

## 1

## Zytologie

Wolfgang Kreis

## 1.1 Morphologische Grundlagen der Zelle

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

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

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

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

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

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

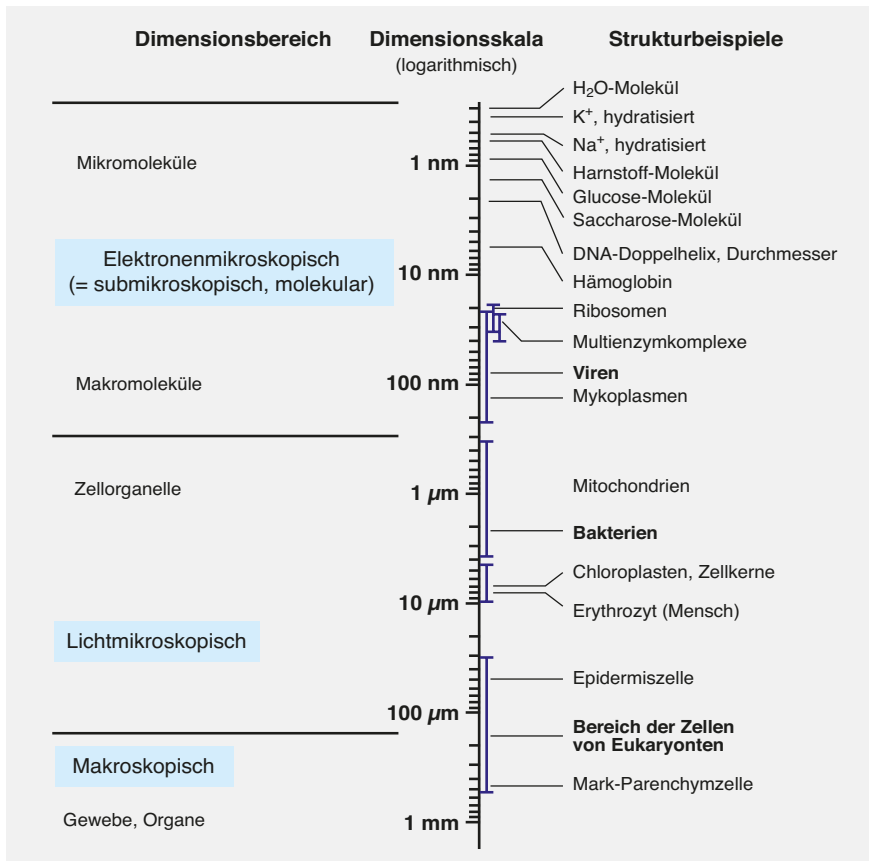
■ **MERKE** Zellen können nur aus Zellen hervorgehen, entweder durch Teilung oder bei der Befruchtung durch Verschmelzung von Zellen. Stoffwechsel, Wachstum und Vermehrung sind charakteristische Eigenschaften der lebenden Zelle.

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

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

■ **Tab. 1.1** Zellgrößen

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



• Abb. 1.1 Größenordnungen von Zellen und Molekülen

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

### 1.1.1 Zellen der Bakterien, Samenpflanzen und Säugetiere

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

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

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

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

### Eukaryontische Zellen

Zur Aufklärung der Struktur der Zelle haben Lichtmikroskopie und Elektronenmikroskopie entscheidend

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

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

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

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

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

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

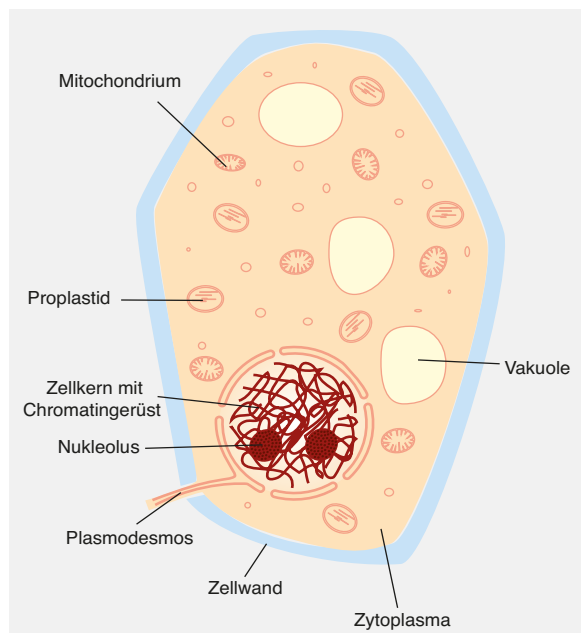
Parameter	Tierische Zelle	Pflanzliche Zelle
Zellwand	–	+
Zentralvakuole	–	+
Plastiden	–	+
Streckungswachstum	–	+
Glykocalyx	+	–
Golgi-Apparat	kompakt	dispers

■ **Tab. 1.3** Größe von Zellbestandteilen

Zellbestandteil	Größe
<b>Lichtmikroskopie<sup>1</sup></b>	
Chloroplasten	$4,0\text{--}8,0\ \mu\text{m}$
Mitochondrien	$0,5\text{--}0,8\ \mu\text{m}$ (500–800 nm)
<b>Elektronenmikroskopie<sup>2</sup></b>	
Dictyosomen	$0,2\ \mu\text{m}$ (200 nm)
Ribosomen	10–15 nm
Elementarmembran	6–8 nm
Hämoglobin	6,4 nm
DNA-Helix	2,5 nm

