

# Einführung in die Zelle

# 1

Was bedeutet es eigentlich, zu „leben“? Menschen, Petunien und Algenschlamm sind allesamt lebendig – Steine, Sand und Sommerbrise dagegen nicht. Was aber sind die grundlegenden Eigenschaften, die Lebewesen charakterisieren und von unbelebter Materie unterscheiden?

Die Antwort beginnt mit einer Tatsache, die Biologen heute als selbstverständlich betrachten, die jedoch bei ihrer Entdeckung vor 170 Jahren eine Revolution in der Denkweise darstellte. Alle Lebewesen bestehen aus **Zellen** – kleinen, membranumhüllten Einheiten, die mit einer konzentrierten wässrigen Lösung von Chemikalien gefüllt sind und die außergewöhnliche Fähigkeit besitzen, Kopien von sich selbst anzufertigen, indem sie wachsen und sich teilen. Die einfachsten Lebensformen sind Einzelzellen. Höhere Organismen wie z. B. der Mensch sind Zellgemeinschaften, die durch Wachstum und Teilung aus einer einzigen Ursprungszelle hervorgehen. Jedes Tier, jede Pflanze und jeder Pilz stellt eine riesige Kolonie aus verschiedenen Zellen dar, die spezielle Funktionen ausüben und durch komplizierte Kommunikationssysteme koordiniert werden.

Zellen sind demnach die Grundeinheiten des Lebens, und wir müssen uns folglich mit *Zellbiologie* beschäftigen, um eine Antwort auf die Frage zu finden, was Leben ist und wie es funktioniert. Mit einem tieferen Einblick in Struktur, Arbeitsweise, Verhalten und Evolution von Zellen können wir beginnen, die großen historischen Fragestellungen über das Leben auf der Erde anzugehen: seinen rätselhaften Ursprung, seine überwältigende Vielfalt und sein Vordringen in jede erdenkliche Umgebung. Gleichzeitig kann uns die Zellbiologie auch Antworten auf Fragen zu uns selbst liefern: Woher stammen wir? Wie entwickeln wir uns aus einer einzigen befruchteten Eizelle? Wie stark unterscheidet sich jeder Einzelne von uns von allen anderen Menschen auf der Erde? Warum werden wir krank, warum altern wir und sterben?

Wir beginnen dieses Kapitel damit, uns die vielfältigen Gestalten anzusehen, die Zellen aufweisen können, und werfen einen kurzen Blick auf die chemische Maschinerie, die alle Zellen gemeinsam haben. Anschließend besprechen wir, wie Zellen unter dem Mikroskop sichtbar gemacht werden und was man erkennt,

## 1.1 Gleichheit und Vielfalt von Zellen

## 1.2 Zellen unter dem Mikroskop

## 1.3 Die Prokaryotenzelle

## 1.4 Die Eukaryotenzelle

## 1.5 Modellorganismen

wenn man forschend in sie hineinblickt. Zum Schluss werden wir erörtern, wie man die Ähnlichkeiten von Lebewesen verwenden kann, um ein zusammenhängendes Verständnis von allen Lebensformen auf der Erde zu erhalten – vom winzigsten Bakterium bis hin zur mächtigsten Eiche.

## 1.1 Gleichheit und Vielfalt von Zellen

Zellbiologen sprechen häufig von „der Zelle“, ohne sich auf eine bestimmte Zelle festzulegen. Aber Zellen sind nicht alle gleich, sondern können äußerst verschieden sein. Auf der Welt gibt es schätzungsweise mindestens 10 Millionen – vielleicht sogar 100 Millionen – verschiedene Arten von Lebewesen. Bevor wir uns eingehender mit Zellbiologie beschäftigen, müssen wir zunächst eine Bestandsaufnahme machen: Was haben die Zellen all dieser Arten gemeinsam, das Bakterium mit den Zellen des Schmetterlings, der Rose oder des Delfins? Und worin unterscheiden sie sich?

### 1.1.1 Zellen variieren enorm in ihrem Aussehen und ihren Funktionen

Beginnen wir mit der Größe. Eine Bakterienzelle – etwa ein *Lactobacillus* in einem Stück Käse – ist nur ein paar **Mikrometer** ( $\mu\text{m}$ ) lang. Das ist etwa 25-mal kleiner als die Dicke eines menschlichen Haares. Ein Frosch-Ei, das ebenfalls eine einzelne Zelle ist, hat einen Durchmesser von 1 Millimeter. Würde man sie maßstabsgerecht vergrößern, sodass der *Lactobacillus* so groß wie ein Mensch wäre, hätte das Frosch-Ei eine Höhe von 800 Metern.

Genauso stark variieren Zellen in ihrem Aussehen und ihren Funktionen. Betrachten Sie die Zellen in **Abb. 1–1**. Eine typische Nervenzelle im Gehirn ist unwahrscheinlich lang. Sie besitzt einen dünnen Fortsatz, der 10.000-mal länger als dick ist. An ihm wandern die elektrischen Signale entlang, die die Zelle aussendet. Signale von anderen Zellen empfängt sie über zahlreiche kürzere Fortsätze, die von ihrem Zellkörper entspringen wie die Zweige eines Baums. Ein Pantoffeltierchen (*Paramecium*) in einem Tropfen Teichwasser sieht aus wie ein U-Boot und ist mit Zehntausenden von *Cilien* bedeckt. Diese haarähnlichen Anhängsel bewegen die Zelle durch ihr wellenförmiges Schlagen voran, wobei sie sich um ihre Längsachse dreht. Eine Zelle in der Oberflächenschicht einer Pflanze ist ein gedrungenes, unbewegliches Prisma und umgibt sich mit einer festen Wand aus Cellulose sowie einer äußeren Hülle aus wasserundurchlässigem Wachs. Ein *Bdellovibrio*-Bakterium ist ein wüstringförmiger Torpedo, der von einer rotierenden korkenzieherartigen *Flagelle* angetrieben wird. Sie befindet sich am hinteren Ende der Zelle und wirkt wie ein Propeller. Ein neutrophiler Granulocyt oder Makrophage im Körper eines Tiers kriecht durch die Gewebe, nimmt ständig andere Formen an und verschlingt Gewebstrümmer, fremde Mikroorganismen und tote oder sterbende Zellen.

Manche Zellen umgeben sich nur mit einer dünnen Membran, andere bedecken diese Membranhülle noch mit einer Schleimschicht, einer festen *Zellwand* oder hartem mineralisierten Material, wie man es beispielsweise im Knochen findet.

Zellen variieren auch sehr stark in ihren chemischen Bedürfnissen und Aktivitäten. Manche benötigen Sauerstoff, um zu leben – für andere ist er tödlich. Einige brauchen als Rohstoffe nur wenig mehr als Luft, Sonnenlicht und Wasser – andere benötigen ein komplexes Gemisch aus Molekülen, die von anderen Zellen hergestellt werden. Manche machen den Eindruck von spezialisierten Fabriken, die bestimmte Substanzen wie Hormone, Stärke, Fett, Latex oder Farbstoffe produzieren. Einige – beispielsweise Muskelzellen – sind Motoren, die Kraftstoff verbrennen, um mechanische Arbeit zu verrichten, oder Stromgeneratoren, wie die abgewandelten Muskelzellen im Zitteraal.

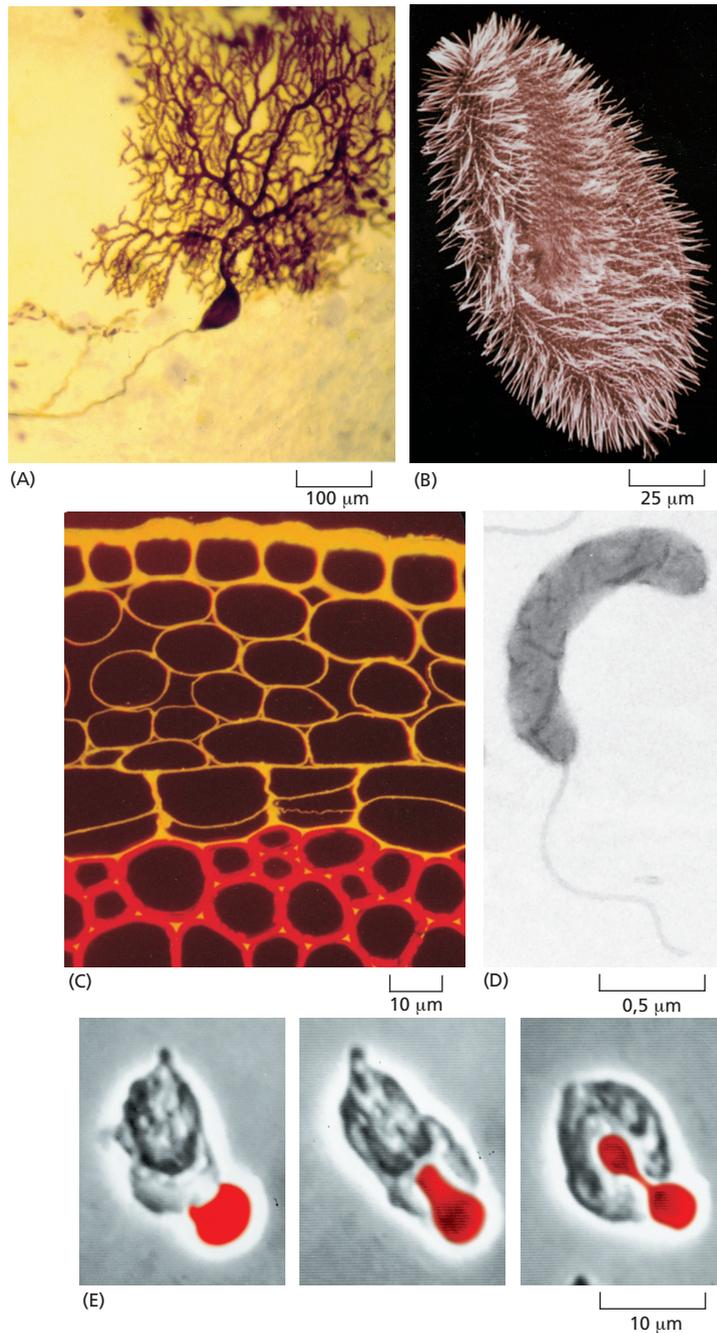


#### Frage 1.1

„Leben“ lässt sich leicht erkennen, aber nur schwer definieren. Im Lexikon wird Leben definiert als „Der Zustand, der Lebewesen von toten Organismen und anorganischer Materie unterscheidet. Er ist hauptsächlich charakterisiert durch Stoffwechsel, Wachstum sowie die Fähigkeit zur Fortpflanzung und zur Reaktion auf Reize“. Biologielehrbücher sind meistens etwas ausführlicher – dort steht häufig als Definition für Lebewesen:

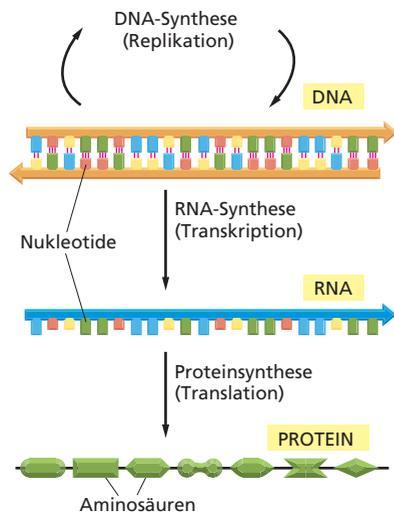
1. Sind im Vergleich zu unbelebten Gegenständen aus der Natur hoch organisiert.
2. Zeigen Homöostase und halten ein relativ konstantes inneres Milieu aufrecht.
3. Pflanzen sich fort.
4. Wachsen und entwickeln sich aus einfachen Anfangsstadien.
5. Nehmen Energie und Materie aus der Umgebung auf und wandeln sie um.
6. Reagieren auf Reize.
7. Zeigen Anpassungen an ihre Umwelt.

Prüfen Sie sich selbst einen Staubsauger und eine Kartoffel auf diese Eigenschaften.



