

Leseprobe aus: Schandry, Biologische Psychologie, ISBN 978-3-621-28182-9
© 2016 Beltz Verlag, Weinheim Basel
<http://www.beltz.de/de/nc/verlagsgruppe-beltz/gesamtprogramm.html?isbn=978-3-621-28182-9>

3 Bausteine des Nervensystems – Neuronen und Gliazellen

3

Das Nervensystem ist das wichtigste und schnellste informationsübertragende System des Körpers. In Sekundenbruchteilen können Informationen von der Peripherie – z.B. der Haut oder den Sinnesorganen – ins Gehirn gelangen, dort verarbeitet werden und Reaktionen darauf ausgelöst werden. Die Leistungen des menschlichen Nervensystems werden durch das Zusammenwirken von schätzungsweise 100 Milliarden Nervenzellen innerhalb eines komplexen Netzwerks ermöglicht. Dieses Netzwerk ist so engmaschig, dass eine einzelne Nervenzelle bis zu einige Tausend Kontakte mit anderen Nervenzellen besitzen kann.

! Das Nervensystem hat zwei zelluläre Hauptbestandteile, die **Neuronen** (Nervenzellen) und die **Gliazellen**. Die Neuronen dienen der Informationsverarbeitung, d.h. dem Transport und der Verarbeitung von Signalen. Die Gliazellen stellen in erster Linie einen Hilfsapparat für die Neuronen dar: Sie üben Schutz-, Versorgungs- und Stützfunktionen aus.

3.1 Aufbau und Elemente des Neurons

Beim Neuron handelt es sich um eine Sonderform der tierischen Zelle. Es zeigt den Grundaufbau und die Basiselemente jeder Zelle eines tierischen Organismus. Allerdings ist es darüber hinaus mit einigen speziellen Merkmalen ausgestattet, die es ihm ermöglichen, die typischen Aufgaben des Nervensystems im Zusammenhang mit der Informationsverarbeitung zu erfüllen.

3.1.1 Das Neuron als Spezialisierung der tierischen Zelle

Die wesentlichen Eigenschaften alles Lebendigen sind Stoffwechsel, Wachstum, Bewegung und Vermehrung. Diese Aufgaben werden von den in verschiedener Weise spezialisierten Zellen des Körpers übernommen. Bei der tierischen Zelle handelt es sich um den Typ der sog.

Eukaryontenzelle, die mit einem Zellkern versehen ist. Dieser Zelltyp findet sich in prinzipiell gleicher Weise bei den meisten einzelligen und vielzelligen Lebewesen, den sog. Eukaryonten (Pflanzen, Tiere). Daneben kennt man noch die sog. **Prokaryonten**, zu denen etwa Bakterien und bestimmte Algen zählen. In diesen Zellen fehlt ein voll ausgebildeter Zellkern. Die DNA schwimmt einfach neben anderen Zellbestandteilen in der von einer Membran begrenzten Zelle.

Auch die Eukaryontenzelle ist von ihrer Umgebung durch die Zellmembran abgegrenzt. In ihrem Inneren befindet sich das **Zytoplasma** und der Nucleus (Zellkern). Das Zytoplasma seinerseits setzt sich aus dem Zytosol (Zellflüssigkeit) und einer Reihe von kleineren Strukturen, den **Zellorganellen** (s. Abb. 3.1), und dem **Zytoskelett** zusammen.

Zellkern, Kernmembran und Nucleolus

Der Zellkern ist von dem umgebenden Zytoplasma durch eine eigene, als Doppelschicht ausgebildete Kernmembran (Kernhülle) getrennt. Im Zellkern ist die gesamte genetische Information des Individuums in Form des kompletten Chromosomensatzes gespeichert. Speziell für den Aufbau von Proteinen wird die aktuell benötigte Information zunächst auf eine Messenger-RNA (mRNA) kopiert (s. Abschn. 2.4.1) und durch Poren in der Kernmembran in das Zytoplasma ausgeschleust. Dort kann dann die Proteinsynthese stattfinden.

Im Zellkern findet sich eine Substruktur, der **Nucleolus** (Kernkörperchen). Hier werden die Ribosomen (s.u.) gebildet, die eine wesentliche Rolle bei der Proteinsynthese spielen. Bei sehr stoffwechselaktiven Zellen können auch mehrere Nucleoli vorkommen, da bei einem hohen Bedarf an Proteinsynthese auch entsprechend mehr Ribosomen benötigt werden.

Durch die Poren der Kernmembran können nicht nur die mRNA und die Ribosomen aus dem Kern hinaus ins Zytoplasma transportiert werden, sondern umgekehrt können durch sie auch sog. »regulatorische Proteine« in den Kern gelangen, um dort z.B. Einfluss auf Prozesse der Genexpression (s. Abschn. 2.4.1) zu nehmen.

