{X}_2)_n$ bildet linksgängige Helix

drei Helices bilden über H-Brücken eine superhelicale Struktur, die Kollagen-Tripelhelix

X_1 / X_2 oft Hydroxyprolin → durch die Hydroxylgruppe erhält man eine reaktive Gruppe, an die ein Zucker angehängt werden kann → die Fasern sind normalerweise von einer Zuckerschicht umgeben, was zu deren Versteifung führt

Es gibt verschiedene dreisträngige Kollagentypen (ca. 15), die in fibrilläre, fibrillen-assoziierte und netzwerk-bildende Kollagene unterschieden werden.

Am besten charakterisiert sind die fibrillären Typen I, II, III, V und XI. Die Tripelhelices dieser Moleküle lagern sich im extrazellulären Raum zu Kollagen-Fibrillen zusammen (die versetzte Anordnung erzeugt bei Färbung ein Streifenmuster),

die wiederum zu größeren, kabelartigen Kollagen-Fasern vereint werden.

Die Typen IX und XII finden sich auf den Oberflächen von Kollagen-Fibrillen und dienen wahrscheinlich der Verknüpfung der Fibrillen miteinander oder anderen Bestandteilen der extrazellulären Matrix.

Die Moleküle des Typs IV lagern sich zu einem vernetzten Maschenwerk zusammen, die des Typs VII bilden Dimere, die sich zu Verankerungsfibrillen verbinden. Beide sind besonders für Struktur und Funktion der Basalmembran (siehe 1.1.2) von Bedeutung.

⇒ Elastin

Die Kollagen-Fasern, die relativ unelastisch sind, verleihen der Matrix ihre Zugfestigkeit. Die Elastizität erhält die Matrix von elastischen Fasern, deren Hauptbestandteil das Elastin ist. Diese Fasern sind mindestens fünfmal so dehnbar wie ein Gummiband mit demselben Querschnitt. Ihre Ausdehnung wird durch die mit ihnen verwobenen Kollagen-Fasern begrenzt.

Elastin ist ein stark hydrophobes Protein aus ca. 750 Aminosäuren, viele davon Prolin und Glycin. Es enthält jedoch (im Gegensatz zum Kollagen) kein Hydroxyprolin bzw. -lysin und ist daher auch nicht glykosiliert. Die in den extrazellulären Raum ausgeschiedenen Elastin-Moleküle werden über Lysinreste miteinander quervernetzt und bilden ein umfangreiches Geflecht aus Faser und Schichten.

Elastische Fasern bestehen neben dem Elastin noch aus Mikrofibrillen, die aus verschiedenen Glykoproteinen aufgebaut sind und die Elastin-Fasern umhüllen. Eines dieser Glykoproteine, das Fibrillin, scheint für den Zusammenhalt der Elastin-Fasern unentbehrlich zu sein; sein Fehlen durch einen genetischen Defekt führt zum Marfan-Syndrom, bei der die Bindegewebe ihre Elastizität verlieren.

⇒ Fibronectin

Fibronectin gehört zu den Anheftungsproteinen, die zur Organisation der extrazellulären Matrix beitragen und bei der Anheftung von Zellen an die Matrix helfen. Typischerweise haben diese Proteine verschiedene Domänen mit spezifischen Bindungsstellen für andere Makromoleküle der Matrix und für Zelloberflächen-Rezeptoren.

Das Fibronectin ist ein dimeres Glykoprotein, das aus zwei sehr großen Untereinheiten besteht, die durch zwei Disulfidbrücken in der Nähe ihrer Carboxylenden miteinander verbunden sind.

Jede Untereinheit ist zu einer Reihe stäbchenförmiger Domänen mit unterschiedlicher Funktion gefaltet, zwischen denen biegsame Bereiche der Polypeptidkette liegen. Die einzelnen Domänen unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Bindungsaktivität. Eine Domäne bindet Kollagen, eine Heparin und eine verknüpft das Dimer mit spezifischen Rezeptoren auf der Zelloberfläche.

⇒ Laminin

Laminin ist ein Glykoprotein, das nur in einer spezialisierten Form der extrazellulären Matrix, nämlich der Basalmembran, vorkommt.

Es ist ein großes komplexes Molekül aus drei sehr langen, asymmetrisch-kreuzförmig angeordneten Polypeptidketten, die durch Disulfidbrücken zusammengehalten werden.

Wie das Fibronectin besitzt es eine Reihe von Domänen mit unterschiedlicher Funktion. Eine Domäne bindet das Kollagen Typ IV, eine andere das Heparansulfat und zwei oder mehr an spezifische Laminin-Bindestellen auf der Zelloberfläche.

1.1.2 Die Basallamina

⇒ Basalmembranen sind zusammenhängende, dünne Schichten aus spezialisierter extrazellulärer Matrix, die unter allen epithelialen Zellschichten und Röhren liegen und einzelne Muskelzellen sowie Fett- und Schwann-Zellen umgeben.

⇒ Die Basallamina bildet so die Grenzschicht zwischen verschiedenen Geweben, übernimmt aber auch andere Funktionen. Sie:

- wirkt als hochselektiver Filter
- bestimmt die Polarität von Zellen
- beeinflusst den Zellstoffwechsel
- organisiert die Proteine in benachbarten Plasmamembranen
- steuert Lage der Synapsenbestandteile auf beiden Seiten der Membran bei motorischen Endplatten
- setzt die Zelldifferenzierung in Gang (besonders wichtig bei Embryonalentwicklung) und
- dient als „Straße“ für die Wanderung von Zellen.

- ⇒ Die Basallamina wird hauptsächlich von den Zellen synthetisiert, die auf ihr ruhen.
- ⇒ Die genaue Zusammensetzung der Basalmembran ist von Gewebe zu Gewebe verschieden, aber ein Hauptbestandteil ist immer das Kollagen Typ IV in Verbindung mit Perlecan (einem Heparansulfat-Proteoglycan) und den Glykoproteinen Laminin und Entactin.
- ⇒ Entactin
Entactin-Moleküle sind klein und hantelförmig. Sie bilden (zusätzliche) Brücken zwischen dem Laminin und dem Kollagen Typ IV aus.
- ⇒ Kollagen Typ IV
Das Kollagen des Typs IV ist eine Tripelhelix, die an 26 Stellen unterbrochen ist, so dass das Molekül weitaus biegsamer als fibrilläre Kollagene ist. Sie besitzen an ihren nichthelicalen Enden eine N-terminale Schwanz und eine C-terminale globuläre Domäne. Über diese Domänen ist die Ausbildung von Kopf-an-Kopf-Dimeren möglich.

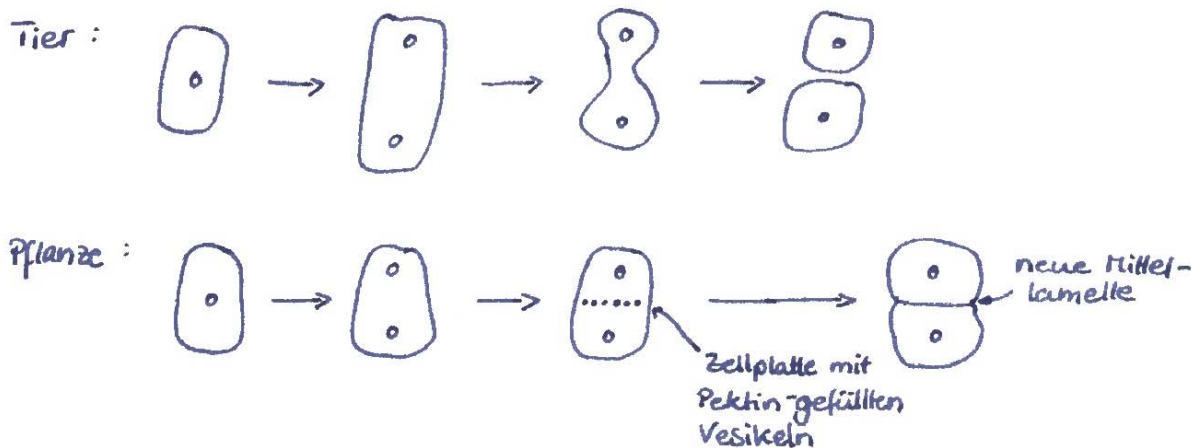


Über Kontakte mit dem Aminoende und zusätzliche seitlichen Wechselwirkungen lagern sich die Moleküle zu einem ausgedehnten Geflecht zusammen, das durch Disulfidbrücken und kovalente Bindungen noch stabilisiert wird.

- ⇒ Das entstandene Netz bildet ein unlösliches Grundgerüst für die anderen Komponenten der Basalmembran.

1.2 Die Zellwand der Pflanzen

- ⇒ Die pflanzliche Zellwand könnte als spezialisierte Form der extrazellulären Matrix betrachtet werden, die jede Pflanzenzelle umgibt.
- ⇒ Zellwände sind in der Regel dicker, kräftiger und vor allem starrer als die extrazelluläre Matrix tierischer Zellen, was die Beweglichkeit der Zellen sehr einschränkt (Übergang zur ortsfesten Lebensweise).
- ⇒ Auch in ihrem Aufbau bzw. ihrer Entstehung unterscheiden sie sich von der extrazellulären Matrix. Tierische Zellen schnüren sich nach der Verdopplung ein und bilden anschließend die extrazelluläre Matrix um sich herum, Pflanzenzellen bilden die erste Schicht der Zellwand am Ende der Verdopplung zwischen sich aus.



- ⇒ Die Zellwand ermöglicht durch ihrer Zugfestigkeit den Aufbau des Turgors: Das Zellinnere ist im Vergleich zum Außenmedium hypertonisch. Durch den Konzentrationsunterschied

entsteht ein osmotischer Druck, der Turgor, gegen den die Pflanzenzelle nur durch die Festigkeit der Zellwand standhalten kann.

- ⇒ Der Turgor ist für die Pflanzen lebenswichtig, denn er ist während des Wachstums die Triebkraft für die Ausdehnung der Zellen und er ist für die mechanische Widerstandsfähigkeit des (lebenden) Gewebes verantwortlich.

1.2.1 Mikroskopischer Aufbau der Zellwand

- ⇒ Die Zellwand ist aus mehreren Schichten aufgebaut, die auch unter dem Mikroskop sichtbar sind:

- Mittellamelle → bildet die Grenze zwischen benachbarten Zellen
- Primärwand → wird während des Weitenwachstums der Zelle gebildet, lassen Zelle noch Möglichkeiten für weiteres Wachstum
- Sekundärwand → nach Ende des Wachstums gebildet, auf Primärwand aufgelagert
- Tertiärwand → Abschlusschicht, nicht bei allen Zellen

- ⇒ Mittellamelle

Sie besteht hauptsächlich aus Protopektin, ist strukturlos und verbindet die Wände benachbarter Zellen fest miteinander. Bei der Zellteilung wird sie in der Zellplatte (s. obiges Bild) angelegt. Im Laufe des Wachstums runden sich die Zellen ab und die Mittellamellen weichen auseinander, um die Interzellularräume zu bilden (schizogene Entstehung).

- ⇒ Primärwand

Die Primärwand wird teilweise gleichzeitig mit der Mittellamelle, in die sie ohne scharfe Grenze übergeht, gebildet und danach mit weiterem Material verstärkt. Sie enthält Cellulose, jedoch nur in einem geringen Anteil (8-14%), und Hemicellulosen (Cellulosane). Diese sind in wirr durcheinander (sog. Streuungstextur) zu einem lockeren Gerüst in eine Grundsubstanz eingebettet, die dem Protopektin der Mittellamelle sehr ähnlich ist. Die Primärwand ist sehr elastisch, lässt sich plastisch dehnen und verformen und kann so der Größenzunahme der Zelle beim Wachstum folgen.

- ⇒ Sekundärwand

Die Sekundärwand enthält im Vergleich zur Primärwand wesentlich mehr Cellulose, bis zu 94%. Ihre Grundsubstanz besteht aus Cellulosanen und den in allen Zellwandschichten vorkommenden Proteinen. In der Regel besteht die Sekundärwand aus einzelnen Lagen, in denen die Zellwandkomponenten in Paralleltextrur angeordnet sind. Bei übereinander liegenden Schichten überkreuzen sich die Richtungen der Cellulose-Fibrillen.

In den Wänden faserförmiger Zellen ist die Richtung der in Paralleltextrur gelagerten Fibrillen entscheidend für die mechanischen Eigenschaften:

Liegen sie parallel zur Längsachse der Zellen spricht man von einer Fasertextrur. Diese Zellen besitzen eine hohe Zugfestigkeit, sind aber nur wenig dehnbar.

Verlaufen die Fibrillen in einem mehr oder weniger steilen Winkel schraubig um die Längsachse der Zellen, spricht man von Schraubentextrur. Sie kommt bei Tracheiden, Flachs-, Hanf- und Holzfasern vor. Die Zellen sind besonders dehnbar.

Wenn die Fibrillen senkrecht zur Längsachse der Zelle, handelt es sich um die Ringtextrur. Dieser Typus findet sich z.B. in Milchröhren, die keiner Zugbeanspruchung unterstehen, aber ihres hohen Innendrucks wegen größere Ausdehnung aushalten müssen.

- ⇒ Tertiärwand

Häufig wird die innerste, d.h. die direkt an der Zellmembran anliegende, Schicht der Sekundärwand als Tertiärwand bezeichnet, da sie sich in Textur und Zusammensetzung von der Sekundärwand unterscheidet.

- ⇒ Die Zellwand kann zusätzlich mit einer Abschlusslamelle bedeckt sein.

1.2.2 Molekularer Aufbau der Zellwand

⇒ Neben den in der Zellwand vorhandenen Proteinen gibt es drei große Gruppen von Kohlenhydraten, die typischerweise Bausteine der Zellwand sind:

- Protopektin
- Cellulose und
- Cellulosane (Hemicellulosen).

⇒ Protopektin

Das Protopektin macht die Hauptmasse der Interzellularsubstanz aus. Es ist ein Mischpolymerisat aus verschiedenen sauren Polysacchariden. Hauptbestandteil ist die Pektinsäure, eine Polyuronsäure, die in Verbindung mit Rhamnose vorliegt und Seitenketten aus Galaktose, Arabinose und anderen Zuckern trägt. Die Verknüpfung der Ketten geschieht an den (sauren!) Carboxylgruppen über divalente Kationen wie Mg^{2+} und Ca^{2+} .

Diese Verknüpfungen können sich relativ leicht lösen und an anderen Stellen neu bilden, so dass ein elastisches, leicht veränderliches Gerüst entsteht. Die Eigenschaften des Protopektins sind dementsprechend: gelartig, plastisch verformbar, hydrophil, leicht in Wasser löslich, amorphe Struktur, erlaubt die Bewegung der Zellen gegeneinander.

Die Mazeration nutzt die Eigenschaften des Protopektins um die Zellen eines Gewebes voneinander zu trennen, indem mit einem Gemisch aus $KClO_3$ und HNO_3 die pektinhaltige Interzellularsubstanz aufgelöst wird.

⇒ Cellulose

Die Cellulose ist ein Makromolekül aus β -1,4-verknüpften D-Glucosemolekülen. Einzelbaustein ist das Disaccharid Cellobiose, bei dem die beiden Glucoseringe zueinander um 180° gedreht sind. Die Bausteine polymerisieren zu langen, unverzweigten Fadenmolekülen, die bis zu 15000 Glucoseeinheiten umfassen können.

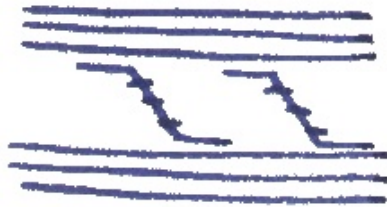
Die in der Primärwand vorkommenden Cellulosefasern sind meist kurz, 1000 bis 2000 Glucoseeinheiten (1-2 μm) lang, und in Streutextur angeordnet. Die Fasern der Sekundärwand dagegen sind länger, 8000 bis 15000 Einheiten bzw. 6-8 μm , und als Paralleltextur angelagert.

In den pflanzlichen Zellwänden liegt die Cellulose in Form von Fibrillen verschiedener Größen vor. Etwa 50 bis 100 Cellulosemoleküle sind miteinander über Wasserstoffbrücken zu Elementarfibrillen von 3,5 bis 5 nm Durchmesser zusammengefasst. Etwa 20 dieser Elementarfibrillen bilden Mikrofibrillen mit 10-30 nm Durchmesser, die wiederum Bestandteile der 0,5 μm dicken Cellulose-Makrofibrillen sind, die bei starker Auflösung unter dem Lichtmikroskop sichtbar werden.

Cellulose ist in den meisten bekannten Lösungsmitteln bis auf Kupferoxidammoniak (Schweizers Reagenz) unlöslich. Konzentrierte Schwefelsäure kann Cellulosemoleküle bis zur Glucose aufspalten. Anfärben mit Iod ist nur in Anwesenheit von quellend wirkenden Chemikalien wie $ZnCl_2$ möglich, unverholzte Cellulose wird darin blau / violett, verholzte wird gelb.

⇒ Cellulosane

Als Cellulosane oder auch Hemicellulosen werden eine Reihe Polysaccharide bezeichnet, die nicht Cellulose sind. Es handelt sich hier meist um β -1,4-verknüpfte, verzweigte Zuckerpolymere, die sich miteinander und mit den Cellulose-Mikrofibrillen eng verbinden und so als „Abstandhalter“ und zur Verknüpfung der Komponenten der Zellwand dienen (ähnlich wie Kollagen in der extrazellulären Matrix).



Die Cellulose sind auch Bestandteile pflanzlicher Schleime und können die Funktion von Reservestoffen übernehmen.

⇒ Zellwandproteine

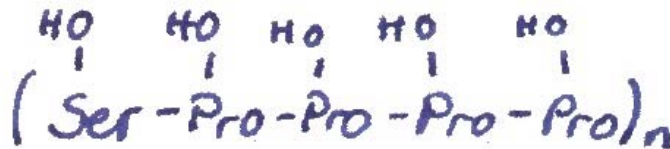
Bei den Proteinen der Zellwand unterscheidet man drei Klassen, von denen die letzteren am besten untersucht sind:

GRP = glycinreiche Proteine

PRP = prolinreiche Proteine und

HRGP = hydroxyprolinreiche Glykoproteine

Die wichtigste Gruppe der HRGPs sind die Extensine. Dies sind Strukturproteine, deren Polypeptidketten vor allem Hydroxyprolin sowie die Aminosäuren Serin, Lysin(→ basischer Charakter!), Tyrosin, Histidin und Valin enthalten. Häufig tritt – analog zur repetitiven Sequenz des Collagens der extrazellulären Matrix, $(\text{Gly} - \text{X}_1 - \text{X}_2)_n$ – ein sich wiederholendes Pentapeptid aus Serin und Hydroxyprolin auf.



Die Polypeptidketten können über Etherbrücken zwischen zwei Tyrosinmolekülen miteinander vernetzt sein und am Hydroxyprolin oder Serin kurze Zuckerketten tragen. Die Zuckerketten bilden eine schützende Hülle um die Proteine, so dass Bakterien die Zellwand nicht so leicht durch Proteasen zerstören können.

Wahrscheinlich bilden die untereinander vernetzten Extensinmoleküle ein selbstständiges Gerüst, das in das Netz der Cellulosefibrillen eingebettet ist. Die Extensine werden erst am Ende des Wachstums eingelagert, da sie zu einer erheblichen Verstärkung der Zellwand führen.

⇒ Lignin

Alle bisher erwähnten Stoffe sorgten bei ihrer Einlagerung in die Zellwand für eine ausreichende Hydratisierung, so dass der Stofftransport in und aus der Zelle nicht behindert wurde. Lignin bewirkt genau das Gegenteil. Durch seine extrem lipophilen, hydrophoben Eigenschaften führt die Einlagerung von Lignin zum Stillstand des Stoffaustauschs wasserlöslicher Stoffe und damit zum Tod der Zellen. Dies hat seinen Sinn, da die Pflanze z.B. die Röhren für ihren Stofftransport durch Abtöten großer, langgestreckter Zellen bildet. In diesen Röhren ist die Transportgeschwindigkeit viel höher, weil der Stofftransport nicht mehr durch das Cytosol der Zellen behindert wird.

Nach Cellulose ist Lignin die häufigste organische Verbindung in Pflanzen. Es ist ein stark verzweigtes Polymer aus verschiedenen Phenolen. Die genaue Struktur von Lignin ist nicht bekannt, da es aufgrund seiner Bindung an andere Zellwand-Komponenten nur schwer isoliert werden kann. Im allgemeinen besteht es aber aus drei verschiedenen Phenylpropanalkoholen: Coniferyl-, Cumaryl- und Sinapylalkohol, die aus Phenylalanin synthetisiert werden.

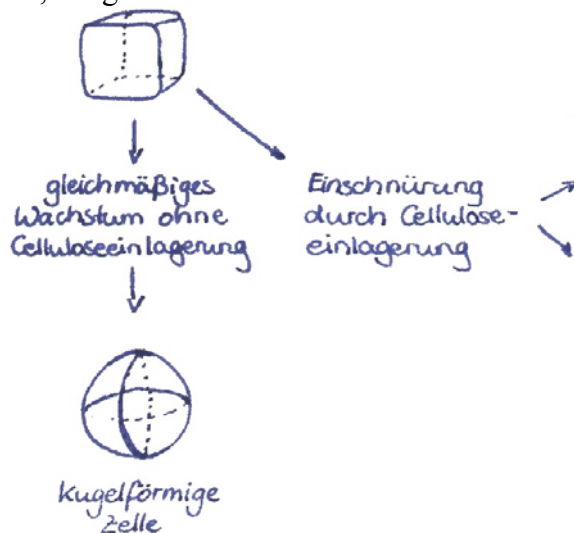
Einzelne Alkoholmoleküle werden über C – C- und C – O – C-Bindungen zu einem dreidimensional verzweigten, komplexen Polymer verknüpft.