**Abb. 1-1** Einige Beispiele für die Vielfalt von Zellformen und -größen. (A) Eine Nervenzelle aus dem Kleinhirn (dem Gehirnteil, der Bewegungsabläufe kontrolliert) besitzt eine riesige Anzahl verzweigter Fortsätze, über die sie Signale von 100.000 anderen Nervenzellen empfängt. (B) *Paramecium* (Pantoffeltierchen). Dieses Protozoon stellt eine große einzelne Zelle dar, die mithilfe schlagender Cilien an ihrer Oberfläche schwimmt. (C) Schnitt durch einen jungen Pflanzenstiel. Cellulose (rot) und Pektin (orange) sind zwei typische Bestandteile der pflanzlichen Zellwand. Die äußerste Zellschicht befindet sich am oberen Rand des Photos. (D) Ein kleines Bakterium, *Bdellovibrio bacteriovorus*, das sich mithilfe einer einzigen endständigen Flagelle fortbewegt. Dieses Bakterium greift andere, größere Bakterien an, tötet sie und ernährt sich von ihnen. (E) Eine menschliche weiße Blutzelle (ein neutrophiler Granulocyt), die sich einem roten Blutkörperchen nähert und es verschlingt. (A, mit freundlicher Genehmigung von Constantino Sotelo; B, mit freundlicher Genehmigung von Anne Fleury, Michel Laurent und André Adoutte; D, mit freundlicher Genehmigung von Murry Stein; E, mit freundlicher Genehmigung von Stephen E. Malawista und Anne de Boisfleury Chevance.)

Manche Abwandlungen spezialisieren eine Zelle so stark, dass sie keine Chance mehr hat, irgendwelche Nachkommen zu hinterlassen. Für eine Zellart, die ein Einzeldasein führt, wären solche Spezialisierungen sinnlos. In einem vielzelligen Organismus herrscht jedoch Arbeitsteilung unter den Zellen. Dies ermöglicht es einigen Zellen, sich extrem stark auf bestimmte Aufgaben zu spezialisieren. Allerdings können sie viele ihrer Grundbedürfnisse nicht mehr selbst decken und sind deshalb auf andere Zellen im Organismus angewiesen. Sogar das grundlegendste Bedürfnis von allen, die Weitergabe der genetischen Anweisungen an die nächste Generation, wird an Spezialisten abgetreten – an Eizellen und Spermien.



**Abb. 1-2** In allen lebenden Zellen fließt die genetische Information von der DNA zur RNA (Transkription) und von der RNA zum Protein (Translation). Insgesamt bezeichnet man diese Prozesse als Genexpression.

### 1.1.2 Die grundlegende Chemie ist bei allen lebenden Zellen ähnlich

Trotz der außergewöhnlichen Vielfalt an Pflanzen und Tieren haben die Menschen schon von jeher erkannt, dass diese Organismen etwas gemeinsam haben – etwas, das sie berechtigt, Lebewesen genannt zu werden. Mit der Erfindung des Mikroskops wurde deutlich, dass Pflanzen und Tiere Ansammlungen von Zellen sind, dass Zellen auch als unabhängige Organismen existieren können und dass in der Regel jede Zelle für sich betrachtet lebt – in dem Sinn, dass sie wächst, sich vermehrt, Energie von einer Form in eine andere umwandelt, ihren Stoffwechsel reguliert, auf ihre Umwelt reagiert usw. Doch während es relativ leicht fiel, Leben zu erkennen, war es viel schwieriger zu sagen, in welcher Weise sich alle Lebewesen ähneln. Lehrbücher mussten sich damit zufrieden geben, Leben mithilfe abstrakter Begriffe wie Wachstum und Fortpflanzung zu definieren.

Die Entdeckungen der Biochemie und Molekularbiologie ließen dieses Problem auf höchst eindrucksvolle Weise verschwinden. Auch wenn sie bei äußerer Betrachtung unendlich verschieden erscheinen, sind sich alle Lebewesen im Inneren grundsätzlich ähnlich. Wir wissen, dass Zellen im Hinblick auf ihre Chemie für die meisten grundlegenden Funktionen die gleiche Maschinerie besitzen. Alle Zellen bestehen aus denselben Molekülsorten, die an denselben chemischen Reaktionstypen teilnehmen (s. Kapitel 2). Bei allen Lebewesen werden die genetischen Anweisungen (*Gene*) in DNA-Molekülen mit demselben chemischen Code gespeichert, im Wesentlichen von der gleichen chemischen Maschinerie ausgewertet und auf die gleiche Weise dupliziert, um es dem Organismus zu ermöglichen, sich fortzupflanzen. In jeder Zelle bestehen die langen DNA-Ketten aus den gleichen vier Bausteinen, den *Nukleotiden*. Sie sind wie Buchstaben eines Alphabets in unterschiedlichen Abfolgen hintereinander aufgereiht, um verschiedene Informationen zu speichern und weiterzugeben. In allen Zellen werden die in der DNA verschlüsselten Anweisungen in die chemisch verwandten, **RNA** genannten Polymere umgeschrieben oder *transkribiert* (Abb. 1–2). RNA-Moleküle haben verschiedene Funktionen, aber die wichtigste Gruppe dient als Boten-RNA (engl. *messenger RNA*, *mRNA*): Die in diesen RNA-Molekülen enthaltenden Botschaften werden dann wiederum in eine andere Art von Polymeren *translatiert*, die man *Proteine* nennt.

Proteine bestimmen das Verhalten einer Zelle, indem sie als Strukturelemente, chemische Katalysatoren, molekulare Motoren und vieles mehr dienen. Proteine werden aus *Aminosäuren* gebildet und alle Lebewesen verwenden zur Herstellung von Proteinen denselben Satz aus 20 Aminosäuren. Je nach Protein werden die Aminosäuren in unterschiedlicher Reihenfolge verknüpft. Die Aminosäureabfolge – oder Sequenz – verleiht den Proteinmolekülen ihre unverwechselbare dreidimensionale Struktur, oder *Konformation*, genauso wie verschiedene Buchstabenabfolgen unterschiedliche Wörter ergeben. Auf diese Weise wurde die gesamte Bandbreite an Lebewesen von der gleichen grundlegenden biochemischen Maschinerie hervorgebracht (Abb. 1–3). Eine ausführliche Erörterung der Struktur und Funktion von Proteinen, RNA und DNA erfolgt in den Kapiteln 4 bis 8.

Wenn Zellen die Grundeinheiten des Lebens sind, kann folglich nichts, was geringer als eine Zelle ist, wirklich lebendig genannt werden. Viren beispielsweise sind kompakte Einheiten genetischer Information – in Form von DNA oder RNA –, die in der Regel von Proteinen umhüllt ist. Sie können sich aber nicht aus eigener Leistung vermehren, sondern vervielfältigen sich, indem sie die Vermehrungsmaschinerie der Zellen, in die sie eindringen, parasitisch ausnutzen. Daher sind Viren sozusagen chemische Zombies – außerhalb ihrer Wirtszellen sind sie inaktiv, sobald sie jedoch Eintritt erhalten, können sie eine bösartige Herrschaft ausüben.



(A)



(B)



(C)



(D)

**Abb. 1-3** Alle lebenden Organismen sind aus Zellen aufgebaut. Ein Bakterium, ein Schmetterling, eine Rose und ein Delfin bestehen alle aus Zellen, deren grundlegende Chemie gleich ist und die nach denselben Grundprinzipien arbeiten. (A, mit freundlicher Genehmigung von Tony Brain und Science Photo Library; B, mit freundlicher Genehmigung von J. S. und E. J. Woolmer, Oxford Scientific Films; C, mit freundlicher Genehmigung der John Innes Foundation; D, mit freundlicher Genehmigung von Jonathan Gordon, IFAW.)

### 1.1.3 Alle heutigen Zellen stammen von derselben Urzelle ab

Eine Zelle vermehrt sich, indem sie zunächst ihre DNA verdoppelt und sich anschließend teilt. Dabei gibt sie an jede der beiden Tochterzellen eine Kopie der genetischen Anweisungen weiter, die in der DNA verschlüsselt sind. Das ist der Grund, weshalb in der Regel die Tochterzellen der Mutterzelle gleichen. Die Vervielfältigung läuft jedoch nicht immer perfekt ab und die Anweisungen werden hin und wieder durch *Mutationen* verfälscht, die die DNA verändern. Das ist der Grund, weshalb die Tochterzellen der Mutterzelle nicht immer genau gleichen.

Prinzipiell können Mutationen drei mögliche Auswirkungen haben: (1) Die Veränderung hat negative Auswirkungen, d. h. die Organismen sind weniger gut in der Lage zu überleben und sich zu vermehren. (2) Die Veränderungen wirken positiv, d. h. die Organismen sind besser in der Lage zu überleben und sich zu vermehren, oder (3) die Veränderungen verhalten sich neutral, d. h. die Organismen sind genetisch zwar verschieden, aber genauso lebensfähig. Der Kampf ums Überleben eliminiert Erstere, begünstigt die Zweiten und toleriert die Dritten. Die Gene der nächsten Generation werden die Gene der Überlebenden sein. Geschlechtliche Fortpflanzung, bei der letztendlich zwei generative Zellen derselben Art miteinander verschmelzen und ihre DNA vereinigen, macht das Abstammungsmuster komplizierter. Die genetischen Karten werden hierbei gemischt und in neuen Kombinationen, die wieder auf ihren Überlebenswert getestet werden, an die nächste Generation weitergegeben.

Dieses einfache Prinzip von Veränderung und Selektion, das wiederholt auf Millionen von Generationen von Zellen einwirkte, ist die Grundlage der **Evolution**. In ihrem Verlauf kommt es allmählich zu einer immer besseren Anpassung der Organismen an ihre Umwelt. Die Evolution liefert eine verblüffende, aber zwingende Erklärung dafür, weshalb sich die heutigen Zellen so stark in ihren grund-

#### Frage 1.2

Mutationen sind Fehler in der DNA, die die genetische Information der vorherigen Generation verändern. Man stelle sich eine Schuhfabrik vor. Würden Sie erwarten, dass ein Fehler, d. h. eine unbeabsichtigte Veränderung, beim Kopieren der Schuhform zur Herstellung von besseren Schuhen führt? Begründen Sie Ihre Antwort.



legenden Eigenschaften ähneln: Sie haben ihre genetischen Anweisungen alle von derselben Vorläuferzelle geerbt. Diese Urzelle existierte schätzungsweise vor 3,5 bis 3,8 Milliarden Jahren und enthielt vermutlich den Prototyp der universellen Maschinerie des Lebens, das heute auf der Erde vorkommt. Die weitere Entwicklung, geprägt durch Mutation und Selektion, führte schließlich zu einer Fülle von Lebensformen, die alle Lebensräume eroberten und das Potential der Maschinerie in einer grenzenlosen Vielfalt ausschöpften.

### 1.1.4 Gene liefern die Anweisungen für die Gestalt, die Funktion und das komplexe Verhalten von Zellen

Das **Genom** einer Zelle – d. h. die gesamte Bibliothek genetischer Information, die in ihrer DNA gespeichert ist – bildet ein genetisches Programm, das die Zelle anleitet, wie sie zu funktionieren hat. Das gilt natürlich ebenso für die Hunderte verschiedener Zelltypen von Pflanzen und Tieren, die sehr unterschiedlich sein können, wie wir in Kapitel 20 erörtern werden. Fett-, Haut-, Knochen- und Nervenzellen sind so verschieden, wie es Zellen nur sein können. Trotzdem gehen alle diese *differenzierten Zelltypen* während der Embryonalentwicklung aus einer einzigen befruchteten Eizelle hervor, und alle enthalten identische DNA-Kopien. Ihre unterschiedlichen Eigenschaften beruhen darauf, dass die jeweiligen Zellen ihre genetischen Anweisungen auf verschiedene Weise nutzen. Unterschiedliche Zellen *exprimieren* unterschiedliche Gene, d. h. je nachdem, welche Signale sie und ihre Vorläuferzellen aus ihrer Umgebung empfangen haben, schalten sie die Herstellung von bestimmten Proteinen ein und die von anderen aus.

Die DNA ist also nicht einfach ein Einkaufszettel, der auflistet, welche Moleküle jede Zelle haben muss, und eine Zelle ist nicht einfach eine Ansammlung aller Gegenstände auf dem Zettel. In Abhängigkeit von ihrer Umgebung und ihrer Vorgeschichte kann jede Zelle verschiedene biologische Aufgaben ausführen, indem sie die in ihrer DNA verschlüsselte Information selektiv benutzt, um ihre Aktivitäten zu steuern. Später in diesem Buch werden wir im Einzelnen sehen, wie die DNA sowohl die Zellbestandteile bestimmt als auch die Regeln festlegt, wann und wo diese Bestandteile hergestellt werden.