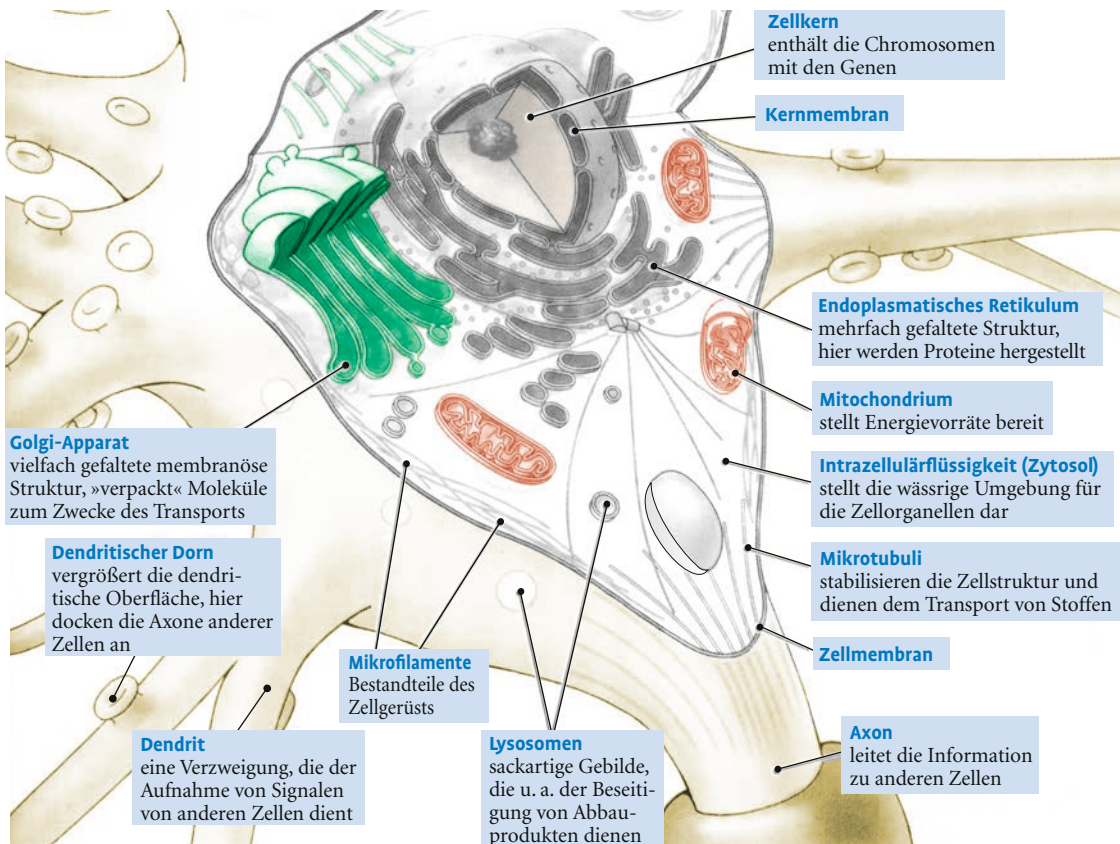


Abbildung 3.1 Typische Bestandteile des Neurons. Es ist ein Neuron mit den wichtigsten Zellorganellen dargestellt

! Der Zellkern ist vom Zellplasma durch eine **Doppelmembran** abgegrenzt. Er beherbergt die Chromosomen als Träger der genetischen Information. Der Nucleolus ist der Ort der Ribosomenbildung. Die Kernmembran weist Poren zum Austritt von Messenger-RNA und zum Eintritt von Proteinen auf.

Neben dem Zellkern enthält die Zelle weitere Organellen. Diese sind Bestandteile des Zytoplasmas. Die wichtigsten Zellorganellen werden im Folgenden behandelt.

Mitochondrien

Unter dem Lichtmikroskop erkennt man die **Mitochondrien** als kugelige bzw. fadenförmige Strukturen – daraus wird ihr Name verständlich (gr. mitos = Faden, gr. chondros = Korn). Die Mitochondrien werden

häufig als die Kraftwerke der Zelle bezeichnet. Sie weisen zwei Membranen auf, eine äußere und eine stark gefaltete innere Membran (s. Abb. 3.1). Sowohl der von der inneren Membran umschlossene Raum, die sog. Matrix, als auch der Raum zwischen äußerer und innerer Membran spielen eine wichtige Rolle beim mitochondrialen Stoffwechsel, der zahlreiche lebenserhaltende chemische Umwandlungsprozesse beinhaltet. Im Mitochondrium wird z. B. Fett abgebaut und die daraus gewonnenen Energieträger werden in **Adenosin-triphosphat** (ATP) umgewandelt. ATP kann in fast allen Organen – wie z. B. der Muskulatur oder dem Gehirn – bei energieverbrauchenden Prozessen als Treibstoff dienen.

! Die Mitochondrien sind die »Kraftwerke der Zelle«. Sie bilden das für den Energiehaushalt der Zelle lebensnotwendige Adenosin-triphosphat (ATP).

Ribosomen

Die **Ribosomen** sind die Orte der Proteinsynthese. Sie werden im Nucleolus des Zellkerns aus der ribosomalen RNA (rRNA) und aus Proteinen aufgebaut. Nach Ausschleusung durch die Kernporen in das Zytoplasma dienen sie hier der Proteinsynthese. Ribosomen bestehen aus zwei Untereinheiten, zwischen denen die mRNA abgelesen und die von der tRNA (Transfer-RNA) transportierten Aminosäuren in der richtigen Reihenfolge zusammengefügt werden. Normalerweise wandern viele Ribosomen gleichzeitig in festgelegter Richtung entlang einer mRNA und katalysieren die

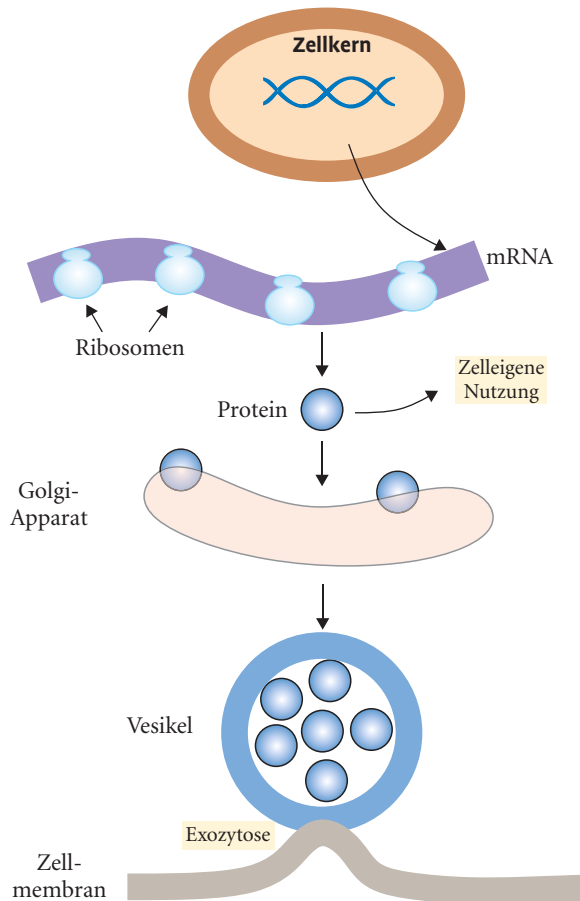


Abbildung 3.2 Proteinsynthese innerhalb der Zelle. Die mRNA transportiert die genetische Information aus dem Zellkern heraus ins Zytoplasma. Hier regt die Ribosomenaktivität die Bildung von Proteinen an, die im Golgi-Apparat in Vesikel verpackt werden können, um dann entweder zu anderen Zellorganellen zu gelangen oder durch Exozytose in den Extrazellulärraum abgegeben zu werden

schrittweise Verkettung von Aminosäuren, bis das fertige Polypeptid (i.Allg. ein Protein) entstanden ist (s.Abb.3.2).

