

## Konsequenzen: Stoffwechsel, Wachstum, Reaktionsfähigkeit (Reizbarkeit), Bewegungsfähigkeit

Mit dem ATP hat die Zelle die Möglichkeit, Arbeit verschiedenster Art zu leisten. Dies gilt für den **Stoffwechsel**, der vielfach energiebedürftige Prozesse beinhaltet. Es gilt selbstverständlich für den Aufbau zelleigener Strukturen beim **Wachstum**. Ebenso gilt es für die **Reaktionsfähigkeit** der Zelle auf Außenreize (Reizbarkeit). Ein Paradebeispiel sind die Nervenzellen. Der Reizaufnahme und Weiterleitung liegen elektrische Prozesse in Form von Ionenströmen zugrunde. Ionen strömen selektiv in die Zelle hinein (z.B.  $\text{Na}^+$ ) oder aus ihr heraus (z.B.  $\text{K}^+$ ). Dazu müssen sie vorher, also im Ruhezustand, in die Zelle hinein- ( $\text{K}^+$ ) oder aus ihr herausgepumpt ( $\text{Na}^+$ ) worden sein (vgl. S.98). **Pumpen** laufen aber nur mit Energiezufuhr. Die  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -Pumpe ist ein Protein in der Zellmembran und wird über Phosphorylierung angetrieben. Sie verbraucht bis zu  $\frac{1}{3}$  des gesamten ATP-Bedarfs der Zelle.

Noch ein anderes Beispiel: Für die **Bewegungsfähigkeit** von Zellen (Beispiel: Muskelzelle) werden Proteinfilamente in der Zelle gegeneinander verschoben, ebenfalls unter ATP-Verbrauch (vgl. S.312). Da alle Zellen zu diesen Leistungen in der Lage sind, wenn auch oft weniger ausgeprägt als die genannten Paradebeispiele, benötigen auch alle Zellen ATP.

Viren haben keinen eigenen Energiestoffwechsel, sie schmarotzen in echten Zellen auch in Hinblick auf ihre Energiebedürfnisse. Auch deshalb stellen sie keine Zellen dar (s.o.).

## 4.2 Die zwei Kategorien von Zellen

Bei allen Gemeinsamkeiten gibt es doch zwei Kategorien von Zellen mit wesentlichen Unterschieden. Wir unterscheiden:

1. die Zelle ohne einen im Mikroskop sichtbaren Zellkern („niedere“ Zelle, Protozyte, **Prokaryotenzelle**, Bakterium)
2. die Zelle mit Zellkern („höhere“ Zelle, Eucyte, **Eukaryotenzelle**). Dazu gehören alle Organismen, tierische wie pflanzliche, außer den Bakterien.

### 4.2.1 Die Prokaryotenzelle im Vergleich zur Eukaryotenzelle

Prokaryoten sind immer **einzellig**. Jedoch trifft dies auch für viele Eukaryoten zu, wie Protozoen und manche Algen und Pilze. Nur die „höhere Zelle“ besitzt einen bereits im Lichtmikroskop erkennbaren **Zellkern**, in welchem das Genom (Erbanlagen) vom Rest der Zelle abgesondert ist, wogegen in der Bakterienzelle das Genom frei in der Zelle liegt. Zu den höheren Zellen gehören Algen, außer den heute als Cyanobakterien bezeichneten Blaualgen, und Protozoen. Diese werden

mit den Algen als Protisten zusammengefasst. Des Weiteren gehören alle höheren Pflanzen und Tiere zu den Eukaryoten.

**Bakterien** sind meistens ca. 0,1 bis 1  $\mu\text{m}$  groß, die Durchschnittsgröße der Eukaryotenzelle liegt bei 10 bis 50  $\mu\text{m}$ . Allerdings gibt es Algen von nur 1  $\mu\text{m}$  Zellgröße. Die Zellgröße ist daher kein allgemeines Kriterium für die Einstufung als „höhere“ oder „niedere“ Zelle, sondern nur der Besitz bzw. das Fehlen eines morphologisch sichtbaren Zellkerns. Daneben gibt es noch weitere Unterschiede zwischen „niederer“ und „höherer“ Zelle: Ein Organismus wie der menschliche Körper besteht aus einer Vielzahl von Zellen mit unterschiedlichster Struktur und Funktion. Derlei **Differenzierungen** gibt es bei Bakterien nicht. Der prinzipielle Bau der Bakterienzelle geht aus den Abb. 4.5 und Abb. 4.6 hervor.