#### Frage 1.3

Sie haben sich ein ehrgeiziges Forschungsprojekt vorgenommen: die Erzeugung von Leben im Reagenzglas. Sie kochen in einer Flasche eine reichhaltige Mischung aus Hefeextrakt und Aminosäuren zusammen mit den lebensnotwendigen anorganischen Salzen auf. Dann versiegeln Sie die Flasche und lassen sie abkühlen. Nach mehreren Monaten ist die Flüssigkeit noch genauso klar wie vorher, und es sind keinerlei Anzeichen von Leben erkennbar. Ein Freund meint, dass es ein Fehler war, den Versuch unter Luftabschluss durchzuführen, da ja die meisten Lebewesen Sauerstoff benötigen. Sie wiederholen das Experiment und lassen die Flasche diesmal offen. Zu Ihrer großen Freude wird die Flüssigkeit nach einigen Tagen trüb, und unter dem Mikroskop erkennen Sie wunderschöne kleine Zellen, die eindeutig wachsen und sich teilen. Beweist dieser Versuch, dass Sie es geschafft haben, eine neue Lebensform zu erzeugen? Wie könnten Sie das Experiment neu gestalten, sodass zwar Luft in die Flasche gelangen kann, aber trotzdem die Möglichkeit ausgeschlossen wird, dass eine Kontamination die Erklärung für Ihre Ergebnisse ist? (Tipp: Eine Antwort liefern die Experimente von Louis Pasteur.)

## 1.2 Zellen unter dem Mikroskop

Wir verfügen heute über eine Reihe von Techniken, mit denen wir die Prinzipien entschlüsseln können, die der Struktur und Aktivität von Zellen zugrunde liegen. In den Anfängen der Zellbiologie gab es diese Hilfsmittel noch nicht. Die ersten Zellbiologen begannen, indem sie sich Gewebe und Zellen einfach nur anschauten. Dann brachen oder schnitten sie sie auf und versuchten, ihr Inneres zu erforschen. Was sie sahen, war für sie völlig verwirrend: ein Haufen winziger, kaum sichtbarer Objekte, deren Bedeutung für die Eigenschaften eines Lebewesens wie ein unergründliches Geheimnis erschien. Dennoch war diese Art der visuellen Untersuchung der erste Schritt in der Erforschung der Biologie von Zellen und bleibt auch bei weiteren Untersuchungen der Zellbiologie unentbehrlich.

Zellen sind im Allgemeinen sehr klein – zu klein, um sie mit bloßem Auge erkennen zu können. Die Erfindung des **Mikroskops** im 17. Jahrhundert ermöglichte zum ersten Mal die Beobachtung von Zellen, und für mehr als 250 Jahre verdankte man diesem Instrument alles, was über Zellen bekannt war. *Lichtmikroskope*, bei denen die Proben mit sichtbarem Licht angestrahlt werden, gehören nach wie vor zur Grundausrüstung der Zellbiologen.

Obwohl sich die heutigen Geräte durch viele technisch ausgefeilte Verbesserungen auszeichnen, begrenzen die Eigenschaften des sichtbaren Lichts den Feinheitsgrad der Strukturen, die sich mit einem Lichtmikroskop erkennen lassen. *Elektronenmikroskope*, die in den 30er Jahren des vorigen Jahrhunderts erfunden

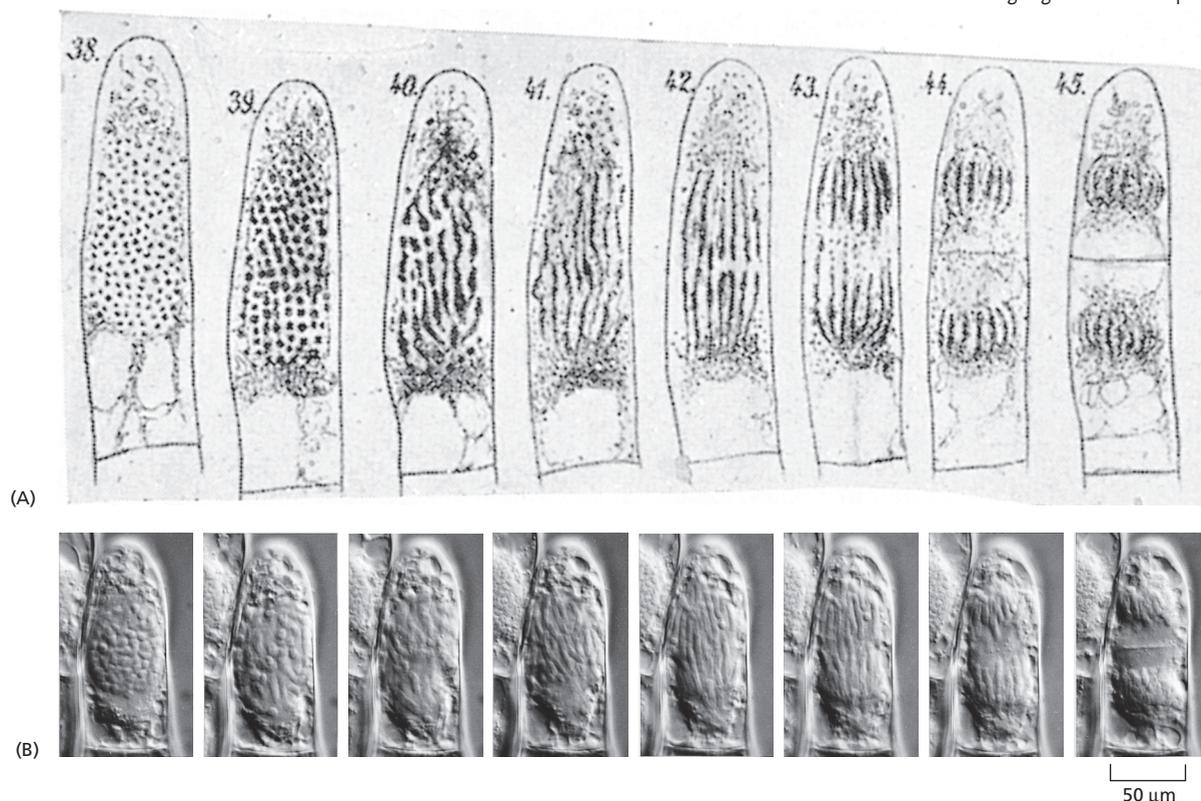
wurden, überschreiten diese Grenze, indem sie als Beleuchtungsquelle Elektronen- statt Lichtstrahlen verwenden. Sie erweitern unsere Fähigkeit zur Beobachtung der Feinstrukturen von Zellen erheblich und machen sogar einige der größeren Moleküle in Zellen einzeln erkennbar. **Tafel 1-1** gibt eine Übersicht über die Mikroskopiearten, die zur Untersuchung von Zellen eingesetzt werden.

### 1.2.1 Die Erfindung des Lichtmikroskops führte zur Entdeckung von Zellen

Die Entwicklung des Lichtmikroskops hing von den Fortschritten bei der Herstellung von Glaslinsen ab. Im 17. Jahrhundert waren die Linsen so gut, dass man bereits einfache Mikroskope aus ihnen anfertigen konnte. Robert Hooke untersuchte ein Stückchen Kork mit einem solchen Gerät und berichtete 1665 der Royal Society of London, dass der Kork aus vielen kleinen Kammern bestünde, die er als „Zellen“ bezeichnete. Der Name „Zelle“ blieb erhalten, obwohl es sich bei den von Hooke beschriebenen Strukturen nur um die Wände abgestorbener Pflanzenzellen handelte. Etwas später waren Hooke und sein holländischer Zeitgenosse Antoni van Leeuwenhoek dann in der Lage, auch lebende Zellen zu untersuchen. Dadurch offenbarten sie eine vorher unsichtbare Welt, in der es von frei beweglichen, mikroskopisch kleinen Organismen nur so wimmelte.

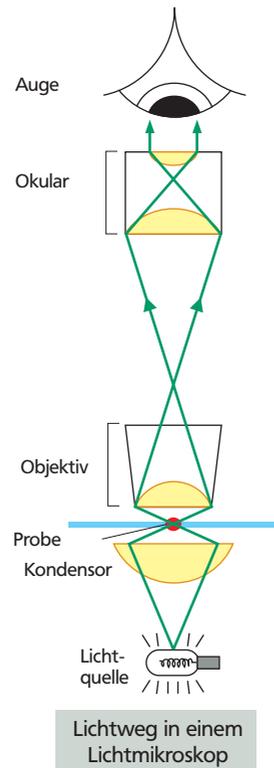
Fast 200 Jahre lang blieb das Lichtmikroskop ein exotisches Instrument, dessen Gebrauch einigen wenigen wohlhabenden Personen vorbehalten war. Erst im 19. Jahrhundert wurde es weit verbreitet zur Beobachtung von Zellen eingesetzt. Das Aufkommen der Zellbiologie als eigenständige Wissenschaft war ein allmählicher Prozess, bei dem viele Personen mitwirkten. Ihre offizielle Geburtsstunde kennzeichnen nach allgemeiner Ansicht die Publikationen des Botanikers Matthias Schleiden 1838 und des Zoologen Theodor Schwann 1839 über die Ergebnisse von systematischen Untersuchungen an Pflanzen- bzw. Tiergeweben mit dem Lichtmikroskop. Die Studien von Schleiden und Schwann zeigten, dass Zellen die universellen Bausteine aller lebenden Gewebe sind. Durch diese und andere mikroskopische Untersuchungen im 19. Jahrhundert erkannte man langsam, dass lebende Zellen ausschließlich durch Teilung bereits existierender Zellen entstehen (**Abb. 1-4**). Dieser Grundsatz, den man manchmal als *Zelltheorie* des

**Abb. 1-4** Neue Zellen bilden sich durch Teilung bereits vorhandener Zellen. (A) 1880 zeichnete Eduard Strasburger eine lebende Pflanzenzelle (eine Haarzelle einer *Tradescantia*-Blüte), deren Teilung in zwei Tochterzellen er über einen Zeitraum von 2,5 Stunden beobachtet hatte. (B) Eine vergleichbare lebende Zelle, deren Teilungsphasen kürzlich durch ein modernes Lichtmikroskop fotografiert wurden. (B, mit freundlicher Genehmigung von Peter Hepler.)



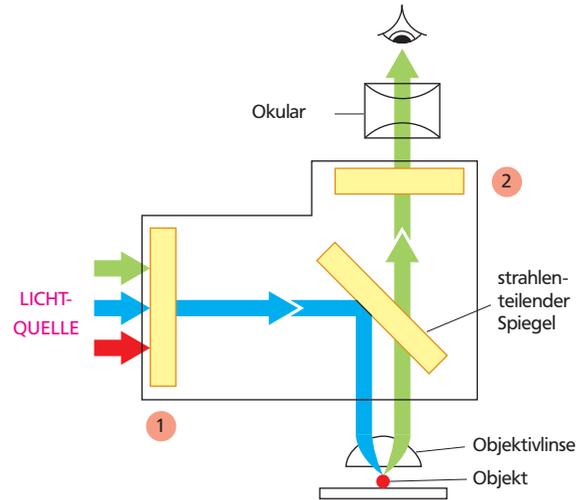


## DAS LICHTMIKROSKOP



Mit einem Lichtmikroskop kann man Zellen um das Tausendfache vergrößern und Details bis zu einer Größe von  $0,2 \mu\text{m}$  auflösen (diese Grenze wird durch die Wellennatur des Lichts bestimmt und nicht durch die Qualität der Linsen). Drei Dinge sind nötig, um Zellen unter einem Lichtmikroskop betrachten zu können: (1) Die Linsen im Kondensator müssen helles Licht auf die Probe fokussieren. (2) Die Probe muss sorgfältig vorbereitet werden, damit das Licht durch sie hindurchtreten kann. (3) Die Linsen von Objektiv und Okular müssen so angeordnet sein, dass im Auge ein scharfes Bild der Probe entsteht.

## FLUORESCENZMIKROSKOPIE



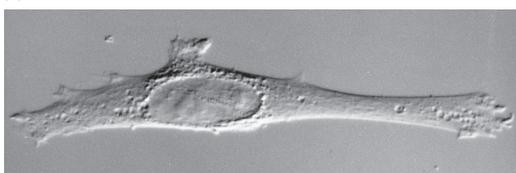
Zellen können auch mit fluoreszierenden Farbstoffen angefärbt werden, die man mit einem *Fluoreszenzmikroskop* erkennen kann. Es gleicht einem gewöhnlichen Lichtmikroskop, jedoch tritt das Licht zunächst durch zwei Filtersysteme. Das erste (1) filtert das Licht, bevor es die Probe erreicht, und lässt nur Wellenlängen hindurch, die den Fluoreszenzfarbstoff anregen. Das zweite Filtersystem (2) verhindert dagegen den Durchtritt dieser Wellenlängen und lässt nur solche passieren, die der Farbstoff beim Fluoreszieren emittiert. Gefärbte Objekte erscheinen unter dem Fluoreszenzmikroskop in leuchtenden Farben vor einem schwarzen Hintergrund.