Ribosomen können frei im Zytoplasol schwimmend vorkommen (»freie Ribosomen«). Diese lagern sich jedoch meist in Ketten an einen mRNA-Strang an – man nennt sie dann Polyribosomen oder kürzer Polysomen. Diese Ribosomen stellen überwiegend solche Proteine her, die im Zytoplasma der Zelle verbleiben. Sind die herzustellenden Proteine jedoch für die Verwendung in anderen Organellen, in der Zellmembran oder für den Export aus der Zelle heraus bestimmt, werden sie an Ribosomen synthetisiert, die in großer Dichte auf einem weiteren Zellorganell sitzen, dem **rauen endoplasmatischen Retikulum**.

! Ribosomen werden im Nucleolus aus der ribosomalen RNA und Proteinen aufgebaut. Aufgabe der Ribosomen ist die Proteinsynthese.

Endoplasmatisches Retikulum und Golgi-Apparat

Unter dem Mikroskop erscheint das **endoplasmatische Retikulum** (abgek. ER) als eine mitunter weitverzweigte Hohlraumstruktur. Es besteht aus einem gut ausgebildeten Membransystem, das mehrere Hohlräume miteinander vernetzt (s.Abb.3.1).

Glatte und raue ER. Man unterscheidet zwei Typen von endoplasmatischen Retikula. An den Membranen des **glatten endoplasmatischen Retikulums** erfolgt die Synthese von Fettsäuren und Phospholipiden (also Fetten), die für den Aufbau der Zellmembran (s.u.) benötigt werden. Außerdem spielt es eine wichtige Rolle bei der Herstellung von bestimmten Hormonen sowie beim Abbau von Giften. In der Muskulatur dient das glatte ER der Speicherung von Kalziumionen und ist damit von essenzieller Bedeutung für die Muskelkontraktion.

Das raue ER steht mit der Membran des Zellkerns in Verbindung. Seine Oberfläche ist übersät von Ribosomen, dadurch erscheint sie rau. An diesen Ribosomen werden Proteine gebildet, die z.B. für den Aufbau von zellulären Membranen oder für den Export aus der Zelle heraus bestimmt sind. Sie werden durch das innere Membransystem des ER zur Oberfläche des Retikulums geleitet und an den Golgi-Apparat weitergegeben, der dem rauhen ER meist eng benachbart ist.

Golgi-Apparat. Der **Golgi-Apparat** weist, ähnlich wie das ER, im Inneren ein System übereinandergestapelter Membranen auf. Hier findet eine Aufbereitung der am rauen ER gebildeten Proteine statt. Häufig werden an die bereits gebildeten Aminosäureketten andere chemische Gruppen angehängt, wie z. B. Zuckerreste, Phosphat- oder Schwefelgruppen. Im Golgi-Apparat spielt sich u. a. auch eine Art »Sortierung« der Proteine hinsichtlich ihres Bestimmungsorts statt. Außerdem schnürt der Golgi-Apparat ständig kleine Stücke seiner Membran ab. Die so entstandenen »Pakete« bilden die Form von Bläschen, sog. **Vesikeln** (auch »Golgi-Vesikel«). In den Vesikeln kann der verpackte Inhalt – Proteine oder auch kleinere Moleküle – vermittelt zellinterner Transportprozesse durch das Zytosol transportiert werden. Die Vesikel können, da sie ja ebenfalls eine membranöse Umhüllung besitzen, ggf. auch mit der Zellmembran verschmelzen und dabei ihren Inhalt über **Exozytose** in das Zelläußere freisetzen.

! Das glatte endoplasmatische Retikulum dient u. a. der Fettsynthese und im Muskel als Kalziumionenspeicher.

Das raue endoplasmatische Retikulum ist mit seinen angelagerten Ribosomen Ort der Synthese von Proteinen. Diese können im Golgi-Apparat modifiziert und in Vesikel verpackt werden. Durch Verschmelzung der Vesikelmembran mit anderen Membranen können dann die Vesikel ihren Inhalt an einem anderen Ort wieder abgeben.

Lysosomen und Peroxisomen

Lysosomen. Bei den **Lysosomen** handelt es sich um kleine kugelförmige Organellen, die von einer Membran umgeben sind. Sie dienen v. a. dem aktiven Abbau und Wegtransport von Substanzen, die in der Zelle nicht (mehr) benötigt werden. Von daher wird auch der Name verständlich: Ein Körper (*lat. soma*), dessen Inhalt lytische (*gr. lysis* = Auflösung) Aktivität besitzt. Der Abbau geschieht in Anwesenheit bestimmter hochaktiver Enzyme. Die abgebauten Stoffe können in der Zelle selbst entstanden sein und nicht mehr benötigt werden, oder es kann sich um extrazelluläre Makromoleküle handeln, die in die Zelle aufgenommen wurden. Letzteres ist insbesondere bei Zellen des Immunsystems der Fall, die auf diese Weise schädliche Stoffe und potenzielle Krankheitserreger (z. B. Bakterien) beseitigen.

Störungsbild

Lysosomale Speicherkrankheiten

Man kennt beim Menschen eine Reihe von Nervenkrankheiten, die mit dem gestörten lysosomalen Abbau von Substanzen zusammenhängen. Ein Beispiel dafür ist die Tay-Sachs-Krankheit, eine seltene erbliche Nervenkrankheit. Hier kann ein bestimmter Stoff (ein Lipidmolekül), das u. a. dem Aufbau der Nervenzellmembran dient, nicht mehr abgebaut werden. Beim Gesunden wird die überschüssige Substanz durch ein lysosomales Enzym aktiv zerlegt und kann so aus dem Zellmilieu entfernt werden. Bei den Erkrankten fehlt es aufgrund eines defekten Gens an dem zum Abbau benötigten Enzym. So kommt es zu Ablagerungen dieses Stoffes an den Membranen speziell der Gehirnzellen, was eine Reihe von fatalen Konsequenzen hat: Bereits im ersten Lebensjahr zeigt sich eine Einschränkung der psychomotorischen Leistungen. Später kommt es zu Lähmungen und Krampfanfällen bei stark verzögerter Gehirnentwicklung. Ebenso lässt das Sehvermögen nach, oft bis zur Erblindung. Der Tod tritt meist innerhalb von zwei bis drei Jahren ein.