1.2.3 Synthese der Zellwandbausteine

- ⇒ Die Synthese der meisten Zellwand-Komponenten erfolgt im Golgi-Apparat. Das heißt, die in der Zelle gefertigten Moleküle werden in die Zellwand ausgeschieden (Exozytose).
- ⇒ Nur die Cellulose wird direkt an der Plasmamembran synthetisiert, da die Cellulose für den Transport ein zu langes Molekül ist.
- ⇒ Orte der Cellulosesynthese in der Membran sind die sog. Rosettenkomplexe. Diese Komplexe haben mehrere Untereinheiten, von denen jede einen Cellulosefaden synthetisiert. Die Bildung der Cellulosefäden ist eng mit deren Kristallisation zur Mikrofibrille verbunden. Über die Steuerung dieses Vorgangs ist noch wenig bekannt.
- ⇒ Man weiß jedoch, dass die Einlagerungsrichtung der Cellulosefasern durch auf der Innenseite der Membran liegende Mikrotubuli gesteuert wird.
Bei der Synthese der Fasern bewegen sich vermutlich die Synthasekomplexe in der Membran hin und her, angetrieben von der sich ständig verlängernden Faser. Die Richtung der Bewegung wird dabei hauptsächlich von der Wechselwirkung der synthetisierten Cellulose mit den Zellwandkomponenten (ist die Schicht, in die die Faser hineinsynthetisiert wird, parallel, orientiert sich die neugebildete Cellulose daran) gesteuert. Die Ausrichtung der Mikrotubuli kann aber die vorbestimmte Bewegungsrichtung verändern, indem sie in bestimmten Bereichen der Membran wie „Kanäle“ wirken, die die Synthasekomplexe auf eine Richtung beschränken.

Dieses Modell erklärt die unterschiedlichen Texturen der Cellulose in Primär- und Sekundärwand.

- ⇒ Die Orientierung der Cellulose in der Zellwand, wie sie von den Mikrotubuli vorgegeben wird, hat großen Einfluß auf das weitere Wachstum der Zelle:



Da der Turgor in alle Richtungen gleich ist, die Zellwände aber unterschiedlich verstärkt sind, verlängert sich die Zelle beim Wachstum immer senkrecht zur Lage der Mikrofibrillen.

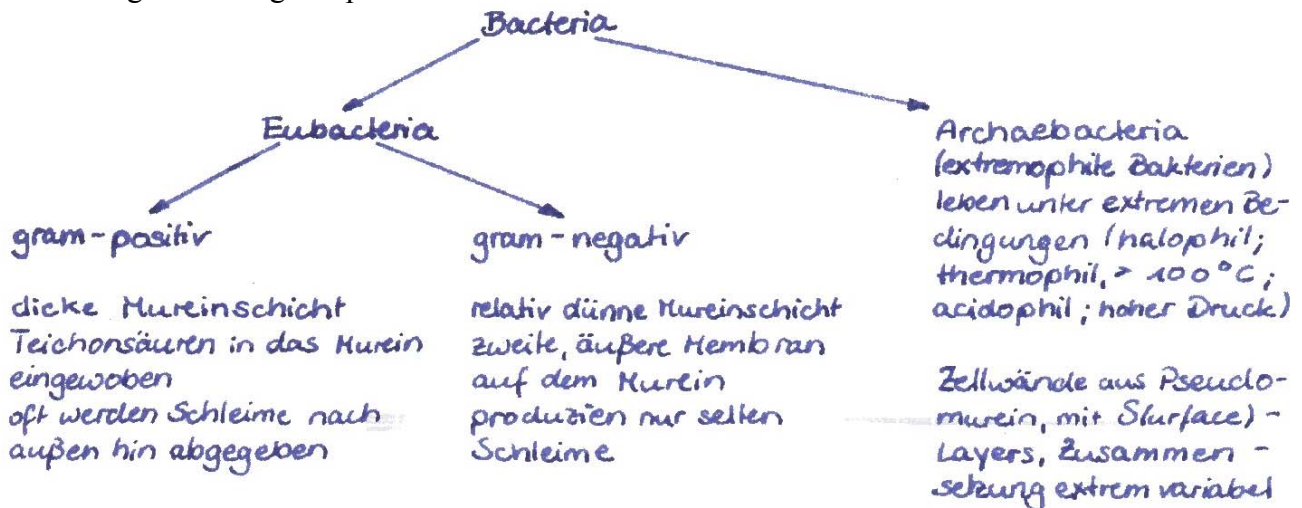
1.2.4 Tüpfel und Plasmodesmen

- ⇒ Das wird zwar bei den Zell-Zell-Verbindungen noch mal besprochen, aber hier schon mal kurz was dazu...
- ⇒ Beim Dickenwachstum der Zellwand werden bestimmte Bereiche durch Plasmawülste offen gehalten. Diese unverdickten Bereiche der Zellwand heißen Tüpfel. Die Mittellamelle und die beiden Primärwände der benachbarten Zellen bilden die Schließhaut des Tüpfels. Diese Schließhaut ist in der Regel von zahlreichen Plasmodesmen durchsetzt.
- ⇒ Tüpfel und Plasmodesmen stellen die Verbindung zwischen benachbarten Zellen trotz Sekundärwand / Tertiärwand sicher.

- ⇒ Ein besonderer Typus ist für die Tüpfel von Wasserleitungsbahnen typisch – der sog. Hoftüpfel. Die Schließhaut dieses Tüpfels ist relativ groß, wird aber von der Zellwand überwallt (Torus), so dass nur ein kleiner zentraler Porus offen bleibt. Dieser Aufbau verhindert das Eindringen von Luft, da bei einseitigem Druck der Wall aus Zellwand auf den Porus gepresst und dieser so verschlossen wird.

1.3 Die Zellwände von Bakterien

- ⇒ Die Bakterien unterteilen sich in zwei große Reiche, die Archaeobakterien und die Eubakterien. Letztere werden nach ihren Färbungseigenschaften noch einmal in gram-negative und gram-positive unterschieden. Hier eine kleine Übersicht:

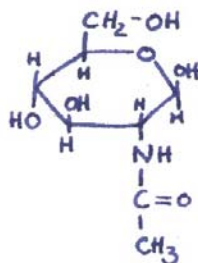


- ⇒ Besonderheit bei der Zellwand gram-negativer Bakterien ist der periplasmatische Raum zwischen Plasmamembran und Zellwand, ein wässriges Kompartiment, das Transportproteine für Glucose und andere Nährstoffe enthält.

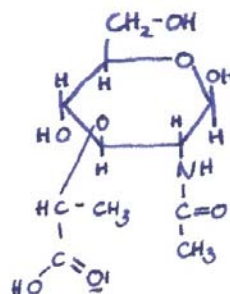
1.3.1 Murein, Pseudomurein und andere Komponenten

- ⇒ Die Zellwände der Eubakterien sind mehrschichtig. Allen gemein ist jedoch nur, dass die innerste Schicht aus Murein besteht. Bei gram-positiven Bakterien sind auch die anderen Zellwandschichten (bis zu 20) aus Murein aufgebaut. Die Zellwand gram-negativer Bakterien hat einen besonderen Aufbau, der in 1.3.2 besprochen wird.
- ⇒ Murein ist ein β -1,4-verknüpftes Polysaccharid aus den Glucose-Derivaten N-Acetylglucosamin und N-Acetylmuraminsäure.

N-Acetylglucosamin



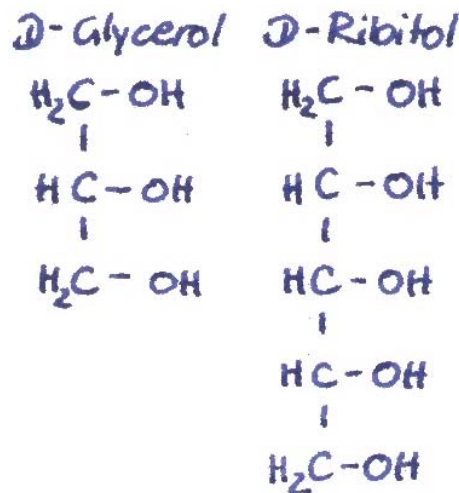
N-Acetylmuraminsäure



Aus den beiden Zuckern bilden Bakterien ein Disaccharid, das als Seitenketten an der Muraminsäure kurze, meist vier Aminosäurereste lange Oligopeptide (über eine Peptidbindung) trägt, die der Vernetzung der Polysaccharidketten dienen.

Dieses Peptidoglycan ist die Grundeinheit des Mureins, es wird von den Bakterien in der Zelle synthetisiert, ausgeschieden und außerhalb zu einem großen Polymer zusammengefügt.

- ⇒ Bei den Aminosäuren, die an die Muraminsäure angehängt werden, handelt es sich normalerweise um D-Aminosäuren, da deren Bindungen nicht von Proteasen zerstört werden können.
 - ⇒ Die gram-positiven und die gram-negativen Bakterien unterscheiden sich schon in der Zusammensetzung der Tetrapeptid-Seitenketten. Bei gram-positiven besteht das Peptid meist (in dieser Reihenfolge, beginnend mit der an der Carboxylgruppe angehängten Aminosäure) aus L-Alanin, D-Glutamin, D-Lysin und D-Alanin. Gram-negative Bakterien dagegen besitzen ein Peptid aus L-Alanin, D-Glutaminsäure, m-Diaminopimelinsäure und D-Alanin.
 - ⇒ Die Peptid-Seitenketten sorgen für die Vernetzung der Murein-Grundeinheiten. Bei gram-negativen Bakterien wird die Querverbindung nebeneinander liegender Peptidoglycan-Moleküle über eine Transpeptidbindung zwischen der terminalen Carboxylgruppe des D-Alanins und der freien Aminogruppe des Diaminopimelinsäure erreicht. Bei gram-positiven erfolgt die Quervernetzung zwischen dem D-Alanin, an das eine Polyglycinbrücke angehängt wird, und der Aminogruppe des L-Alanins.
 - ⇒ Es entsteht auf diese Weise ein beutelförmiges Riesenmolekül (sog. Sacculus), das die gesamte Bakterienzelle umgibt. Die Mureinschicht der Bakterienzellwand besteht also nur aus einem einzigen Molekül.
 - ⇒ Das Murein ist Angriffspunkt vieler Antibiotika. 1922 entdeckte Sir Alexander Fleming, dass das Enzym Lysozym das Murein zerstört und 1928 bemerkte er, dass Penicillin die Synthese von Murein verhindert.
Lysozym spaltet die β -1,4-Verknüpfung zwischen dem Glucosamin und der Muraminsäure. Penicillin hemmt die Transpeptidase, die die Transpeptidbindungen des Mureins herstellt.
 - ⇒ Das Pseudomurein der Archaeobakterien unterscheidet sich in drei wichtigen Punkten vom Murein der Eubakterien:
 - L-Talosaminuronsäure anstelle der N-Acetylmuraminsäure
 - Die beiden Zucker werden nicht β -1,4-, sondern β -1,3-verknüpft. Dadurch entsteht ein im Gegensatz zum linearen Murein gewundenes Molekül.
 - Die Peptid-Seitenketten bestehen nur aus L-Aminosäuren.
- Auf der Oberfläche des Pseudomureins befindet sich noch eine Schicht verschiedener Glykoproteine, S-Layer genannt (S = Surface), die wie ein Mantel die Bakterienzelle umgeben. Abgesehen davon ist die Zellwand der Archaeobakterien noch weitestgehend unerforscht.
- ⇒ Neben dem Murein besteht die Zellwand gram-positiver Eubakterien noch aus Teichonsäuren, die 20 bis 40% der Trockenmasse ausmachen können.
 - ⇒ Teichonsäuren sind Polymere aus Glycerol oder Ribitol, die über Phosphodiesterbrücken miteinander verbunden sind.



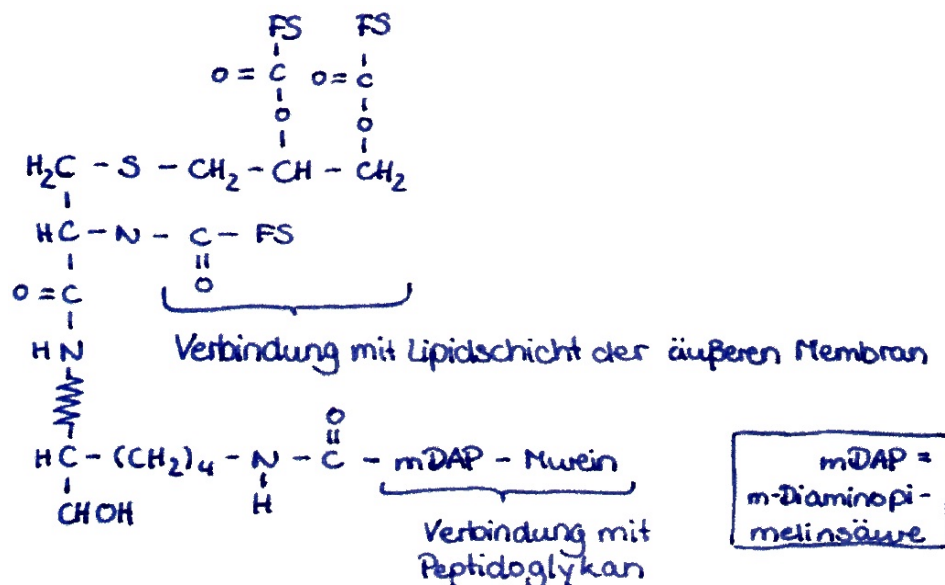
- ⇒ Die Hydroxylgruppen der entstehenden Kette können mit D-Alanin, Glucose oder N-Acetylglucosamin substituiert sein. Über N-Acetylglucosamin sind sie in der Mureinschicht verankert.

1.3.2 Die äußere Membran gram-negativer Bakterien

- ⇒ Die äußere Membran ähnelt in ihrem Bauprinzip einer Biomembran, da es sich um eine Lipiddoppelschicht handelt, ist aber keinesfalls mit der Plasmamembran zu verwechseln. Entfernt man die äußere Membran, so bildet sie sich neu. Entfernt man dagegen die Plasmamembran einer Zelle, so stirbt diese ab.
- ⇒ Die Außenmembran fungiert als Barriere gegen Schadstoffe wie Gallensäure, Verdauungsenzyme, Detergentien usw. Zudem reguliert sie die Außenbedingungen, die an der Plasmamembran herrschen.
- ⇒ Die äußere Membran ist aus verschiedenen Lipopolysacchariden, Proteinen, Phospholipiden und Lipoproteinen aufgebaut. Von der Plasmamembran nach außen findet man:

⇒ Lipoprotein

Das Lipoprotein ist ein Hauptbestandteil der äußeren Membran. Es besteht aus einem mit drei Fettsäuren veresterten Proteinanteil, der über eine Aminogruppe an das Murein gebunden ist.



Es gehört zu den am häufigsten exprimierten Proteinen, jede Zelle besitzt etwa 70000 Moleküle davon. Die Lücken zwischen den Lipoproteinen werden von Phospholipiden ausgefüllt, wie man sie auch in der Plasmamembran findet.

⇒ Lipid A

Das Lipid A ist der zweite Hauptbestandteil der äußeren Membran. Es besteht aus einem zwei Glukosamine umfassenden Grundkörper, der mit bis zu sechs Fettsäuren substituiert ist. Die Fettsäuren können verestert, als Amide oder indirekt über OH-Funktionen gebunden sein.

⇒ Core-Oligosaccharid

Das Core-Oligosaccharid ist eine kurze Kette aus seltene(re)n Zuckern wie D-Galaktose, Heptose oder 2-Keto-3-Desoxyoctansäure. Lipid A und das Core-Oligosaccharid bilden die sog. Kernzone.

⇒ O-Antigen

Beim Oberflächen-Antigen handelt es sich um eine Polysaccharidkette mit seltenen Zuckern wie Abequose oder Rhamnose, die für jeden Bakterienstamm spezifisch ist. Das O-Antigen ist vermutlich an der Erkennung von Wirtszellen beteiligt.

⇒ Genauerer über Bakterien und deren Zellwände gibt's in der Mikrobiologie in den Bio III- und Bio IV-Vorlesungen.

⇒ Die äußere Membran enthält Porine, die transmembrane, wassergefüllte Kanäle bilden und die Stoffaufnahme sicherstellen. Abgekürzt werden diese auch OMP für Outer Membrane Protein. Die Porine liegen meist als Trimere vor, ermöglichen einen erleichterten passiven Transport, sind aber wenig substratspezifisch.

⇒ Wichtige Porine sind OMP C (kleinere Pore) und OMP F (größere Pore), die die Diffusion von Molekülen bis 600 / 700 Dalton Größe erleichtern können. Mit Hilfe dieser Poren können die Bakterien auf variable Konzentrationen gelöster Stoffe im Außenraum reagieren: sind viele Stoffe vorhanden, wird OMP F nur wenig genutzt, OMP C dagegen mehr, gibt es nur wenig gelöste Stoffe im Außenmedium ist es genau umgekehrt. Die äußere Membran ist damit keine Barriere für Nährstoffe, die das Bakterium braucht.

1.3.3 Ein Vergleich von Matrix und Zellwänden

⇒ Nur zur kurzen Wiederholung!

	Extrazelluläre Matrix	Pflanzliche Zellwand	Bakterielle Zellwand
Grundbausteine	Glykosaminoglykane	Cellulose, Cellulosane Protopektin	Murein (versch. Typen) Pseudomurein
Proteine	Strukturgebende und vernetzende Proteine	Extensine	Porine, S-Layer-Proteine (versch. Typen)
Besonderheiten	Spezialisierung zur Basallamina möglich	Verholzung durch Lignineinlagerung	Evtl. zweite Membran, Lipoproteinschicht

2. Die Plasmamembran

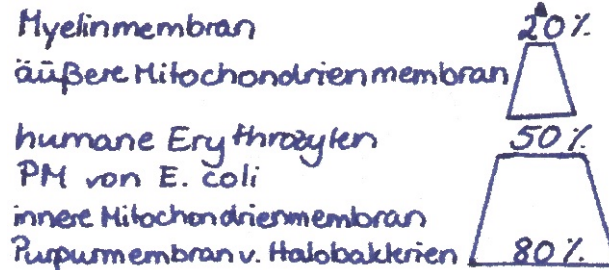
Die Zellmembran (Plasmalemma, Plasmamembran) stellt bei allen lebenden Zellen die Grenze zwischen dem Zellinneren und der Umgebung dar. Sie ist extrem flexibel sowohl physikalisch gesehen als auch in Bezug auf ihre chemische Zusammensetzung, die z.B. mit der Außentemperatur variieren kann (Fluid-Mosaik-Modell). Die trennenden Eigenschaften der Membran (als Diffusionsbarriere) gehen immer auf ihre Lipide zurück, ihre verbindenden Eigenschaften werden von Proteinen übernommen, die als Rezeptoren, Sensoren, Transporter und Kanäle dienen.

Neben der Zellmembran, die den Abschluß der Zelle nach außen darstellt, spricht man auch noch von einem inneren Membransystem, das unter anderem das Endoplasmatische Retikulum und den Golgi-Apparat umfasst. Diese Strukturen werden später einzeln besprochen.

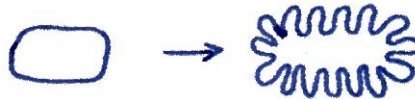
Physikalische Eigenschaften der Membran und ihre chemische Zusammensetzung sowie Mechanismen des Stofftransports wurden schon in Teil 1 der Vorlesung besprochen und werden hier vorausgesetzt.

2.1 Die Funktion der Plasmamembran

- ⇒ Dass die Plasmamembran nicht einfach nur als „Verschluß“ der Zelle dient, sondern zahlreiche andere Funktionen übernehmen kann, zeigt schon ihr sehr variabler Proteinanteil:

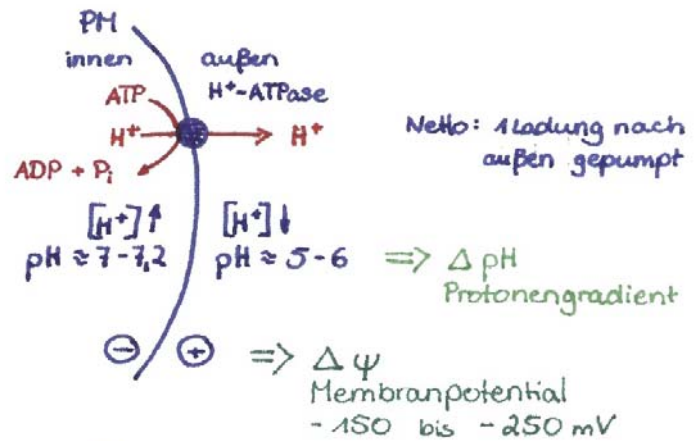


- ⇒ Die Myelinmembran z.B. besteht zu 80% aus Lipidmolekülen. Diese sind ein guter Isolator, was wichtig für die Nervenleitung ist, die an dieser Membran stattfindet.
- ⇒ Die Purpurmembran der Halobakterien hat den maximal möglichen Prozentsatz an Proteinen, bei einem noch größeren Proteinanteil würde die Plasmamembran zu durchlässig. Soll eine größere Aufnahme erreicht werden, werden daher nicht einfach mehr Proteine in die Membran eingelagert, sondern die Fläche der Membran durch die Ausbildung von Mikrovilli vergrößert.

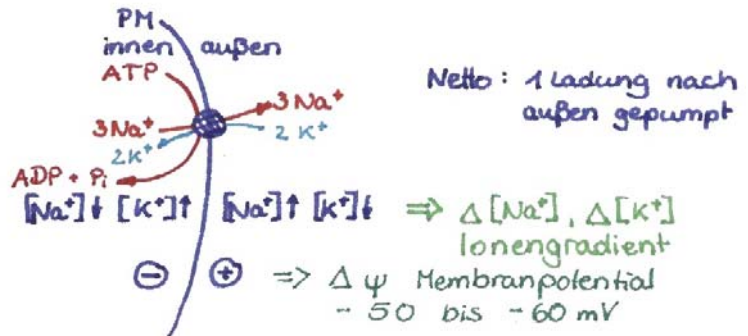


- ⇒ Die Plasmamembran schafft einen von der Außenwelt abgeschlossenen Reaktionsraum (Kompartiment) – was besonders bei Bakterien von Bedeutung ist, da diese nicht über ein inneres Membransystem verfügen und auf Einstülpungen ihrer Membran angewiesen sind.
- ⇒ Mit Hilfe ihrer Protein übernimmt die Plasmamembran weitere Aufgaben:
- Membrandurchziehende Proteine erleichtern und verbessern den Stofftransport
 - Strukturen auf der äußeren Membranoberfläche sind Rezeptoren für an die Zelle gerichtete Signale.
 - Die Membran ist energetisiert. Über die Membran aufgebaute Gradienten werden für die Synthese von ATP oder die Nervenleitung genutzt.