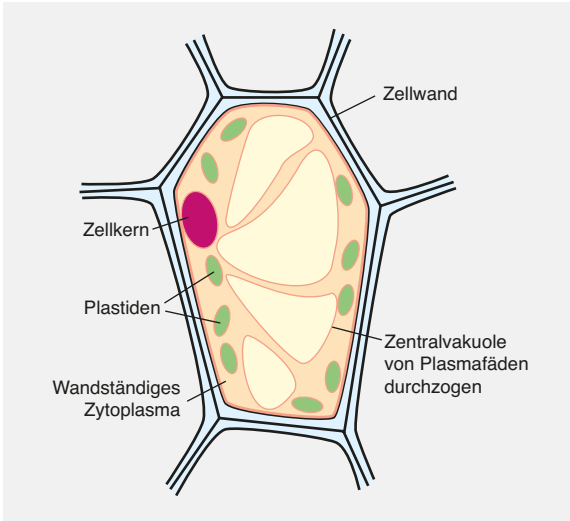
<sup>1</sup>Grenze des Auflösungsvermögens  $0,2\ \mu\text{m}$  (200 nm),

<sup>2</sup>Grenze des Auflösungsvermögens 0,8 nm



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

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

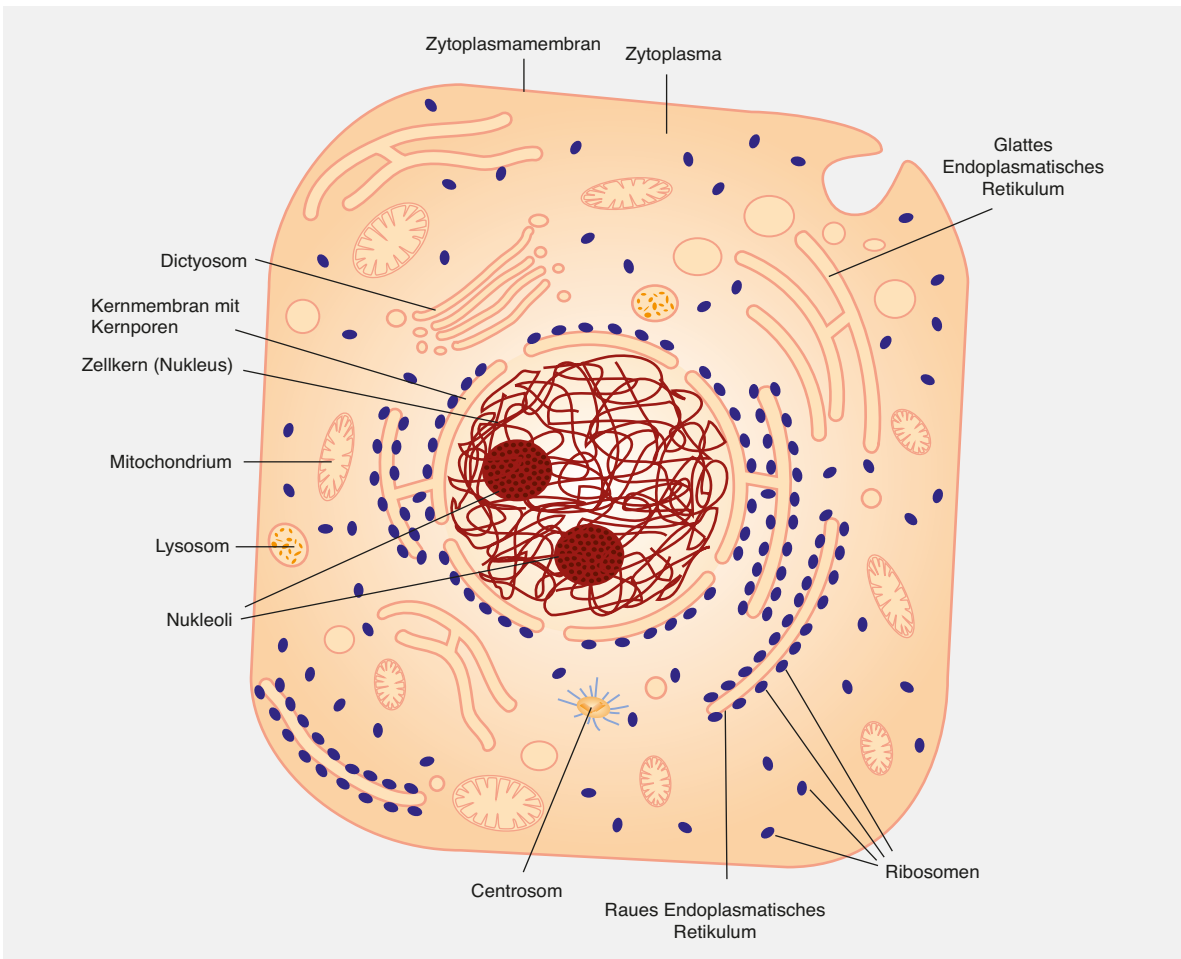


● Abb. 1.3 Differenzierte Pflanzenzelle

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

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

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



● Abb. 1.4 Schema der Feinstruktur einer tierischen Zelle

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

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

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

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

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

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

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

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

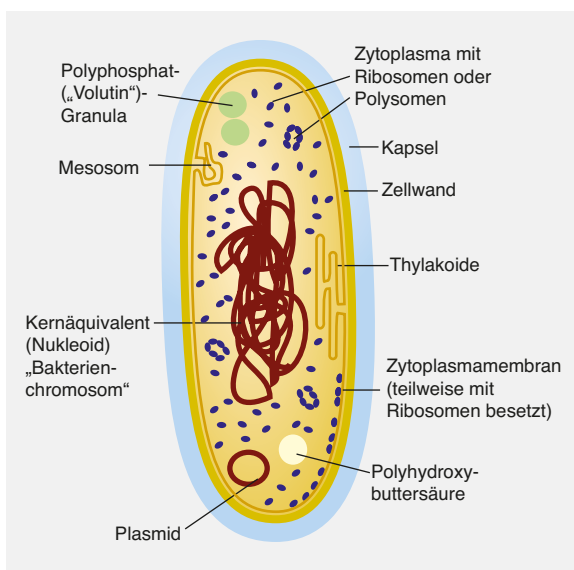
Nach entsprechender Extraktion ist es möglich, durch vielfältige Aufarbeitungsgänge und Nachweisverfahren eine Übersicht über den Bestand der Zelle an organischen Molekülen zu gewinnen. Nach Veraschung der Zellen lässt sich der Gehalt an Mineralstoffen, an anorganischen Ionen analysieren. Durch Homogenisierung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

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

Lokalisierung	Enzyme, Stoffwechselforgänge
Zellkern	DNA-Polymerasen (Replikation der DNA), RNA-Polymerasen (Transkription der DNA unter Bildung von mRNA, tRNA und rRNA)  Leitenzym: NAD-Pyrophosphorylase
Mitochondrien	Enzyme des Citratzyklus, Atmungskette (Elektronentransport), oxidative Phosphorylierung (ATP-Synthese), Fettsäureabbau  Leitenzyme: Glutamat-Dehydrogenase, Cytochrom-Oxidase
Raues Endoplasmatisches Retikulum	Proteinbiosynthese (Ribosomen), Verteilung von Stoffwechselprodukten  Leitenzym: Proteindisulfid-Isomerase
Ribosomen	Proteinbiosynthese (Translation)
Lysosomen	Leitenzym: Saure Phosphatase
Peroxisomen	Leitenzym: Katalase
Plasma-membran	Energieverbrauchende Transportsysteme, ATPasen, Permeasen  Leitenzym: 5'-Nukleotidase
Chloroplasten	Elektronentransport, Reduktion von Kohlendioxid, Reduktion von Nitrit zu $\text{NH}_4^+$ , Reduktion von Sulfat, Synthese von Aminosäuren, Synthese von Fettsäuren  Leitenzym: Ribulosebisphosphat, Carboxylase-Oxygenase
Dictyosomen, Golgi-Apparat	Bildung der Plasmamembran und sekretorischer Vesikel  Leitenzym: Galactosyltransferase
Glattes Endoplasmatisches Retikulum	Lipidsynthese, Steroidsynthese, Hydroxylierungen, Biotransformationen  Leitenzym: Glucose-6-Phosphatase
Mikrotubuli	Zytoskelett, Steuerung von Bewegungsvorgängen, Spindelfasern