Peroxisomen. **Peroxisomen** sind Gebilde, die nur von einer einschichtigen Membran umgeben sind. Sie spielen eine wichtige Rolle beim Abbau der in vielen Stoffwechselfvorgängen entstehenden schädlichen Peroxidradikalen und können selbst Wasserstoffperoxid bilden und spalten – daher der Name. Darüber hinaus betreiben sie sich – neben den Mitochondrien – am Fettabbau sowie am Abbau von Alkohol.

! Lysosomen beseitigen zelleigene Abfallprodukte sowie zellfremde schädliche Substanzen. Zu diesem Zweck befinden sich innerhalb ihrer Membran zahlreiche hochaktive Enzyme.

Peroxisomen dienen Entgiftungsreaktionen. Sie wandeln u. a. Peroxidradikale, Fette und Alkohol chemisch um.

Zytoskelett

Das gesamte Innere der Zelle wird vom Zytoskelett durchzogen. Es ist die Basis für die räumliche Struktur der Zelle und ggf. deren Veränderungen, etwa bei Bewegungen. Das Zytoskelett wird aus speziellen Pro-

teinen gebildet, die sich aufgrund ihres Aufbaus verhaken und vernetzen können und damit geeignet sind, ein Gerüst zu bilden. Man kann hierbei drei Klassen von Strukturen unterscheiden: **Mikrotubuli**, **Mikrofilamente** und Intermediärfilamente.

Mikrotubuli sind röhrenförmige, langgestreckte Strukturen, welche die Zelle durchziehen. Im Neuron werden sie Neurotubuli genannt. Sie haben eine röhrenförmige, relativ geradlinige Gestalt. In den langen Fortsätzen der Nervenzelle sind die Neurotubuli parallel und in etwa gleichen Abständen angeordnet. Entlang der Neurotubuli können Stoffe über große Entfernungen im Inneren der Zelle transportiert werden. Auch die Bewegung bzw. Fixierung von Organellen im Zytosol gehört zu den Aufgaben der Mikrotubuli. Bei einer Destabilisierung der Neurotubuli infolge pathologischer Veränderungen der sog. Tau-Proteine (deren physiologische Aufgabe die Strukturbildung vermittelt der Neurotubuli ist) kommt es zu einer Bündelung und Klumpenbildung von Neurofibrillen. Dies ist ein wichtiger Prozess bei der Entstehung der Alzheimer-Krankheit (s. Abschn. 21.1.7).

Einen wesentlich kleineren Durchmesser als die Mikrotubuli haben die Mikrofilamente. Sie bestehen hauptsächlich aus **Aktin**. Dieses Protein spielt eine wichtige Rolle bei aktiver Formveränderung von Zellen. Mikrofilamente sind häufig mit der Zellmembran verbunden und erfüllen damit einerseits strukturgebende Aufgaben, andererseits sind sie für die Bewegung von Zellen (mit)verantwortlich. Mikrofilamente sind im Neuron weit verbreitet, v.a. in den zahllosen Fortsätzen, die dem Neuron seine typische Struktur geben (s. Abb. 3.6). Während der Entwicklung des Organismus tragen die Mikrofilamente durch Kontraktion auch zur sog. **amöboiden** Bewegung bei. Hierbei kann die Zelle sich aufgrund von Änderungen ihrer Gestalt fortbewegen.

Intermediärfilamente (im Neuron: Neurofilamente) besitzen eine mittlere Größe zwischen Mikrotubuli und Mikrofilamenten. Sie dienen ebenso wie die Mikrofilamente der Stabilität und der Aufrechterhaltung der Zellform. Die intermediären Filamente können auch bewirken, dass mehrere Zellen sich zu strukturellen Einheiten zu verbinden.

Mikrotubuli (Neurotubuli) und Mikrofilamente (Neurofilamente) fasst man zu den Mikrofibrillen (Neurofibrillen) zusammen.



Die röhrenförmigen Mikrotubuli (beim Neuron Neurotubuli) dienen v.a. dem gerichteten Transport von Stoffen innerhalb der Zelle. Mikrofilamente (Neurofilamente) tragen zur Stabilität der Zellgestalt bei und dienen bei einigen Zellen der Fortbewegung, insbesondere während der Entwicklung des Nervensystems. Intermediärfilamente dienen v.a. zur Formgebung und Stabilisierung der Zelle.

Zytosol

Die Zellorganellen und das Zytoskelett sind von Flüssigkeit, dem Zytosol, umgeben. Es bildet also den flüssigen Bestandteil des Zytoplasmas. Es füllt das gesamte Zellinnere aus. Das Zytosol besteht im Wesentlichen aus Wasser, Proteinen und wasserlöslichen Ionen.

Zellmembran

Die Zellmembran (Plasmamembran) grenzt die Zelle von ihrer Umgebung ab und gestattet es ihr damit, als eine selbstständige Einheit zu funktionieren. Bei allen tierischen Zellen besteht die Zellmembran aus **Phospholipiden** sowie eingelagerten Proteinen. Lipide sind Fette oder fettähnliche Stoffe, also Substanzen, die in Wasser unlöslich sind. Phospholipide bestehen aus einem Lipid-»Schwanz« aus wasserabstoßenden (hydrophoben bzw. lipophilen) Fettsäuren und einem wasseranziehenden (hydrophilen oder lipophoben) Phosphat-»Kopf«. In einer wässrigen Lösung lagern sich deshalb die Lipidmoleküle paarweise so aneinander an, dass die wasserabstoßenden Lipidteile sich einander zuwenden und damit vor dem Wasser »geschützt« werden und demgemäß die hydrophilen Molekülteile dem Wasser zugewandt sind). Dadurch kommt die für Zellmembranen typische **Lipid-Doppelschicht** (s. Abb. 3.3) zustande.

Auch die in die Zellmembran eingelagerten Proteine besitzen i. Allg. geladene, hydrophile, und ungeladene, hydrophobe, Bereiche. Dies führt dazu, dass sie sich in einer bestimmten, räumlich relativ stabilen Weise etwa rechtwinklig zum Membranquerschnitt ausrichten. Seitlich sind sie jedoch relativ leicht verschiebbar.