Weitere Unterschiede zwischen der Prokaryoten- und der Eukaryotenzelle sind:

- Das Fehlen einer inneren Kammerung bei Prokaryotenzellen. Sie bestehen also nur aus einem einzigen Raum (**Cytoplasma**), der von der Zellmembran umhüllt ist. Dagegen enthält das Cytoplasma der Eukaryoten zahlreiche, jeweils von einer Membran umhüllte Kammern (**Kompartimente**, membranumhüllte Organellen) mit abgegrenzten Funktionsabläufen.
- Das Fehlen eines **Cytoskeletts** bei Prokaryoten, wogegen Eukaryoten tubuläre und filamentäre Strukturen (Cytoskelett) zur Verstärkung und zur Kontraktion enthalten.

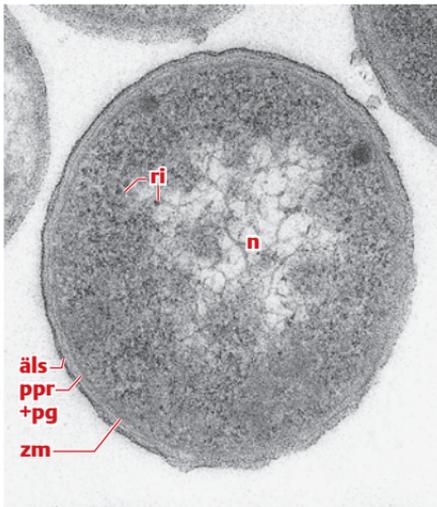


Abb. 4.5 **Elektronenmikrographie einer querschnittlichen Zelle von *Escherichia coli***. Das Transmissions-EM-Bild zeigt die nackte DNA, die im Nukleoid (Kernäquivalent, **n**) in vielfach verzwirbelter Form vorliegt, außerdem Ribosomen (**ri**) und die Zellmembran. Das Mesosom ist eine (allerdings nur unter bestimmten Bedingungen sichtbare) Einfaltung der Zellmembran, an der die DNA befestigt ist. Ganz außen liegt eine weitere (äußere) Lipiddoppelschicht (**äls**). Zwischen dieser und der Zellmembran (innere Lipiddoppelschicht, **zm**) liegt ein schmaler periplasmatischer Raum (**ppr**), in dem eine dünne Peptidoglykanschicht (**pg**) eingelagert ist. Da diese sehr dünn ist, wird *E. coli* mit der Gram-Färbung nicht angefärbt. Vergr. 70 000-fach (Aufnahme: J. Schlepper-Schäfer, Konstanz).

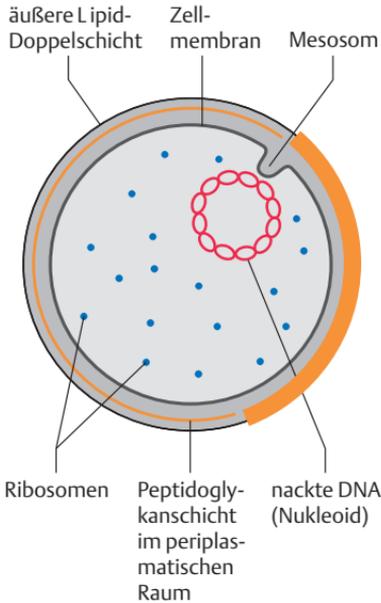


Abb. 4.6 **Schema einer Gram-positiven (rechts) und einer Gram-negativen (links) Bakterienzelle.** Die Bezeichnung gibt an, ob eine Färbung nach der „Gram-Methode“ anschlägt oder nicht. Dies hängt davon ab, ob eine dicke Zellwand (= verdickte Mureinschicht) oder nur ein dünner Murein-Sacculus ausgebildet wird (in letzterem Falle mit einer außen angelagerten „äußeren Lipid-Doppelschicht“ zur Verstärkung). Weitere Anhänge und eine eventuell ganz außen aufgelagerte Kapsel sind hier nicht eingezeichnet. Murein = Peptidoglykan.