Cytosol	Glykolyse, Pentosephosphatzyklus, Fettsäuresynthese, Mononukleotid-Synthese, Aminoacyl-tRNA-Synthetase
Glyoxysomen	Umwandlung von Reservefetten in Kohlenhydrate (u. a.)  Leitenzyme: Isocitrat-Lyase, Malat-Oxidase

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

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



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

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

### Prokaryontische Zellen

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

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

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

### 1.1.2 Stoffliche Zusammensetzung der Zelle

#### Am Aufbau der Zelle beteiligte Elemente

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

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

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

<sup>1</sup>Weniger bei Pflanzen, hauptsächlich bei tierischen Zellen

**Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff, Phosphor und Schwefel.** Sie werden vorwiegend für den **Aufbau der organischen Strukturen** der Zellen benötigt. Ihr Anteil an der lebenden Materie beträgt 96 %, davon stellt beispielsweise Phosphor etwa 1 % und Kohlenstoff 50 %. Die Elemente **Natrium, Magnesium, Chlor, Kalium und Calcium** sind mit etwa 0,01–1 % am Aufbau der Zelle beteiligt. Sie liegen hauptsächlich als dissoziierte Mineralsalze vor. Die wichtigsten mineralischen **Kationen** sind  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ , die wichtigsten mineralischen **Anionen**  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ .

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

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

### Aufgaben von Ionen in der Zelle

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

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

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

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

In der pflanzlichen Zelle dienen Ionen einerseits zur Aufrechterhaltung und Regulation von Zellfunktionen (▣ Tab. 1.8), zum anderen sind sie wichtige Nährstoffe. Die Pflanze vermag Elemente aus anorganischen Ionen in organische Substanzen einzubauen, zu „assimilieren“, z. B. Schwefel aus  $\text{SO}_4^{2-}$  oder Stickstoff aus  $\text{NO}_3^-$  (► Kap. 4.6.5). Das Defizit von Anionen, das bei diesen Prozessen entsteht, wird von der Pflanze durch Synthese organischer Säuren ausgeglichen, z. B. Oxalsäure, Äpfelsäure, Fumarsäure und Citronensäure. Neben ihrer allgemeinen Funktion als Substrate energieliefernder Prozesse dienen diese Anionen in der Pflanze auch zur Aufrechterhaltung des Ladungsgleichgewichts in den Zellen.