(A)



(B)



(C)

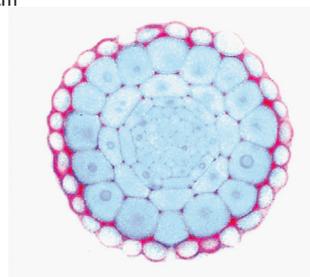
## BEOBACHTUNG LEBENDER ZELLEN

Drei Abbildungen derselben ungefärbten Tierzelle (Fibroblast) in Kultur: (A) Ansicht bei direkt durchtretendem Licht (Hellfeldoptik), (B) Betrachtung mit Phasenkontrastoptik und (C) mit Interferenzkontrastoptik. Die beiden letzten Systeme beruhen darauf, dass Licht durch Zellregionen mit verschiedenen Brechungsindizes auf unterschiedliche Weise hindurchtritt. Alle drei Bilder kann man mit demselben Mikroskop erhalten, indem man einfach die optischen Bestandteile austauscht.

50  $\mu\text{m}$

## FIXIERTE PROBEN

Die meisten Gewebe sind weder ausreichend klein noch durchscheinend genug, um sie direkt unter dem Mikroskop betrachten zu können. Deshalb werden sie normalerweise vorher chemisch fixiert und in sehr dünne Scheiben – *Dünnschnitte* genannt – geschnitten, die man auf einen Objektträger legt und anschließend färbt, um die unterschiedlichen Zellbestandteile sichtbar zu machen. Hier ist ein gefärbter Dünnschnitt der Wurzelspitze einer Pflanze gezeit (D). (Mit freundlicher Genehmigung von Catherine Kidner.)

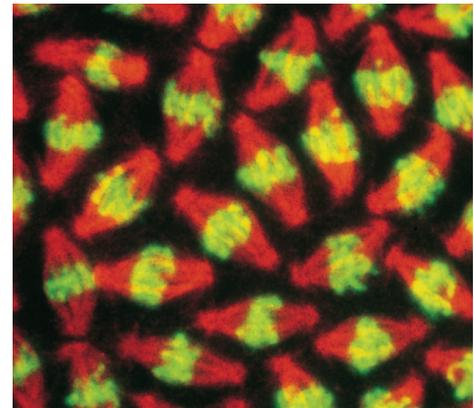


(D)

50  $\mu\text{m}$

## FLUORESZIERENDE SONDEN

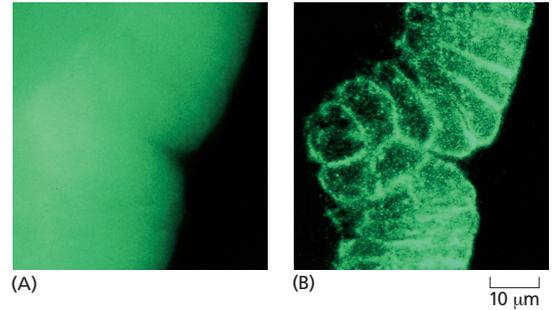
Sich teilende Zellkerne eines Fliegenembryos, beobachtet mit einem Fluoreszenzmikroskop nach Anfärbung mit spezifischen Fluoreszenzfarbstoffen.



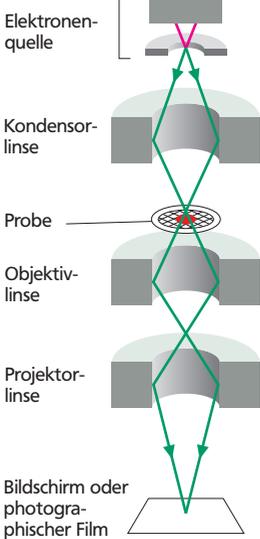
Fluoreszenzfarbstoffen absorbieren Licht einer bestimmten Wellenlänge und emittieren Licht einer anderen, längeren Wellenlänge. Einige dieser Farbstoffe binden spezifisch an bestimmte Zellmoleküle und können daher ihren Aufenthaltsort anzeigen, wenn man angefärbte Zellen mit einem Fluoreszenzmikroskop untersucht. Ein Beispiel ist der hier gezeigte Farbstoff für DNA (*grün*). Andere Farbstoffe können an Antikörpermoleküle gekoppelt werden. Solche markierten Antikörper dienen als hochspezifische und vielseitig verwendbare Färbereagenzien, die selektiv an bestimmte Makromoleküle binden und auf diese Weise ihre Verteilung in der Zelle sichtbar machen. Im gezeigten Beispiel wurde ein Mikrotubulinprotein der Mitosespindel mit einem fluoreszierenden Antikörper *rot* gefärbt. (Mit freundlicher Genehmigung von William Sullivan.)

## KONFOKALE MIKROSKOPIE

Ein konfokales Mikroskop ist ein spezielles Fluoreszenzmikroskop, das durch Abtasten der Probe mit einem Laserstrahl ein Bild aufbaut. Der Laserstrahl wird auf einen Punkt in einer bestimmten Tiefe innerhalb der Probe fokussiert, und eine Lochblende im Detektor berücksichtigt für das Bild nur Fluoreszenzstrahlung, die von diesem Fokussierungspunkt emittiert wird. Indem der Laserstrahl die Probe abtastet, entsteht ein scharfes zweidimensionales Bild der Fokussierungsebene – ein *optischer Schnitt*. Durch eine Abfolge optischer Schnitte in verschiedenen Tiefen kann man schließlich ein dreidimensionales Bild konstruieren. Hier ist ein intakter Insektenembryo dargestellt, der mit einer fluoreszierenden Sonde für das Protein Aktin angefärbt wurde. (A) Ein konventionelles Fluoreszenzmikroskop erzeugt wegen der fluoreszierenden Strukturen, die über und unter der Fokussierungsebene vorhanden sind, ein verschwommenes Bild. (B) Ein konfokales Mikroskop liefert dagegen einen scharfen optischen Schnitt durch die Zellen des Embryos. (Mit freundlicher Genehmigung von Richard Warr; Peter Shaw.)



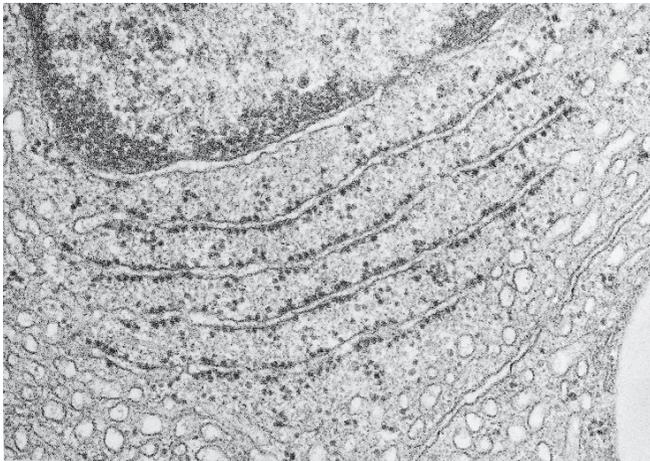
## TRANSMISSIONS-ELEKTRONEN-MIKROSKOPIE



Mit freundlicher Genehmigung Philips Electron Optics und mit Erlaubnis von FEI Co.

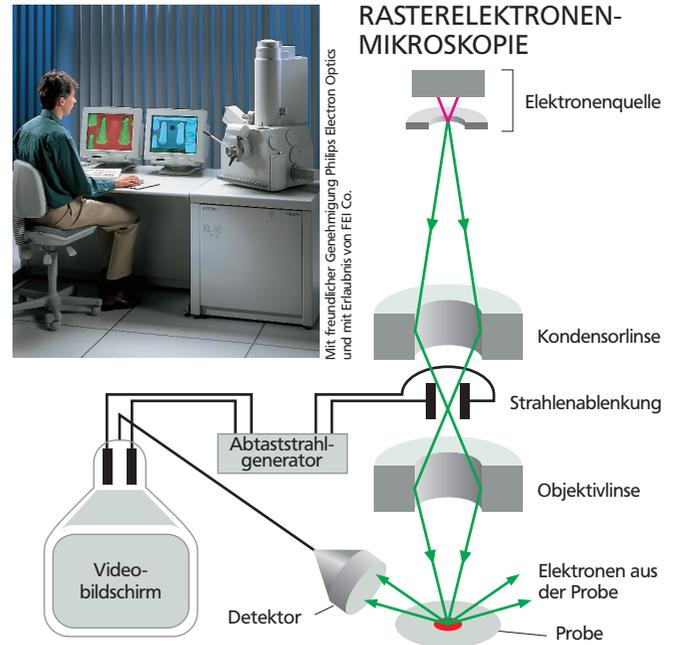


Die elektronenmikroskopische Aufnahme *unten* zeigt einen kleinen Ausschnitt einer Zelle in einem Stück Hodengewebe. Das Gewebe wurde chemisch fixiert, in Kunststoff eingebettet und in Ultradünnschnitte geschnitten, die dann mit Uran- und Bleisalzen gefärbt wurden. (Mit freundlicher Genehmigung von Daniel S. Friend.)

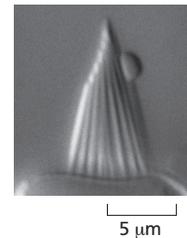
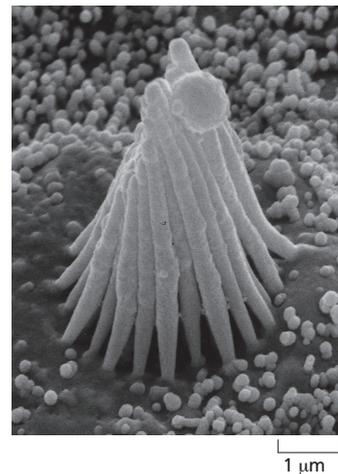


Ein Transmissionselektronenmikroskop (TEM) ähnelt im Prinzip einem Lichtmikroskop – jedoch benutzt es statt Licht einen Elektronenstrahl und statt Glaslinsen Magnetspulen, um den Strahl zu fokussieren. Die Probe wird in ein Vakuum eingebracht und muss sehr dünn sein. Kontrast erzeugt man durch elektronendichte Schwermetalle, die örtlich Elektronen absorbieren oder streuen und sie somit aus dem Strahl entfernen, wenn er durch die Probe tritt. Mit einem TEM lässt sich eine Vergrößerung von bis zu einer Million erreichen und eine Auflösung von bis zu 2 nm bei biologischen Proben.

## RASTERELEKTRONEN-MIKROSKOPIE



Bei einem Rasterelektronenmikroskop (REM) tastet ein Elektronenstrahl die mit einem sehr dünnen Schwermetallfilm überzogene Probe ab. Er wird durch elektromagnetische Spulen, die bei einem Elektronenmikroskop die Funktion von Linsen übernehmen, auf die Probe fokussiert. Während der Strahl die Probenoberfläche Punkt für Punkt bombardiert, misst ein Detektor die Menge an gestreuten oder emittierten Elektronen und erstellt anhand der Intensitätsunterschiede an den verschiedenen Punkten der Probe ein Bild auf einem Videoschirm. Das Mikroskop erzeugt eindrucksvolle Bilder von dreidimensionalen Objekten mit großer Tiefenschärfe und kann je nach Instrument Details zwischen 3 nm und 20 nm auflösen.



Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von Stereocilien, die aus einer Haarzelle im Innenohr herausragen (*links*). Zum Vergleich *oben* die gleiche Struktur, wie sie durch ein Lichtmikroskop im Bereich seiner Auflösungsgrenze gesehen wird. (Mit freundlicher Genehmigung von James Hudspeth.)