### 4.2.2 Die Bakterienzelle

Die soeben erwähnten Charakteristika sind in Abb. 4.5 am Beispiel von *Escherichia coli* (*E. coli*) illustriert. Davon ist das Schema in Abb. 4.6 abgeleitet.

Das Fehlen eines mikroskopisch sichtbaren Zellkerns bei Bakterien beruht ebenfalls auf dem Fehlen eines echten Endomembran-Systems. Das Genom liegt frei im Cytoplasma als Aggregat von ringförmigen DNA-Doppelsträngen (Abb. 4.5 und Abb. 4.6). Bei den Bakterien sind keine Proteine an die DNA gebunden. Dieses DNA-Aggregat nennt man **Nukleoid** oder **Kernäquivalent**, manche nennen es auch das Bakterien-Chromosom, obwohl echte Chromosomen nur den Eukaryoten zu Eigen sind.

Frei im Cytoplasma der Bakterien liegen auch die **Ribosomen**. Dabei handelt es sich um makromolekulare Aggregate aus Ribonukleinsäure (RNA) und Proteinen. Sie vollziehen die Synthese von Proteinen, auch von jenen der Ribosomen selbst.

#### Bakterien sind nicht alle gleich aufgebaut

*E. coli* ist ein so genanntes **Gram-negatives Bakterium** (s.u.), das einerseits unseren Dickdarm (Colon) besiedelt, andererseits in absolut ungefährlichen Stämmen in der **Gentechnik** zur Expression von Fremdgenen verwendet wird (vgl. S.180). Man hat *E. coli* daher auch das „Haustier“ der Molekulargenetiker genannt. Auffal-

lend ist, dass neben der (inneren) Zellmembran noch eine äußere Lipiddoppelschicht vorkommt. Im dazwischenliegenden periplasmatischen Raum liegt eine sehr schwach ausgebildete, dünne Peptidoglykanschicht (Verbindung aus Peptiden = vernetzte Aminosäuren, aber kürzer als in Proteinen, und Zucker-Resten; vgl. S.53).

4

Allerdings weisen auch manche Bakterienzellen eine Art inneres Membransystem auf, welches jedoch stets aus Einfaltungen der Zellmembran hervorgeht (Abb.4.7). Dementsprechend steht der bei der Einfaltung entstehende Hohlraum zunächst mit dem die Zelle umgebenden Außenraum in Verbindung, er ist nach außen hin offen. Bei Eukaryoten dagegen handelt es sich stets um geschlossene Hohlräume. Solche Einfaltungen dienen bei Prokaryoten:

1. der Anheftung der DNA und deren Verteilung auf die Tochterzellen bei der Zellteilung. Diese Einfaltungen, die erst bei der EM-Präparation sichtbar werden, nennt man Mesosomen;