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

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

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

Ion	Funktionen
$\text{NO}_3^-$ , $\text{NH}_4^+$	Stickstoffquelle für organische Verbindungen
$\text{Na}^+$	Beteiligt bei Bildung von Aktionspotenzialen und an aktiven Transportvorgängen
$\text{Mg}^{2+}$	Kofaktor vieler Enzyme, Zentralatom im Chlorophyll
$\text{PO}_4^{3-}$	Einbau in org. Verbindungen, z. B. Nukleinsäuren, Koenzyme, Phospholipide; Schlüsselrolle bei Energieübertragungsreaktionen
$\text{SO}_4^{2-}$	Schwefelquelle für org. Verbindungen, z. B. schwefelhaltige Aminosäuren
$\text{Cl}^-$	Osmoregulation, vor allem bei Tieren
$\text{K}^+$	Wirkung auf Pflanzenkolloide, Antagonist zu $\text{Ca}^{2+}$ , beteiligt an der Osmoregulation bei Pflanzen
$\text{Ca}^{2+}$	Kofaktor in Enzymen, Bestandteil von Membranen, Regulation der Membranaktivität, Antagonist zu $\text{K}^+$ , Knochensubstanz
$\text{I}^-$	Bestandteil des Thyroxins (Schilddrüsenhormon), reichlich in einigen Meeresalgen
$\text{BO}_3^{3-}$	Wichtig für manche Pflanzen, wahrscheinlich als Enzym-Kofaktor
$\text{SiO}_4^{2-}$	Einlagerung in Zellwände, Kieselskelett der Diatomeen, Strukturbestandteil
$\text{Mn}^{2+}$	Kofaktor vieler Enzyme
$\text{Fe}^{2+}$ , $\text{Fe}^{3+}$	Kofaktor vieler Sauerstoff übertragender Enzyme und des Elektronentransports; Zentralatom des Blutfarbstoffs
$\text{Co}^{2+}$ , $\text{Co}^{3+}$	Zentralatom des Cobalamins (Vitamin $\text{B}_{12}$ )
$\text{Ni}^{2+}$	Kofaktor weniger Enzyme
$\text{Cu}^{2+}$	Kofaktor vieler Sauerstoff übertragender Enzyme
$\text{Zn}^{2+}$	Kofaktor vieler Enzyme, besonders von Dehydrogenasen
$\text{MoO}_4^{2-}$	Kofaktor einiger Enzyme

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

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

### Die Rolle des Wassers bei Aufbau und Funktion der Zelle

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

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



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

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

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

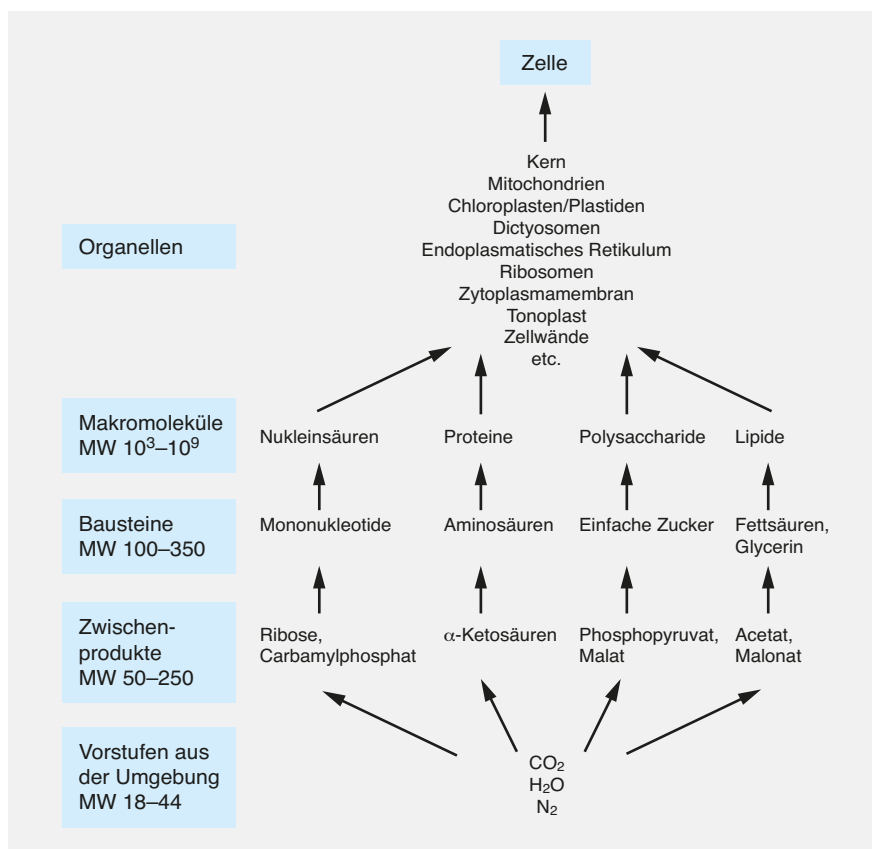
Wasser dient als **Lösungsmittel** für Elektrolyte und Nichtelektrolyte, als **Dispersionsmittel** für die kolloidal gelösten Makromoleküle des Zytoplasmas, als **Transportmittel** für aufzunehmende und auszuscheidende Substanzen, als **Substrat** bei einer Reihe von **enzymati-**

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

### Die organischen Bausteine der Zelle

Siehe auch ►Kap. 4.2 bis ►Kap. 4.4.