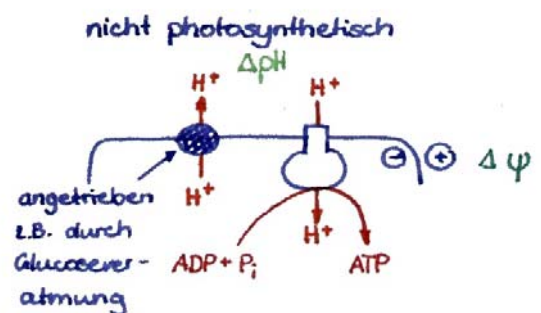
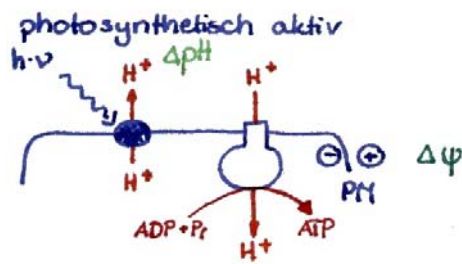
Bsp: Pflanze



Bsp: Tier



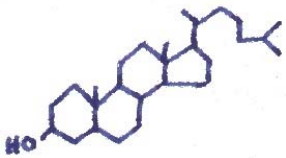
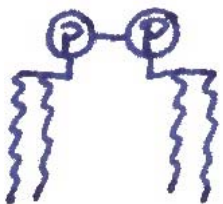
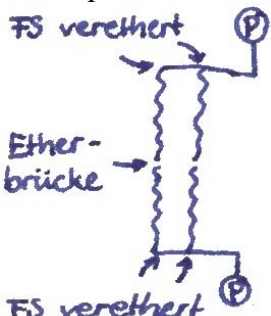
Bsp: Bakterien



2.2 Lipidzusammensetzung

- ⇒ Trotz ihrer vielen unterschiedlichen Funktionen haben alle biologischen Membranen denselben Grundaufbau: Sie bestehen aus einer dünnen Schicht von Lipid- und Proteinmolekülen, die vor allem durch nicht-kovalente Wechselwirkungen zusammengehalten werden.
- ⇒ Welche Lipide als Grundbausteine für die Membran verwendet werden, ist sehr unterschiedlich:

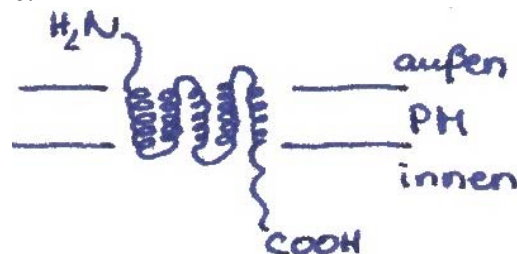
	Tiere	Pflanzen	Eubakterien	Archaeobakterien
Phospholipide 	ja	ja	ja	nein
Sterole	ja	ja, aber nur wenige	nein	nein

				
Cardiolipin 	nein	nein	ja	nein
Etherlipide 	nein	nein	nein	ja, als Anpassung an extreme Standorte, da die Etherbindung stabiler als eine Veresterung ist

⇒ Die Lipidzusammensetzung ist verantwortlich für die Fluidität der Membran. (siehe 4.2.2 in Teil 1 der Vorlesung)

2.3 Proteinzusammensetzung

- ⇒ Die Proteine der Plasmamembran werden unterschieden in integrale und assoziierte (periphere) Proteine.
- ⇒ Normalerweise sind Proteine, die im Cytoplasma vorkommen, wasserlöslich durch einen hohen Anteil hydrophiler Aminosäuren. Auf Proteine in und an der Membran trifft dies nicht zu, da sie einen hohen Anteil lipophiler Aminosäuren aufweisen, was die Interaktion mit den lipophilen Enden der Membranmoleküle ermöglicht.
- ⇒ Die Proteine in der Membran übernehmen verschiedene Funktionen: Sie dienen dem Stofftransport, der Nervenleitung, der Synthese von ATP und als Rezeptoren auf der Zelloberfläche.
- ⇒ Letztere machen die Plasmamembran zum Signalgeber. Es handelt sich bei diesen Proteinen um helikale Rezeptorproteine mit Aminoterminus auf der Zellaußenseite und Carboxylende auf der Innenseite der Zelle.



Am weitaus häufigsten sind G-Protein gekoppelte Rezeptoren, die ihre Wahrnehmung mit Hilfe von GTP-bindenden Proteinen an die Zielproteine in der Zelle weitergeben. Solche Zielproteine sind häufig zuständig für die Synthese eines niedermolekularen, leicht diffundierenden Substrats, einem sog. second messenger.

- ⇒ Der second messenger löst dann durch Aktivierung z.B. eines Proteins oder Gens eine Reaktion der Zelle aus. Der Weg des Signal sieht letztendlich etwa so aus:
 Rezeptorprotein → G-Protein → Zielprotein → second messenger (z.B. cAMP) → Reaktion

- ⇒ Beispielhaft dafür ist der Phosphatidylinositol-Signalweg, der von mehr als 25 Zelloberflächen-Rezeptoren genutzt wird. Phosphatidylinositol (PI) ist in geringen Mengen Bestandteil der Plasmamembran. Für den Übertragungsweg ist dessen phosphoryliertes Produkt, PI-Bisphosphat (PIP₂), von Bedeutung.

Wird ein Rezeptor auf der Zelloberfläche aktiviert, so stimuliert er ein trimeres G-Protein. Dieses aktiviert ein Enzym, die PI-spezifische Phospholipase C, das PIP₂ in Diacylglycerol und Inositoltriphosphat (IP₃) spaltet. Beide Moleküle spielen danach noch eine Rolle in der Signalübermittlung.

Diacylglycerol aktiviert eine Proteinkinase, die die Phosphorylierung bestimmter Proteine in der Zelle katalysiert. Diese Proteine können auch genregulatorische Proteine sein, was zu erhöhter oder verringerter Transkription bestimmter Gene führt.

Inositoltriphosphat ist wasserlöslich und diffundiert ins Cytosol. An der Membran des ER binden die Moleküle an IP₃-abhängige Calcium-Kanäle. Es kommt zur Ausschüttung von Ca²⁺ (Erhöhung der Ca²⁺-Konzentration von 10⁻⁷ auf 10⁻⁵), das intrazelluläre, calciumabhängige Proteine aktiviert. In Muskelzellen sind die Calcium-Ionen auch an der Auslösung der Muskelkontraktion beteiligt.

- ⇒ Die Vorteile dieses Übertragungsweges sind
- starke Amplifikation des Signals
 - schnelle Verbreitung des Signals in der Zelle durch den second messenger
 - second messenger sind keine Proteine, müssen also normalerweise nicht aufwendig synthetisiert werden

3. Zell-Zell-Verbindungen

Spezialisierte Zellverbindungen findet man an vielen Zell/Zell- und Zell/Matrix-Kontaktstellen in allen Geweben. Besonders wichtig und in großer Zahl vorhanden sind sie jedoch in den Epithelien.

Man kann die Zellverbindungen nach ihrer Funktion in drei verschiedene Klassen einteilen:

- ❖ undurchlässige Verbindungen, die Zellen in einer Epithelzellschicht so zusammenhalten, dass selbst kleine Moleküle nicht von einer Seite der Schicht auf die andere gelangen können
- ❖ Haftverbindungen, die die Zellen und ihr Cytoskelett auf mechanischem Wege mit Nachbarzellen und der extrazellulären Matrix verbinden
- ❖ Kommunizierende Verbindungen, die die Passage chemischer und elektrischer Signale von Zelle zu Zelle ermöglichen.

3.1 Zell-Zell-Verbindungen in tierischen Zellen

- ⇒ Die Zell-Zell-Verbindungen tierischer Zellen werden zwischen den Plasmamembranen benachbarter Zellen ausgebildet. Der Abstand der Zellen darf dabei nicht zu groß sein, wie etwa im Bindegewebe, Zell-Zell-Verbindungen kommen bei Zellen mit wenig umgebender extrazellulärer Matrix vor.
- ⇒ Die verschließenden Verbindungen heißen Tight Junctions, zu den verankernden Verbindungen zählen Adhäsionsgürtel, Desmosomen und Hemidesmosomen. Gap-Junctions und chemische Synapsen sind kommunizierende Zell-Zell-Verbindungen.

3.1.1 Tight Junctions

- ⇒ Alle Epithelien haben eine gemeinsame Funktion: Sie sind selektive Permeabilitätsbarrieren, die Flüssigkeiten unterschiedlicher chemischer Zusammensetzung trennen. Bei der Aufrechterhaltung der Barrierefunktion spielen die Tight Junctions eine besonders wichtige Rolle.

- ⇒ Besonders deutlich wird dies beim Dünndarmepithel der Säuger: Es dürfen keine Substanzen ins Blut diffundieren ohne vorher die Darmwandzellen passiert zu haben. Aus diesem Grund liegen diese Zellen eng beieinander und evtl. bestehende winzige Lücken zwischen den Membranen benachbarter Zellen werden durch Tight Junctions verschlossen.

Neben der Verschlussfunktion verhindern die Tight Junctions auch die laterale Bewegung der in der Zellmembran befindlichen Transportproteine. So können die apikalen Proteine, die Nährstoffe in die Darmwandzelle aufnehmen, nicht auf die basale Seite der Zelle diffundieren und die basalen Proteine, die die Nährstoffe ins Blut befördern, können nicht auf die apikale Seite abwandern. Dies ist Voraussetzung für den gerichteten Stofftransport vom Darmlumen ins Blut.

- ⇒ Die Abdichtung der Tight Junctions ist jedoch nicht absolut, vollständig und unabänderlich. Sie können teilweise für sehr kleine Moleküle durchlässig sein, das ist jedoch von Epithel zu Epithel verschieden (z.B. könnte ein Na^+ durch die Tight Junction im Dünndarmepithel diffundieren, im Epithel der Harnblase jedoch nicht). Außerdem können die Zellen ihre Tight Junctions vorübergehend verändern, z.B. um über parazellulären Transport zwischen den Zellmembranen Stoffe aus dem Darmlumen aufzunehmen.
- ⇒ Die molekulare Struktur der Tight Junctions ist noch nicht genau geklärt. Im EM zeigt sich ein Netz untereinander verbundener Stränge, das den apikalen Bereich der Epithelzellen vollständig umspannt. Die Stränge bestehen wahrscheinlich aus langen Reihen spezifischer Transmembranproteine, die zu den beiden beteiligten Plasmamembranen gehören und sich unmittelbar verbinden, um den Interzellularraum zu verschließen.
- ⇒ Tight Junctions werden auch als zonula occludens bezeichnet.

3.1.2 Haftverbindungen

- ⇒ Haftverbindungen dienen der Verankerung von Zellen und deren Cytoskelett für eine mechanische Stabilisierung. Sie kommen daher in Geweben, die starker Beanspruchung ausgesetzt sind, besonders häufig vor.
- ⇒ Alle drei Arten der Haftverbindungen sind aus zwei Arten von Proteinen aufgebaut: Auf der Zytoplasma-Seite der Membran bilden intrazelluläre Anheftungsproteine einen abgegrenzten Adhäsions-Plaques, der an bestimmte Elemente des Cytoskeletts gekoppelt ist. Transmembran-Verbindungsproteine besitzen eine intrazelluläre Domäne, die an ein oder mehrere Anheftungsproteine bindet und eine extrazelluläre Domäne, die mit der extrazellulären Matrix oder gleichartigen Proteinen benachbarter Zellen wechselwirkt.
- ⇒ Adhärenz-Verbindungen verknüpfen Aktin-Filamente des Cytoskeletts benachbarter Zellen miteinander. In nichtepithelialen Geweben haben sie meist die Form kleiner, punkt- oder streifenförmiger Haftstellen. In Epithelien bilden sie oft einen durchgehenden Adhäsionsgürtel (auch: zonula adhaerens) aus, der sich direkt unter den Tight Junctions befindet. Die Transmembran-Verbindungsproteine, die für den Zusammenhalt sorgen, sind Ca^{2+} -abhängige Adhäsionsproteine, weshalb man sie auch als Cadherine bezeichnet.

Adhärenz-Verbindungen zwischen Zelle und extrazellulärer Matrix verfügen über andere Verbindungsproteine, die Integrine.

- ⇒ Desmosomen und Hemidesmosomen dienen als mechanische Verbindungen, die Zug- oder Scherkräfte in einem Epithel oder dem darunterliegenden Bindegewebe verteilen.
- ⇒ Desmosomen sind knopfartige Zell-Zell-Kontaktpunkte, die als Verankerungspunkte für Intermediärfilamente des Cytoskeletts dienen und benachbarte Zellen wie Nieten miteinander verbinden.

Die Transmembran-Verbindungsproteine der Desmosomen sind ebenfalls Cadherine.

- ⇒ Hemidesmosomen ähnelnd den Desmosomen, unterscheiden sich von ihnen aber in Funktion und chemischem Aufbau. Sie verbinden die basale Membran von Epithelzellen mit der darunter liegenden Basalmembran. Wie bei den Adhärenz-Verbindungen zwischen Zelle und Matrix sorgen auch hier Integrine für die Transmembran-Verknüpfung.
- ⇒ Da das alles wahrscheinlich etwas verwirrend war, hier noch mal eine kleine Übersicht über die Haftverbindungen:

3.1.3 Gap-Junctions und chemische Synapsen

- ⇒ Kontaktverbindungen dienen den Zellen zum Austausch von Molekülen, Signalen und Informationen.
- ⇒ Die Gap Junction ist eine der häufigsten Zellverbindungen – man findet sie in vielen Geweben und bei praktisch allen Tieren. Gap Junctions sind kanalbildende Proteinmoleküle, die kleinen, wasserlöslichen Molekülen (bis 1000 Da) den direkten Übergang vom Cytoplasma der einen in das Cytoplasma der anderen Zelle ermöglichen. Sie verbinden die Zellen damit sowohl metabolisch als auch elektrisch.
- ⇒ Gap Junctions bestehen aus Transmembranproteinen. Diese bilden Strukturen aus, die man Connexons nennt. Wenn die Connexons in den Plasmamembranen benachbarter Zellen sich gegenüber stehen, bilden sie einen durchgehenden wässrigen Kanal von etwa 1,5 nm Breite, der die beiden Zellinnenräume verbindet.
- ⇒ Die Connexons ragen aus der Zelloberfläche heraus und halten die Membranen immer auf gleichem Abstand voneinander. Jedes Connexon besteht aus sechs gleichartigen Protein-Untereinheiten (Connexinen), die jeweils vier α -Helices enthalten.
- ⇒ Die Gap Junctions einzelner Gewebe können sich in ihren Eigenschaften, beispielsweise hinsichtlich der Permeabilität ihrer Kanäle unterscheiden, was auf verschiedene Arten von Connexinen zurückzuführen ist.
- ⇒ Da die Zellen eines Gewebes über Gap Junctions auch elektrisch verbunden sind, können hier elektrische Signale im Gegensatz zur chemischen Synapse ohne Verzögerung weitergegeben werden. Dies ist wichtig, wenn es auf Schnelligkeit, Verlässlichkeit und Synchronisation ankommt, wie etwa bei der Kontraktion des Herzmuskels oder der Peristaltik-Bewegung des Darms.
- ⇒ Gap Junctions bleiben nicht ständig offen, sondern können zwischen geöffnetem und geschlossenem Zustand wechseln. Der Mechanismus kann von der Zelle gesteuert werden: Sinkt der pH-Wert oder steigt die Ca^{2+} -Konzentration stark an, schließen sich die Gap Junctions. Dies macht Sinn, da ein zu niedriger pH bzw. eine hohe Ca^{2+} -Konzentration Zeichen für eine abgestorbene (Membran abgestorben und durchlässig) oder zumindest stark gestresste Zelle ist. Sind die Gap Junctions in einem solchen Fall geschlossen, können die benachbarten Zellen wenigstens nicht beschädigt werden.
- ⇒ Chemische Synapsen fungieren als chemische Brücken zwischen Zellen, um elektrische Impulse weiterleiten zu können. Sie übersetzen ein ankommendes elektrisches Signal in ein chemisches Signal, das den synaptischen Spalt zwischen den Zellen überquert und an der Membran der nächsten Zelle wieder in ein elektrisches Signal umgesetzt wird.
- ⇒ Bei chemischen Synapsen ist nicht die gleichzeitige Information von möglichst vielen Zellen das Ziel (wie bei den Gap Junctions), sondern nur die Weiterleitung des Signals.

3.2 Zell-Zell-Verbindungen in Pflanzenzellen

- ⇒ Da Pflanzenzellen einander nicht mit ihren Zellmembranen, sondern mit ihren Zellwänden berühren, ist die Bildung von Zell-Zell-Verbindungen schon etwas schwieriger.
- ⇒ Die Funktion der Tight Junctions erfüllen in Pflanzen Wachsschichten und der Caspary'sche Streifen, die Kommunikation wird über Plasmodesmata durchgeführt.

- ⇒ Wegen des Gerüsts der Zellwand entfällt die Notwendigkeit, Haftverbindungen auszubilden.

3.2.1 Verschließende Zell-Zell-Verbindungen

- ⇒ Bei Pflanzen beträgt der interzelluläre Raum zwischen zwei Zellen mehrere μm (Tiere: wenige nm), wodurch eine Überbrückung mit Tight Junctions unmöglich wird. Pflanzliche Zellen haben also andere Möglichkeiten der Abdichtung „erfunden“.
- ⇒ Eine Form der verschließenden Zell-Zell-Verbindung ist in der Endodermis (innerste Rindenschicht der Wurzel) der Pflanzenzellen in Form des sog. Casparyschen Streifens umgesetzt. Der Casparysche Streifen umläuft als zusammenhängendes Band von wenigen μm Breite die radialen Wände der Endodermiszellen, während die restliche Zellwand unverändert bleibt. Bei diesem Streifen handelt es sich um eine mit Lignin inkrustierte (eingelagerte) Zellwand.
- ⇒ Pflanzenzellen können ihren Interzellularraum auch durch Ein- oder Auflagerung von Wachsen in die Zellwand verschließen. Die Wachse sind komplexe Gemische aus langen, unverzweigten Alkanen und Alkoholen, langkettigen Aldehyden, Ketonen, Estern und freien Fettsäuren. Die entstehende Schicht ist stark lipophil und undurchlässig für die im Außenmedium gelöst vorliegenden Stoffe.
- ⇒ Genau genommen sind diese verschließenden Verbindungen keine Verbindungen, sondern nur sekundäre Veränderungen der pflanzlichen Zellwand.

3.2.2 Tüpfel und Plasmodesmata

- ⇒ Plasmodesmata sind die einzigen echten Zell-Zell-Verbindungen der Pflanzen. Sie stellen den direkten Kontakt des Cytoplasmas benachbarter Zellen her.
- ⇒ Von wenigen Sonderfällen abgesehen, sind alle lebenden Pflanzenzellen mit ihren Nachbarn durch Plasmodesmata verbunden.
- ⇒ Plasmodesmata befinden sich nur an den Tüpfeln, den unverdickten Stellen der Zellwand. Sie bilden einen zylindrischen Kanal von 20 bis 40 nm Durchmesser. Durch die Mitte der meisten Plasmodesmata verlaufen schmalere zylindrische Strukturen, die Desmotubuli, die direkt mit Teilen des ER der beteiligten Zellen verbunden sind.

Der Desmotubulus besteht aus Cytoskelettelementen und ist über Membranproteine mit Zellmembran vernetzt, die den Plasmodesmos auskleidet. Dadurch wird der Plasmodesmenkanal stabilisiert, aber auch die Größe der zu transportierenden Moleküle eingegrenzt (max. 800 Da).

- ⇒ Infolge der Verbindung durch Plasmodesmen stellen die Zellen eines vielzelligen pflanzlichen Organismus eine physiologische Einheit dar, die man als Symplast (= Summe aller Cytoplasmata) bezeichnet und vom Apoplasten (= Summe aller Zellwandbereiche und Ausscheidungen des Protoplasten) abgrenzt.

An dieser Stelle hat uns Prof. Sauer noch etwas über das GFP, das Green Fluorescent Protein, erzählt. Dieses Protein kommt entweder an einen Membranpartikel gebunden vor (also nur in den Zellen, in denen es auch hergestellt wird) oder es liegt als freies Protein gelöst im Cytosol vor und kann über die Plasmodesmen in andere Zellen einwandern. Das Protein ist auf ein einziges Gen zurückzuführen, was recht praktisch ist, da man es gut in jeden beliebigen Organismus einbauen kann, um dann z.B. leuchtende Pflanzen oder leuchtende Mäuse zu erhalten.

4. Die Vakuole der Pflanzenzelle

Die Vakuole ist neben der Zellwand das auffälligste Merkmal pflanzlicher Zellen. Spricht man von *der* Vakuole, so ist damit die Zentralvakuole in den Zellen höherer Pflanzen gemeint. Sie nimmt – in voll entwickelten Zellen – den weitaus größten Teil des Zellinnenraums, bis zu 95% des

Zellvolumens, ein während der restliche Zellinhalt zu einem schmalen Saum an der Zellwand zusammengedrängt wird.