Membranproteine. Proteine, die in die Membran eingelagert sind, die sog. **Membranproteine**, sind von eminenter Wichtigkeit für die Zelle. Sie können entweder nur auf einer Seite aus der Membranoberfläche herausragen oder die Membran vollständig durchziehen und

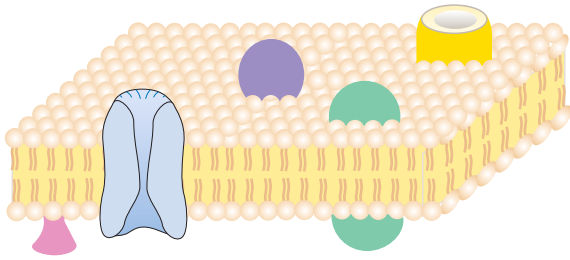


Abbildung 3.3 Struktur der Zellmembran. Die Zellmembran besteht aus einer Phospholipid-Doppelschicht mit eingelagerten Proteinen. Diese können die Membran durchdringen und z.B. Poren bilden. Sie können auch nur mit dem Zellinneren oder nur dem Zelläußeren in Verbindung stehen und als Andockstelle für Reaktionspartner dienen

damit sowohl mit dem Zellinneren als auch dem Zelläußeren in Kontakt stehen. Diese transmembranösen (durch die Membran reichenden) Proteine sind bei jeder Zelle von essenzieller Bedeutung für die Aufrechterhaltung des inneren Milieus der Zelle. Insbesondere bei den Nervenzellen nehmen sie entscheidende Aufgaben im Zusammenhang mit der Informationsübertragung von Zelle zu Zelle wahr. Die diesbezüglichen Prozesse werden im nächsten Kapitel ausführlich behandelt.

Cholesterinmoleküle. Zwischen den Phospholipidmolekülen der Doppelschicht sind außerdem in großer Zahl Cholesterinmoleküle eingebettet. Cholesterin ist ein kleines Lipidmolekül, das sich zwischen die größeren Phospholipidschwänze der Membran legt. Es dient in erster Linie der Konstanzhaltung der Membranviskosität, d.h. der Zähigkeit der Membran. Außerdem ist es in einem gewissen Ausmaß, gemeinsam mit den transmembranösen Proteinen, am Transport von Botenstoffen über die Membran hinweg beteiligt. Schließlich konnte kürzlich gezeigt werden, dass es auch beim Aufbau von Kontakten zwischen Nervenzellen eine Rolle spielt.

Man darf sich die Zellmembran nicht als ein starres System vorstellen. Sie ist im Gegenteil sehr beweglich, da die Phospholipidmoleküle und die Proteine in der Membranebene leicht gegeneinander verschoben werden können. Die Membran hat eher den Charakter eines viskosen öligen Films. Aufgrund dessen kommt dem formhaltenden Element der Zelle, dem Zytoskelett (s.o.), eine ganz entscheidende Bedeutung zu.

In der folgenden Übersicht sind die wichtigsten Merkmale der Zellmembran wiedergegeben. Diese werden, soweit sie die besonderen Eigenschaften von Neuronen betreffen, später ausführlicher besprochen.

Übersicht

Merkmale der Zellmembran

- ▶ Filter- und Siebfunktionen für bestimmte Ionen und Moleküle
- ▶ Transport von Nahrungstoffen in die Zelle
- ▶ Schutz vor schädlichen Einflüssen
- ▶ Ort von katalytischen Reaktionen mittels Enzymen
- ▶ Aufrechterhaltung eines elektrischen Potentials zwischen Zellinnerem und Zelläußeren
- ▶ Weiterleitung von elektrischen Signalen
- ▶ Ort der Rezeptoren für spezifische Botenstoffe, insbesondere an Neuronen

3.1.2 Äußere Gestalt der Neuronen

In der äußeren Form weisen die Nervenzellen gegenüber anderen Zellen einige Besonderheiten auf, die im Zusammenhang mit ihren speziellen Aufgaben hinsichtlich Informationstransport und Informationsverarbeitung stehen. So unterscheiden sich Neuronen in ihrer Gestalt je nach Aufgabengebiet beträchtlich (s.u.). Von der Form her gliedert sich ein typisches Neuron in den Zellkörper, das **Soma**, die **Dendriten**, das **Axon** – auch Neurit genannt – und häufig an den Endverzweigungen des Axons spezielle Strukturen, die synaptischen Endigungen (s. Abb. 3.4).

Soma

Die oft langgestreckten und sich gebietsweise stark verästelnden Neuronen weisen als eine typische Verdickung das Soma (Zellkörper, **Perikaryon**) auf. Das Soma enthält den Zellkern sowie zumeist eine große Zahl von Organellen, z.B. Mitochondrien, Golgi-Apparate und Ribosomen. Es ist der Ort der Synthese der meisten Proteine und der Bildung intrazellulärer Membranen, wie sie beispielsweise für die Vesikel gebraucht werden.

Axon

Bei den meisten Neuronen ist das Axon ein vergleichsweise langer Fortsatz, der dem Zellkörper entspringt. Es dient im Regelfall dem Informationstransport weg vom Zellkörper und hin zu den synaptischen Endigungen, von wo aus der Informationsübertritt zu anderen Zellen des Nervensystems bzw. zur Muskulatur stattfindet. Bei Neuronen tritt nur ein einziges Axon am sog. **Axonhügel** aus dem Zellkörper aus. Die Axonlänge kann weni-

ger als 1 mm und bei großen Säugetieren bis hin zu mehreren Metern betragen. Beim Menschen gibt es Axone mit einer Länge von über einem Meter (s. Abb. 3.5). Ein derartig langes Axon finden wir beispielsweise bei jenen Nervenzellen, deren Zellkörper sich im **Rückenmark** befinden und die als Ziel die Muskulatur, etwa im Fuß, haben. Im Unterschied zum Zellkörper befindet sich im Axon kein raues endoplasmatisches Retikulum und es sind nur wenige oder keine freie Ribosomen vorhanden. Demnach erfolgt im Axon keine Proteinbiosynthese; alle Proteine des Axons und