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



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

### Zusammenfassung

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

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

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

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

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

### 1.2.1 Bakterien

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

## Kapseln

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

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

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

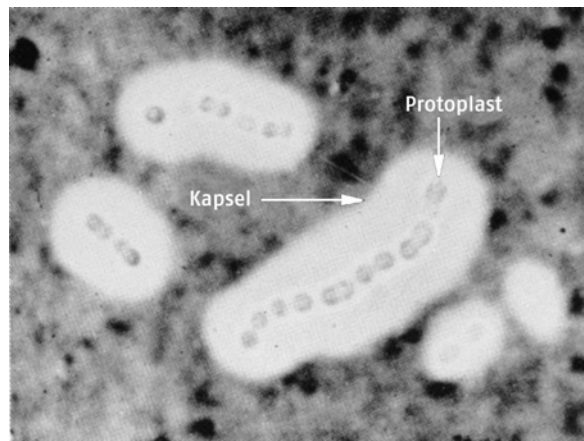
**Kapselsubstanzen sind Träger von Antigenstrukturen.** Es sind die Vi- bzw. K-Antigene. Sie erlauben eine serologische Typisierung. Innerhalb einer Art kann die chemische Zusammensetzung der Kapsel variieren, Stämme mit gleicher Kapselsubstanz bilden einen Typ. Bei Pneumokokken sind beispielsweise etwa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

Die Kapsel erfüllt vielfältige Funktionen:

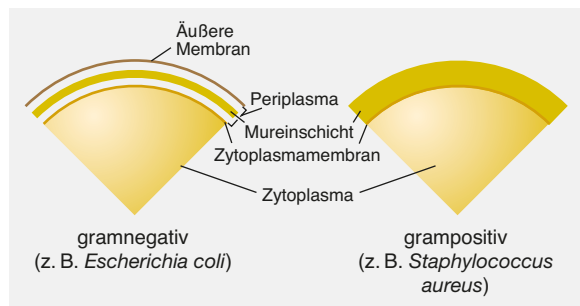
- Schutz vor Phagozytose,
- Schutz vor lytischen Enzymen,
- Schutz gegen Phagen,
- Antigenstrukturen (Vi, K).

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

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



◉ Abb. 1.7 Pneumokokken mit Kapsel (× 200)



◉ Abb. 1.8 Schema des Baus gramnegativer und grampositiver Zellwände

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

## Zellwand

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

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

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

Tab. 1.10 Funktionen der Bakterien-Zellwand

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

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

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

#### Grampositive Bakterien

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

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

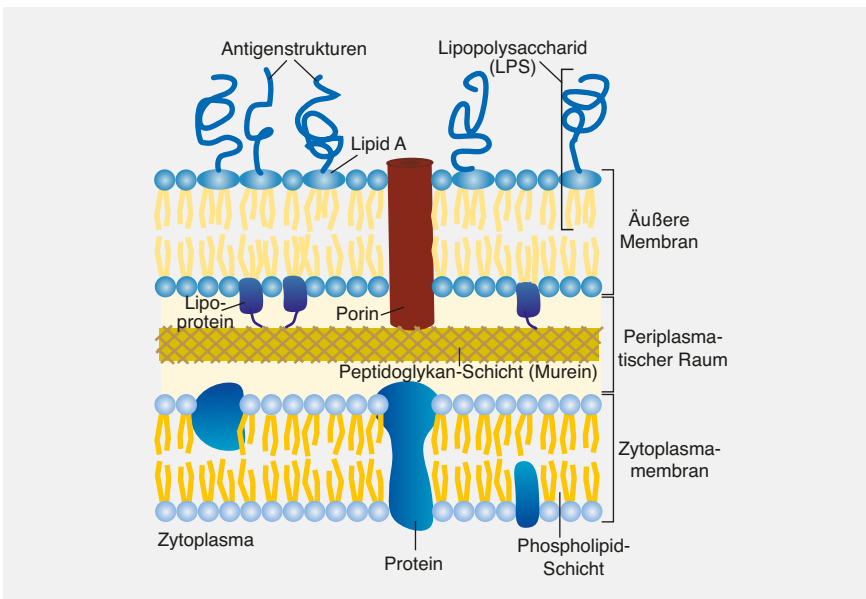
**Teichonsäure** und **Polysaccharide** die mengenmäßig am stärksten vertretenen Bausteine der Zellwand grampositiver Bakterien. Aber auch **Proteine** und **Lipide** kommen vor.