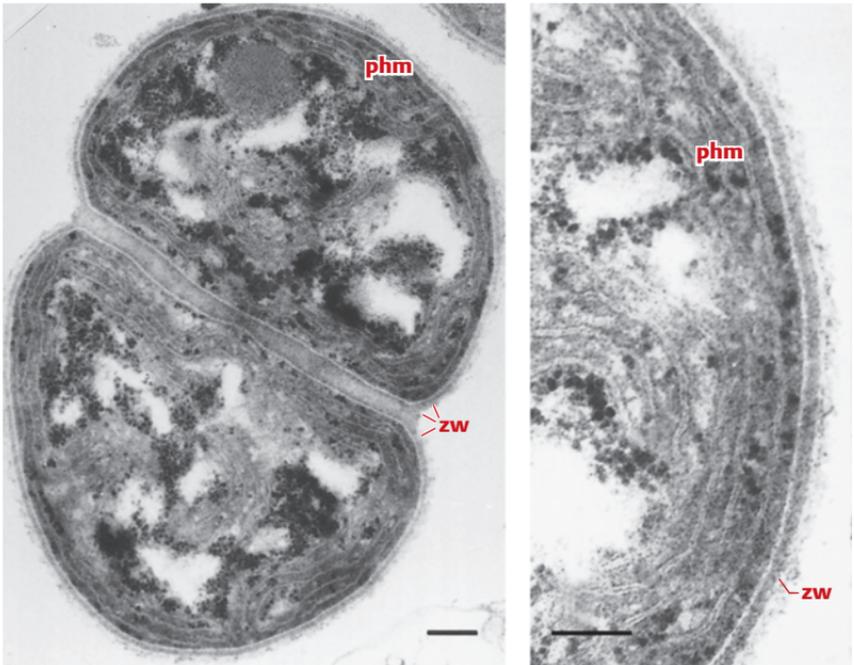


Abb. 4.7 In Teilung befindliches Cyanobakterium, wobei die Auftrennung der Tochterzellen durch die sich dazwischen schiebende Zellwand (zw) erfolgt (a). Die photosynthetisch aktiven flachen Membransäcke (phm) sind noch deutlicher in der

Detailabbildung erkennbar (b). Vergr. 33 000-fach (a), 86 000-fach (b) (aus Westermann, M., A. Ernst, S. Brass, P. Böger, W. Wehrmeyer. Arch. Microbiol. 162 (1994) 222).

2. bei manchen Bakterien der Photosynthese, denn sie enthalten Chlorophyll (Abb. 4.7).

Zu den **photosynthetisch aktiven Bakterien** gehört u.a. – wie erwähnt – die entwicklungsgeschichtlich (phylogenetisch oder evolutiv) alte Gruppe der Cyanobakterien. Vergleiche hierzu auch das Kap. 26 über die Evolution der Zelle (S. 480).

Auch die Bakterienhüllen außerhalb der Zellmembran sind sehr variabel. Die am einfachsten organisierten Bakterien sind die **Mycoplasmen**. Diese sind relativ klein, mit 0,1 µm Durchmesser sogar kleiner als die größten Viren (z.B. Pockenviren) und besitzen keinerlei weitere Hülle als ihre Zellmembran. Mycoplasmen leben entweder als Fäulnisbewohner (Saprophyten) im Boden oder sie sind pathogene Keime (Krankheitserreger), insbesondere im Atemtrakt als Erreger einer Form von Lungenentzündung.

Andere Bakterienzellen sind nach außen hin von einer dicken Zellwand aus polymeren Polysacchariden (Zucker) verstärkt: Als Zellwand außerhalb der Zellmembran liegt, wie erwähnt, als dicke Schicht ein ausgeprägter **Mureinsacculus** aus **Peptidoglykan** (vgl. S. 52). Mit einer nach dem dänischen Forscher **H. Gram** benannten Färbemethode kann man zwischen möglichen pathogenen, oftmals **Gram-positiven**, und teilweise harmlosen **Gram-negativen** Bakterien unterscheiden – eine grobe Klassifizierung, von welcher in der mikrobiologischen Diagnose häufig Gebrauch gemacht wird. So ist *E. coli* Gram-negativ, dagegen sind Eitererreger wie *Streptococcus*- (Abb. 4.8) und *Staphylococcus*-Arten Gram-positiv. Es gibt aber auch Gram-negative pathogene Bakterien, sodass weitere Kriterien beobachtet werden müssen. Manche Antibiotika wirken jeweils gegen Gram-positive bzw. -negative Bakterien.

Manche Bakterien sind von einer **Schleimkapsel** umgeben, wofür Abb. 4.9 ein Beispiel zeigt. Die innerste Umgrenzung einer jeden Bakterienzelle ist immer die Zellmembran.

### Zellfortsätze bei Bakterien

Ein Bakterium kann aber auch verschiedene Zellfortsätze tragen (Abb. 4.10, Abb. 4.11):

- die Geißel oder das Flagellum
- Pili (Mehrzahl von Pilus)
- Geschlechtspili

Die Geißel eines Bakteriums hat mit der Geißel der Eukaryotenzelle nur gemeinsam, dass beide Strukturen der Fortbewegung dienen. Aufbau und Bewegungsprinzip sind aber völlig verschieden. Die **Geißel** eines Bakteriums ist ein lineares Aggregat von einem Protein (**Flagellin** mit variablem MG von 20000 bis 55000), ca. 20 nm dick, ohne Membranhüllung. Die Bakterien-Geißel ist mit einer kreisförmigen Proteinplatte in der Zellmembran verankert. Diese dient als Rotor-



Abb. 4.8 **In Teilung befindliche Streptococcus-Zelle.** Wiederum erkennt man die DNA des Nukleoids (n) und die Zellmembran (zm). Die Zellwand (zw) erscheint als die Anlagerung einer dicken Peptidoglykanschicht bei diesem Grampositiven Bakterium sehr dick. Vergr. 50 000-fach. (Aufnahme: J. Schlepperschäfer, Konstanz).