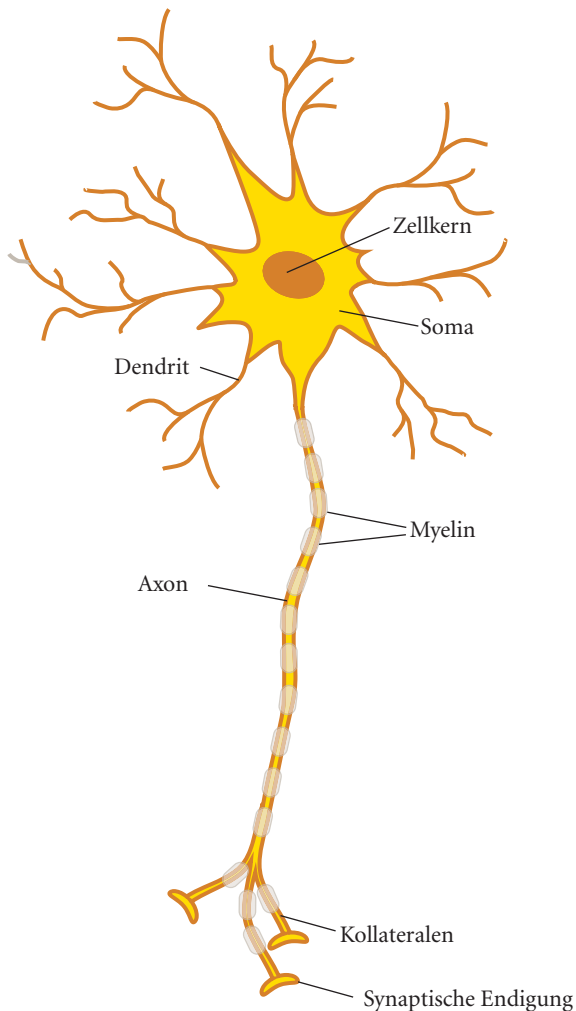


Abbildung 3.4 Äußere Gestalt des Neurons. Ein Neuron gliedert sich im Regelfall in den Zellkörper (Soma), zahlreiche und oft weitverzweigte Dendriten und ein Axon, das von einer Myelinscheide umgeben sein kann

v. a. der Axonmembran müssen im Soma gebildet und an ihren Zielort transportiert werden.

Axone sind häufig von einer fetthaltigen Schicht, der sog. **Myelinscheide**, umhüllt (s. u.). Die Myelinscheide dient u. a. einer Beschleunigung der Leitungsgeschwindigkeit längs des Axons. Die Geschwindigkeit der Impulsleitung kann beim Menschen bis zu 120 Meter pro Sekunde betragen. In ihrer Längsrichtung sind Axone von Neurotubuli und Neurofilamenten durchzogen (s. Abb. 3.1).

Um den Stoffwechsel innerhalb der Axone aufrecht-erhalten zu können, ist ein Transportsystem für Enzyme, Stoffwechselprodukte und Organellen erforderlich. Dieses wird überwiegend von den Mikrotubuli gebildet. Der Transport findet mit einer Geschwindigkeit von 1–10 mm/Tag statt. Es existiert ein spezielles, schnelleres Transportsystem für Aminosäuren, die zum Zusammenbau der Proteine gebraucht werden. Hier wurden Transportgeschwindigkeiten von bis zu 1.000 mm/Tag gemessen. Es gibt auch ein System für den Rücktransport in Richtung auf den Zellkörper. Die Geschwindigkeit dieses sog. retrograden Transports liegt bei etwa

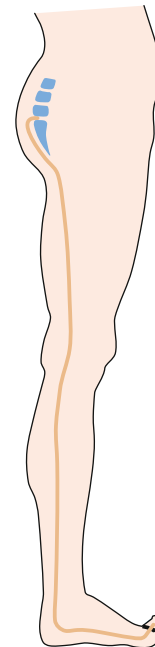


Abbildung 3.5 Beispiel für ein besonders langes Axon. Der Ischiassnerv zieht von der Wirbelsäule (aus dem Kreuzbeinbereich) über die Hinterseite des Oberschenkels hinab bis zum Fuß, wobei er sich mehrfach verzweigt. Die Axone, die vom unteren Rücken bis zum Fuß laufen, erreichen eine Länge von ca. 1 m

0,3 mm/Tag. Damit können etwa Endprodukte des Stoffwechsels, Abbauprodukte oder funktionsuntüchtig gewordene Organellen zum Zellkörper transportiert werden. Allerdings können so auch körperfremde Stoffe, die an der Peripherie in das Gewebe eingedrungen sind, zum Zellkörper gelangen. So können etwa Herpes-simplex- und Polioviren über den retrograden Stofftransport das **Zentralnervensystem** erreichen. Dies gilt auch für das Tetanustoxin, das von einer Wunde über Axone bis zum Rückenmark transportiert wird, wo es

motorische Neuronen erreicht. Deren koordinierte Steuerung wird durch das Gift ausgeschaltet, was zu einer permanenten Anspannung der Muskulatur führt, dem Wundstarrkrampf.

Axone spalten sich häufig am Ende ihrer Längsausdehnung auf und verzweigen sich hier zu sog. **Kollateralen**. Die Enden dieser Kollateralen bilden i. Allg. Verdickungen, die dann den Ausgangsbereich einer Übertragung von Nerv zu Nerv bzw. von Nerv zu Muskel (die sog. **Synapse**) bilden.