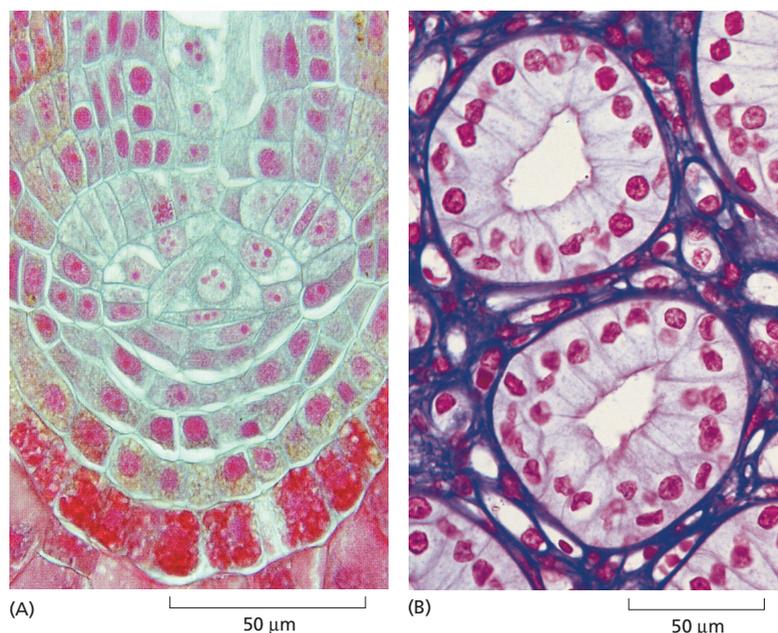
Lebens bezeichnet hat, war zunächst heftig umstritten. Er bedeutete ja, dass Lebewesen nicht spontan, sondern nur aus bereits vorhandenen Organismen entstehen können. Dieser Sachverhalt wurde durch die eindrucksvollen Experimente von Louis Pasteur in den 1860er Jahren endgültig bestätigt.

Das Prinzip, dass Zellen nur aus bereits existierenden Zellen hervorgehen und ihre Eigenschaften von ihnen erben, liegt der gesamten Biologie zugrunde und gibt ihr eine einzigartige Note: In der Biologie sind Fragen zur Gegenwart unausweichlich mit Fragen zur Vergangenheit verknüpft. Um zu verstehen, warum sich heutige Zellen und Organismen so verhalten, wie sie es tun, müssen wir ihre Vorgeschichte kennenlernen – den gesamten Weg zurück bis zu den nebulösen Ursprüngen der ersten Zellen auf der Erde. Darwins Evolutionstheorie, die 1859 veröffentlicht wurde, lieferte die Schlüsselerkenntnisse, die diese Vorgeschichte begreifbar machten. Sie zeigt, wie durch zufällige Variation und natürliche Auslese Organismen entstehen, die neue Eigenschaften aufweisen und an neue Lebensweisen bzw. Umweltbedingungen angepasst sind. Sie erklärt somit, wie sich die Vielfalt innerhalb der Lebewesen entwickeln konnte, die alle von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen. In Kombination mit der Zelltheorie ergibt sich daraus ein Bild des Lebens – von seinen Anfängen bis heute – als ein riesiger Stammbaum einzelner Zellen. Dem Thema Evolution werden wir immer wieder begegnen, obwohl sich dieses Buch natürlich hauptsächlich damit beschäftigt, wie heutige Zellen arbeiten.

### 1.2.2 Zellen, Organellen und sogar Moleküle können im Mikroskop betrachtet werden

Wenn man einen sehr dünnen Schnitt eines pflanzlichen oder tierischen Gewebes unter ein Lichtmikroskop legt, erkennt man, dass sich das Gewebe aus vielen Tausend kleinen Zellen zusammensetzt. Sie sind entweder dicht gepackt oder durch ein dichtes Material, das man *extrazelluläre Matrix* nennt, voneinander getrennt (Abb. 1–5). Die extrazelluläre Matrix besteht häufig aus Proteinfasern, die in ein Polysaccharidgel eingelagert sind. Typischerweise hat eine Zelle einen Durchmesser von ungefähr 5 bis 20  $\mu\text{m}$  (Abb. 1–6). Hat man sorgfältig darauf geachtet, dass geeignete Bedingungen für die Probe herrschen, lassen sich in den Zellen des Gewebeschnitts Lebenszeichen erkennen: In ihrem Inneren bewegen sich Partikel

**Abb. 1-5 Zellen bilden in Pflanzen und Tieren Gewebe.** (A) Zellen in der Wurzelspitze eines Farns. Die Zellkerne sind *rot* gefärbt und die dünnen Zellwände *blau*. (B) Zellen in den Urin sammelnden Kanälchen der Niere. Jeder Gang erscheint in diesem Querschnitt als ein Ring aus dicht gepackten Zellen mit Zellkernen (*rot* gefärbt). Der Ring wird von extrazellulärer Matrix (*violett* gefärbt) umgeben. (A, mit freundlicher Genehmigung von James Mauseh; B, aus P. R. Wheeler et al., *Functional Histology*, 2. Aufl., Churchill Livingstone, Edinburgh, 1987. Mit Erlaubnis von Elsevier.)

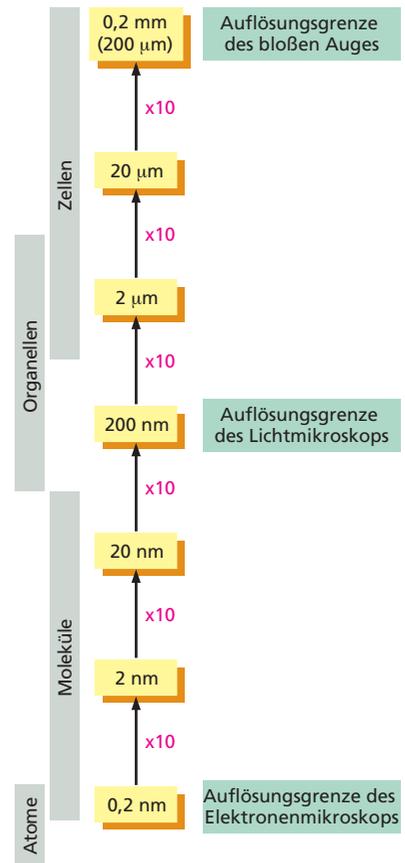


**Abb. 1-6 Was können wir sehen?** Das Schema zeigt die Ausmaße von Zellen und ihren Bestandteilen sowie die Längeneinheiten, in denen sie gemessen werden.

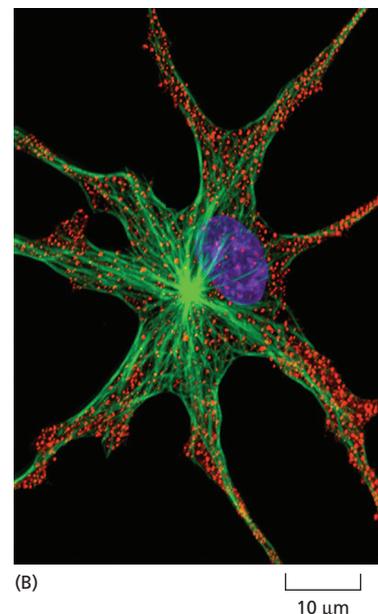
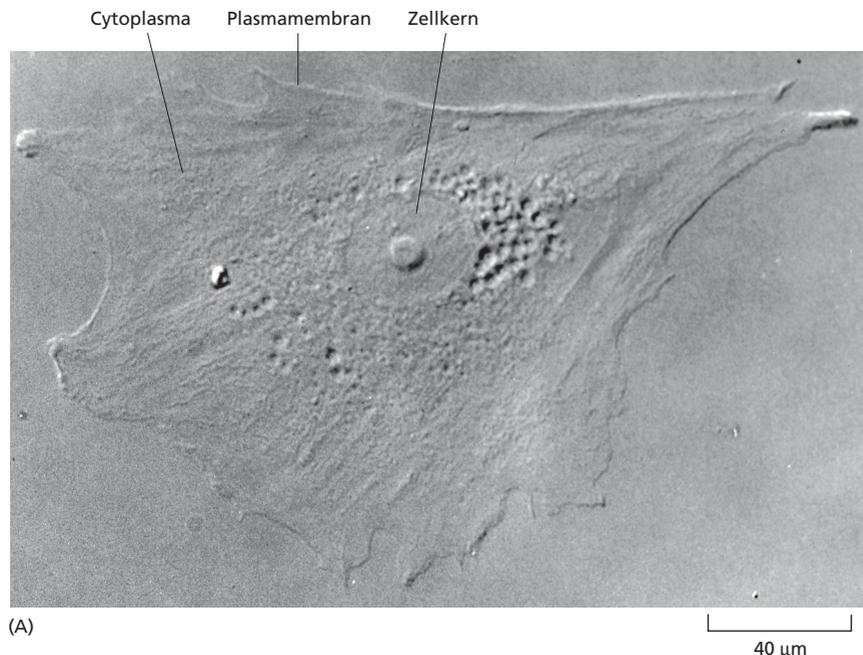
hin und her, und bei geduldiger Beobachtung kann man vielleicht sogar dabei zusehen, wie eine Zelle langsam ihre Gestalt verändert und sich teilt (s. *Abb. 1-4* sowie die Zeitrafferaufnahmen von der Zellteilung in einem Frosch-Embryo in *Abb. 1-1*).

Es ist schwierig, die inneren Strukturen einer Zelle zu erkennen – nicht nur wegen ihrer Kleinheit, sondern auch, weil sie durchsichtig und meist farblos sind. Dieses Problem lässt sich beheben, wenn man Zellen mit Substanzen behandelt, die bestimmte Bestandteile unterschiedlich anfärben (s. *Abb. 1-5*). Zur besseren Darstellung kann man auch ausnutzen, dass sich verschiedene Zellkomponenten geringfügig in ihren Brechungsindizes unterscheiden. Es passiert das Gleiche wie bei Glas und Wasser, die ebenfalls verschiedene Brechungsindizes besitzen: Lichtstrahlen, die von einem Medium ins andere treten, werden abgelenkt. Mithilfe ausgefeilter optischer Techniken lassen sich selbst kleine Differenzen deutlich machen, und die resultierenden Bilder können durch elektronische Bearbeitung noch weiter verbessert werden (s. *Tafel 1-1*).

Bei einer solchen Betrachtung offenbart sich die charakteristische Anatomie der Zelle (*Abb. 1-7*). Sie besitzt eine scharfe Begrenzung, die auf eine umhüllende Membran hindeutet. In der Mitte sticht ein großer runder Körper hervor, der *Zellkern* (Nukleus). Er ist in das *Cytoplasma* eingebettet. Diese durchsichtige Substanz füllt auch den übrigen Innenraum der Zelle aus und scheint auf den ersten Blick ein Wirrwarr aus verschiedenen winzigen Objekten zu sein. Mit einem guten Lichtmikroskop kann man im Cytoplasma einzelne Bestandteile voneinander unterscheiden und bestimmen (*Abb. 1-7B*). Strukturen, die kleiner als  $0,2\ \mu\text{m}$  sind – das entspricht ungefähr der halben Wellenlänge von sichtbarem Licht – können jedoch nicht mehr aufgelöst werden. Zwei Punkte, die dichter als  $0,2\ \mu\text{m}$  zusammen liegen, sind nicht unterscheidbar und erscheinen als einzelner Fleck.



$$\begin{aligned}
 1\ \text{m} &= 10^3\ \text{mm} \\
 &= 10^6\ \mu\text{m} \\
 &= 10^9\ \text{nm}
 \end{aligned}$$



**Abb. 1-7 Unter dem Lichtmikroskop kann man die inneren Strukturen einer lebenden Zelle betrachten.** (A) Eine in Gewebekultur wachsende menschliche Hautzelle. Im Interferenz-Kontrast erkennt man Fasern und Organellen – insbesondere den Zellkern. (B) Eine Pigmentzelle eines Frosches, die mit Fluoreszenzfarbstoffen angefärbt ist und unter einem

konfokalen Mikroskop betrachtet wurde (siehe *Tafel 1-1*). Der Zellkern ist *blau*, Pigmentgranula sind *rot*, und die Mikrotubuli (eine Klasse von Filamenten im Cytoplasma, aufgebaut aus Proteinen) sind *grün*. (A, mit freundlicher Genehmigung von Casey Cunningham; B, mit freundlicher Genehmigung von Steve Rogers und Imaging Technology Group.)