#### Gramnegative Bakterien

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

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

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



◉ Abb. 1.9 Bau der Zellwand gramnegativer Bakterien

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

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

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

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

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

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

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

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

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

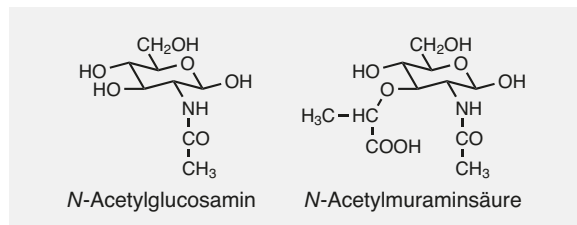


Abb. 1.10 Die beiden Aminozucker der Stützschrift der Bakterienzellwand

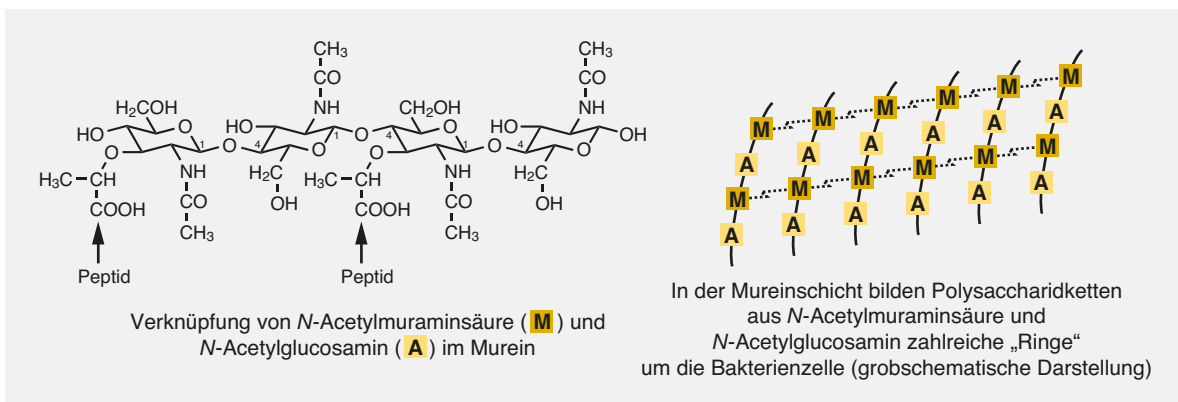
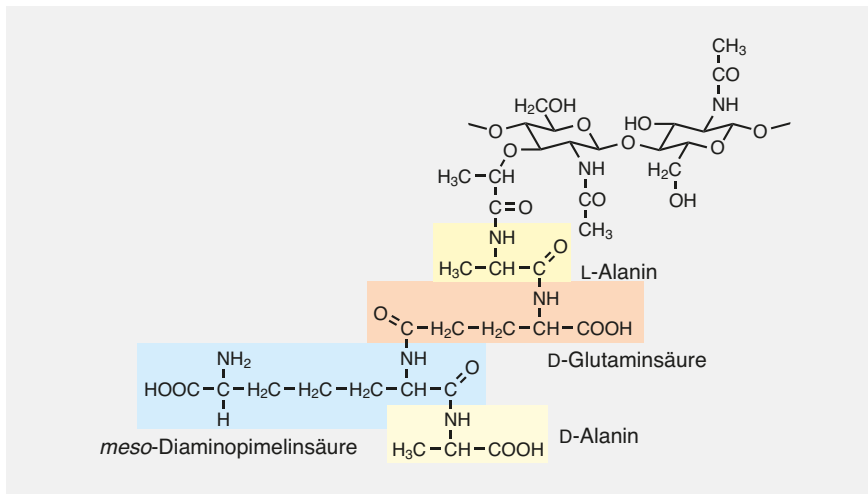
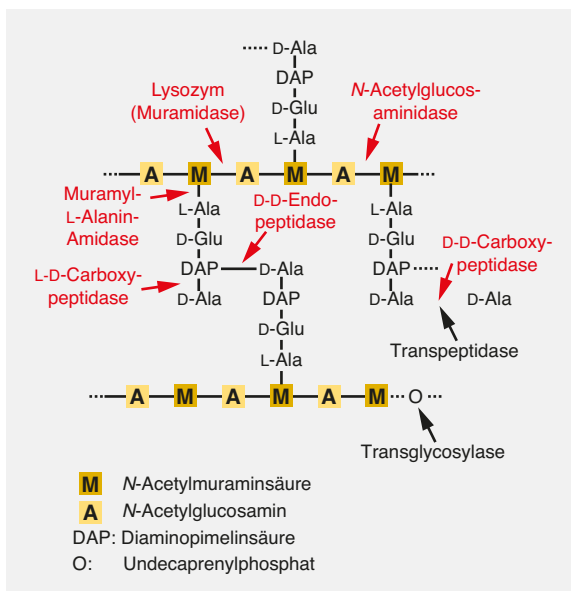


Abb. 1.11 Polysaccharidketten der Mureinschicht



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



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

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

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

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

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

### Biosynthese der Stützschiicht und Angriffsorte von Antibiotika

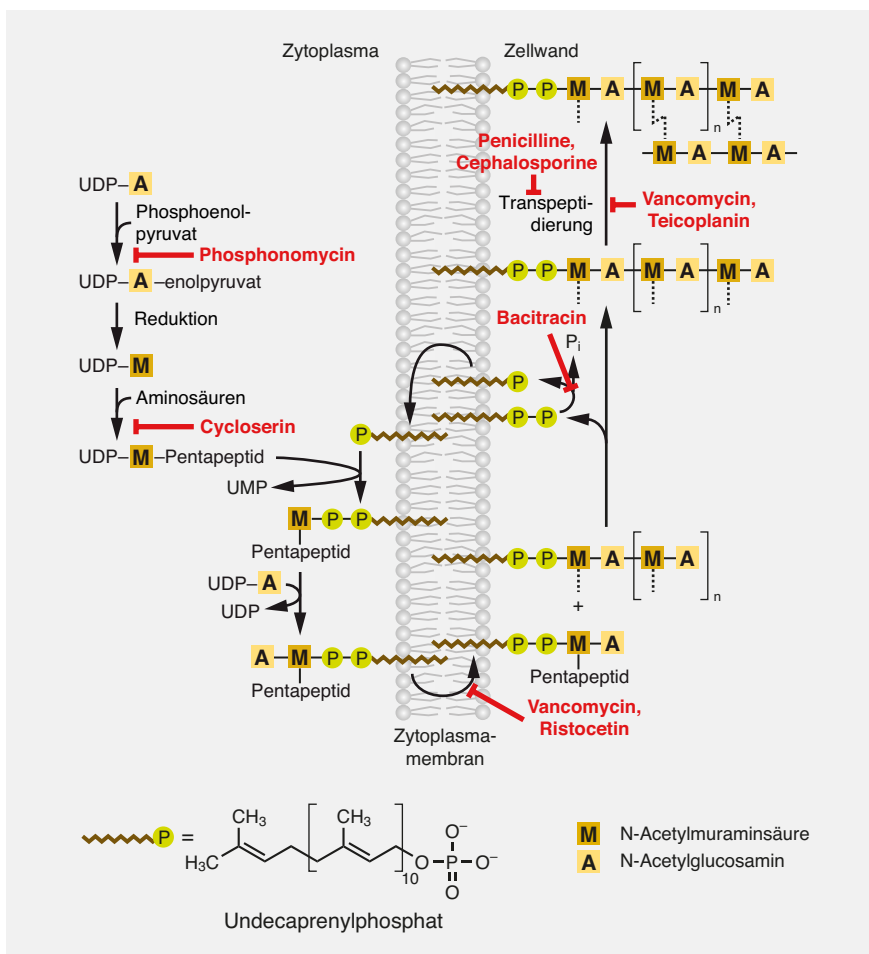
Die Stützschiicht muss während des Wachstums einer Zelle ständig erweitert werden. Sie wächst durch Einsetzen neuer Mucopolysaccharide. Dazu müssen die Peptidbrücken zwischen den Polysaccharidringen geöffnet werden. Die Bakterienzelle enthält Murein-Hydrolasen, die den Mureinsacculus auflösen können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