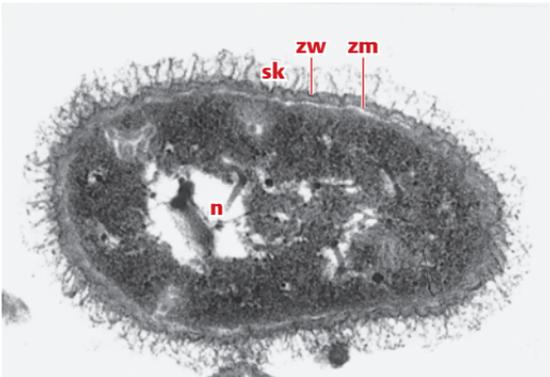


Abb. 4.9 **Bakterium mit Schleimkapsel (sk),** gefolgt von Zellwand (zw) und Zellmembran (zm). n = Nukleoid. Vergr. 40 000-fach (Aufnahme: H. Plattner).



Abb. 4.10 **Gemisch verschiedener Bakterienarten**, wovon **a** keine Fortsätze, **b** die andere je eine Geißel und **c** eine weitere mehrere Geißeln erkennen lässt.

Abbildung nach dem Negativkontrastierungs-Verfahren. Vergr. 21 000-fach (Aufnahme: H. Plattner).

platte, rotiert unter ATP-Verbrauch und bringt dadurch auch die Geißel in Rotation (vgl. Molekularer Zoom, S.56). So wird das Bakterium vorangetrieben. Lange Zeit meinte man, die Natur habe fast alle technischen Prinzipien im Laufe der Evolution erfunden, nur das Rad nicht – bis man den Bewegungsmechanismus der Bakterienzelle zu durchschauen lernte.

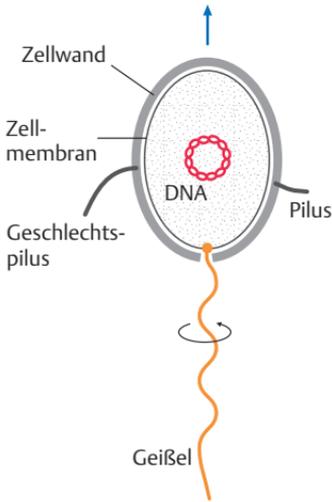


Abb. 4.11 **Mögliche Fortsätze, die an Bakterienzellen vorkommen können.** Pili dienen der spezifischen Anheftung an Wirtszellen; an ihnen können auch Bakteriophagen (bakterienspezifische Viren) „andocken“. Über Geschlechtspili treten Bakterien in sexuelle Interaktion (DNA-Austausch). Die Bakterien-Geißel reicht durch die Zellwand hindurch und ist mittels einer Drehscheibe aus Proteinen in der Zellmembran verankert. Durch die Rotation der Geißel (runder Pfeil) wird das Bakterium wie von einer Schiffsschraube in der flüssigen Umgebung vorwärts getrieben (Pfeil).