4.1 Eigenschaften der Vakuole

- ⇒ Die Vakuole (lat. vacuus = leer) erscheint nur optisch leer, enthält aber in Wirklichkeit den sog. Zellsaft. Die Gesamtheit der Vakuolen einer Pflanzenzelle ist das Vacuom.
- ⇒ Die Membran, von der die Vakuole umgeben ist, bezeichnet man als Tonoplast.
- ⇒ Die Vakuole kann von Teilen des Cytoplasmas durchzogen sein, diese Cytoplasmastränge nennt man Hecht'sche Fäden.

4.1.1 Entstehung der Vakuole

- ⇒ Das Wachstum pflanzlicher Zellen erfolgt unter Wasseraufnahme. Das erste Anzeichen für das Ende der meristematischen Phase und den Beginn der Zellvergrößerung ist die Bildung zahlreicher kleiner Vakuolen mit Membranen aus dem ER und dem Golgi-Apparat.
- ⇒ Durch weitere Wasseraufnahme vergrößern sie sich und fusionieren mit anderen Vakuolen.
- ⇒ Schließlich treten sie zu einer großen zentralen Zellsaftvakuole zusammen, die fast den gesamten Raum der Zelle einnimmt (bei ausgewachsenen Zellen bis zu 95%).
- ⇒ Mittels Hecht'scher Fäden kann auch der Zellkern in einer Plasmatasche im Vakuolenraum aufgehängt sein.
- ⇒ In lebenden Zellen ändern sich Lage der Plasmatasche und des Netzes aus Plasmasträngen ständig, da sich das Cytoplasma bewegt. Die Strömung (z.B. Zirkulation, Rotation) kann über die Bewegung von Zellbestandteilen beobachtet werden.

4.1.2 Der Tonoplast und seine Energetisierung

- ⇒ Beim Tonoplast der Vakuole handelt es sich um eine einfache Biomembran, die sich aber durch ihre Proteinausstattung und damit ihrer Permeabilität stark vom Plasmalemma unterscheidet.
- ⇒ Bei den im Tonoplast gefundenen Proteinen handelt es sich zum großen Teil um Transportmoleküle / Kanäle und ATPasen. Sie unterscheiden sich teilweise stark von den Mechanismen an der Plasmamembran. Zum Beispiel:
 Ca^{2+} wird durch den Tonoplasten mittels Antiport im Austausch gegen Protonen befördert (im Gegensatz zur Calciumpumpe der Plasmamembran)
- ⇒ In der Vakuole herrscht ein pH-Wert von etwa 5-6, im Zytoplasma dagegen liegt er bei 7-7,2. Die hohe Protonenkonzentration wird von den ATPasen der Vakuolenmembran zur Energetisierung genutzt.
- ⇒ Man unterscheidet die H^+ -ATPase der Plasmamembran (sog. P-Typ-ATPase) von der H^+ -ATPase der Vakuole (V-Typ-ATPase). Beide sind elektrogene Protonenpumpen, d.h. sie erzeugen eine Potentialdifferenz an der Membran. Am Tonoplasten befindet sich neben der H^+ -ATPase auch noch eine H^+ -Pyrophosphatase (PPase), die ATP in AMP und PP_i spaltet und die daraus gewonnene Energie für den Protonentransport in die Vakuole nutzt.

4.1.3 Spezialisierte Vakuolen

- ⇒ Einzellige Eukaryoten besitzen häufig besonders spezialisierte Organellen, die ebenfalls als Vakuolen bezeichnet werden. Sie haben nur beschränkte Funktionen und dürfen nicht mit der Zentralvakuole höherer Pflanzen verwechselt werden.
- ⇒ Beispiele für solche spezialisierten Vakuolen sind die Nahrungsvakuole und die kontraktile bzw. pulsierende Vakuole.
- ⇒ Nahrungsvakuolen treten bei Rhizopoden (z.B. Amöben) auf, die ihre Nahrung mit der ganzen Zelloberfläche umfließen. Die Partikel werden in Vakuolen eingeschlossen, die

Abkömmlinge der Plasmamembran sind, und durch Ansäuern bzw. lytische Enzyme aufgeschlossen.

- ⇒ Pulsierende Vakuolen sind bei Protisten im Süßwasser verbreitet, da dort das umgebende Medium eine geringere Osmolarität als das Zellinnere hat und aufgrund der Konzentrationsunterschiede das Problem einer großen Wasseraufnahme besteht. Um nicht durch die Wasseraufnahme zu platzen, wird das überschüssige Wasser über die kontraktile Vakuole regelmäßig nach außen gepumpt. Vermutlich werden über die kontraktile Vakuole auch Exkretionsstoffe, wie etwa Harnstoff, ausgeschieden.

4.2 Funktion

- ⇒ Die Vakuole ist in ihrer Funktion bemerkenswert vielseitig, sie sorgt für den Turgor der Zelle, speichert verschiedenste Stoffe, baut Substanzen ab und scheidet Abbauprodukte aus.
- ⇒ Die trivialste Funktion der Vakuole ist wohl das Ausfüllen des Zellinnenraums. Die oft sehr großen Zellen von Pflanzen müssen ja irgendetwas enthalten und dies ist normalerweise Wasser, da es für die Pflanze am einfachsten zu beschaffen ist.
- ⇒ Neben den nachfolgend genauer beschriebenen Funktionen, hat die Vakuole eine homöostatische Funktion für die Zelle, sie gleicht schwankende äußere Bedingungen aus, z.B.: fällt der äußere pH-Wert ab (größere H^+ -Konz.), so strömen Protonen in die Zelle ein. Dies wird durch verstärkten Transport der Protonen in die Vakuole ausgeglichen.

4.2.1 Turgor

- ⇒ Die Stoffkonzentration in der Vakuole ist – im Vergleich zum Außenmedium – ziemlich hoch. Die Zelle nimmt also Wasser auf. Die Wassermoleküle werden mit Hilfe spezieller Transportproteine, der sog. Aquaporine, über die Membran befördert. Es handelt sich dabei um Transmembranprotein und man unterscheidet sie in diejenigen der Plasmamembran (PIP = plasmamembrane intrinsic protein) und die des Tonoplasten (TIP = tonoplast intrinsic protein).
- ⇒ Durch die Wasseraufnahme entsteht ein Innendruck, der Turgor, der den Zytoplasmaschlauch gegen die Zellwand drückt. Auf diese Weise unterstützt die Vakuole auch die Streckung der Zelle beim Wachstum.
- ⇒ Viele Pflanzenzellen können trotz Änderungen der Ionenstärke in der Umgebung ihren Turgor mehr oder weniger konstant halten. Dies geschieht durch Änderungen des osmotischen Drucks in Zytoplasma und Vakuole, zum Teil durch kontrollierten Abbau und Resynthese von Polymeren (z.B. Polyphosphaten) in der Vakuole, zum Teil durch Änderung der Transportgeschwindigkeiten für Zucker, AS und anderer Metabolite durch die Plasma- und die Vakuolenmembran.

4.2.2 Speicherung

- ⇒ Die Palette der in der Vakuole gespeicherten Stoffe ist riesig, sie reicht von Kautschuk über Opium bis zu verschiedenen Duftstoffen.
- ⇒ Die saure Reaktion des Vakuoleninhalts ist auf den Gehalt an organischen Säuren wie Oxalsäure, Weinsäure, Äpfelsäure, Citronensäure etc. zurückzuführen.
- ⇒ Des weiteren findet man Saccharose, verschiedene Hexosen, Aminosäuren, Nitrat, Farbstoffe, Glykoside, Gerbstoffe, Alkaloide, Ätherische Öle / Harze, anorganische Stoffe, Öle und Fette.
- ⇒ Farbstoffe
Farbstoffe in den Vakuolen rufen die Färbung vieler Blüten und Früchte hervor (daneben spielen bei der Farbgebung auch Chromoplasten eine Rolle). Blaue bis rote Farben werden meist von Anthocyanen, gelbe von Anthoxanthinen verursacht. Anthocyane bestehen aus Anthocyanidinen (eine Gruppe der Flavonoide), die durch Anhängen von Zuckerresten wasserlöslich sind. Ihr Farbton ist pH-abhängig, im sauren

Milieu der Vakuole sind sie meist rot, mit Metallionen wie Fe^{3+} und Al^{3+} bilden sie blaue Komplexe.

⇒ Glykoside, Phenole, Gerbstoffe

Glykoside haben oft toxischen Charakter, z.B. Cumarin (vom Waldmeister), Amygdalin (von Bittermandeln, wird in Glucose, Benzaldehyd und Blausäure gespalten). Die Kompartimentierung in der Vakuole (= Ausschluß aus dem Stoffwechsel) und Speicherung in harmlosen Vorstufen verhindern, dass sie für die Zelle gefährlich werden. Erst eine Zerstörung der Vakuole führt zum Tod der Zellen durch die toxischen Endprodukte (z.B. scharfer Geschmack von Radieschen kommt erst beim kauen, wenn die Inhaltsstoffe der Vakuole freigesetzt werden.)

Bei der Verfärbung von geschälten Äpfeln oder Kartoffeln an der Luft ist es ähnlich. Aus der zerstörten Vakuole treten hier Polyphenole aus, die von Phenoloxidasen (aus den zerstörten Plastiden) zu Chinonen oxidiert werden. Die Chinone polymerisieren zu braunem Melanin. In intakten Zellen komplexieren Phenole mit Proteinen, so dass die Zelle sie durch Lagerung in der Vakuole unschädlich machen muss.

Gerbstoffe (Tannine) sind Gemische verschiedener Polyphenole. Sie sind Toxine und wirken auf viele Tiere als Fraßvergiftungsmittel, sie schützen außerdem die Pflanze vor Zersetzung durch Mikroorganismen und Pilze.

⇒ Alkaloide

haben ihren Namen daher, dass sie wie alkalische Substanzen bei der Reaktion mit Säuren Salze bilden. Alkaloide sind stickstoffhaltige, sehr stabile Endprodukte, die sich in der Vakuole ansammeln. Zu den Alkaloiden gehören unter anderem: Coffein, Morphin, Cocain, Strychnin, Atropin und Lysergsäure-Derivate (Vorstufen f. LSD LysergSäureDiethylamid). Toxische Vakuoleninhaltsstoffe fungieren für die immobile Pflanze als abschreckende Waffe gegenüber tierischen Fressfeinden.

⇒ Ätherische Öle / Balsame / Harze

sind Polyterpene, die sich durch ihre Konsistenz unterscheiden. Ätherische Öle sind leichtflüchtig, Balsame halbflüssig und Harze zähflüssig bis fest.

Ätherische Öle werden häufig in Blütenblättern zur Oberfläche hin ausgeschieden, Balsame und Harze sollen der Fäulnis entgegenwirken.

Beispiele:

<i>Name</i>	<i>Stoff</i>	<i>Herkunft</i>
Terpentin	Balsam von Nadelbäumen, besteht hauptsächlich aus Pinen, einem Monoterpen	verschiedene Kiefernarten
Weihrauch	verschiedene Harze	Boswellia sp.
Kautschuk	Hochmolekulare Poly-Isoprene	Hauptlieferant ist Hevea brasiliensis (Euphorbiaceae)

⇒ Anorganische Stoffe

In der Vakuole werden verschiedene anorganische Stoffe, vor allem Ionen wie Natrium und Calcium (bis zu 5fach höhere Konzentration als im Cytoplasma) akkumuliert. Die Vakuole dient so der Regulation der Konzentration an freien Ionen.

⇒ In sog. CAM-Pflanzen (CAM = Crassulacean Acid Metabolism) ist die Speicherfunktion der Vakuole gleichzeitig sehr wichtig für den Stoffwechsel. Da CAM-Pflanzen in heißen, trockenen Gebieten auftreten, können sie ihre Stomata nicht tagsüber öffnen (zu großer Wasserverlust), nachts, wenn sie endlich CO_2 aufnehmen können, gibt es aber kein Sonnenlicht. Das bedeutet, sie müssen das nachts bei geöffneten Stomata aufgenommene Kohlendioxid speichern und tagsüber, wenn die lichtabhängige Reaktion der Photosynthese laufen kann, wieder für die Einspeisung in den Calvin-Zyklus zurückgewinnen. Die Speicherung des CO_2 erfolgt in der Vakuole in Form von Äpfelsäure.

4.2.3 Lytische Funktion

- ⇒ Abbauaufgaben werden in Pflanzenzellen größtenteils (aber nicht ausschließlich) von der Vakuole wahrgenommen.
- ⇒ Der Abbau wird von in der Vakuole befindlichen Enzymen, z.B. Proteinasen, Ribonucleasen, Phosphatasen, Mannosidasen etc. übernommen. Zum Schutz der Zelle befinden sich im Cytoplasma oft Inhibitorproteine für diese Enzyme, für den Fall, dass Sie aus der Vakuole austreten.
- ⇒ Der Alterungsvorgang von Blüten und Blättern geschieht ebenfalls in der Vakuole. Die abzubauenen Zellbestandteile werden durch Teile des ER umhüllt und durch Verschmelzen mit dem Tonoplasten in die Vakuole verbracht. (So jedenfalls stellt man sich das vor, anscheinend ist da noch nicht soviel drüber bekannt...)
- ⇒ Xenobiotika (z.B. giftige Substanzen) und große Moleküle werden überwiegend über integrale Proteine in der Vakuolenmembran, die Glutathion-Konjugat-Pumpen, in die Vakuole gepumpt. Das Molekül wird dazu kovalent an Glutathion gebunden („sozusagen ein molekularer Griff“) und unter ATP-Verbrauch in die Vakuole befördert. Dort werden sie dann, soweit möglich, in verwertbare Substanzen gespalten oder aufbewahrt (z.B. Herbizide).
Die Glutathion-Konjugat-Pumpen gehören zu den ABC-Transportern (*ATP-binding cassette*), die sowohl bei Tieren als auch bei Pflanzen zu finden sind. Zu dieser Proteinfamilie gehören die Unterklassen der multidrug resistance-Proteine (MDR, z.B. in der Plasmamembran tierischer Zellen) und der multidrug resistance-assoziierten Proteine (MRP). Die Glutathion-Konjugat-Pumpen gehören zu den MRPs.

4.2.3 Ausscheidungsfunktion

- ⇒ Über die Ausscheidungsfunktion der Vakuole ist eigentlich so gut wie nichts bekannt. Es ist unklar, wie die Zelle determiniert, welche Inhaltsstoffe der Vakuole Exkrete sind und wie genau sie aus der Zelle befördert werden.

5. Das Lysosom der tierischen Zelle

Die Lysosomen der Tiere sind neben den Vakuolen die Bestandteile des sog. lytischen Kompartiments, d.h. es handelt sich um Organellen, die Enzyme zum Abbau zellulärer Substanzen wie Proteine, Kohlenhydrate und Lipide enthalten. Eines dieser Enzyme, die Saure Phosphatase ist für Lysosomen so typisch, dass sie als Marker dient, um Lysosomen von Mitochondrien zu unterscheiden (haben ungefähr die gleiche Dichte...).

5.1 Eigenschaften der Lysosomen

- ⇒ Die Lysosomen enthalten ca 40 Arten von Enzymen für den Abbau von (Makro-) Molekülen, darunter Proteasen, Nukleasen, Glykosidasen, Lipasen, Phospholipasen, Phosphatasen und Sulfatasen.
- ⇒ Diese Enzyme sind alle saure Hydrolasen, ihr Aktivitätsoptimum erreichen sie in saure Umgebung, weshalb in den Lysosomen ein pH von etwa 5 vorherrscht.
- ⇒ Der pH-Wert wird durch eine Protonenpumpe (V-Typ-ATPase) aufrecht erhalten.
- ⇒ Lysosomen sind von einer einfachen Membran umgeben. Diese ist jedoch reichlich mit Transportproteinen ausgestattet, um Moleküle hinein- und herauszuschleusen.
- ⇒ Vom Bau her sind die Lysosomen sehr uneinheitlich, lediglich der Gehalt an hydrolysierenden Enzymen ist eine Übereinstimmung. Die Uneinheitlichkeit beruht wahrscheinlich auf dem großen Spektrum der Verdauungsfunktionen, die das Lysosom übernehmen kann.

- ⇒ Neben den Lysosomen gibt es auch noch alternative Wege für den Abbau. Zumindest für Proteine scheint das Ausmaß der Beteiligung der Lysosomen am Abbau vom Zelltyp, dem Wachstumsstadium und der Art der Proteine abhängig zu sein.

5.2 Entstehung eines Lysosoms

- ⇒ Die Proteine der Lysosomen-Membran sowie die abbauenden Enzyme eines Lysosoms werden am rauen ER synthetisiert und durch den Golgi-Apparat transportiert.
- ⇒ Bei der Abschnürung der Transport-Vesikel müssen die Hydrolasen erkannt und von anderen Proteinen getrennt werden. Dazu tragen sie als Signalmolekül Mannose-6-Phosphat-Gruppen, die von spezifischen Rezeptorproteinen erkannt werden und dadurch spezifisch verpackt werden können.
- ⇒ Die Transportvesikel verbringen die Proteine zu bereits vorhandenen Lysosomen oder verschmelzen mit späten Endosomen (durch Endozytose entstandene Vesikel, werden unterschieden in früh und spät, späte Endosomen sind saurer als frühe) und werden dadurch ebenfalls zu Lysosomen.

5.3 Die Arbeitsweise des Lysosoms

- ⇒ Die Arbeit der Lysosomen lässt sich unterscheiden nach Autophagie und Heterophagie. Autophagie umfasst die Aufnahme zelleigener (intrazellulärer) Komponenten und deren Abbau. Bei der Heterophagie handelt es sich um die Aufnahme und den Abbau extrazellulärer Komponenten.
- ⇒ Der Abbau erfolgt bis zu den kleinstmöglichen nutzbaren Einheiten, d.h. zu Aminosäuren (Proteine), Glycerin und Fettsäuren (Lipide) usw.
- ⇒ Bei der Autophagie werden die abzubauenen Substanzen in Autophagosomen eingeschlossen, die dann mit einem Lysosom (oder mehreren nacheinander) fusioniert. Der Vorgang wird von der Zelle genau gesteuert.
- ⇒ Bei der Heterophagie entstehen endozytotisch durch Invagination der Plasmamembran Vesikel, die verdaubare Partikel enthalten. Der Abbau geschieht durch Fusion des Vesikels mit einem Lysosom.
- ⇒ Nicht alles aufgenommene Material ist vollständig abbaubar. Was übrig bleibt, wird oft in sog. residual bodies abgelagert.
- ⇒ Die Umsatzrate des Abbaus variiert sehr stark, im allgemeinen werden jedoch Proteine schneller abgebaut als Lipide.

5.4 Krankheiten

- ⇒ Defekte in lysosomalen Proteinen sind die Ursache für eine Reihe verschiedener Krankheiten. Die Defekte können verschiedener Art sein, z.B. ein Fehlen des Mannose-6-Phosphat-Markers oder eine Störung des Enzyms selbst.
- ⇒ Ist eines der Enzyme nicht mehr aktiv, so kann dessen Substrat nicht mehr abgebaut werden und es akkumuliert in der Zelle. Solche Störungen heißen lysosomale Speicherkrankheiten.
- ⇒ Tay-Sachs
Das Enzym Hexosaminidase, das für den Abbau von Gangliosiden zuständig ist, ist gestört. Da diese im Gehirn besonders stark vorkommen, sind schwere neurologische Defekte die Folge, meist mit Tod im Kindesalter.
- ⇒ Pompe
Das Fehlen von Glucosidase verursacht eine Ansammlung von Glycogen. Dies verursacht die Zerstörung der Leber, eine psychomotorische Retardation durch Angriff des ZNS und Herz- und Lungenversagen durch Vergrößerung des Herzmuskels.
- ⇒ Metachromatische Leukodystrophie

Ohne die Aktivität der Arylsulfatase akkumulieren Sulfatide (wichtige Sulfolipide im Gehirn, machen über 15% der Lipide der weißen Substanz des ZNS aus) im Gewebe. Es kommt zum Abbau der Myelinscheiden der Nervenzellen, was Bewegungsstörungen, Verlust der Seh- und Hörfähigkeit, epileptische Anfälle, geistige Retardierung und letztendlich den Tod zur Folge hat.

⇒ Gaucher

Eine Störung der Glucocerebrosidase verursacht die Akkumulation von Glucocerebrosiden. Es kommt zur Vergrößerung von Leber und Milz sowie der Knochenmarkszellen. Die Vergrößerung von Leber und Milz führt zum vorzeitigen Abbau von Erythrozyten, Leukozyten und Thrombozyten.

⇒ Hurler

Durch das Fehlen von Iduronidase, die für den Abbau von Glykosaminoglykanen zuständig ist, wird Dermatansulfat und Heparansulfat angereichert. Es kommt zu skelettalen Deformationen, geistiger Retardierung und – in schweren Fällen – zu einem frühen Tod.

⇒ Mucopolidose

Hier sind gleich mehrere Enzyme in ihrer Funktion beeinträchtigt bzw. nicht vorhanden. Die Akkumulation verschiedener Stoffe führt zu Knochendeformationen und neurologischen Defekten.

⇒ Lysosomale Speicherkrankheiten sind mit starken Beeinträchtigungen – in einigen Fällen sogar mit einem frühen Tod – verbunden, treten aber nur selten auf.

6. Die Plastiden pflanzlicher Zellen

Eine typische Pflanzenzelle (photoautotrophe Eukaryontenzelle) besitzt zwei Arten von energieproduzierenden Organellen: Die Mitochondrien und die Chloroplasten. Letztere gehören zu einer Gruppe von Organellen mit Doppelmembran, den Plastiden. Chloroplasten enthalten Chlorophyll und sind die Orte der Photosynthese. Plastiden, die statt Chlorophyll hohe Konzentrationen an Carotinoidpigmenten enthalten, werden Chromoplasten genannt. Unpigmentierte Plastiden heißen Leukoplasten. Von ihnen gibt es drei verschiedene Typen, die sich in ihrem Speicherstoff unterscheiden. Als Gerontoplasten bezeichnet man die im Herbst in den Blättern auftretenden degenerierten Chloroplasten, die nach Abbau des Chlorophylls gelb bis rot gefärbt sind und die Farbstoffe in Lipidglobuli speichern.