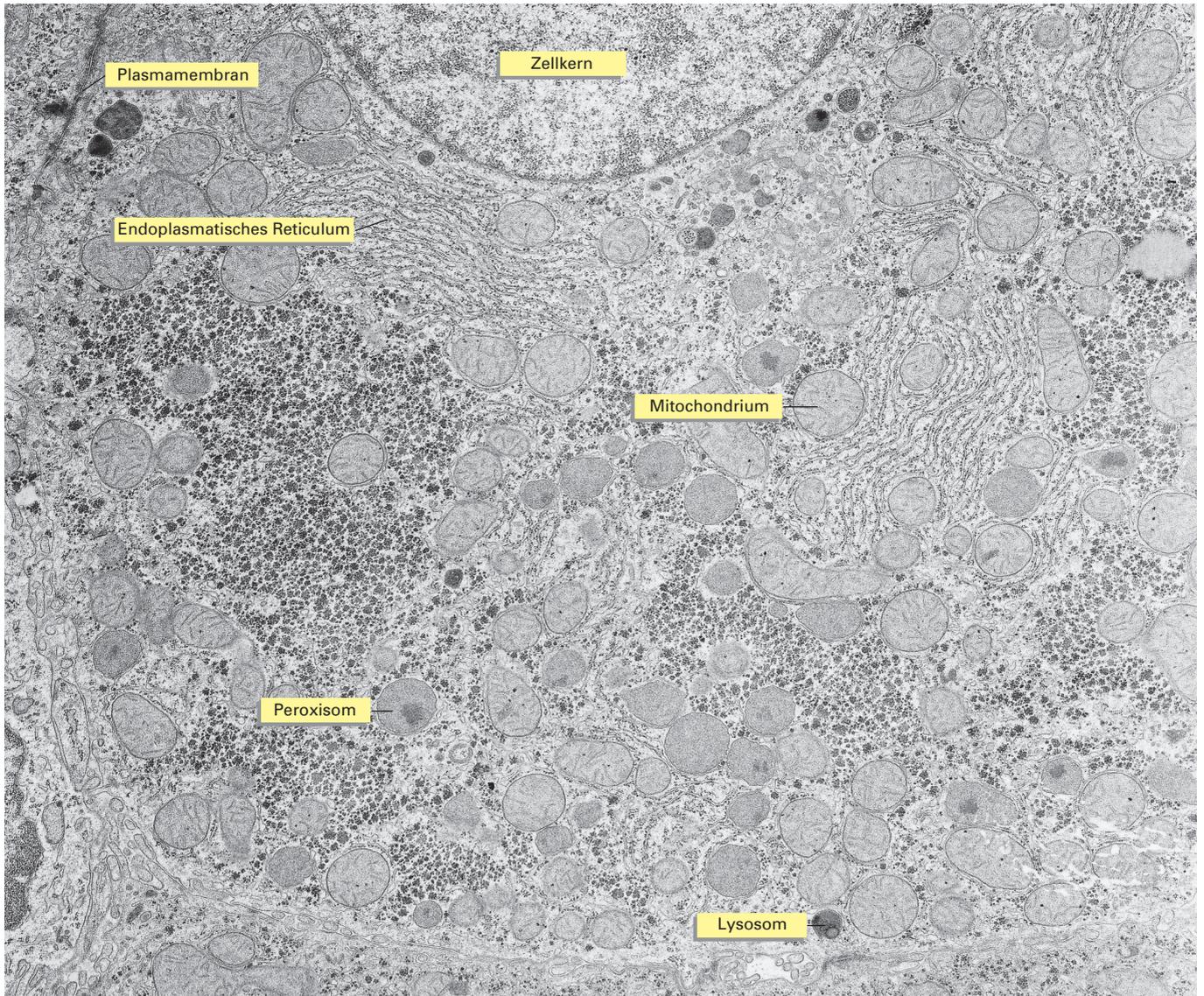
In den letzten Jahren sind neue Arten von Fluoreszenzmikroskopen entwickelt worden, die hochentwickelte Methoden der Beleuchtung und der Bildanalyse nutzen. Dadurch wurde es möglich, Details noch schärfer zu erkennen. Für die stärkste Vergrößerung und die beste Auflösung benötigt man jedoch ein Elektronenmikroskop, mit dem noch Details in der Größenordnung von einigen **Nanometern** (nm) sichtbar werden (s. [Abb. 1–6](#)). Die Elektronenmikroskopie erfordert allerdings eine umfangreiche Vorbereitung der Zellproben. Bereits für die Lichtmikroskopie muss ein Gewebe normalerweise *fixiert* werden, d. h. es wird durch Behandlung mit einem chemischen Agens konserviert und anschließend durch *Einbettung* in ein festes Wachs oder Harz in seiner Struktur stabilisiert. Dann wird es in dünne Scheiben *geschnitten* und *gefärbt*. Für die Elektronenmikroskopie sind ähnliche Verfahren notwendig, jedoch müssen die Schnitte wesentlich dünner sein, und es ist unmöglich, mit dieser Technik lebende Zellen zu beobachten. Da die Untersuchung im Elektronenmikroskop unter Hochvakuum stattfindet, müssen die Präparate wasserfrei sein.

Betrachtet man dünne Schnitte im Elektronenmikroskop, löst sich ein Großteil des Wirrwarrs an Zellbestandteilen zu hoch aufgelösten *Organellen* auf – einzelne, erkennbare Strukturen, die sich unter dem Lichtmikroskop nur verschwommen abzeichnen. Man sieht eine zarte Membran, die ungefähr 5 nm dick ist und die Zelle umhüllt. Ähnliche Membranen begrenzen viele der Organellen im Zellinneren ([Abb. 1–8A](#)). Die Außenmembran heißt *Plasmamembran*, und die Membranen, die die Organellen umgeben, nennt man *innere Membranen*. Mit einem Elektronenmikroskop kann man sogar einige der großen Moleküle, die in Zellen vorkommen, erkennen ([Abb. 1–8C](#)).

Zur Betrachtung von Gewebedünnschnitten verwendet man ein *Transmissions-Elektronenmikroskop*. Es ähnelt im Prinzip einem Lichtmikroskop, jedoch leitet es statt Licht einen Elektronenstrahl durch die Probe. Um Oberflächendetails von Zellen und anderen Strukturen zu untersuchen, benutzt man dagegen ein *Raster-Elektronenmikroskop* (s. [Tafel 1–1](#)). Die Elektronenmikroskopie ermöglicht es Biologen, die Struktur biologischer Membranen zu erkennen, obwohl sie nur zwei (große) Moleküle dick sind (s. [Kapitel 11](#)). Doch selbst mit den besten Elektronenmikroskopen kann man nicht die einzelnen Atome sehen, aus denen diese Moleküle aufgebaut sind ([Abb. 1–9](#)).

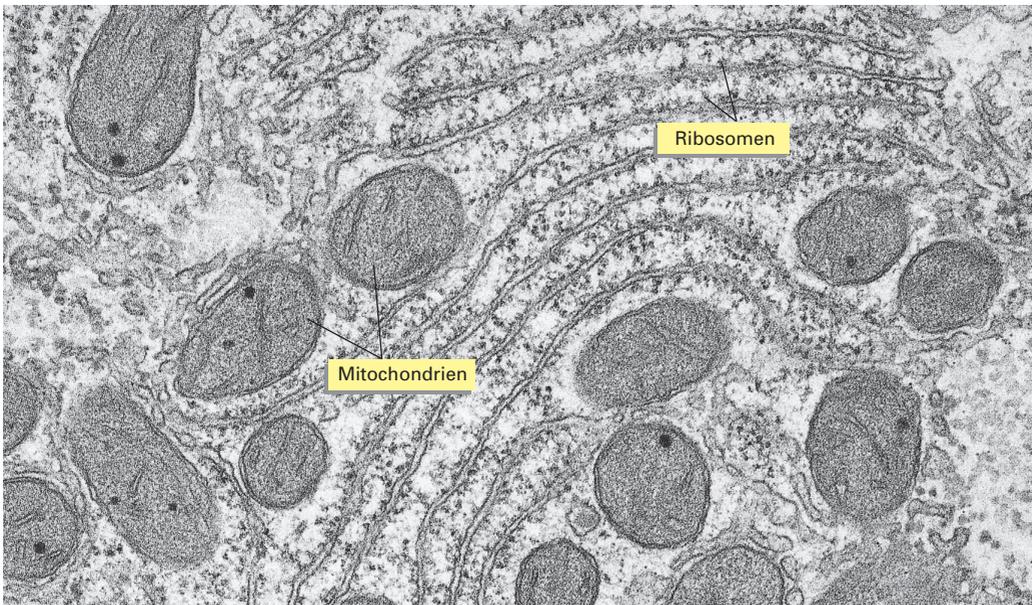
Das Mikroskop ist nicht das einzige Werkzeug, das moderne Biologen zur Untersuchung der Details von Zellbestandteilen verwenden. Mit Techniken wie der Röntgenkristallographie kann man beispielsweise die dreidimensionale Struktur von Proteinmolekülen bestimmen (s. [Kapitel 4](#)). Wir werden noch weitere Methoden zur Erforschung der inneren Arbeitsweise von Zellen erläutern, wenn sie im Buch vorkommen.

**Abb. 1-8** Mit dem Transmissions-Elektronenmikroskop kann man die Feinstruktur einer Zelle betrachten. (A) Der Dünnschnitt einer Leberzelle zeigt zahlreiche Einzelheiten, insbesondere eine Reihe von Zellbestandteilen, die wir später in diesem Kapitel erörtern werden. Man kann sie anhand ihrer Größe und Form identifizieren. (B) Ein kleiner Ausschnitt des Cytoplasmas bei etwas stärkerer Vergrößerung. Die kleinsten noch deutlich sichtbaren Strukturen sind die Ribosomen. Jedes von ihnen ist aus 80 bis 90 großen Einzelmolekülen aufgebaut. (C) Teil eines langen, fadenförmigen DNA-Moleküls, das aus einer Zelle präpariert und im Elektronenmikroskop betrachtet wurde. (A und B, mit freundlicher Genehmigung von Daniel S. Friend; C, mit freundlicher Genehmigung von Mei Lie Wong.)



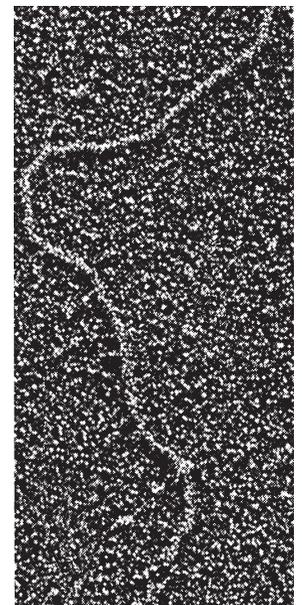
(A)

2  $\mu$ m



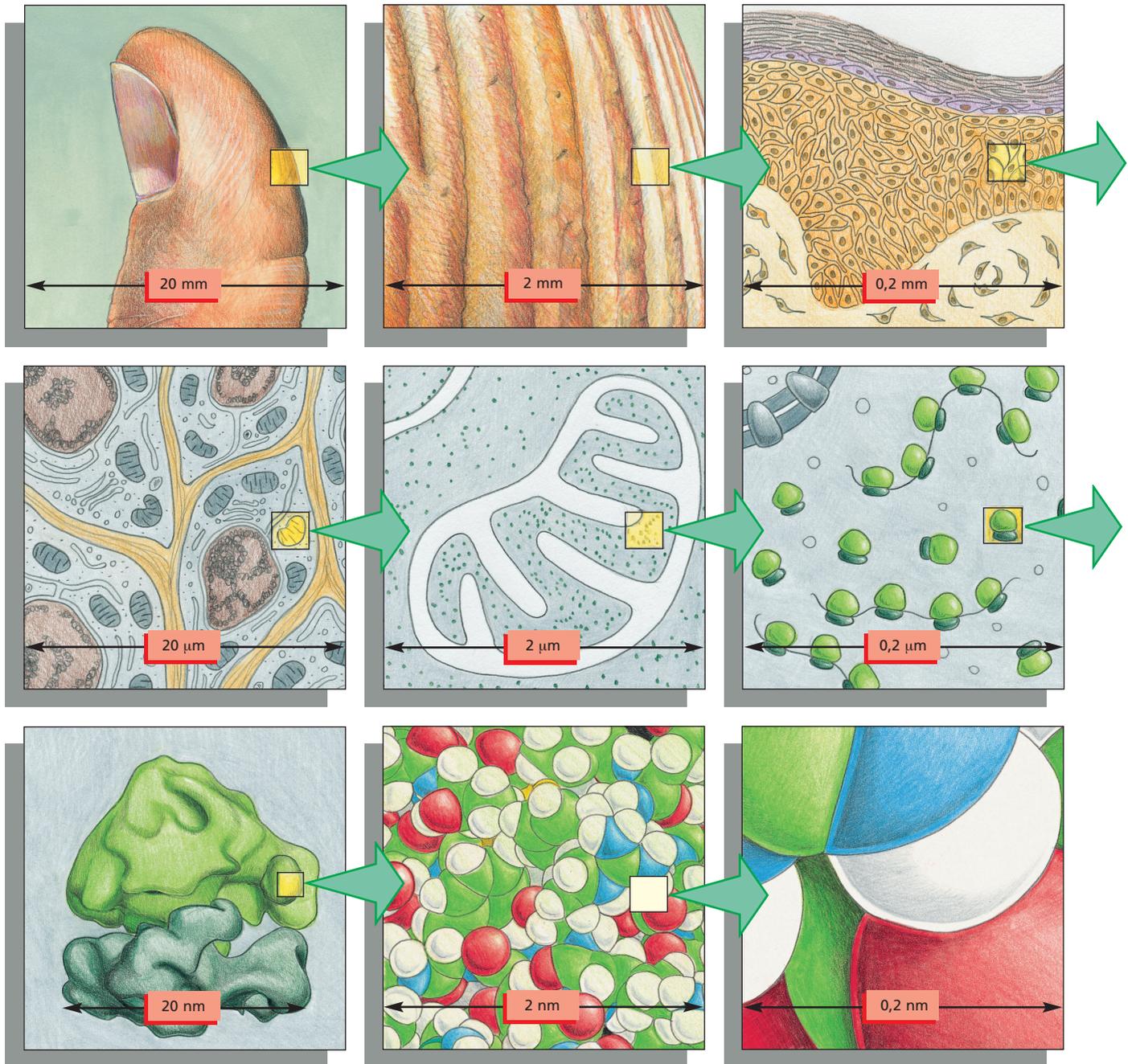
(B)