### Molekularer Zoom: Motor und Schiffsschraube schon bei Bakterien...

**Bewegung der Geißel eines Bakteriums.** Dieser Zellanhang ist in den äußeren Schichten (äußere Lipid-Doppelschicht, Peptidoglykanschicht sowie eigentliche Zellmembran) der Bakterienzelle verankert. Dies erfolgt jedoch nicht starr, sondern so, dass die Geißel rotieren kann. Das Antriebssystem sitzt in der Basis der **Geißel (Flagellum)** und besteht aus den im Schema verschieden eingefärbten Proteinkomponenten. Um die Geißel (aus **Flagellin**-Proteinen) zum Rotieren zu bringen, muss das Bakterium als Vorleistung erst Protonen ( $H^+$ , Wasserstoff-Ionen) mit Hilfe einer  $H^+$ -Pumpe (nicht abgebildet) aktiv, d.h. unter Energieverbrauch, aus dem Zellkörper in den Außenraum transportieren. Dadurch ergibt sich ein Gradient der **Protonen**-Konzentration ( $H^+$ ), wie in Kap. 19 (S. 348) für Mitochondrien erklärt wird. Dessen Energie kann wie der Fluss aus einem Stausee zum Antrieb des Flagellen-Motors benutzt werden. Aber wie wird hier potentielle in kineti-

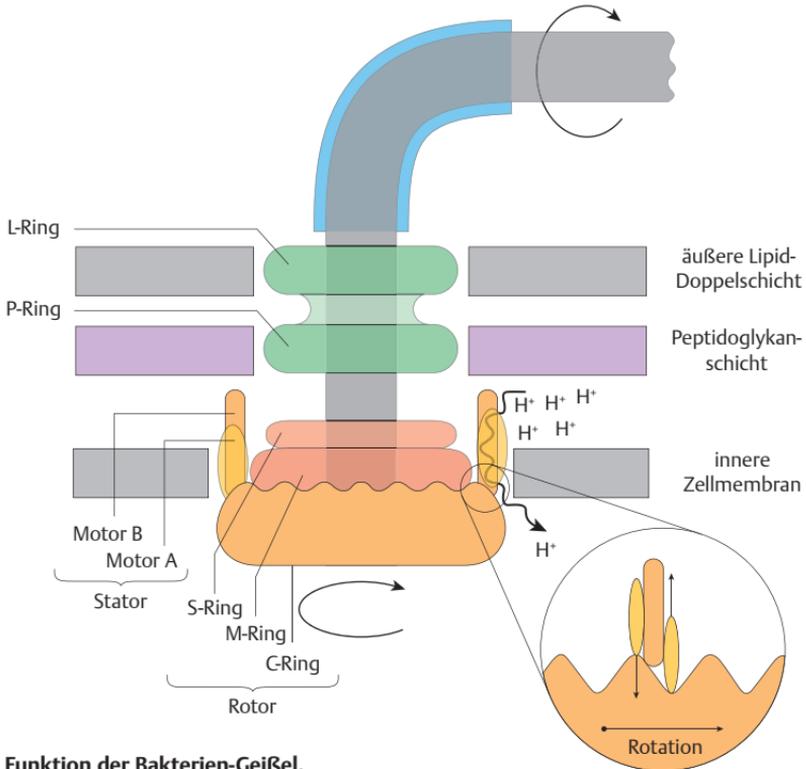
sche Energie umgesetzt? Die Protonen können nur über den Basisteil des Flagellums zurück in das Cytoplasma strömen (geschlängelte Linie). Dabei induzieren sie eine Änderung der Konformation (Form) des Komplexes aus Motorprotein A und B, welche sich dabei – wie in der Detailzeichnung hervorgehoben – jeweils alternativ nach oben bzw. nach unten bewegen. (Sie rotieren also nicht, sondern dienen als „Stator“.) Die mechanische Energie der Auf- und Abbewegung, welche durch die Konformationsänderung der Motorproteine A und B hervorgerrufen wird, wird von der zahnradartigen Struktur des C-Ringes des **Rotor**-Systems aufgenommen und in eine rotierende Bewegung transformiert. Damit wird der gesamte Komplex zur Rotation gebracht, die Geißel dreht sich und treibt die Bakterienzelle auf Grund ihres rotierenden Schlages voran. (Abbildung konzipiert nach H. C. Berg: Annu. Rev. Biochem. 71 (2003) 19 und K. Namba:

Fortsetzung

Fortsetzung

2004 Japan Nanonet Bulletin 11th Issue). Eine Filmdarstellung findet sich unter folgenden Adressen: <http://www.nanonet.go.jp/english/mailmag/2004/011a.html> und <http://www.fbs.osaka-u.ac.jp/eng/lab0/09a.html>. Die Bakterien-

zelle hat also früh in der Evolution mehrere technische Meisterleistungen vollbracht: Ausnutzung der Energie eines (Protonen-)Stausees, das Rad, einen rotierenden Motor und eine Art Schiffschraube.