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

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

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

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



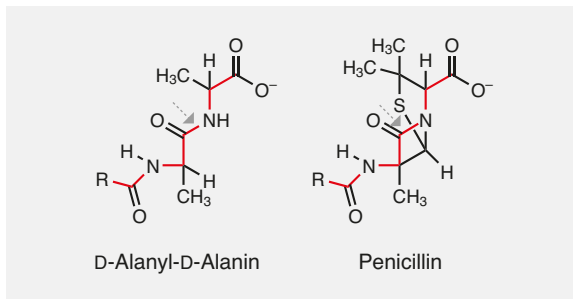
● **Abb. 1.14** Synthese der Peptidoglykanschicht. Die Angriffspunkte einiger Antibiotika sind hervorgehoben. Unten Undecaprenylphosphat ist wichtig für den Transport der Vorstufen durch die Plasmamembran.

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

#### Biosynthese der Grundbausteine im Zytoplasma

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

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



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

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

#### Transport durch die Plasmamembran

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

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

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

#### Einbau der Vorstufen in die Zellwand

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

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

Weitere Penicillin- bzw. allgemeiner  $\beta$ -Lactamantibiotika-empfindliche Enzyme, nämlich die D,D-Endopeptidasen, hydrolysieren die D-Ala-m-A<sub>2</sub>pm-Peptidbindungen (● Abb. 1.13), die von den Transpeptidasen geknüpft werden.

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

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



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

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

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

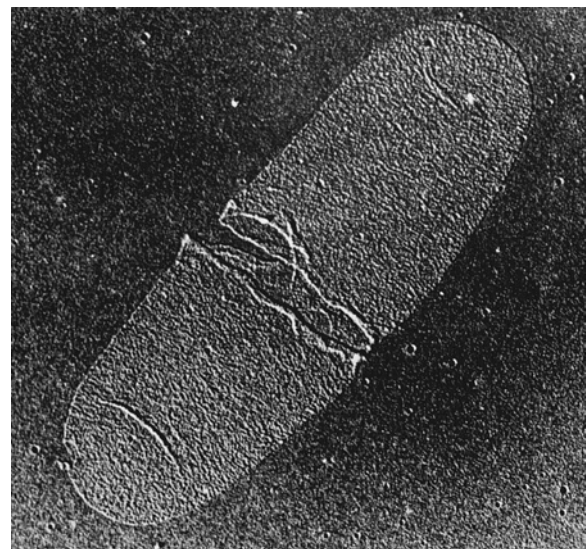
### Antigenstrukturen, Phagenrezeptoren und Toxine in der Zellwand