6.1 Eigenschaften der Plastiden

⇒ Sowohl Mitochondrien als auch Plastiden enthalten ihre eigene DNA und die dazugehörige Proteinsynthese-Maschinerie. Man vermutet daher, dass sich beide aus endosymbiontischen Bakterien (Cyanobakterien → Plastiden, heterotrophe Bakterien → Mitochondrien) entwickelt haben.

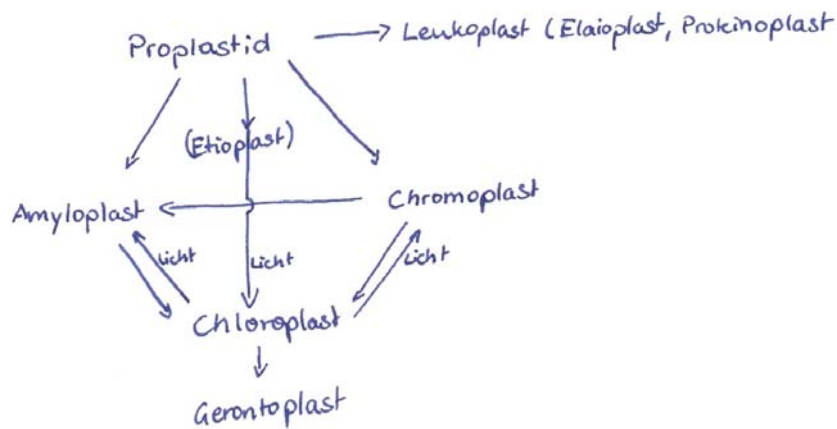
⇒ Weitere Hinweise, die die Endosymbiontentheorie unterstützen, sind:

1. Das Plastom (= Plastidengenom, ca. 40µm lang) umfasst im Durchschnitt nur 150 kbp, was in etwa 5% eines Eukaryontengenoms oder etwas mehr als 100 Proteinen entspricht. Das Chondriom (= Mitochondriengenom) ist normalerweise größer als das Plastom (z.B. Arabidopsis, 366.924 bp, 57 Proteine). Es kann aber auch sehr klein sein und umfasst beispielsweise beim Mais nur ca. 570 bp, bei *Caenorhabditis elegans* (Nematode) 13.794 bp (→ 10 Proteine) und beim Menschen 16.750 bp (→ 15 Proteine).

Der größere Teil der Gene von Mitochondrium und Plastid sind im Zellkern lokalisiert, diese Organellen sind semiautonom. Es muss also im Laufe der Evolution zu einem Gen-Drift gekommen sein, bei dem DNA des Endosymbionten in den Kern der Zelle eingewandert ist.

2. Mitochondrien und Plastiden können sich autonom vermehren (durch Teilung). Auf dieser Fähigkeit beruht auch ihre Weitervererbung von Zelle zu Zelle.

3. Die DNA ist ringförmig und nicht mit Histonen/anderen Proteinen assoziiert, was für Bakterien charakteristisch ist.
 4. Besitz von 70S-Ribosomen.
 5. Weitgehende Übereinstimmung der 16S RNA, deren Sequenzbestimmung zur Ermittlung des Verwandtschaftsgrades zweier Organismen dient, mit der 16S RNA von E.coli.
 6. Das Fehlen von Cholesterol in der inneren Membran der Plastiden / Mitochondrien und ihr Gehalt an Cardiolipin, das sonst nur in Prokaryonten vorkommt. Die äußere Hüllmembran ähnelt in ihrer Zusammensetzung der Plasmamembran, die (gemäß der Hypothese) den Prokaryonten bei der Endozytose eingehüllt hat.
 7. Analoger Aufbau von Photosystem I und II sowie der Besitz von Chlorophyll a, in dem Cyanobakterien und Plastiden übereinstimmen.
- ⇒ Mitochondrien und Plastiden sind polyploid. Beide werden rein maternal vererbt. Plastiden sind größer als Mitochondrien.
- ⇒ Durch die große Anzahl von Plastiden in der Zelle erreicht ist die Größe der gesamten DNA aller Plastiden mit der Größe des Kern-Genoms vergleichbar.
- Beispiel: Tabak
- | | | |
|---|---|---------------|
| 150 kb pro Plastid, 10000 Plastiden pro Zelle | → | 1,5 Gigabasen |
| Kerngenom | → | 2,3 Gigabasen |
- ⇒ Proteine, die in einen Plastiden / ein Mitochondrium eingeschleust werden sollen, müssen folgenden Prozess durchlaufen: sie erhalten eine Erkennungssequenz („Adresse“) → sie werden entfaltet → Einschleusen durch einen Kanal (Erkennungssequenz muss passen) → Abspalten der Erkennungssequenz → Protein faltet sich neu
- ⇒ Alle Plastiden besitzen eine Doppelmembran, die beiden Membranen unterscheiden sich sehr stark voneinander. Die innere Membran enthält spezialisierte Transportsysteme für den Stoffaustausch mit der Umgebung, die äußere Membran ist dagegen für viele Substanzen permeabel.
- ⇒ Mit Ausnahme der Gerontoplasten können sich alle Plastidenformen ineinander umwandeln. Sie gehen alle aus einer gemeinsamen Vorstufe, dem Proplastiden, hervor.
- ⇒ Meristemzellen enthalten noch keine fertigen Plastiden, sondern Proplastiden, die wenige oder keine interne Membran, kein Chlorophyll und nur einen unvollständigen Satz von Photosynthese-Enzymen besitzen. Bei Belichtung wird im Proplastiden die Entwicklung zum Chloroplasten ausgelöst. Es bilden sich Photosynthese-Enzyme aus oder werden aus dem Zytoplasma importiert, lichtabsorbierende Pigmente werden produziert und Membranen expandieren schnell, um Stromalamellen und Granastapel zu bilden.
- ⇒ Normalerweise keimen Samen unter Lichtausschluß im Boden. Im Dunkeln differenzieren sich die Proplastiden zuerst zu Etioplasten, die halbkristalline röhrenförmige Membrananordnungen (Prolamellarkörper oder Heitz-Leyon'sche Kristalle) und die Chlorophyll-Vorstufe Protochlorophyll enthalten. Schon wenige Minuten Belichtung reichen aus, um die Etioplasten in Chloroplasten umzuwandeln.
- ⇒ Während ausgedehnter Dunkelperioden können Chloroplasten wieder zu Etioplasten werden. Sie können sich aber auch zu Chromoplasten umwandeln, oft ist dieser Prozeß aber nicht reversibel (Bildung von Gerontoplasten). Amyloplasten (eine Form der Leukoplasten) können sich in Chloroplasten umwandeln, was erklärt, warum Wurzeln unter Lichteinwirkung oft ergrünen.



6.2 Chloroplasten

- ⇒ Chloroplasten sind die Organellen der Photosynthese und enthalten die Komponenten des Photosyntheseapparates. Sie sind außerdem zuständig für: Stickstoffkreislauf, Fettsäuresynthese und Chlorophyllsynthese.
- ⇒ Bei höheren Pflanzen sind die Chloroplasten normalerweise linsenförmig (Durchmesser 4 – 8 µm, Dicke 2 – 3 µm), bei den Algen können sie die verschiedensten Formen, z.B. plattenförmig, netzartig durchbrochen, schraubenartig,... annehmen.
- ⇒ In den Epidermiszellen höherer Pflanzen gibt es keine Chloroplasten. Ausnahme sind die Schließzellen der Spaltöffnungen, die jedoch im Vergleich zu den Mesophyllzellen (50 – 200 Chloroplasten) nur über maximal 10 Chloroplasten verfügen.

6.2.1 Innerer Aufbau des Chloroplasten

- ⇒ Im Gegensatz zu den Mitochondrien besitzen die Chloroplasten keine Einstülpungen der inneren Membran, in denen die typischen Reaktionen stattfinden können. Statt dessen verfügen sie über ein Thylakoid-Membransystem, das evolutionär aus der inneren Membran hervorgegangen ist.
- ⇒ Die Thylakoide sind Träger der Photosynthesepigmente und sind in die Grundsubstanz des Chloroplasten, das Stroma eingebettet.
- ⇒ Lange, lamellenartige Thylakoide, die den gesamten Chloroplast durchziehen können, werden auch als Stromathylakoide bezeichnet. Sie sind für die meisten Algen charakteristisch.
- ⇒ Bei höheren Pflanzen bilden die Thylakoide relativ kurze Stapel aus 10 bis 100 gelrollenartig übereinander liegenden Membranabschnitten. Sie heißen Granathylakoide und sind lichtmikroskopisch als Grana erkennbar.
- ⇒ Grana- und Stromathylakoide bilden ein zusammenhängendes Membransystem, in dem Granastapel über Stromathylakoide miteinander in Verbindung stehen
- ⇒ Molekular gesehen handelt es sich bei den Thylakoiden um Lipid-Doppelschichten (Membranen), in die die Proteine des Photosyntheseapparates eingebettet sind. Diese Proteine sind: die Bestandteile des Photosystems I und II, der LHC (light harvesting complex, siehe 6.2.3), der Cytochrom b,f-Komplex und ATP-Synthasen.
- ⇒ Die Chromatophoren vieler Algen besitzen häufig Pyrenoide. Dies sind kleine Gebilde, die hauptsächlich aus dem Photosynthese-Enzym RubisCO (Ribulose-1,6-bisphosphat-Carboxylase) bestehen und an deren Grenze sich oft Stärke(körner) ablagert. Ob das RubisCO in den Pyrenoiden als inaktive Speicherform oder als aktives Enzym vorliegt, ist nicht genau bekannt.

6.2.2 Photosynthese-Pigmente

- ⇒ Um die Energie des Lichts (der Photonen) nutzen zu können, braucht die Pflanze Pigmente, die diese Energie absorbieren, dadurch angeregt werden und sie auch weitergeben können.
- ⇒ Die photosynthetisch aktiven Pigmente sind die Chlorophylle, die Carotinoide und, in einigen Fällen, auch die Phycobiliproteide. Alle diese Pigmente besitzen konjugierte Doppelbindungen, die Energie absorbieren und auch wieder abgeben können.

⇒ Chlorophylle

Bestehen aus einem Porphyrinringsystem (wie beim Hämoglobin), in dem vier Pyrrolkerne durch Methingruppen verbunden sind. Im Zentrum des Rings steht ein komplexgebundenes Magnesiumatom (Vergleich: im Häm ist es Eisen). Am Pyrrolring III (oder C) befindet sich zudem ein fünfgliedriger Ring mit einer Carboxylgruppe, die mit Methylalkohol verestert ist.

Es sind die Chlorophylle a, b, c₁, c₂ und d bekannt. Bis auf Chlorophyll c₁ und c₂ besitzen sie alle einen mit Phytol (langkettiger Alkohol, lipophil, sorgt für Verankerung in der Thylakoidmembran) veresterten Propionsäurerest. Bei den c – Chlorophyllen fehlt der Phytol-Schwanz.

Ansonsten unterscheiden sich die Chlorophylle nur in ihren Seitenketten und darin, in welchen Organismen sie zu finden sind.

Chlorophyll a	Chlorophyll b	Chlorophyll c ₁ / c ₂	Chlorophyll d
Bei allen photosynthetischen Organismen und auch bei Cyanobakterien	grüne Organismen	Diatomeen Phaeophyceen	Rhodophyceen

Photosynthetische Bakterien, die nicht zu den Cyanobakterien gehören, nutzen als Pigmente die Bakterienchlorophylle a, b, c, d, e, die sich alle vom Chlorophyll a ableiten lassen.

Schon der geringe Unterschied zwischen Chl. a und Chl. b bewirkt eine deutliche Differenz im Absorptionsspektrum.

⇒ Carotinoide

Sind gelb, orange oder rot gefärbte lipidlösliche Pigmente. Ihr Grundgerüst ist das aus acht Isopreneinheiten aufgebaute, lineare Carotingerüst (C₄₀H₅₆). Man bezeichnet die im (funktionsfähigen) Chloroplasten vorhandenen Carotinoide auch als Primäracarotinoide, als Abgrenzung zu den in den Chromoplasten befindlichen Sekundäracarotinoiden.

Man unterscheidet die Carotinoide in Carotine und Xanthophylle.

Carotine enthalten keinen Sauerstoff im Molekül. Beispiele hierfür sind α- und β-Carotin (letzteres ist für Säuger die Vorstufe von Vitamin A).

Xanthophylle enthalten Sauerstoff in Form von Hydroxyl-, Carbonyl-, Carboxyl- oder anderen Gruppen. Beispiele:

Lutein C₄₀H₅₄(OH)₂

Fucoxanthin bei Diatomeen, Chrysophyceen und Phaeophyceen in so großer Menge, dass es den Chromatophoren braun färbt (→ Phaeoplast)

⇒ Phycobiliproteide

Kommen bei Cyanobakterien, Rhodophyceen und Cryptophyceen vor. Man unterscheidet die blaugrünen Phycocyanine und die rotvioletten Phycoerythrine. Letztere verursachen die rote Färbung der Chromatophoren von Rotalgen (→ Rhodoplast).

Phycobiliproteide bestehen aus chromophoren Gruppen (Biline: 4 linear angeordnete, verschieden substituierte Pyrrolringe), die kovalent an Proteine gebunden sind.

Als Photosynthesepigmente von Cyanobakterien und Rotalgen sind sie in Partikeln von etwa 40nm Durchmesser, den Phycobilisomen organisiert.

- ⇒ Der größte Teil der Pigmentmoleküle des Photosyntheseapparates fungiert als lichtsammelnde Antenne, die die Energie an ein Reaktionszentrum weiterleitet, ein sog. light harvesting complex. Die ist von Vorteil für die Pflanze, da ein einzelnes Chlorophyll-Molekül nur wenige Photonen pro Sekunde absorbieren kann. Wäre ein jedes solches Molekül mit einem eigenen Reaktionszentrum ausgestattet, hätten die Zentren nur wenig zu tun. Durch die Antennenkomplexe werden die Reaktionszentren besser ausgelastet.
- ⇒ Innerhalb des Antennensystems wird die Energie nicht durch Elektronen übertragen, sondern durch sog. Resonanztransfer, der strahlungsfrei ist (ähnlich den Resonanzschwingungen einer Stimmgabel, wenn eine andere, angeschlagene Stimmgabel daneben gehalten wird). So wird 95 bis 99% der Anregungsenergie eines Photons an das Reaktionszentrum abgegeben.
- ⇒ In Richtung Reaktionszentrum verschiebt sich das Absorptionsmaximum der Pigmente immer weiter in den langwelligen Rotbereich. Dies bedeutet, dass die Energie der angeregten Zustände im Zentrum geringer ist als weiter außen oder anders ausgedrückt, dass bei der Energieübertragung eines weiter außen liegenden Pigmentmoleküls (z.B. Chl. b mit 650nm) auf ein weiter innen liegendes Molekül (z.B. Chl. a mit 670 nm) die Energiedifferenz zwischen den beiden angeregten Zuständen als Wärme verloren geht. Auf diese Art ist sichergestellt, dass die Energie wirklich zum Reaktionszentrum geleitet wird, da für den umgekehrten Prozess, die Entfernung vom Zentrum, Energie aufgebracht werden müsste.

6.2.3 Photosynthese

- ⇒ Ich werde die Photosynthese hier nur in Kurzform darstellen, da das in Bio II noch mal ausführlich besprochen wird!
- ⇒ Lichtreaktion

Im Reaktionszentrum des Antennensystems befindet sich das Photosystem II. Durch die von den Pigmenten zugeführte Energie wird es angeregt und kann die Energie in Form eines Elektrons abgeben.

Das entstandene Elektronenloch des Photosystems wird mit Elektronen aufgefüllt, die aus der Spaltung von Wasser in Sauerstoff und Protonen stammen.

Das vom PS II abgegebene Elektron durchläuft eine Elektronentransportkette, in der seine Energie für den Aufbau eines Protonengradienten genutzt wird und fällt schließlich in die Elektronenlücke des PS I, aus dem nach Lichteinwirkung ebenfalls ein Elektron entfernt worden war. Dieses zweite Elektron durchläuft ebenfalls eine Elektronentransportkette und wird zur Reduktion von $\text{NADP}^+ + \text{H}^+$ zu NADPH genutzt.
- ⇒ Am Ende der Lichtreaktion entsteht also NADPH für die Dunkelreaktion, Sauerstoff, den die Pflanze zum Teil selbst verbraucht und ein Protonengradient, der für die Synthese von ATP an den ATP-Synthasen der Thylakoidmembran genutzt wird.
- ⇒ Die ATP-Synthase (auch Kopplungsfaktor genannt) ist ein Multiproteinkomplex aus einem in die Membran integrierten Bestandteil (CF_0) und einem ins Stroma ragenden Anteil (CF_1). Sie nutzt den Protonengradienten zur Synthese von ATP aus ADP und P_i .
- ⇒ Lichtunabhängige Reaktion („Dunkelreaktion“)

Die Lichtunabhängige Reaktion der Photosynthese umfasst die Reaktionen des Calvin-Zyklus, in dem CO_2 aus der Luft an Ribulose-1,6-bisphosphat (mittels Enzym RubisCO) gebunden wird, in zwei C_3 -Körper zerfällt, verschiedene Umwandlungen erfährt (Bsp: Reduktion von 1,3-Bisphosphoglycerat mit NADPH zu Glycerinaldehyd-3-Phosphat und NADP^+) und schließlich als Glycerinaldehyd-3-Phosphat entweder zum Aufbau von Saccharose / Stärke / Cellulose genutzt oder zur Regeneration des Akzeptors Ribulose-1,6-bisphosphat verwendet wird.

6.3 Chromoplasten

- ⇒ Die Chromoplasten sind durch die in ihnen enthaltenen Carotinoide gelb, orange oder rot gefärbt. Sie enthalten kein Chlorophyll und sind photosynthetisch inaktiv.
- ⇒ Chromoplasten sind für die Färbung verschiedener Pflanzenteile, besonders der Blüten, verantwortlich. Ausnahme: Weiße Blüten haben keinen weißen Farbstoff, sondern große, luftgefüllte Interzellularräume, in denen es zur Totalreflexion des Lichts kommt.
- ⇒ Die Chromoplasten selbst können verschiedenste Formen (rund, oval, fädig, spindelig, amöboid...) annehmen.
- ⇒ Die in ihnen befindlichen Pigmente sind an verschiedene Trägerstrukturen gebunden und können in vier Typen auftreten: globulär, tubulär, membranös und kristallin.
- ⇒ Globulärer Typ
Enthält Lipidglobuli, in denen die Pigmente (Carotinoide sind lipidlöslich!) angereichert sind.
- ⇒ Tubulärer Typ
Im EM sind kleine Tubuli erkennbar. Hierbei handelt es sich um fadenförmige Flüssigkeitskristalle, die von einer Hülle aus Lipiden und Fibrillin umgeben sind.
- ⇒ Membranöser Typ
Träger der Pigmente sind Membranen, die u.U. wie zahlreiche ineinandergelegte Hohlkugeln angeordnet sind.
- ⇒ Kristalliner Typ
Im Chromoplasten liegen rechteckige oder rhombische Kristalle vor und bestehen zu 20 bis 56% aus β -Carotin. Der restliche Anteil ist pigmentfrei und besteht aus Lipiden und Proteinen.
- ⇒ Chromoplasten enthalten – wie die Chloroplasten – zirkuläre DNA von etwa 45 μ m Länge in mehreren Kopien, müssten also zu bestimmten Syntheseleistungen fähig sein. Wahrscheinlich ist dies aber auch nur Voraussetzung für eine Rückdifferenzierung zum Chloroplasten.

6.4 Leukoplast

- ⇒ Unter Leukoplasten versteht man Plastiden, denen das Fehlen von Pigmenten gemeinsam ist. Es handelt sich dabei um Plastiden, die Reservestoffe speichern.
- ⇒ Man teilt sie nach ihrem Speicherstoff in drei Typen ein:
 - Amyloplast → Stärkespeicher
 - Proteinoplast → Proteinspeicher
 - Elaioplast → Lipidspeicher
- ⇒ Die Leukoplasten (Ausnahme: Amyloplasten) unterscheiden sich von den anderen Plastiden insofern, als dass sie nicht über Stromathylakoide und Ribosomen verfügen und sich bei Belichtung auch nicht zu normalen grünen Chloroplasten entwickeln können.

6.4.1 Amyloplast

- ⇒ Amyloplasten sind in den stärke-speichernden Geweben von Sproß, Wurzel und Samen reichlich vorhanden.
- ⇒ Spezialisierte Amyloplasten (sog. Statolithen) in der Wurzelhaube dienen als Schwerkraftsensoren, die das Wurzelwachstum im Boden steuern.

7. Die Mitochondrien

Die Mitochondrien werden aufgrund ihrer Funktion im Stoffwechsel oft als „Kraftwerke der Zelle“ bezeichnet. Sie sind kugel- bis stäbchenförmige, im Vergleich zu den Plastiden recht kleine (nur 1-3 μ m lang, Durchmesser 0,5-1,5 μ m) Organellen, die von einer Doppelmembran umgeben

sind. Der Name Mitochondrium leitet sich von seiner Form ab: mitos (griech.) = Faden, chondros (griech.) = Korn. Mitochondrien kommen in allen eukaryotischen Zellen vor.