**Funktion der Bakterien-Geißel.**

In den Pili, die ebenfalls aus Protein bestehen, zeigt sich oft eine für den Menschen negative Seite mancher Bakterien. Pili erkennen bestimmte Zucker in der Glykokalyx, dem „Zuckerbelag“ auf der Außenseite der Zellmembran von Eukaryotenzellen. Proteine, die bestimmte Zucker oder Gruppierungen von Zuckern in Polysacchariden erkennen, nennt man allgemein Lektine (vgl. S.232). Das Pilus-Protein einer Bakterienart ist also ein Lektin. Durch die recht spezifische Bindung der Lektine an die Glykokalyx kann ein pathologischer Prozess eingeleitet werden, der mit der Anlagerung des Bakteriums an die höhere Zelle beginnt und schließlich zur Aufnahme (Phagozytose) des Bakteriums führt.

Abb. 4.12 **Zelluläre Gliederung am Beispiel des Lebergewebes.** Die Zellen sind hier als Epithel angeordnet, in Form sich verzweigender Zellplatten (z. B. im umrandeten Bereich). Die Grenzen der einzelnen Zellen sind weniger deutlich zu erkennen als der

Zellkern (**zk**) einzelner Zellen. **bk** = rote Blutkörperchen (Erythrocyten) im Lumen der Blutgefäß-Kapillaren, die das Lebergewebe intensiv durchdringen. Vergr. 265-fach (Aufnahme: H. Plattner).

Auch Bakterien zeigen schon eine simple Art von Sex. Stämme vom Plus- und Minus-Typ (Männchen und Weibchen wäre zu viel gesagt) erkennen sich an ihren **Geschlechtspili** und tauschen DNA aus. Man nennt dies **Konjugation**. Ihre Beobachtung erbrachte in den 40er Jahren den ersten Nachweis, dass die DNA der Träger der Erbinformation ist (vgl. S. 11).

### 4.2.3 Die Eukaryotenzelle

Von ihnen ist im vorliegenden Buch immer dann die Rede, wenn nicht ausdrücklich auf Bakterien verwiesen wird. Im Laufe der Evolution wurde die Zelle größer und komplexer. Höhere Komplexität erfordert aber ein bis zu 1000-fach größeres Genom. Wird so viel DNA in eine Zelle hineingepackt, dann wird es schwierig, die DNA zu entwirren und gleichmäßig auf die Tochterzellen zu verteilen. Diese Probleme wurden in der Evolution wie folgt gelöst:

- Kondensierung der DNA durch Bindung von **Histon-Proteinen** (vgl. Kap. 7 über den Zellkern, S. 145);
- Auftrennung des Genoms in die Koppelungsgruppen der **Chromosomen**;
- Abgrenzung des Genoms, d. h. der Chromosomen in einem eigenen membranumhüllten Kompartiment, dem **Zellkern** (Abb. 4.12).

Auf diese Art und Weise lässt sich viel mehr DNA in einer Zelle unterbringen, ohne dass alles wirr verknäuelte wird. Es kann eine größere Zahl verschiedener Proteine mit vielfältigen strukturellen oder enzymatischen Aufgaben und damit eine effizientere Zelle gebaut werden. Darüber hinaus bleibt, bei gleichem Genom in allen Zellen eines vielzelligen Organismus, viel Spielraum für die Differenzierung in verschiedenartige Zellen. Dieser Übergang von der Prokaryoten- zur Eukaryotenzelle fand vor ca. 1,8 Milliarden (=  $1,8 \times 10^9$ ) Jahren statt (vgl. Kap. 26, „Evolution der Zelle“, S. 480).

#### Kompartimentierung macht die Eukaryotenzelle effizienter

Unter anderem bildet die Eukaryotenzelle in ihrem Inneren zahlreiche **Organellen** (Abb. 4.13 bis Abb. 4.16), und zwar solche mit Membranhülle (= Kompartimente) oder ohne (z. B. Cytoskelett-Aggregate). Die Membranhülle kann einfach sein (Peroxisomen, Endoplasmatisches Retikulum, Lysosomen, Golgi-