2  $\mu$ m



(C)

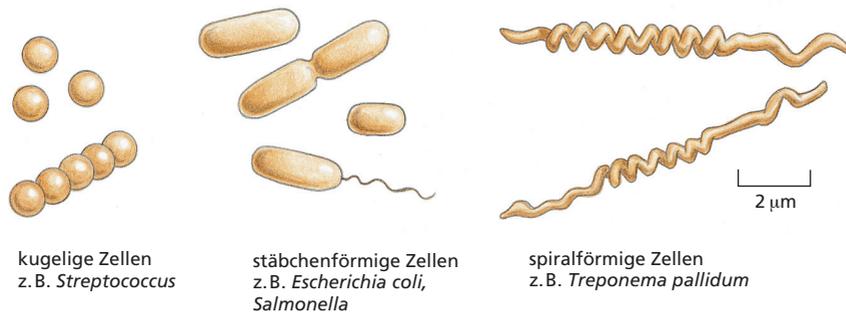
50 nm



**Abb. 1-9** Wie groß ist eine Zelle, und wie groß sind ihre Bestandteile? Diese Zeichnung gibt ein Gefühl für den Maßstab zwischen lebenden Zellen und Atomen. Jedes Feld zeigt ein Bild, das dann um den Faktor 10 vergrößert wird – in der erdachten Abfolge von einem Daumen zur Haut, zu Hautzellen, zu einem Mitochondrium, zu einem Ribosom und schließlich zu einer Ansammlung von Atomen, die einen Teil eines der vielen Proteine in unserem Körper bilden. Molekulare Strukturdetails, wie in den letzten beiden Feldern gezeigt, liegen jenseits des Auflösungsvermögens eines Elektronenmikroskops.

### 1.3 Die Prokaryotenzelle

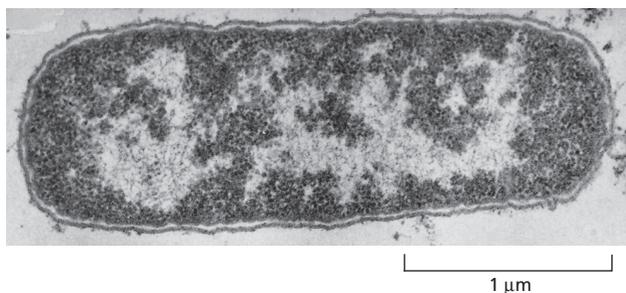
Von allen Zelltypen, die man mit dem Mikroskop erkennen kann, sind *Bakterien* am einfachsten gebaut und kommen einer auf das Nötigste beschränkten Lebensform am nächsten. Sie besitzen keine Organellen, nicht einmal einen Zellkern zur Aufbewahrung der DNA. Das Vorhandensein oder Fehlen eines Zellkerns ist das Kriterium für eine einfache, aber grundlegende Klassifizierung aller Lebewesen. Organismen, deren Zellen einen Zellkern besitzen, heißen **Eukaryoten** (von griech. *eu* = gut, wahrhaftig und *karyon* = Kern). Organismen, deren Zellen keinen Zellkern haben, heißen **Prokaryoten** (von griech. *pro* = vor). Häufig werden die Begriffe „Prokaryot“ und „Bakterium“ gleichbedeutend verwendet, wir werden jedoch sehen, dass zu den Prokaryoten auch eine Organismengruppe gehört, die



**Abb. 1-10** Bakterien treten in verschiedenen Formen und Größen auf. Maßstabsgerechte Zeichnung von typischen kugeligen, stäbchenförmigen und spiralförmigen Bakterien. Die gezeigten spiralförmigen Zellen sind die Erreger, die Syphilis verursachen.

*Archaeobakterien*, die mit den Bakterien so weit entfernt verwandt ist, dass man ihr einen eigenen Namen gegeben hat.

Prokaryoten sind im Allgemeinen kugelig, stäbchenförmig oder spiralförmig. Außerdem sind sie klein und üblicherweise nur wenige Mikrometer lang, obwohl es einige „Riesen“ gibt, die 100-mal größer sind (Abb. 1–10). Häufig besitzen sie eine robuste Schutzhülle, die Zellwand. Sie umgibt die Plasmamembran, die ein einziges Kompartiment einschließt, das das Cytoplasma und die DNA enthält. Im Elektronenmikroskop erscheint das Zellinnere als eine unterschiedlich strukturierte Matrix ohne geordneten Aufbau (Abb. 1–11). Bakterienzellen vermehren sich schnell, indem sie sich zweiteilen. Unter optimalen Bedingungen, wenn reichlich Nahrung vorhanden ist, kann sich eine Prokaryotenzelle in nur 20 Minuten verdoppeln. Durch wiederholte Teilungen kann ein einziges Bakterium somit in weniger als 11 Stunden 8 Milliarden Nachkommen hervorbringen, eine Zahl, die ungefähr der gesamten Anzahl der zurzeit auf der Erde lebenden Menschen entspricht. Dank ihrer großen Anzahl, ihrer enormen Vermehrungsgeschwindigkeit und ihrer Fähigkeit, Bruchstücke genetischen Materials in einem der Sexualität ähnlichen Prozess auszutauschen, können Populationen von Prokaryotenzellen sich rasch weiterentwickeln. Dabei können sie schnell die Fähigkeit zur Nutzung einer neuen Nahrungsquelle erlangen oder resistent gegen ein toxisches Antibiotikum werden.



**Abb. 1-11** Das Bakterium *Escherichia coli* (*E. coli*) ist das am besten verstandene Lebewesen. Hier ist die elektronenmikroskopische Aufnahme eines Längsschnitts gezeigt. Die DNA der Zelle befindet sich in der hell gefärbten Region. (Mit freundlicher Genehmigung von E. Kellenberger.)

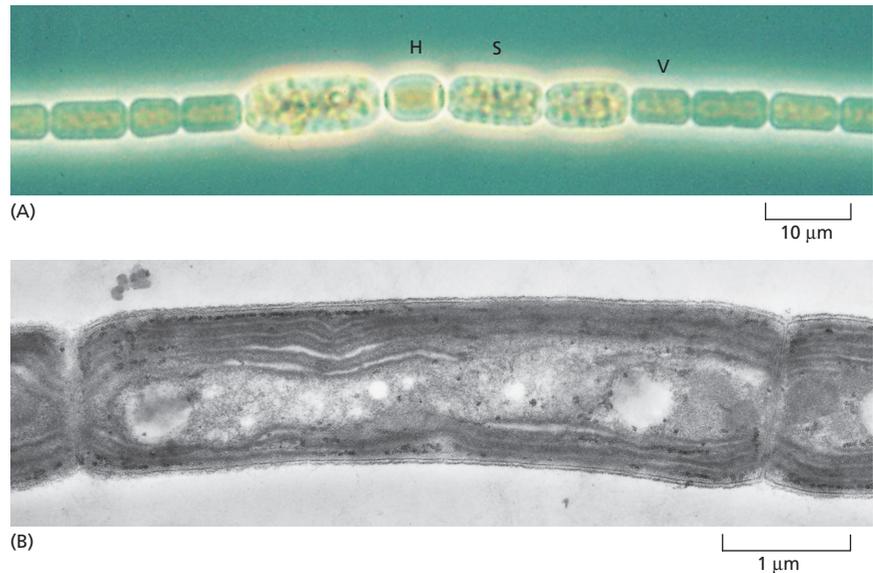
#### Frage 1.4

Ein Bakterium wiegt ungefähr  $10^{-12}$  g und kann sich alle 20 Minuten teilen. Wie lange dauert es, wenn eine einzelne Bakterienzelle beginnt, sich mit dieser Geschwindigkeit zu teilen, bis die Masse der Bakterien der Masse der Erde ( $6 \times 10^{24}$  kg) entspricht? Stellen Sie Ihr Ergebnis der Tatsache gegenüber, dass Bakterien bereits seit mindestens 3,5 Milliarden Jahren auf der Erde existieren und sich teilen. Erklären Sie das scheinbare Paradoxon. (Die Anzahl der Zellen  $N$  in einer Kultur zur Zeit  $t$  wird durch die Gleichung  $N = N_0 \times 2^{t/G}$  beschrieben, wobei  $N_0$  die Anzahl der Zellen zum Zeitpunkt Null und  $G$  die Generationsdauer ist.)

### 1.3.1 Prokaryoten sind die vielseitigsten Organismen

Die meisten Prokaryoten leben als Einzelzellen, manche lagern sich jedoch auch zusammen und bilden Ketten, Haufen oder andere geordnete Verbände aus mehreren Zellen. Die Gestalt und Struktur von Prokaryoten mag einfach und beschränkt erscheinen, im Hinblick auf die Chemie sind sie allerdings die vielfältigste und einfallsreichste Gruppe aller Zellen. Sie besiedeln verschiedenste Lebensräume, von heißen vulkanischen Schlammtümpeln bis zum Inneren anderer Zellen, und ihre Anzahl übersteigt bei weitem die der anderen Organismen auf der Erde. Einige sind aerob, d. h. sie brauchen Sauerstoff, um Nahrungsmoleküle

**Abb. 1-12 Manche Bakterien betreiben Photosynthese.** (A) *Anabaena cylindrica* bildet lange Fäden, die aus vielen Zellen bestehen. Diese lichtmikroskopische Aufnahme zeigt spezialisierte Zellen, die entweder Stickstoff fixieren, d. h.  $N_2$  aus der Atmosphäre einfangen und in organische Moleküle einbauen (H) oder durch Photosynthese  $CO_2$  fixieren (V) oder zu widerstandsfähigen Sporen heranreifen können (S). (B) In der elektronenmikroskopischen Aufnahme von der verwandten Art *Phormidium laminosum* erkennt man die intrazellulären Membranen, an denen die Photosynthese stattfindet. Man beachte, dass auch einige Prokaryoten einfache Zellverbände mit Arbeitsteilung bilden können. (A, mit freundlicher Genehmigung von David Adams; B, mit freundlicher Genehmigung von D. P. Hill und C. J. Howe.)



**Abb. 1-13 Schwefelbakterien gewinnen ihre Energie aus  $H_2S$ .** *Beggiatoa*, ein Prokaryot, der in schwefelhaltigen Lebensräumen vorkommt, oxidiert zur Energiegewinnung  $H_2S$  und kann deshalb auch im Dunkeln Kohlenstoff fixieren. In dieser lichtmikroskopischen Aufnahme sind gelbe Schwefelablagerungen im Inneren der Zellen sichtbar. (Mit freundlicher Genehmigung von Ralph W. Wolfe.)

zu oxidieren. Andere sind dagegen strikt anaerob und sterben, sobald sie auch nur der geringsten Menge an Sauerstoff ausgesetzt werden. Wie wir später in diesem Kapitel sehen werden, haben sich die *Mitochondrien* – die Organellen, die in Eukaryotenzellen Energie erzeugen – wahrscheinlich aus aeroben Bakterien entwickelt, die dazu übergingen, in den anaeroben Vorläufern der heutigen Eukaryotenzellen zu leben. Demnach kann auch unser eigener auf Sauerstoff basierender Stoffwechsel als ein Produkt der Tätigkeit von Bakterienzellen betrachtet werden.