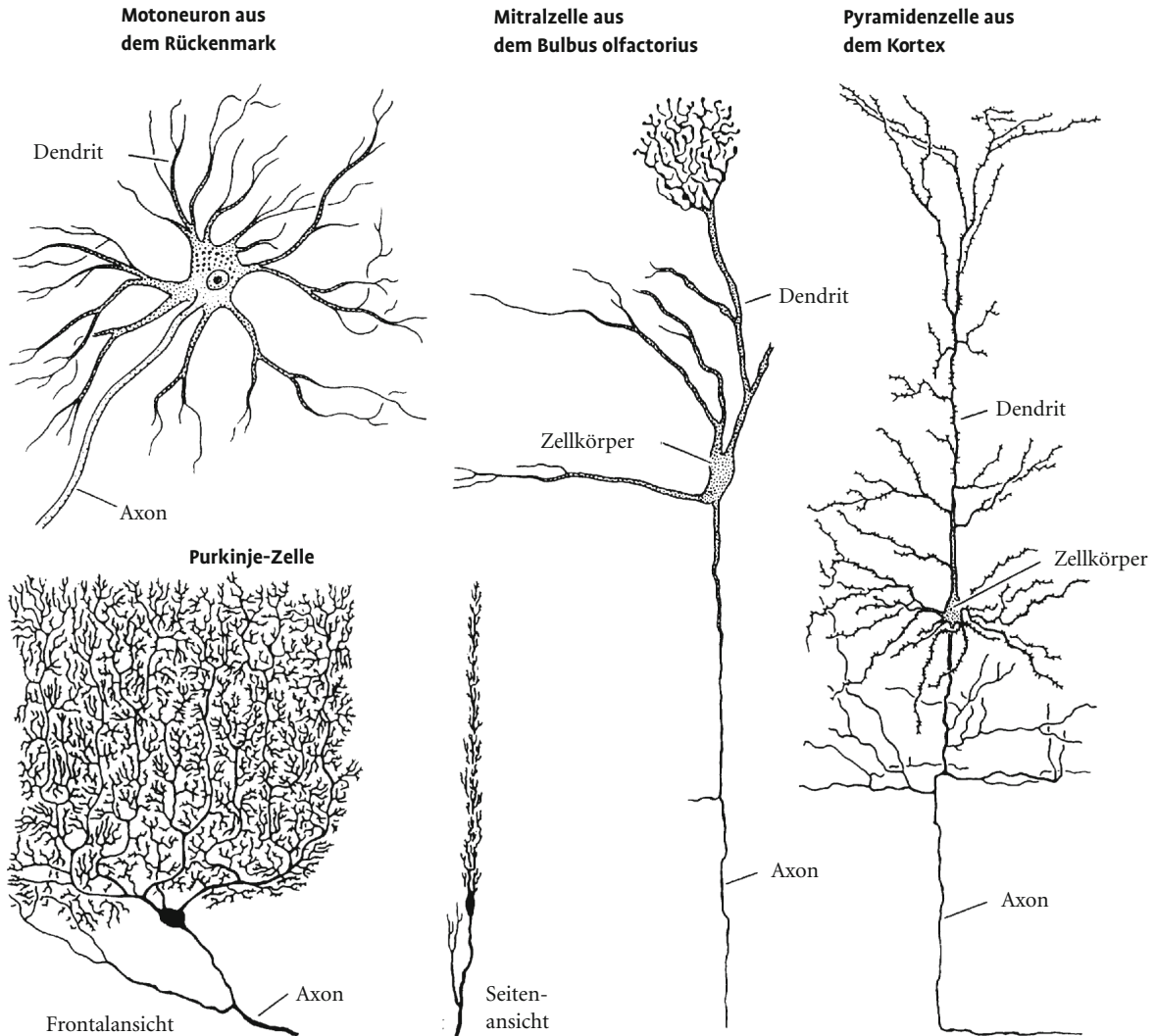


Abbildung 3.6 Einige Formen von Neuronen. Das Motoneuron wurde aus dem Rückenmark eines Säugers herauspräpariert. Die anderen Zellen, die nach der Golgi-Methode angefärbt wurden, hat Ramón y Cajal gezeichnet. Die Pyramidenzelle stammt aus dem Großhirn einer Maus, die Mitralzelle aus dem Bulbus olfactorius (einer Schaltstelle für die Bahnen aus dem Geruchsorgan) einer Ratte und die Purkinje-Zelle aus dem menschlichen Kleinhirn

Forscherpersönlichkeit

3

Santiago Ramón y Cajal und Camillo Golgi – zwei Pioniere der Neurowissenschaft

Mit der Aufklärung des Aufbaus neuronalen Gewebes sind zwei Namen eng verbunden: Santiago Ramón y Cajal und Camillo Golgi. Beide führten ihre bahnbrechenden Arbeiten gegen Ende des 19. Jahrhunderts durch.

Santiago Ramón y Cajal. Santiago Ramón y Cajal wurde am 1.3. 1852 im spanischen Aragon geboren. Er studierte an der Universität von Saragossa Medizin. Im Jahre 1873 erhielt er seine Approbation als Arzt und diente danach als Armeearzt. In den Jahren 1874–75 nahm er an einer Expedition nach Kuba teil. Hier zog er sich eine Malaria- und Tuberkuloseinfektion zu. Nach seiner Rückkehr nach Spanien nahm er eine Stelle als Assistent in der anatomischen Abteilung der Fakultät für Medizin in Saragossa an. Kurze Zeit darauf wurde er Direktor des Museums von Saragossa (1879). Im Jahr 1883 wurde ihm in Madrid der Dokortitel für Medizin verliehen, nachdem ihm am Tag zuvor eine Professur für Deskriptive und Allgemeine Anatomie an der Universität Valencia angeboten worden war. Vier Jahre später wurde er zum Professor für **Histologie** und pathologische Anatomie in Barcelona ernannt und 1892 auf den gleichen Lehrstuhl nach Madrid berufen. 1902 wurde er Direktor der Investigaciones Biológicas und des Instituto Nacional de Higiene.

Ab 1880 veröffentlichte Ramón y Cajal zahlreiche sehr bedeutsame wissenschaftliche Arbeiten, zu deren wichtigsten das »Manual de Anatomía patológica general« (»Manual der allgemeinen pathologischen Anatomie«, 1890) und »Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados« (»Lehrbuch über das Nervensystem von Menschen und Vertebraten«, 1899) zählen.

Auf der Basis seiner **neuroanatomischen** Studien, die er überwiegend mittels der Färbemethode von Golgi durchführte, kam Ramón y Cajal zu dem Ergebnis, dass das einzelne Neuron die Basiseinheit zur Erklärung der Funktionsweise des Gehirns sein müsse. Neuronen stünden zwar untereinander im Kontakt, arbeiteten jedoch weitgehend autonom (»Neuronendoktrin«). Er stand damit im Widerspruch zu Camillo Golgi, der davon ausging, die Verästelungen

der Nervenzellen seien quasi miteinander verschmolzen, weshalb die Funktionsweise des Gehirns nur aus der Betrachtung dieses Netzwerks als Ganzem zu verstehen sei.

Ramón y Cajal erhielt 1906 den Nobelpreis für Medizin (gemeinsam mit Camillo Golgi). Er zählt bis heute zu den bedeutendsten Neuroanatomen überhaupt und gilt als ein Begründer der modernen Neurowissenschaft. Er starb am 18.10. 1934 in Madrid.

Camillo Golgi. Camillo Golgi wurde am 7.7. 1843 in Brescia (Italien) geboren. Er studierte Medizin an der Universität von Pavia. Nachdem er sein Studium 1865 abgeschlossen hatte, arbeitete er in Pavia am Krankenhaus St.Matteo. Schon zu dieser Zeit lagen seine Forschungsinteressen im Bereich des Nervensystems. Er befasste sich u.a. mit der Neurologie und den psychiatrischen Krankheiten. 1872 übernahm er einen Chefarztposten im Krankenhaus für chronisch Kranke in Abbiategrosso (Italien). Man nimmt an, dass er in der Abgeschiedenheit dieses Krankenhauses, in einer kleinen Küche, die er zu einem Labor umgebaut hatte, mit seinen histologischen Untersuchungen des Nervensystems begann. Nach einigen Jahren wurde Golgi Professor für Histologie an der Universität von Pavia, wo er schließlich 1881 den Lehrstuhl für Allgemeine Pathologie übernahm.