7.1 Bau und Eigenschaften von Mitochondrien

- ⇒ Der Innenraum der Mitochondrien wird als Matrix bezeichnet. Die Matrix besteht hauptsächlich aus Proteinen und Lipiden. Sie enthält zahlreiche granuläre Einschlüsse, die Mitochondrien, die Enzyme des Citratzyklus und die mitochondriale DNA (mtDNA).
- ⇒ Die innere Membran, die den Matrixraum umschließt, ist stark gefaltet, um die Oberfläche zu vergrößern. Die Faltung kann verschiedene Formen haben, es gibt einen Cristae-Typ (Falten), einen Tubuli-Typ (Röhren) und einen Sacculi-Typ (Säckchen).
- ⇒ Mitochondrien können auch stark verzweigt sein.
- ⇒ Die innere und die äußere Membran unterscheiden sich in Bau und Funktion sehr stark. Die äußere Membran ist reich an Phosphatiden und Cholesterin und ähnelt der Membran des glatten ER. Sie enthält Porine für die meisten Stoffwechselprodukte, ist relativ unspezifisch und permeabel selbst für größere Moleküle (bis etwa 10000 Da). Die innere Membran besteht zu bis zu 70 % aus Proteinen und enthält in ihrem Lipidanteil Cardiolipin, das sonst nur bei Prokaryonten vorkommt. Die Membran ist für Protonen (und die meisten anderen Moleküle bzw. Ionen) nicht permeabel, aber ihre Proteine haben spezielle Transport- und Enzymeigenschaften.
- ⇒ Zwischen innerer und äußerer Membran liegt der ca 8,5 nm breite perimitochondriale Raum.
- ⇒ Mitochondrien sind wahrscheinlich aus endosymbiontischen, nicht photoautotrophen Bakterien hervorgegangen. Hinweise hierfür sind:
 1. Autonome Vermehrung durch Teilung, auf der die maternale Weitervererbung von Zelle zu Zelle beruht
 2. der Besitz von eigener DNA und die darauf beruhende Fähigkeit zur eingeständigen Proteinsynthese
 3. ringförmige Struktur der mtDNA, die für Bakterien typisch ist
 4. die mtDNA ist nicht mit Histonen oder anderen Proteinen assoziiert
 5. Besitz von 70S Ribosomen
 6. weitgehende Übereinstimmung des Sequenzvergleichs der mitochondrialen rRNA mit der rRNA von Prokaryonten
 7. das Fehlen der für die cytoplasmatische mRNA charakteristischen capping-Strukturen am 5'-Ende der mitochondrialen mRNA
 8. das Fehlen von Cholesterin in der inneren Membran und ihr Gehalt an Cardiolipin, das sonst nur bei Prokaryonten zu finden ist
 9. durch genetischen Drift muss ein Großteil der DNA des Symbionten in den Kern der Wirtszelle eingewandert sein, so dass ein Teil der Proteine im Cytoplasma synthetisiert und dann in die Mitochondrien importiert werden muss
- ⇒ Der Import von Proteinen in die Mitochondrien läuft folgendermaßen ab:

Kerncodierte mitochondriale Proteine werden bei ihrer Synthese mit einer bis zu 80 Aminosäuren langen Signalsequenz (leader sequence) versehen, die meist am Anfang der Polypeptidkette liegt.

Ist das Protein am Ziel angelangt, wird es über die Zielsequenz vom Mitochondrium erkannt, von einem Entfaltungsproteine in seine Primärstruktur überführt und über eine entsprechende Membranpore in das Mitochondrium eingeschleust.

Die Zielsequenz bezeichnet meist genau, wo innerhalb des Mitochondriums das Protein hin soll. Hat das Protein seinen Bestimmungsort erreicht, so wird die Signalsequenz abgeschnitten und das Protein faltet sich wieder zu seiner aktiven / funktionellen Struktur.

- ⇒ Pro Zelle finden sich normalerweise zwischen mehreren hundert und einigen tausend Mitochondrien. In besonders stoffwechselaktiven bzw. stark Energie verbrauchenden Zellen wie den Muskeln sind sie besonders stark vertreten.

7.2 Die Funktion der Mitochondrien

- ⇒ Hauptfunktion der Mitochondrien ist – in pflanzlichen *und* in tierischen Zellen – die Bereitstellung von Energie in Form von ATP durch Zellatmung. Die Komponenten der Atmungskette sind dementsprechend integrale oder periphere Bestandteile der inneren Mitochondrienmembran.
- ⇒ In den Mitochondrien finden die Reaktionen des Citratzyklus statt. Die Enzyme dafür liegen (mit einer Ausnahme) gelöst in der Matrix vor.
- ⇒ Neben dieser Funktion können Mitochondrien auch Ionen, besonders Calcium, akkumulieren und so die Zusammensetzung des Zytoplasmas regulieren.
- ⇒ Der Fettsäureabbau wird in tierischen Zellen ausschließlich von den Mitochondrien übernommen. In Pflanzen fällt diese Aufgabe dagegen den Glyoxysomen zu.

7.2.1 Atmung

- ⇒ Die Elektronentransportkette für die Atmung besteht aus einer Ansammlung Elektronentransportproteinen, die an die innere Mitochondrienmembran gebunden sind. Das System überträgt Elektronen von NADH und anderen Reduktionsäquivalenten (gebildet in der Glykolyse / im Citronensäurezyklus) auf Sauerstoff. Der Elektronentransfer setzt eine große Energiemenge frei, von der der größte Teil durch die Umsetzung von ADP und P_i in ATP gespeichert wird.
- ⇒ Die Elektronentransportkette umfasst fünf nebeneinander liegende Proteinkomplexe, Elektronen selbst werden nur an den Komplexen I bis IV übertragen. Die Elektronen der Reduktionsäquivalente NAD(P)H und $FADH_2$ werden an verschiedenen Stellen in die Kette eingeschleust. Beim Transport der Elektronen wird Energie freigesetzt, die von den Zellen genutzt wird, um Protonen aus der Matrix in den intermitochondrialen Raum zu transportieren (Mitchell 1961: asymmetrische Anordnung der Membranproteine erlaubt beim Elektronentransport den Transport von Protonen quer über die Membran).
- ⇒ Durch diesen Transportmechanismus wird an der inneren Membran ein Protonengradient aufgebaut (Unterschied von etwa 4 pH-Einheiten). Die Energie, die in diesem Gradienten gespeichert ist, heißt elektromotorische Kraft.
- ⇒ Der Komplex V ist eine ATP-Synthase. Sie nutzt die im Gradienten gespeicherte Energie beim Wiedereinstrom der Protonen zur Synthese von ATP aus ADP und P_i . Dass der Aufbau von ATP nur vom Gradienten abhängig ist, zeigte das Experiment von Jagendorf (1966): Granum aus Chloroplast in sauren Puffer (pH 4) → innen auch pH 4 → in Puffer mit pH 8, ADP und P_i → ATP-Synthese ohne Licht, unterstützte Mitchells Theorie
- ⇒ Dies erklärte auch die giftige Wirkungsweise von sog. Entkopplern, die die Verbindung von Protonengradient und ATP-Synthese kappen, indem sie die mitochondriale ATP-Synthese hemmen, indem sie den Elektronentransport stimulieren. Dies macht die innere Membran nämlich durchlässig(er) für Protonen, wodurch kein ausreichender Gradient für die ATP-Synthese aufgebaut werden kann.

7.2.2. Citratzyklus

- ⇒ In der Glykolyse, dem ersten Abbauschritt für Glucose, entstehen aus einem Molekül Zucker zwei Moleküle Pyruvat. Diese werden in den Citratzyklus eingeschleust und daraus Reaktionsäquivalente wie NADH (bzw. NADPH bei Pflanzen) und $FADH_2$ sowie GTP und CO_2 .

- ⇒ Der pflanzliche Citratzyklus hat weist im Vergleich zum tierischen einige Besonderheiten auf:
Bei der Reaktion der Succinyl-CoA-Synthetase entsteht in Tieren GTP, aus dem später durch Übertragung einer Phosphatgruppe auf ADP ATP entsteht. In Pflanzen wird bei diesem Schritt sofort ATP frei.
Pflanzen verfügen über ein besonderes NAD^+ Malat-Enzym, mit dem sie in Abwesenheit von Pyruvat Malat in Pyruvat umwandeln können um es anschließend dem Citratzyklus zuzuführen. Das dies wichtig ist, scheint durch die Mengen an Malat, die selbst von nicht-CAM-Pflanzen in der Vakuole gespeichert werden, bestätigt.

7.3 Reinigung und Funktionsnachweis

- ⇒ Um Mitochondrien aus einer Zelle isolieren, muss die Zelle in einem osmolaren Puffer vorsichtig aufgeschlossen werden. Aus dem entstehenden Homogenisat können sie mittels Differentialzentrifugation angereichert und durch Dichtegradientenzentrifugation gereinigt werden.
- ⇒ Intakte Mitochondrien sind osmotisch aktiv, nehmen Wasser auf und quellen, wenn sie in ein hypoosmotisches Medium gebracht werden.
- ⇒ Das Atmungskontrollverhältnis eines Mitochondriums ist das Verhältnis der Elektronenflussrate (gemessen als O_2 -Aufnahme bei Gegenwart eines Citratzyklus-Substrats) in Anwesenheit von ADP und bei dessen Fehlen.
- ⇒ Neben dem Atmungskontrollverhältnis kann an isolierten Mitochondrien ein ATP:O-Verhältnis, d.h. die Anzahl gebildeter ATP pro Übergang von zwei Elektronen auf Sauerstoff, ermittelt werden. Dieses Verhältnis ist abhängig von der Art des Elektronendonors (NADH , FADH_2).
- ⇒ ATP:O- und Atmungskontrollverhältnis erlauben eine Aussage über die Qualität der Präparation.

8. Die Ribosomen

Die Ribosomen bestehen aus RNA und Proteinen. Sie können frei im Zytoplasma oder an die Membranen des endoplasmatischen Retikulums gebunden vorkommen. Die Ribosomen sind die Orte der Proteinbiosynthese.

8.1 Entstehung, Bau und Eigenschaften

- ⇒ Kerne enthalten einen dichten granulären Bereich, den Nucleolus. Dieser ist der Ort der Ribosomensynthese.

Im Nucleolus befinden sich Bereiche eines oder mehrerer Chromosomen, in denen Gene für die ribosomale RNA gehäuft sind (sog. NOR, Nucleolus Organisator Region). Zellen besitzen in der Regel eine oder mehrere Nucleoli pro Kern.

- ⇒ Jedes Ribosom besteht aus einer kleinen und einer großen Untereinheit, jeder Untereinheit wiederum ist ein komplexes Aggregat aus rRNA und spezifischen Proteinen. Die beiden Untereinheiten verlassen den Kern getrennt durch die Kernporen und vereinigen sich erst im Zytoplasma zu einem funktionsfähigen Ribosom.
- ⇒ Nach ihrem Sedimentationskoeffizienten werden die Ribosomen in Größenklassen unterteilt. Man unterscheidet die 80 S Ribosomen, die im Zytoplasma der Eukaryonten zu finden sind, und die 70 S Ribosomen, die bei Prokaryonten, in Mitochondrien (Mitoribosomen) und in Plastiden (Plastoribosomen) vorkommen.
- ⇒ Die 70 S Ribosomen von E.coli sind am besten untersucht. Sie bestehen aus einer großen 50 S Untereinheit und einer kleinen 30 S Untereinheit. Die große Untereinheit besteht aus 33 L-Proteinen (L = large) und zwei RNA-Molekülen (23 S und 5 S). Die kleine Untereinheit enthält 21 S-Proteine (S = small) und ein 16 S RNA-Molekül.

- ⇒ Es ist gelungen, ein solches Ribosom in seine 57 Bestandteile zu dissoziieren und unter bestimmten Bedingungen in vitro wieder völlig zu rekonstruieren. Die Komponenten müssen also über die notwendige Information für die eigene Faltung und den Aufbau des Ribosoms besitzen.
- ⇒ Die Ribosomen von Eukaryonten sind nicht so gut untersucht, man weiß aber, dass sie aus einer großen 60 S Untereinheit (ca. 50 Proteine und 3 RNA-Moleküle) und einer kleinen 40 S Untereinheit (etwa 30 Proteine, ein 18 S RNA-Molekül) bestehen. Abhängig von der systematischen Stellung des Organismus zeigen sich auch einige Abweichungen.
- ⇒ Die Anzahl der Ribosomen pro Zelle ist sehr verschieden, bei E.coli wird sie auf 20000 bis 30000 geschätzt, bei hoch entwickelten Eukaryonten kann sie bis zu mehrere Millionen betragen.
- ⇒ Während der Proteinsynthese sind die Ribosomen im Zytoplasma auf mRNA-Molekülen zu sog. Polysomen perlschnurartig aufgereiht.
Handelt es sich bei den synthetisierten Proteinen um sekretorische Proteine oder Glykoproteine, so sind die synthetisierenden Ribosomen membrangebunden (z.B. raues ER). Sekretorische Proteine werden bereits während der Synthese in das Lumen des ER geschleust, Membranproteine werden direkt in die Membran integriert.
Zelleigene Strukturproteine werden an spiralförmig aufgerollten Polysomen im Zytoplasma synthetisiert. Am Ende der Synthesetätigkeit zerfallen die Ribosomen in ihre Untereinheiten.

8.2 Proteinbiosynthese

- ⇒ Die Proteinbiosynthese umfasst zwei grundlegende Prozesse: Die Transkription, in der eine DNA-Sequenz in eine mRNA-Sequenz umgeschrieben (und gegebenenfalls noch geschnitten / gespleißt / prozessiert) wird und die Translation, die Übersetzung der mRNA-Sequenz in eine Abfolge von Aminosäuren, die das fertige Protein bzw. Enzym bilden.
- ⇒ Der Translationsvorgang findet an und durch das Ribosom statt. Die Translation wird in drei Abschnitte unterschieden: Die Initiation, die Elongation und die Termination. Vor Beginn der Biosynthese müssen die Aminosäuren erst aktiviert werden. Dies geschieht durch Aminoacyl-tRNA-Synthetasen, die die Aminosäure durch Reaktion mit ATP aktivieren und mit ihrer spezifischen tRNA verknüpfen.
- ⇒ Initiation
Als erste eingebaute Aminosäure dient bei Prokaryonten, Plastiden und Chloroplasten Formylmethionin, bei Eukaryonten ist es Methionin. Oft wird dieses noch vor Fertigstellung der Polypeptidkette wieder entfernt.
Für die Einleitung der Translation ist die Mg^{2+} -Konzentration von großer Bedeutung, des weiteren werden GTP und mindestens drei verschiedene Initiationsfaktoren (spezifische Proteine) benötigt.
Beim Kettenstart treten die tRNA mit dem (Formyl)Methionin, die mRNA, die Initiationsfaktoren und die kleine Untereinheit des Ribosoms bei Anwesenheit von GTP zum Initiationskomplex zusammen. An diesen wird die große Untereinheit angefügt und die Initiationsfaktoren lösen sich wieder ab. (Bei Eukaryonten ist dies noch etwas komplizierter...)
In einem Ribosom ist Platz für zwei tRNAs (bzw. zwei Triplets), es gibt also eine Eintritts- und eine Austrittsstelle. Bei Anwesenheit von GTP, zweier Elongationsfaktoren und einer Peptidyltransferase wird die erste Peptidbindung zwischen (Formyl)Methionin und der Aminosäure der an der Eintrittsstelle sitzenden tRNA geknüpft.
- ⇒ Elongation
Durch die Ausbildung der Peptidbindung löst sich die Aminosäure von ihrer tRNA und diese kann das Ribosom verlassen. Das Ribosom verschiebt sich dann um die Länge eines Triplets in Richtung des 3'-Endes, an das neue Codon bindet eine komplementäre tRNA mit einer entsprechenden Aminosäure. Die Bindung wird geknüpft, die AS an der

Austrittsstelle von der tRNA gelöst und der gesamte Vorgang wiederholt sich. Die Polypeptidkette ist jeweils nur über eine tRNA mit der mRNA verbunden.

Bei E.coli werden pro Sekunde etwa 20 AS aneinandergereiht, bei Eukaryonten erfolgt die Elongation etwas langsamer. Für die Bildung eines Proteins durchschnittlicher Länge werden etwa 20 bis 60 s benötigt.

Ist ein Teil der mRNA abgelesen, so kann sich am Startpunkt der mRNA die Initiation mit einem weiteren Ribosom wiederholen. Auf diese Weise kommt es zur Bildung von Polysomen.

- ⇒ Termination
- ⇒ Nachdem der mRNA-Strang abgelesen ist, wird die Translation durch ein Nonsense-Codon gestoppt, für das es keine entsprechende tRNA gibt. Zur Freisetzung der Polypeptidkette muss die Esterbindung zwischen der letzten AS und ihrer tRNA gelöst werden, wozu bestimmte Terminationsfaktoren nötig sind. Die entstandenen Polypeptide sind meist noch keine funktionsfähigen Proteine / Enzyme, sondern müssen noch posttranslationale Veränderungen über sich ergehen lassen.
- ⇒ Bei Prokaryonten liegt die DNA frei im Cytoplasma vor, die Anlagerung der Ribosomen an die mRNA kann also auch schon erfolgen, wenn die mRNA noch nicht vollständig synthetisiert ist. Bei Eukaryonten sind Transkription und Translation durch den Kern räumlich voneinander getrennt und die fertige mRNA muss erst aus dem Kern in das Zytoplasma transportiert werden, bevor die Translation beginnen kann.
- ⇒ Die Ribosomen müssen vor Bildung eines neuen Startkomplexes in ihre Untereinheiten dissoziieren. Mit abnehmender Proteinsynthese können sie auch zu inaktiven 70 S bzw. 80 S Ribosomen zusammentreten, die beliebig wieder aktiviert werden können. Der Kreislauf aus aktiver Proteinsynthese, Dissoziation und Reassoziierung heißt auch Ribosomenzyklus.
- ⇒ Die Dauer der Proteinsynthese ist von der Lebensdauer der mRNA abhängig. Diese wiederum scheint mit der Länge des Poly-A-Schwanzes verknüpft, der bei der Prozessierung im Kern angehängt wird und dessen Länge mit zunehmendem Alter der mRNA abnimmt.

9. Das Endoplasmatische Reticulum

Alle eukaryotischen Zellen besitzen ein Endoplasmatisches Reticulum (ER). Seine Membran macht im Normalfall mehr als die Hälfte der gesamten Membranmenge einer Zelle aus. Die ER-Membran bildet ein engmaschiges Netz aus sich verzweigenden Röhren und abgeflachten Säckchen, das sich durch das gesamte Zytoplasma zieht. Die Röhren und Säckchen sind untereinander verbunden, so dass die ER-Membran eine zusammenhängende Fläche, die einen einzigen, stark gewundenen Innenraum (Lumen des ER) umfasst, bildet.

9.1 Struktur

- ⇒ Man unterscheidet das raue ER, das durch membrangebundene Ribosomen gekennzeichnet ist, und das glatte ER, bei dem diese Ribosomen fehlen.
- ⇒ Die Membranen des ER sind in Bewegung und verändern sich ständig.
- ⇒ Das ER steht mit der Doppelmembran, die den Zellkern umschließt, in Verbindung. Der perinukleäre Raum zwischen der inneren und äußeren Kernmembran geht ohne Unterbrechung in das Lumen des ER über. Durch die Nähe zum Kern haben mRNAs einen kürzeren Weg zu den Ribosomen am rauhen ER.

9.1.1 Rauhes ER

- ⇒ Im rauen ER, dessen Membranen „eher thylakoidartig“ (O-Ton Sauer) angeordnet sind, sitzen die membrangebundenen Ribosomen auf der Zytoplasmaseite der ER-Membran. Diese Ribosomen sorgen für die Synthese derjenigen Proteine, die noch während der Translation (also co-translational) in das Lumen des ER geschleust werden ohne sich jemals gefaltet zu haben (im Gegensatz zur post-translationalen Einbringung von Proteinen in Chloroplasten und Mitochondrien, bei der die Proteine durch sog. Chaperone entfaltet werden müssen).
- ⇒ Bei den Proteinen, die in das ER hineinsynthetisiert werden handelt es sich um Membranproteine, die in die ER- oder Plasmamembran (oder anderer Organellen) eingebaut werden sollen und lösliche Proteine, die entweder sekretiert oder in verschiedene Organellen eingebracht werden sollen.
- ⇒ Der Transport von Proteinen in das ER wird dabei, unabhängig von der Art des Proteins, immer von derselben Signalsequenz ausgelöst. Synthetisiert ein freies Ribosom ein Protein mit dieser Signalsequenz, so wird das Ribosom zum ER dirigiert und setzt sich dort auf die Membran. Nach der Translation kann ein solches Ribosom wieder ins Zytoplasma zurückkehren. Die Ribosomen pendeln so wahrscheinlich zwischen ER und Zytoplasma hin und her, je nachdem, welche Proteine sie gerade synthetisieren.

9.1.2 glattes ER

- ⇒ Das echte glatte ER, das laut Sauer „eher tubulär“ aufgebaut ist, gibt es in den meisten Zellen nicht. Statt dessen findet man, dass kleine Bereiche teilweise glatt und teilweise rauh sind. Solche Abschnitte heißen Übergangs-ER.
- ⇒ In einigen spezialisierten Zellen kommt jedoch das glatte ER vermehrt vor. Das glatte ER überwiegt in Zellen, die sich auf den Lipidstoffwechsel spezialisiert haben.

9.2 Funktionen des ER

- ⇒ Das ER ist Teil des intrazellulären Transportsystems und übernimmt (im Lumen) zahlreiche Synthese- bzw. Modifikationsaufgaben.
- ⇒ Das glatte ER dient :
 1. der Glykogenspeicherung. Akkumulation und Abbau von Glykogen bewirken eine starke Proliferation des sER (smooth ER), sER-Membranen sind durch membrangebundenen Enzyme teilweise an Synthese und Abbau von Glykogen beteiligt
 2. der Synthese von Steoiden aus Cholesterol, Lipidsynthese
 3. Detoxifikation: Membrangebundene Proteine / Enzyme (Cytochrom P450 und P450-Reduktase) addieren Hydroxylgruppen an nicht-wasserlösliche lipophile toxische Substanzen. Andere Enzyme addieren negativ geladene Molekülgruppen (z.B. Sulfatgruppen) und machen so die Substanz zytoplasmalöslich. Auf diese Weise kann sie aus der Zelle geschleust und mit dem Urin abgegeben werden (so funktioniert auch die Entgiftung in der Leber).
- ⇒ Das raue ER übernimmt folgende Funktionen:
 1. Es ist Syntheseort sekretorischer und Membranproteine.
 2. Sekretorische und andere Proteine erhalten im ER ihre richtige Tertiär- und Quartärstruktur.
 3. An bestimmte Proteine werden stickstoffgebundene Oligosaccharide angehängt (sog. N-Glykosilierung) um daraus Glykoproteine herzustellen.
 4. Speicher für bestimmte Proteine. Die Proteine, die im ER verbleiben sollen, verfügen über ein sog. Retentionssignal, ein Tetrapeptid aus den AS Lysin, Asparaginsäure, Glutaminsäure und Leucin (KDEL abgekürzt).