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

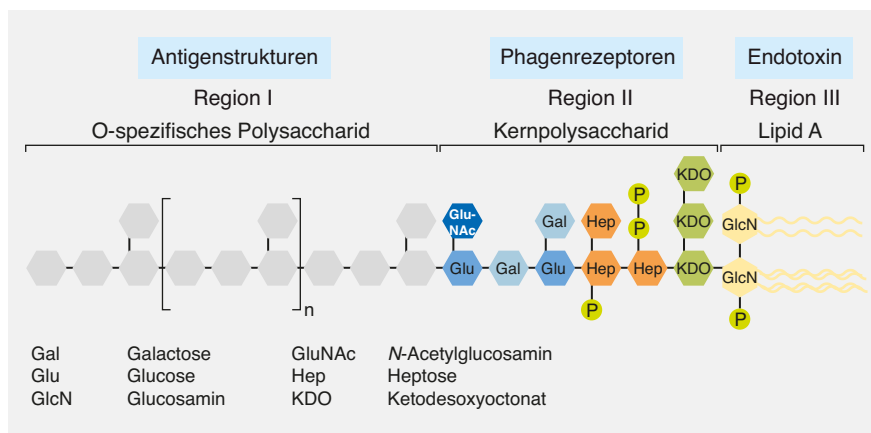
### Gramnegative Bakterien

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

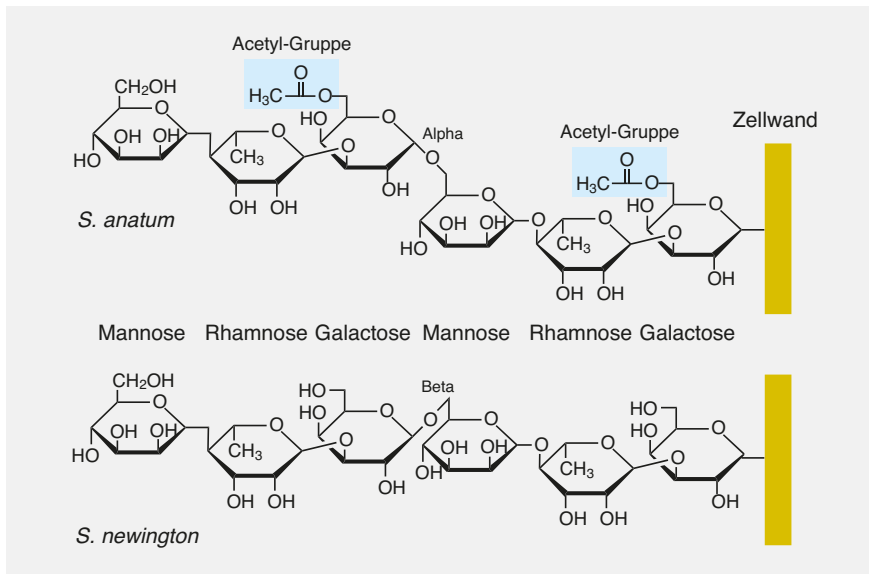
Die **Region I**, der äußerste Abschnitt, besteht aus sich wiederholenden Einheiten von Oligosacchariden aus Dreier- und Fünferkombinationen verschiedener spezifischer Zuckermoleküle, die in spezifischer Reihenfolge miteinander verknüpft sind. Diese Oligosaccharideinheiten sind Bestandteile der Oberfläche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



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



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



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

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

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

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

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

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

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

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

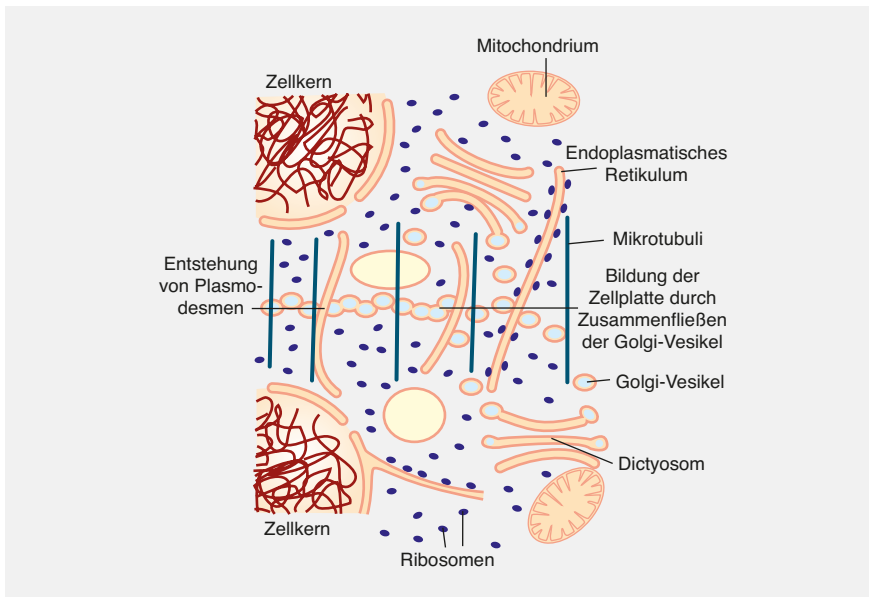
### Grampositive Bakterien

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

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

### 1.2.2 Pflanzen

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



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

### Bildung einer neuen Zellwand

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

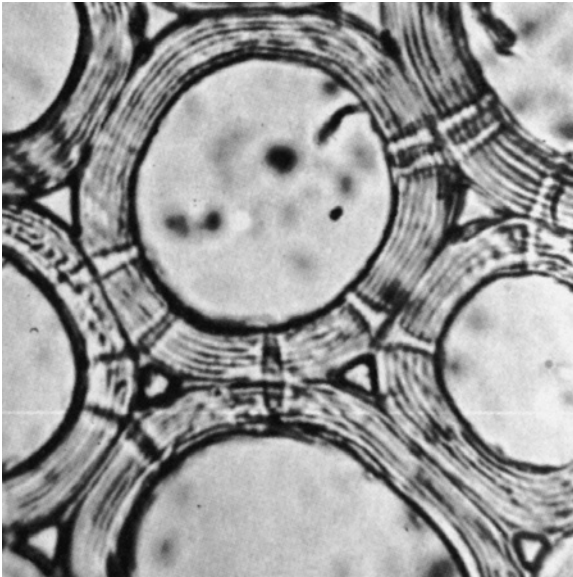
Eine besondere Rolle bei der Bildung der Zellplatte spielen **Mikrotubuli**, die in einem Doppelring an jeder Seite der Teilungsebene angeordnet sind. Sie leiten die Golgi-Vesikel nach innen, bis diese die Teilungsebene erreichen. Dort fusionieren die Golgi-Vesikel miteinander, bilden so die Zellplatte,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

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

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

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

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



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

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

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

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

### Schichtenbau der Zellwand

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

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

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

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

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

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