Die bedeutendste Leistung Golgis war die Entdeckung einer revolutionären Methode, mit der einzelne Nervenzellen durch Färbung sichtbar gemacht werden konnten. Hierzu dient eine niedrig konzentrierte Silbernitratlösung. Wird Gewebe des Zentralnervensystems damit angefärbt, werden bei einem Teil der Neuronen sowohl die Zellkörper als auch die axonalen und die sehr feinen dendritischen Verzweigungen erkennbar. Damit war einer Untersuchung der Feinstruktur von Nervengewebe der Weg geebnet. Mit dieser Methode führte Golgi zahlreiche histologische Untersuchungen am Gehirn durch.

Golgi wurde für seine Arbeit vielfach mit den höchsten Preisen, 1906 auch dem Nobelpreis (s.o.), ausgezeichnet. Er starb am 21.1. 1926 in Pavia, wo er fast sein ganzes Leben verbracht hatte.

Dendriten

Nervenzellen zeigen neben dem Axon einen anderen Typ von Aussprossungen, die sog. Dendriten. Sie entspringen an zahlreichen Stellen des Zellkörpers, sind i. Allg. sehr viel kürzer als Axone und verzweigen sich mit zunehmendem Abstand vom Zellkörper. Auch verzweigen sie sich sehr viel früher und stärker als Axone. Dendriten dienen v. a. dem Herantransport der Information zum Zellkörper. Vereinfacht gesprochen bilden sie die Empfangsantennen der Nervenzelle, während über das Axon Information i. Allg. wegtransportiert wird..

Dendriten tragen an ihrer Oberfläche zahlreiche Auftreibungen, die dendritischen Dornen (dendritic spines). Diese können von sehr unterschiedlicher Gestalt sein (pilz-, warzen- oder auch sackförmig). Sie finden sich v. a. in denjenigen Bereichen, die Kontaktstellen zu anderen Neuronen darstellen. Hier dienen sie u. a. der Vergrößerung der Kontaktfläche.

Aufgrund der Darstellung im Vorangegangenen mag der Eindruck entstanden sein, dass Neuronen eine relativ einheitliche Struktur besitzen. Dies ist jedoch keineswegs der Fall: Man kennt eine enorme Vielfalt von Formen, z. B. gibt es Nervenzellen mit nur einem Fortsatz (unipolare Zellen), mit zwei Fortsätzen (bipolare Zellen) und solche mit vielen Fortsätzen (multipolare Zellen; s. Abb. 3.6). Die Axone können eine große Länge erreichen oder auch extrem kurz sein, wie es z. B. in den **Interneuronen** des Gehirns der Fall ist, wo die Axonlänge teilweise nur einige Mikrometer beträgt.

Axone können verzweigungslos ihr Ziel erreichen, weisen aber häufig auch außerordentlich viele Verzweigungen auf. Ähnliches gilt für die Dendriten: Diese können sich tausendfach verästeln oder auch nur in Form einer einzelnen Aussprossung aus dem Zellkörper auftreten.

Klassifikation von Neuronen

Zur Klassifikation der unterschiedlichen Neuronentypen werden verschiedene Systematiken verwendet. Eine gründet sich auf die äußere Gestalt der Zelle, v. a. die Form und die Art der Dendritenverzweigungen, aber auch die Art der Axonaussprossung. Aufgrund dieser Gestaltseigenschaften unterscheidet man z. B. die **Pyramidenzellen** und die Sternzellen der Hirnrinde. Eine zweite Systematik hat die Art des vom Neuron abgegebenen Neurotransmitters als Basis. So verwenden z. B. alle Neuronen, die der Erregung der Muskulatur des Bewegungsapparats dienen, den Neurotransmitter **Acetylcholin**; man nennt solche Neuronen dementsprechend **cholinerge** Neuronen. Ein drittes Klassifikationssystem bezieht sich auf die Verbindungen, die Neuronen eingehen: Läuft ihr Axon beispielsweise zu einer Muskelzelle, so spricht man von einem **Motoneuron**; empfangen sie Information von Sinneszellen, handelt es sich um sensorische Neuronen. Wenn ein Neuron lediglich Kontakte zu anderen Neuronen aufnimmt, liegt ein Interneuron vor. Interneuronen in ihren verschiedenen Spielarten sind die im menschlichen Nervensystem am häufigsten vorkommenden Neuronen.

Zusammenfassung

Das Neuron ist eine Spezialisierung der tierischen Zelle. Seine Hauptbestandteile sind Zellkern, Zytoplasma und Zellmembran. Im Zellkern ist die genetische Information in Form des Chromosomensatzes gespeichert. Das Zytoplasma enthält verschiedene Unterstrukturen (Zellorganellen): Die Mitochondrien bilden das für den Energiehaushalt der Zelle lebensnotwendige ATP (Adenosintriphosphat). Die Ribosomen sind die Orte der Proteinsynthese. Am glatten endoplasmatischen Retikulum erfolgt die Synthese von Fettsäuren und Phospholipiden. Außerdem werden hier bestimmte Hormone gebildet. Das raue endoplasmatische Retikulum ist übersät mit Ribosomen. Hier werden Proteine synthetisiert. Der Golgi-Apparat dient u. a. der Aufbereitung und Umgestaltung der an den Ribosomen gebildeten Proteine.

Lysosome besorgen den aktiven Abbau und Wegtransport von Substanzen, die in der Zelle nicht mehr benötigt werden. Peroxisomen spielen eine wichtige Rolle bei vielen Stoffwechselfvorgängen.

Das Zytoskelett ist die Basis für die räumliche Struktur der Zelle. Zum Zytoskelett gehören: die Neurotubuli, Mikrofilamente und die Neurofilamente. Längs der Neurotubuli können Stoffe über große Entfernungen im Inneren der Zelle transportiert werden. Mikro- und Neurofilamente fördern die Stabilität der Zellgestalt und können während der Zellentwicklung zur Zellwanderung beitragen. Die Zellorganellen und das Zytoskelett sind von Flüssigkeit, dem Zytosol, umgeben.

Die Zellmembran stellt eine zweischichtige Struktur aus Phospholipiden mit eingelagerten Proteinen dar.