5. Speicher für Calciumionen, um schnelle intrazelluläre Reaktionen bei extrazellulärer Stimulation zu ermöglichen.
- ⇒ Eine besondere Form des glatten ER tritt in Muskelzellen auf, das Sarcoplasmatische Retikulum (SR), das ausschließlich als Calciumspeicher dient. Wird die Muskelzelle durch einen elektrischen Impuls gereizt, so schüttet das ER Ca^{2+} aus und aktiviert das Myosin/Actin-System, was zur Kontraktion der Muskelfaser führt.

10. Der Golgi-Apparat / Das Dictyosom

Der Golgi-Apparat verdankt seinen Namen seine Entdecker Camillo Golgi. Die Namen Golgi-Komplex oder Golgi-System sind synonym verwendbar.

10.1 Struktur

- ⇒ Der Golgi-Apparat ist eine dynamische Struktur aus einem oder mehreren Stapeln von 3 bis 10 abgeflachten, scheibenförmigen Membransäcken (Zisternen), die man bei tierischen Zellen häufig in der Nähe des Zellkerns und der Centriolen findet (bei Pflanzen sind sie über das ganze Zytoplasma verteilt). Jeder einzelne Stapel wird als Dictyosom bezeichnet.
- ⇒ Die dem ER zugewandte (normalerweise auch die dem Inneren der Zelle zugewandt) Seite bezeichnet man als cis-, die gegenüberliegende (der Plasmamembran zugewandt) als trans-Seite. An der trans-Seite findet sich ein ausgeprägtes, unregelmäßiges Netzwerk von Zisternen, Röhren und Vesikeln, das als TGN, trans-Golgi-Netzwerk, bezeichnet wird.
- ⇒ Die mit den Dictyosomen assoziierten Vesikel dienen wahrscheinlich dem Transport von Proteinen und Lipiden vom und zum Golgi-Apparat sowie zwischen den einzelnen Dictyosomen.
- ⇒ Die gesamte Struktur wird durch sog. Interzisternelemente (wahrscheinlich Actinfilamente und actinbindende Proteine) koordiniert und gefestigt.
- ⇒ Bei Tierzellen scheinen die Dictyosomen in einem Teil der Zelle zusammengedrängt (s.o.) und miteinander durch Röhren verbunden während sie bei Pflanzen (anscheinend) unabhängig voneinander sind und überall in der Zelle auftreten.
- ⇒ Bei Zellen, die besondere Sekretionsaufgaben erfüllen, beispielsweise die Becherzellen im Dünndarm, ist der Golgi-Apparat besonders stark ausgeprägt.

10.2 Funktion

- ⇒ Der Golgi-Apparat ist der Hauptsyntheseort für zelluläre Polysaccharide wie Pektin oder Hemicellulose.
- ⇒ Gleichzeitig erfüllt es die Funktion eines Sortier- und Verteilungszentrums für Proteine und Lipide aus dem ER und dient deren weiteren Modifikation.
- ⇒ Die Zisternen des Golgi-Apparates sind in aufeinandergeschaltete Bearbeitungskompartimente organisiert. Aus dem ER gelangen Proteine zuerst auf der cis-Seite in die Dictyosomen und wandern nach und nach durch die einzelnen Stapel auf die trans-Seite des Golgi-Apparates. Dementsprechend verfügen die einzelnen Zisternen über unterschiedliche Ausstattung weiterverarbeitender Enzyme.
- ⇒ Der Golgi-Apparat stellt also eine vielstufige Verarbeitungsmaschinerie dar. Muss eine Substanz in mehreren Schritten modifiziert werden, so befinden sich die für die ersten Schritte nötigen Enzyme in den Zisternen auf der cis-Seite, die weiteren in den medial-Zisternen usw. Die Weiterverarbeitung läuft also sowohl in räumlicher als auch in biochemischer Hinsicht in bestimmter Reihenfolge ab.
- ⇒ Der Transport zwischen den einzelnen Dictyosomen findet wahrscheinlich durch Vesikel statt, die sich von einem Stapel abtrennen und mit dem nächsten verschmelzen (sog. Vesikelmodell). Zweites Modell für den Substanztransport zwischen den Stapeln ist Modell

der Zisternenprogression: auf der cis-Seite fusionieren die ER-Vesikel zu Zisternen, die nach und nach durch die Bildung weiterer Zisternen auf der cis-Seite zur trans-Seite hin verschoben werden. Dabei geschehen in ihrem inneren die verschiedenen biochemischen Umrüstungen. Am Ende zerfallen sie vollständig in Golgi-Vesikel.

Untersuchungen an isolierten Golgi-Apparaten bestätigen das Modell des Vesikeltransports.

⇒ Biochemische Modifikationen, die der Golgi-Apparat übernimmt, sind:

1. An bestimmte Proteine werden sauerstoffgebundene Oligosaccharide über die Hydroxylgruppen bestimmter Serin-, Tyrosin- oder Threoninseitenketten angehängt (sog. O-Glykosilierung).
2. Durch solche Glykosilierung und die Anheftung von neg. geladenen Sulfatgruppen (an die Zuckerreste) werden im Golgi-Apparat die stark glykosilierten Proteoglykane synthetisiert, die dann Bestandteile der Plasmamembran, der extrazellulären Matrix oder schleimiger Schutzschichten von Epithelien bilden.
3. N-glykosilierte Proteine aus dem ER werden modifiziert: Im ER entstehen Glykoproteine mit sehr vielen Mannoseresten, die auch dort schon zurechtgeschnitten werden. Im Golgi-Apparat werden diese zu mannosereichen (fast so viele angehängte Mannosereste wie beim Vorläufer im ER) oder komplexen Glykoproteinen (zusätzlich Galaktose-, Sialinsäure- und andere Reste) umgebaut.
4. Enzyme bzw. Proteine, die in die Lysosomen gehören, erhalten im Golgi-Apparat ihre Zielsequenz. Oft bilden die Vesikel, die solche Enzyme / Proteine enthalten, durch Verschmelzen mit einem Endosom neue Lysosomen.

⇒ Am Ende der Modifikation werden die fertigen Proteine / Lipide auf der trans-Seite in Vesikel abgeschnürt und an ihren Zielort gebracht (in der Zelle oder außerhalb). Die Sekretion von Substanzen geschieht durch Exozytose.

⇒ Der Golgi-Apparat verteilt Proteine und Lipide in der Zelle bzw. schleust sie aus der Zelle, ist jedoch nicht an der Einbringung von Proteinen / Lipiden in Chloroplasten bzw. Mitochondrien beteiligt (die besitzen spezialisierte Proteine, z.B. Proteintranslokatoren).

10.2.1 Vesikel

⇒ Bei den Vesikeln, die für die Sekretion zuständig sind, unterscheidet man zwei Arten: sog. glatte Sekretvesikel und umhüllte Vesikel (coated vesicles).

⇒ Umhüllte Vesikel sind von dem Protein Clathrin umgeben. Clathrin-Untereinheiten haben eine dreispitzige Form und werden Triskelions genannt. Sie assoziieren miteinander und bilden Käfige um die Vesikel.

⇒ In tierischen Zellen spielen coated vesicles eine Rolle bei der Endozytose (siehe 10.3.2) und dem Transfer von Materialien innerhalb des Endomembransystems.

⇒ Bei Pflanzen sind sie vermutlich am Transport von Speicherproteinen zu spezialisierten proteinspeichernden Vakuolen beteiligt.

10.3 Membranfluss von und zur Plasmamembran

⇒ Der Transport von größeren Molekülen oder Partikeln über die Plasmamembran kann nicht über die üblichen Transportmechanismen (Porine etc.) bewerkstelligt werden. Stattdessen müssen andere Arten der Stoffaufnahme, bei denen Membranen und Vesikel involviert sind, genutzt werden.

⇒ Den Transport aus der Zelle hinaus mit Hilfe von Vesikeln bezeichnet man als Exozytose (Verschmelzen von intrazellulären Vesikeln mit der Plasmamembran), die Stoffaufnahme über Vesikel heißt Endozytose (Abschnürung von Vesikeln von der Plasmamembran).

- ⇒ Durch den Transport mit Vesikelbeteiligung ergibt sich ein besonderer Vorteil: die transportierten Substanzen sind zwar in der Zelle, aber immer noch vom Zytoplasma getrennt. Dadurch können sie gezielt zu einer bestimmten Struktur befördert werden.

10.3.1 Exozytose

- ⇒ Manche Substanze wie Schleim und Bestandteile der extrazellulären Matrix werden von Zellen kontinuierlich abgegeben (konstitutiver Ausscheidungsweg).
- ⇒ Spezialisierte Zellen (z.B. solche, die Hormone, Neurotransmitter oder Verdauungsenzyme produzieren) verfügen über einen weiteren, gesteuerten Ausscheidungsweg, bei dem die zu sezernierende Substanz zuerst in sekretorischen Vesikeln gespeichert und später, auf ein spezifisches Signal hin, abgegeben wird.
- ⇒ Exozytose ist (wie die Endozytose) ein energieverbrauchender Vorgang, eine Blockierung der ATP-Synthase der Zelle bringt den Transport sofort zum Erliegen.
- ⇒ Da auch die auf das Zytoskelett zerstörend wirkenden Stoffe Colchizin (Mikrotubuli) und Cytochalasin B (Actin-Filamente) die Exozytose hemmen, scheinen diese Strukturen am Transport aus der Zelle beteiligt zu sein.
- ⇒ Bei der gesteuerten Exozytose wird der Ausscheidungsprozess wahrscheinlich durch einen intrazellulären Anstieg an Calciumionen ausgelöst (ähnlich bei Synapsen). Dabei ist nicht immer die gesamte Zelle betroffen, sondern eine lokalisierte Wirkung in dem Bereich, der gereizt wurde, beobachtbar ist.
- ⇒ Vermutlich wird die Vesikelmembran nach Verschmelzen mit der Plasmamembran nicht sehr lange inkorporiert, sondern recht bald wieder für die Endozytose verwendet. Durch dieses Membran-Recycling führt dazu, dass sich die Verteilung der Membranbestandteile zwischen den einzelnen Zellkompartimenten in einem Fließgleichgewicht befindet.

10.3.2 Endozytose

- ⇒ Die Endocytose kann man noch einmal unterscheiden in Pinozytose (Aufnahme von Flüssigkeiten / Lösungen) und Phagozytose (Aufnahme von festen Partikeln). Die Endozytose kann ohne spezifischen Rezeptor stattfinden oder rezeptorvermittelt erfolgen.
- ⇒ Endozytose spielt eine große Rolle bei Nichtgewebezellen wie Leukozyten und Makrophagen (Immunsystem) sowie bei Einzellern (Nahrungsaufnahme).
- ⇒ Die Endozytose beginnt in spezialisierten Bereichen der Plasmamembran, die auf der zytoplasmatischen Seite mit einem Proteingerüst aus Clathrin behaftet sind. Da sie im Querschnitt als leichte Einbuchtungen der Membran erscheinen, nennt man sie coated pits. Nach der Abschnürung umgibt das Clathrin das Vesikel wie ein Käfig (coated vesicles). Nach spätestens 60 Sekunden löst sich der Käfig aber auf während das Vesikel erhalten bleibt.
- ⇒ Bei der rezeptorvermittelten Endozytose muss die Zelle Rezeptorproteine für die gewünschten Substanzen synthetisieren und auf der Außenseite der Plasmamembran verankern. Dort diffundieren die Rezeptoren hin und her, bis sie sich schließlich an neu gebildeten coated pits anlagern. Manche Rezeptoren können sich erst anlagern, wenn sie das gewünschte Substrat gebunden haben (wahrscheinlich dadurch Konformationsänderung), bei anderen scheint es egal zu sein, so dass beim Abschnüren der coated pits zu Vesikeln Rezeptoren mit und ohne Substrat aufgenommen werden. Ein coated pit kann wahrscheinlich bis zu 1000 (verschiedenartige) Rezeptoren sammeln und gleichzeitig aufnehmen, inzwischen sind erst etwa 25 bis 30 solcher Rezeptoren bekannt.

11. Die Microbodies

Unter der Bezeichnung Microbodies fasst man runde bis ovale Einschlüsse von 0,3 – 1,2 µm Durchmesser zusammen. Ihre Grundsubstanz ist stets von einer einfachen Membran umgeben. Man unterscheidet die Glyoxysomen, die Enzyme des Glyoxylatzyklus und Fettsäureabbaus enthalten und in fettspeichernden pflanzlichen Geweben vorkommen, und die Peroxisomen, in denen bei höheren Pflanzen und Tieren die Enzyme des Glycolatstoffwechsels lokalisiert sind und die der Entgiftung dienen. In Pflanzen sind sie außerdem Orte der Photorespiration.

11.1 Allgemeines

- ⇒ Die Entstehung der Microbodies ist noch nicht ganz geklärt. Früher dachte man, dass Microbodies aus dem ER entstehen, man hat aber mittlerweile festgestellt, dass sie durch Teilung auseinander hervorgehen können. Möglicherweise hat das ER aber doch eine Rolle in der Biosynthese, dies ist noch nicht genau geklärt.
- ⇒ Die Proteine / Enzyme der Microbodies werden im Zytoplasma an den Polysomen synthetisiert und anschließend mit Hilfe sog. Transitpeptide durch die Membran in die Microbodies eingeschleust. Auf diese Weise können sogar gefaltete Proteine eingebracht werden.

11.2 Peroxisomen

- ⇒ Peroxisomen sind durch den Besitz von Oxidasen charakterisiert. Diese spalten Wasserstoff von ihrem spezifischen Substrat ab und übertragen ihn auf elementaren Sauerstoff. Dabei entsteht Wasserstoffperoxid, H_2O_2 . Das Peroxid wird durch die Katalase im Peroxisom in O_2 und Wasser zerlegt.
- ⇒ Einige Peroxisomen enthalten anstelle der Katalase Dehydrogenasen, die Sauerstoff zu Wasser reduzieren.
- ⇒ Die Art der Oxidasen ist von Zelltyp zu Zelltyp (je nach deren Funktion) verschieden.
- ⇒ In den Peroxisomen grüner Pflanzen findet die Photorespiration statt. Dabei wird Glykolsäure oxidiert, die Elektronen werden auf O_2 übertragen und es entsteht ebenfalls Wasserstoffperoxid.
- ⇒ Die im Zytoplasma synthetisierten Peroxisomenenzyme / -proteine werden durch eine bestimmte Sequenz zu ihrem Ziel gelenkt. Es gibt zwei solcher Adress-Sequenzen (PTS = peroxisomale „targeting“ Signale), eine einfache aus den drei Aminosäuren Serin, Lysin und Leucin (abgekürzt SKL) und eine komplexe.
- ⇒ Eine Störung der Peroxisomen zeigt sich im autosomal-rezessiv vererbten Zellweger-Syndrom (Cerebro-Hepato-Renales Syndrom, CHRS). Dabei ist die Biogenese der Peroxisomen gestört und alle peroxisomalen Stoffwechselwege fallen komplett aus. Dadurch kommt es zum Tod des Betroffenen meist noch im ersten Lebensjahr. CHRS zeigt sich in vielen verschiedenen Organen. Patienten zeigen einen sog. Turmschädel mit offenen Knochenlücken, eine generell herabgesetzte Muskelspannung, chronische Gelbsucht, Leberzirrhose, Nierenzysten, schwere Entwicklungsstörungen im Gehirn, Blindheit und Taubheit. Bis heute ist nicht ganz klar welche Symptome durch das Fehlen der Peroxisomen und welche durch die Ansammlung toxischer Stoffwechselprodukte hervorgerufen werden.

11.3 Glyoxysomen

- ⇒ Glyoxysomen finden sich in den Speichergeweben fettreicher Samen. Sie enthalten die Enzyme zur β -Oxidation der Fettsäuren und des Glyoxylatzyklus (siehe Biochemie-Teil in Bio III).
- ⇒ In den Glyoxysomen werden gespeicherte Fettsäuren in Zucker umgewandelt, den die junge Pflanze transportieren und nutzen kann.

12. Der Zellkern

Der Zellkern ist das genetische Steuerzentrum der Zelle. Er enthält die Chromosomen, auf denen die weitaus überwiegende Zahl der Gene (bis auf die, die auf dem Plastom und Chondriom liegen) lokalisiert ist. Der Teilung der Zelle geht eine Verdopplung der DNA voraus, womit sichergestellt wird, dass jede Tochterzelle eine identische Kopie der gesamten genetischen Information erhält.

12.1 Innere Struktur

- ⇒ Der Kern hat häufig die Form einer Kugel (Durchmesser etwa 5-10µm), kann aber auch ellipsoid, linsenförmig, gelappt oder anders gestaltet sein.
- ⇒ Zellkerne sind das Merkmal aller eukaryontischen Zellen und bis auf wenige Ausnahmen (z.B. rote Blutkörperchen, bestimmte Pflanzenzellen, die über Plasmodesmen von ihren Nachbarzellen mit versorgt werden) notwendig für das Überleben der Zellen. Prokaryonten besitzen keinen Kern, ihre DNA ist in dem sog. Nucleid organisiert und nicht von einer Membran umgeben.
- ⇒ Nach Anfärben kann man im Kern deutlich das Chromatin vom übrigen Karyoplasma unterscheiden. Das Kernplasma erscheint im EM fein granuliert, es enthält zahlreiche Enzyme (z.B. für die Verdopplung der DNA, die Prozessierung von mRNA), Struktur- und Transportproteine sowie mindestens einen Nucleolus.
- ⇒ Entfernt man bei isolierten Zellkernen die Kernhülle bleibt ein Objekt von etwa gleicher Größe und Gestalt wie der Zellkern, die Nuklearmatrix (auch: Kernskelett) übrig. Sie besteht größtenteils aus einem Gerüst feiner Proteinfibrillen (sog. Nucleonemen), die den Replikations- und Transkriptionsapparat tragen. Die chromosomale DNA ist in Schleifen angeordnet, deren Enden fest an das Kernskelett gebunden sind.
- ⇒ Unmittelbar an die Kernmembran grenzt eine Faser schicht, die Nuklearlamina, die aus spezifischen Proteinen (den Laminen, nicht zu verwechseln mit den Laminen der extrazellulären Matrix!) besteht. Sie bestimmt die Form des Zellkerns, ist aber bei tierischen Zellen stärker ausgeprägt als bei pflanzlichen.

12.2 Kernhülle

- ⇒ Die Kernhülle besteht aus zwei Membranen.
- ⇒ Die äußere der beiden steht in direktem Kontakt zum rauen ER, aus dem sie nach der Kernteilung neu entstanden ist, und kann wie dieses Ribosomen tragen.
- ⇒ Der perinukleäre Raum zwischen den beiden Membranen geht kontinuierlich in das Lumen des ER über.
- ⇒ Die Kernhülle ist von Kernporen durchsetzt, die aus regelmäßig gebauten Proteinkomplexen (NPC, nuclear pore complex) von 8 ringförmig angeordneten Granula bestehen. Im Zentrum der Poren liegt ein Kanal, der für kleine Proteine (bis 20kD) frei durchlässig ist. Auch für RNA und Metabolite wie Glucose, Phosphate, ATP usw. ist sie nicht schwer zu überwinden.
- ⇒ Gegenüber allen anderen Substanzen ist die Kernpore selektiv. Der Transport durch die Kernporen geschieht mit Hilfe von als Karyopherine bezeichneten Transportproteinen.
- ⇒ Die Kernhülle soll einige wichtige Funktionen erfüllen:
 1. Eukaryonten haben lange, dünne, lineare Chromosomen, die stark empfindlich gegenüber (mechanischer) Einwirkung von außen sind.
 2. durch die Kernhülle ist der Ort der Transkription vom Ort der Translation getrennt. Dies ermöglicht die Prozessierung (Spleißen, Poly-A-Schwanz etc.) der mRNA.
 3. Nucleolus als Ort der RNA-Synthese produziert nur Vorstufen der Ribosomen, die dann im Zytoplasma zusammentreten und nicht in den Kern zurück können. Sie würden sonst dort sofort die entstehende mRNA translatieren.

- ⇒ Damit eine Substanz in den Kern transportiert werden kann, muss sie eine bestimmte Erkennungssequenz (NLS, nuclear localization sequence) besitzen. Für den Export von Proteinen aus dem Kern gilt gleiches (NES, nuclear export sequence, nötig).
- ⇒ Die NLS ist eine kurze, 4 bis 6 basische AS (z.B. Histidin, Lysin, Arginin) lange Sequenz. Alleiniges Auffinden einer solchen Sequenz in einem Protein heißt nicht unbedingt, dass es sich auch um eine NLS handelt. Das ist nämlich abhängig von der Lage der Sequenz (in der Mitte des Proteins ist es als Signal weniger wahrscheinlich als an einem Ende).
- ⇒ Manche Proteine sind wichtig und müssen sich zu bestimmten Zeiten unbedingt im Kern befinden, werden aber nicht immer gebraucht. Für diesen Fall gibt es zwei verschiedene Mechanismen. Sie können entweder (wie z.B. die verschiedenen Transkriptionsfaktoren) ständig im Kern verbleiben und je nach Bedarf aktiviert und inaktiviert werden. Für Aktivierung bzw. Inaktivierung muss ein Aktivatormolekül in den Kern eintreten. Bei der zweiten Möglichkeit liegen diese Proteine inaktiv (z.B. durch nach innen gekehrte Erkennungssequenz) im Zytoplasma vor. Bei Aktivierung z.B. durch Licht oder Ca^{2+} machen sie eine Konformationsänderung durch, kehren die Erkennungssequenz nach außen und können in den Kern eingeschleust werden.

12.3 Chromatinstruktur und Chromosomen

- ⇒ Das Chromatin des Zellkerns besteht hauptsächlich aus DNA (ca. $\frac{1}{3}$) und Histonen (ca. $\frac{1}{3}$) und Nichthiston-Proteinen (ca. $\frac{1}{3}$). RNA macht einen kleineren, variablen Anteil aus.
- ⇒ Die DNA ist auf die Chromosomen verteilt, die nur während der Mitose lichtmikroskopisch nachweisbar sind. In unverpacktem Zustand sind diese DNA-Moleküle sehr viel größer als der Kern. Verschiedene Verpackungsmechanismen erlauben eine dichte Verpackung wie in der Metaphase aber auch eine lockere Anordnung, die Replikation und Transkription ermöglicht.
- ⇒ Die erste Stufe dieser Verpackung ist die Assoziation der DNA mit Histonen. Diese sind kleine, basische, positiv geladene Proteine, um die (bzw. um ein aus ihnen aufgebautes Histon-Oktamer) sich die stark saure, negativ geladene DNA-Helix wickelt. Man bezeichnet die Einheit von Oktamer und $1\frac{3}{4}$ Windungen darum gewickelter DNA als Nukleosom. Das nicht aufgewickelte Stück DNA zwischen zwei Nukleosomen heißt Linker-DNA und ist im Durchschnitt etwa 50 bp lang.
- ⇒ Die Nukleosomen sind dann in weiteren Strukturen, u.a. einer 30nm Faser, organisiert. (siehe 3.3.5 in Teil 1 der Vorlesung).

12.4 Nucleolus

- ⇒ Der Nucleolus, auch Kernkörperchen genannt, ist der Ort der Transkription der ribosomalen RNA und der Bildung von Vorstufen der Ribosomen, die im Zytoplasma zu funktionierenden Ribosomen assembliert werden.
- ⇒ Das Kernkörperchen wird durch die NOR (Nucleolus Organisator Region) genannten Abschnitte verschiedener Chromosomen gebildet. Auf den NOR befinden sich besonders viele Gene für rRNA (sog. rDNA) und für ribosomale Proteine.
- ⇒ Während der Verdopplung des Kerns / bei der Zellteilung verschwinden die Nucleoli, da zu diesem Zeitpunkt die Synthese von Ribosomen nicht benötigt wird.

13. Cytosol und Cytoskelett

Das Zytoplasma von Zellen erscheint im LM meist homogen. Es enthält außer den Elementen des Cytoskeletts die Organellen und Membransysteme der Zelle. Den löslichen Anteil, den man nach Abzentrifugation aller Organellen und Membranfraktionen erhält, nennt man Cytosol. Das Cytosol enthält die verschiedenen Bestandteile des Cytoskeletts, die man in drei Haupttypen unterscheidet:

Mikrotubuli, Actinfilamente und Intermediärfilamente. Alle drei können große Polymere ausbilden und benötigen akzessorische Proteine für ihre Interaktion, Bewegung und ihren Auf- und Abbau.

13.1 Zusammensetzung und Funktion des Cytosols

- ⇒ Die folgenden Eigenschaften des Cytosols sind allgemeingültig für alle lebenden Zellen:
 1. macht etwas mehr als 50% des Zellvolumens aus
 2. pH = 7,0 bis 7,4
 3. Konzentration der Calciumionen liegt bei $\text{ca. } 10^{-7}$ Molar (bezieht sich auf den Ruhezustand)
 4. osmotischer Wert von ca. 300 mM
 5. Gehalt an Kaliumionen (wichtigstes Osmotikum!)
 6. 10 bis 35 % Proteinanteil
- ⇒ Im Zytoplasma findet die Proteinbiosynthese und der größte Teil des Intermediärstoffwechsels (Bsp.: Glykolyse) statt.
- ⇒ Strömungen des Zytoplasmas wurden schon sehr früh bei Algen beobachtet. Sie werden durch Wechselwirkung von Mikrofilamenten des Cytoskeletts verursacht.
- ⇒ Das Cytosol kann verschiedene Zustände annehmen. Es kann solartig (leichtflüssig) oder gelartig sein (zähflüssig), beide werden durch das Cytoskelett verursacht.

13.2 Mikrotubuli

- ⇒ Mikrotubuli sind lange, steife Polymere, die sich durch das Zytoplasma erstrecken und die Lage der verschiedenen Zellbestandteile steuern.

13.2.1 Bau und Eigenschaften

- ⇒ Mikrotubuli setzen sich aus Tubulin-Molekülen zusammen. Diese sind Heterodimere aus den nah verwandten globulären Polypeptiden α - und β -Tubulin. Von beiden gibt es verschiedene Variationen, so dass Tubulin in (fast) jeder eukaryontischen Zelle vorkommt.
- ⇒ Durch parallele, abwechselnde Anordnung von α - und β -Tubulin in 13 Protofilamente entsteht ein zylinderförmiges Gebilde, der Mikrotubulus.
- ⇒ Aufgrund der regelmäßigen Anordnung der polaren Heterodimere sind Mikrotubuli polare Strukturen, bei denen man ein schnell wachsendes plus-Ende und ein langsam wachsendes minus-Ende unterscheiden kann.
- ⇒ Die plus-Enden aller Mikrotubuli erstrecken sich von ihrem Bildungszentrum (z.B. einem Centrosom) weg.
- ⇒ Reines Tubulin polymerisiert (in vitro) in Anwesenheit von Mg^{2+} und GTP. Am Anfang geht das Wachstum nur langsam voran, da die Neubildung eines Mikrotubulus aus den Molekülen schwieriger ist als die Elongation eines bereits vorhandenen.
- ⇒ Mikrotubuli sind dynamische Strukturen, in Zellen polymerisieren und depolymerisieren sie ständig. Man spricht auch davon, dass Mikrotubuli labil sind, d.h. sie können durch Assoziation von Tubulindimeren wachsen oder sich durch deren Dissoziation verkürzen. Dies ist oft für ihre Funktion entscheidend.

13.2.2 Vorkommen und Funktion

- ⇒ Das Centrosom ist in den meisten Zellen das wichtigste Mikrotubuli-Organisationszentrum. In der Interphase liegt es meist irgendwo an der Außenfläche der Kernhülle. Das Centrosom besteht aus zwei Centriolen und dem sie umgebenden Zytoplasmabereich, in dem sich die sog. Centrosomen-Matrix befindet. Dies ist ein Geflecht aus kleinen Fasern, in dem die minus-Enden der Mikrotubuli eingebettet sind bzw. in denen neue Mikrotubuli gebildet werden.

- ⇒ Weitere MTOCs (Mikrotubulus-organisierende Centren) sind die Basalkörper von Geißeln und Cilien und die Spindepole bei der Mitose bzw. Meiose.
- ⇒ Daraus lassen sich die Aufgaben der Mikrotubuli ableiten:
 1. Intrazelluläre Bewegung durch Interaktion mit Mikrofilamenten wie Actin oder Myosin.
 2. Bewegung von Cilien und Geißeln
 3. Ausbildung, Erhaltung und Veränderung der Gestalt der Zelle.
 4. Teilungsebene bei der Zellteilung und die Orientierung der in der Ebene abgelagerten Membranbestandteile wird durch die Mikrotubuli gesteuert
 5. Transport der Chromosomen in die Tochterzellen in der Anaphase
 6. Vesikeltransport in der Zelle (besonders wichtig für die Ausbildung der Zellplatte bei der Teilung)
 7. Lage und Bewegung der Zellbestandteile
 8. Durch Zusammenwirken mit Actin können die Mikrotubuli die Polarität der Zelle verändern bzw. überhaupt erst herstellen.
 9. sorgen auf der Unterseite der Plasmamembran von Pflanzen für die Bewegung der Cellulose-Synthase.
- ⇒ Aufgrund ihrer dynamischen Instabilität sind die Mikrotubuli anfällig für bestimmte Mitose-hemmende Giftstoffe. Colchizin (aus der Herbstzeitlose) bindet fest an Tubulin-Moleküle und verhindert, dass sie zu Mikrotubuli polymerisieren. Ähnlich, aber vorübergehend wirkende Mitosehemmer wie Vinblastin und Vincristin töten bevorzugt Zellen ab, die sich anormal teilen und werden daher in der Chemotherapie eingesetzt. Colchizin selbst wird verwendet, um Pflanzen gezielt zu polyploidisieren (viele heutige Kulturpflanzen sind polyploid, die polyploiden Formen sind oft größer, widerstandsfähiger, anpassungsfähiger und ertragreicher als die Wildtypen).
- ⇒ Das Taxol aus der Rinde der Eibe (Taxus) hat die entgegengesetzte Wirkung. Es bindet auch an die Mikrotubuli und stabilisiert sie. Dadurch können sie nicht wieder depolymerisieren und die betroffenen Zellen stecken in der Mitose fest. Auch Taxol dient als Krebsmedikament.

13.2.3 Mikrotubuli-Assoziierte Proteine (MAPs)

- ⇒ Durch die Bindung verschiedener Proteine erfahren die Mikrotubuli umfangreiche Abwandlungen in ihren Eigenschaften. Die Proteine, die dies bewerkstelligen, heißen Mikrotubuli-assozierte Proteine.
- ⇒ Die MAPs stabilisieren die Mikrotubuli und vermitteln ihre Wechselwirkungen mit anderen Zellbestandteilen. Aufgrund der vielfältigen Funktionen der Mikrotubuli gibt es entsprechend viele Arten von MAPs, einige kommen nur in spezialisierten Zelltypen vor.
- ⇒ Viele Zelltypen stabilisieren spezifisch die Mikrotubuli in ganz bestimmten Bereichen des Zytoplasmas. Bestes Beispiel hierfür sind die Nervenzellen, in denen sich die Axone und Dendriten stark in ihrer Zusammensetzung unterscheiden:

	Axon	Dendrit
Mikrotubuli	+	+
Eigenschaften der Mikrotubuli	lang +Ende auf der dem Zellkörper abgewandten Seite	kürzer gemischte Polarität
Protein MAP-2	-	+
tau-Protein (auch ein MAP)	+	-
mRNA, Ribosomen	-	+
Na ⁺ -Kanäle für AP-Leitung	+	-

- ⇒ Mit Hilfe von Beweglichkeitsuntersuchungen wurden zwei Motorproteine der Mikrotubuli gefunden: Die Kinesine und die cytoplasmatischen Dyneine. Beide Gruppen sind ATP-abhängig, der Mechanismus der ATP-Hydrolyse ist aber noch nicht bekannt.
- ⇒ Cytoplasmatische Dyneine
Bestehen aus zwei schweren und mehreren leichten Ketten, die schwere Kette ist globulär und enthält einen Kopf, der ATP bindet.
Mit den Kopf-Domänen binden die Dyneine an die Mikrotubuli, die Schwanz-Domänen heften sich an bestimmte Zellwandbestandteile.
Dyneine bewegen sich auf das minus-Ende des Mikrotubulus zu.
Sind beteiligt am Transport von Organellen und an der Mitose.
- ⇒ Kinesine
Grundsätzlich gleicher Aufbau wie Dyneine
Bewegen sich auf das plus-Ende des Mikrotubulus zu.
Sind beteiligt am Transport von Zellorganellen, an Mitose und Meiose sowie dem Transport sekretorischer Vesikel

13.3 Actin-Filamente

- ⇒ Alle eukaryontischen Zellen enthalten Actin, in manchen ist es sogar das häufigste Protein überhaupt. Actin-Filamente können in den Zellen sowohl labile als auch stabile Strukturen ausbilden.
- ⇒ Actin-Filamente bestehen aus einer eng gewundenen Helix aus gleich orientierten Actin-Molekülen, die man auch als globuläres Actin oder G-Actin bezeichnet. Jedes G-Aktin besitzt eine Bindungsstelle für ATP und eine für Ca^{2+} oder Mg^{2+} .
- ⇒ Wie die Mikrotubuli verfügen auch die Actin-Filamente über ein langsam wachsendes minus-Ende (auch: spitzes Ende) und ein schnell wachsendes plus-Ende (stumpfes Ende).
- ⇒ Actin-Filamente sind dünner, biegsamer und meist auch viel kürzer als die Mikrotubuli. Aufgrund ihres häufigen Auftretens ist ihre Gesamtlänge aber etwa 30mal so groß wie die der Mikrotubuli. Einzelne Actin-Filamente gibt es in der Zelle kaum, sie lagern sich Bündeln zusammen, die quervernetzt sein können und viel kräftiger als ein einzelnes Filament sind.
- ⇒ Actin-Filamente direkt unter der Plasmamembran sind über verschiedene Actin-bindende Proteine zur Zellrinde verknüpft. Dieses Geflecht ist hochdynamisch und steuert die Bewegungen der Zelloberfläche. Mechanismen, die auf die Actin-Filamente wirken, tragen zur Ausbildung von Mikrovilli, Lamellipodien oder Einstülpungen der Plasmamembran (z.B. bei beginnender Zellteilung) bei.
- ⇒ Auch für Actine gibt es akzessorische Proteine, die für die Bündelung, Bewegung, seitliche und terminale Stabilisierung und die Verankerung in anderen Strukturen zuständig sind.
Beispiele:
 - α -Actinin ➔ quervernetzt Actin-Filamente zu lockeren Bündeln
 - Fimbrin ➔ quervernetzt Actin-Filamente zu dichten Bündeln
- ⇒ Die wichtigsten akzessorischen Proteine sind wohl die Motorproteine des Actins, Myosin I und Myosin II. Myosin I ist ein Monomer, Myosin II immer ein Dimer. Sie hydrolysieren ATP und können dadurch ihr „Köpfchen“ bewegen. Die Bewegung erfolgt dabei vom minus- zum plus-Ende des Actinfilaments.
- ⇒ Mögliche Einsatzgebiete dieser Motorproteine sind (siehe Bild):

1. Verschiebung eines Actin-Filaments relativ zu einem anderen Actin-Filament

2. Verschiebung eines Vesikels entlang eines Actin-Filaments.
3. lokale Kontraktion von Actin-Filamenten, die durch antiparallele Myosin-II-Moleküle verbunden sind (sog sliding filament model). Auf diese Weise funktioniert auch die Muskelkontraktion, die Actin-Filamente sind dabei aber nicht frei, sondern in bestimmten Strukturen der Muskelzelle verankert und die Kontraktion setzt das Vorhandensein von Ca^{2+} voraus, das einen auf den Myosinen angelagerten Sperrmechanismus inaktiviert.
4. Verschiebung eines Actin-Filaments gegen eine Membran.

13.4 Intermediär-Filamente

- ⇒ Haben ihren Namen, weil ihr Durchmesser mit 8 bis 10 nm zwischen dem von dünneren Actin-Filamenten und dem von dickeren Myosin-Fasern liegt.
- ⇒ Intermediärfilamente sind widerstandsfähige, langlebige, filamentöse Proteine mit einem aminoterminalen Kopf und einem carboxyterminalen Schwanz.
- ⇒ Um die Intermediärfilamente aufzubauen, lagern sich die Proteine zu Dimeren, die Dimere antiparallel zu Tetrameren zusammen. Die Tetramere vernetzen und lassen durch Ringbildung die Intermediärfilamente entstehen
- ⇒ Aufgrund der antiparallelen Anordnung der Tetramere sind die Intermediärfilamente – im Gegensatz zu den Actinen und Mikrotubuli – unpolar.
- ⇒ Die Intermediärfilamente kann man in drei große Gruppen einteilen: Keratine, Vimentin / Vimentin-ähnliche Filamente und Neurofilamente. Keratine befinden sich hauptsächlich in Epithelzellen und deren Abkömmlingen (Haare, Nägel), wo sie zur mechanischen Festigkeit der Zelle beitragen.

14. Cilien und Flagellen

Cilien sind winzige, haarähnliche Zellfortsätze von etwa $0,25\mu\text{m}$ Durchmesser mit einem Mikrotubuli-Bündel im Inneren. Cilien dienen dem Transport von Flüssigkeiten über die Zelloberfläche (z.B. Schleimschicht auf den Epithelien der Atemwege). Protozoen bedienen sich der Cilien sowohl zur Fortbewegung als auch zum Herantransportieren von Nahrungsteilchen. Flagellen (Geißeln) sind den Cilien verwandte Gebilde. Sie unterscheiden sich bei Eukaryonten und Bakterien.

14.1 Die eukaryontische Geißel

- ⇒ Cilien bewegen sich wie dünne Peitschen: beim aktiven Schlag vorwärts ist die Cilie vollständig ausgestreckt, bei der Rückkehr in die Ausgangslage vollführt sie eine Aufrollbewegung, um den Widerstand durch das Medium möglichst gering zu halten.
- ⇒ Die Flagellen (Geißeln) der Eukaryonten, wie man sie etwa bei Samenzellen oder niederen Pflanzen (Moose) findet, ähneln in ihrer Struktur den Cilien, sind aber wesentlich länger und führen quasi sinusförmige Bewegungen (ermöglicht durch die extrem flexible Struktur) aus. Die molekularen Grundlagen der Bewegung sind aber dieselben.

14.1.1 Struktur des Axonems

- ⇒ Die Bewegung einer Cilie oder Geißel entsteht durch die Krümmung ihres inneren Kerns, des Axonems (oder Axonemas).
- ⇒ Das Axonem(a) besteht aus Mikrotubuli und den mit ihnen assoziierten Proteinen. Die Mikrotubuli sind abgewandelt und nach einem charakteristischen Konstruktionsprinzip organisiert: Neun Doppel-Mikrotubuli sind ringförmig um ein Paar einzelner Mikrotubuli

angeordnet (sog. 9 + 2 Anordnung). Dieser Aufbau ist bei fast allen eukaryontischen Cilien und Geißeln, von den niedrigsten Pflanzen bis zum Menschen, zu finden.

- ⇒ Die Mikrotubuli erstrecken sich über die gesamte Länge des Axonems (im Durchschnitt 10µm), die auch bis zu 200µm betragen kann.
- ⇒ Das einzelne Mikrotubuli-Paar im Zentrum bestehen aus zwei vollständigen Mikrotubuli. Die Doppel-Mikrotubuli setzen sich aus einem vollständigen (13 Protofilamente pro Umdrehung) und einem unvollständigen Mikrotubulus (11 Einheiten) zusammen. Die Einheit der beiden wird auch als Dublett bezeichnet.
- ⇒ Die Mikrotubuli des Axonems sind mit zahlreichen Proteinen assoziiert, die regelmäßig entlang der Mikrotubuli angeordnet sind und unterschiedliche Funktionen übernehmen.

14.1.2 Geißelbewegung

- ⇒ Das für die Bewegung wichtigste Protein ist das Dynein, dessen Köpfe mit benachbarten Mikrotubuli in Wechselwirkung treten und für das aneinander Entlanggleiten der Mikrotubuli sorgen.
- ⇒ Da die Dubletts durch verschiedene Querverbindungen zusammengehalten werden, verwandelt sich die Gleitbewegung in eine Krümmung des Axonemas.
- ⇒ Die Bewegung des Dyneins ist ATP-abhängig.

14.1.3 Basalkörper

- ⇒ Basalkörper nennt man diejenigen Strukturen in der Zelle, in denen die Flagellen und Cilien verankert sind bzw. aus denen sie herauswachsen.
- ⇒ Basalkörper sind in ihrer Struktur eng verwandt mit den Centriolen und beide scheinen (in manchen Organismen) auch austauschbar zu sein. (Ergo: Centriolen finden sich in solchen Zellen, die Geißeln / Cilien ausbilden können).
- ⇒ Centriolen und Basalkörper sind zylinderförmige Gebilde von 0,2µm Durchmesser und 0,4µm Länge. Sie bestehen aus neun Gruppen von je drei zu „Triplets“ verschmolzenen Mikrotubuli.
- ⇒ Bei der Neubildung oder Regeneration einer Cilie / Geißel wachsen die Dubletts aus zwei dieser drei Mikrotubuli heraus. Wie das Zentralpaar im Axonem entsteht, ist nicht bekannt.

14.2 Flagellen der Bakterienzellen

- ⇒ Die Geißelstruktur von Bakterien unterscheidet sich grundsätzlich von der in Eukaryonten.

14.2.1 Geißelstruktur

- ⇒ Bakteriengeißeln sind nicht gerade, sondern helikal aufgebaut. Der Faden der Geißel besteht aus Untereinheiten des Proteins Flagellin. Die Basis der Geißel enthält eine breitere Region, den sog. Haken. Er verbindet den Geißelfaden mit dem Geißelmotor.
- ⇒ Der Geißelmotor, auch Basalkörper genannt, ist in der Zytoplasmamembran und der Zellwand verankert. Er besteht aus einem kleinen zentralen Stab, der durch ein System von Ringen läuft.
- ⇒ In gramnegativen Bakterien ist ein äußerer Ring in der Lipopolysaccharidschicht, ein weiterer in der Peptidoglykanschicht und ein innerer Ring in der Cytoplasmamembran verankert. Diese Proteine treiben den Geißelmotor an und verursachen ein Drehmoment, das zur Rotation der Geißel führt.
- ⇒ Dann gibt es noch die Fli-Proteine, die als Motorschalter die Rotationsrichtung der Geißeln auf intrazelluläre Signale hin umkehren können.

- ⇒ Die Geißel an sich ist eine halbstarre, nicht biegsame Struktur.

14.2.2 Geißelbewegung

- ⇒ Die Rotationsbewegung der Geißel wird durch den Basalkörper vermittelt, der als Motor fungiert.
- ⇒ Die Rotationsenergie der Geißel stammt aus der protonenmotorischen Kraft. Eine Protonenbewegung durch die Membran hindurch (mit Hilfe des Mot-Proteins) treibt die Rotation der Geißel an. Für eine Umdrehung der Geißel sind etwa 1000 Protonen nötig.
- ⇒ Geißeln rotieren nicht mit konstanter Geschwindigkeit, sondern können, je nach Stärke der protonenmotorischen Kraft schneller oder langsamer rotieren.
- ⇒ Möglichkeiten der Geißelbewegungen von Mikroorganismen sind:
- ⇒ Während der Bewegung kontrollieren Bakterien ständig das Außenmedium und können auf Veränderungen reagieren, indem sie gezielt die Richtung ihrer Bewegung verändern. Auf diesem Mechanismus beruht die Chemotaxis von Bakterien.