Nahezu jedes organische Material, von Holz bis zu Petroleum, kann von irgendeiner Bakterienart als Nahrung genutzt werden. Manche Prokaryoten sind sogar in der Lage, ausschließlich von anorganischen Substanzen zu leben. Sie gewinnen ihren Kohlenstoff aus dem  $CO_2$  der Atmosphäre, ihren Stickstoff aus atmosphärischem  $N_2$  und ihren Sauerstoff, Wasserstoff, Schwefel und Phosphor aus Luft, Wasser und anorganischen Mineralien. Einige dieser prokaryotischen Spezialisten betreiben wie Pflanzenzellen *Photosynthese* und beziehen die Energie aus dem Sonnenlicht (Abb. 1–12). Andere gewinnen Energie aus chemisch reaktiven anorganischen Substanzen, die in ihrer Umgebung vorhanden sind (Abb. 1–13). Solche Prokaryoten haben einen einzigartigen und grundlegenden Anteil an der Ökonomie des Lebens auf der Erde, denn andere Lebewesen hängen von den organischen Verbindungen ab, die diese Zellen aus anorganischen Stoffen bilden.

Zwar können auch Pflanzen Energie aus Sonnenlicht einfangen und Kohlenstoff aus atmosphärischem  $CO_2$  gewinnen, jedoch sind sie nicht in der Lage, ohne Hilfe von Bakterien  $N_2$  aus der Atmosphäre zu verwerten. In gewisser Hinsicht sind auch Pflanzen in Bezug auf ihre Photosynthese von Bakterien abhängig: es ist so gut wie sicher, dass die Organellen, die in der Pflanzenzelle Photosynthese durchführen – die *Chloroplasten* – von Bakterien abstammen, die Photosynthese betrieben haben und die jetzt im Cytoplasma der Pflanzenzelle eine neue Heimat gefunden haben.

### 1.3.2 Die Prokaryoten gliedern sich in zwei Domänen: Bakterien und Archaeen

Traditionell wurden alle Prokaryoten zu einer großen gemeinsamen Gruppe zusammengefasst. Molekularbiologische Untersuchungen zeigen jedoch, dass innerhalb der Prokaryoten eine Kluft besteht, die sie in zwei verschiedene *Domänen* gliedert: die **Bakterien** (auch *Eubakterien* genannt) und die **Archaeobakterien** (auch *Archaeen* genannt). Bemerkenswerterweise unterscheiden sich die Mitglie-

der dieser beiden Domänen auf molekularer Ebene genauso stark voneinander wie irgendein Prokaryot von einem Eukaryoten. Die meisten Prokaryoten, mit denen man im täglichen Leben zu tun hat – beispielsweise die Arten, die im Boden leben oder Krankheiten hervorrufen – gehören zu den Eubakterien. Archaeen kommen nicht nur in gewöhnlichen Lebensräumen vor, sondern auch in Umgebungen, die für die meisten anderen Zellen lebensfeindlich sind. So gibt es Arten, die in konzentriertem Salzwasser, in heißen sauren vulkanischen Quellen, in tiefen luftlosen marinen Sedimenten, in Klärschlamm oder in Bassins unter der gefrorenen Oberfläche der Antarktis leben. Andere siedeln im sauren, sauerstofffreien Milieu von Rindermägen, wo sie Cellulose abbauen und Methangas bilden. In vielen dieser Umgebungen herrschen ähnlich raue Bedingungen wie auf der frühen Erde, als sich die ersten Lebewesen entwickelt haben und die Atmosphäre noch nicht sauerstoffreich war.

## 1.4 Die Eukaryotenzelle

Im Allgemeinen sind Eukaryotenzellen größer und komplizierter als Eubakterien und Archaeen. Manche, beispielsweise Amöben und Hefen, leben als unabhängige Einzeller (Abb. 1–14) Die überwiegende Zahl der Eukaryoten sind allerdings Vielzeller, zu denen Pflanzen, Pilze und Tiere gehören.

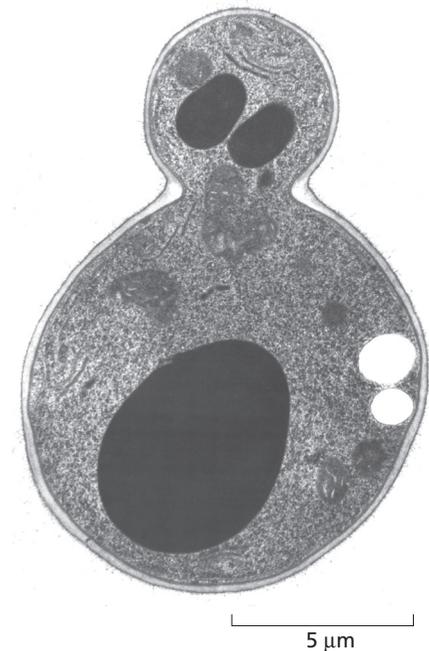
Definitionsgemäß besitzen Eukaryotenzellen immer einen Zellkern. Der Besitz eines Zellkerns geht allerdings Hand in Hand mit dem Besitz anderer Zellorganellen - subzelluläre Strukturen, die bestimmte Funktionen ausführen. Die meisten davon sind bei allen eukaryotischen Organismen vergleichsweise häufig. In diesem Abschnitt werden wir uns mit den wichtigsten Organellen von Eukaryotenzellen beschäftigen und näher auf ihre Funktionen eingehen.

### 1.4.1 Der Zellkern ist der Informationsspeicher der Zelle

Der **Zellkern** (Nukleus) ist gewöhnlich das markanteste Organell in einer Eukaryotenzelle (Abb. 1–15). Er wird von zwei konzentrischen Membranen, der *Kernhülle*, eingeschlossen. Der Zellkern enthält die DNA-Moleküle – äußerst lange Polymere, in denen die genetische Information des Organismus verschlüsselt ist. Wenn eine Zelle beginnt, sich in zwei Tochterzellen zu teilen, werden die riesigen DNA-Moleküle kompakter und unter dem Lichtmikroskop als einzelne **Chromosomen** sichtbar (Abb. 1–16). Auch Prokaryotenzellen verstauen ihre genetische Information in DNA. Ihnen fehlt der Zellkern folglich nicht, weil sie keine DNA besitzen, sondern weil sie sie nicht mit einer Kernhülle umgeben und damit vom übrigen Zellinhalt abtrennen.

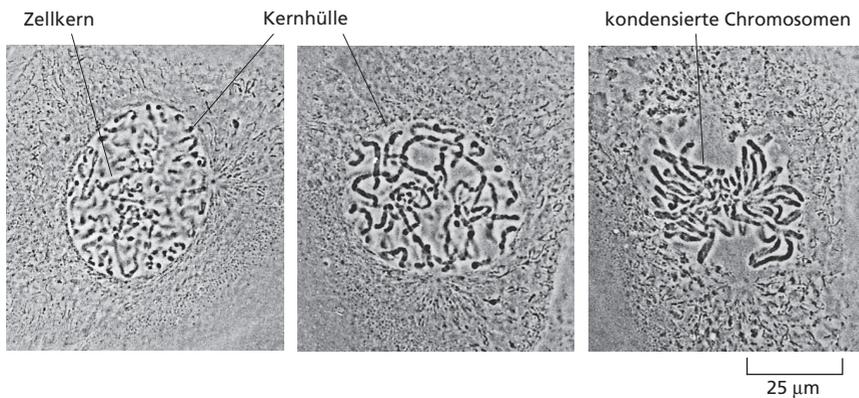
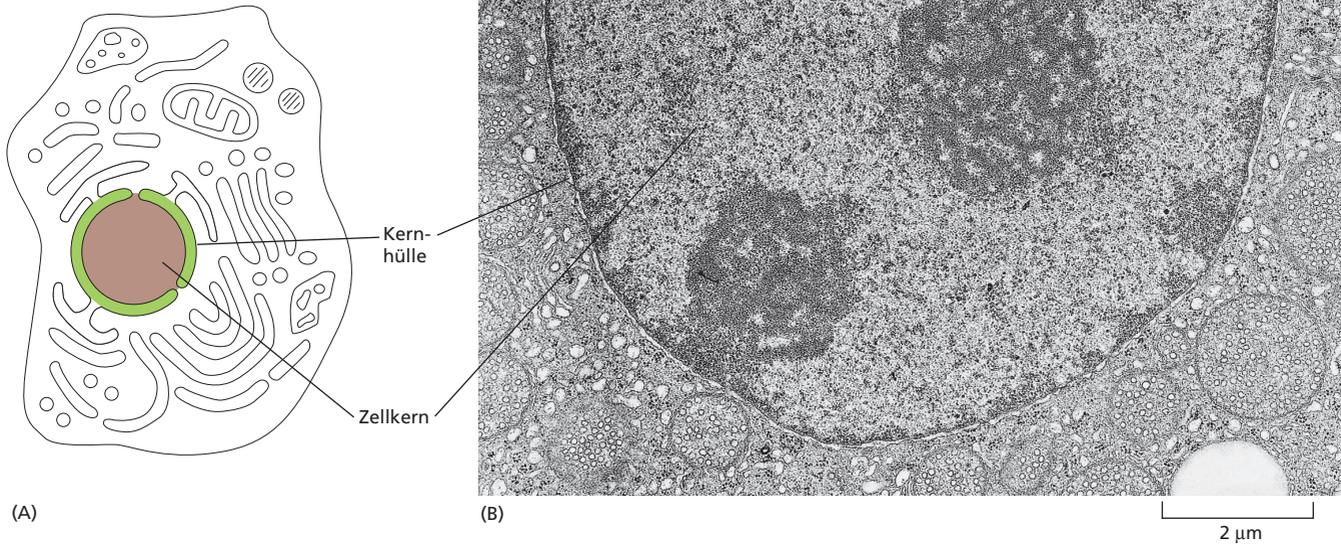
### 1.4.2 Mitochondrien erzeugen aus Nahrung nutzbare Energie für die Zelle

Zu den auffälligsten Organellen im Cytoplasma zählen die **Mitochondrien**, die in praktisch allen Eukaryotenzellen vorhanden sind (Abb. 1–17). Im Elektronenmikroskop fallen sie durch ihre charakteristische Struktur auf. Sie sind wurst- oder wurmartig geformt, ein bis mehrere Mikrometer lang und werden von zwei verschiedenen Membranen umhüllt, wobei die innere Membran den Innenraum des Organells mit vielen Falten durchzieht (Abb. 1–18). Mitochondrien enthalten ihre eigene DNA und vermehren sich durch Zweiteilung. In vielerlei Hinsicht ähneln sie Bakterien, und vermutlich stammen sie von einem Bakterium ab, das einst von einem Vorläufer der heutigen Eukaryotenzellen verschlungen wurde (Abb. 1–19). Dies führte offenbar zu einer *symbiotischen* Beziehung, bei der der

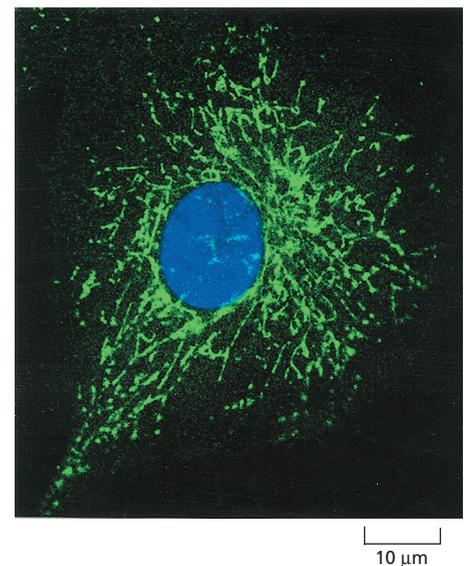


**Abb. 1-14 Hefen sind einfache frei lebende Eukaryoten.** Die in dieser lichtmikroskopischen Aufnahme gezeigte Zelle gehört zu derselben Spezies, *Saccharomyces cerevisiae*, die Teig aufgehen lässt und mit Malz versetzten Gerstensaft zu Bier macht. Sie vermehrt sich, indem sie eine Knospe bildet und sich dann asymmetrisch in eine große und eine kleine Tochterzelle teilt. Beide Zellen enthalten einen einzigen Zellkern (dunkel gefärbt). In der kleinen Tochterzelle ist der Zellkern jedoch in diesem besonderen Beispiel unregelmäßig geformt und wurde in der Schnittebene in zwei getrennte Regionen geschnitten. (Mit freundlicher Genehmigung von Natalia Gomez-Ospina.)

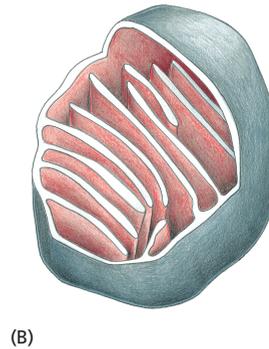
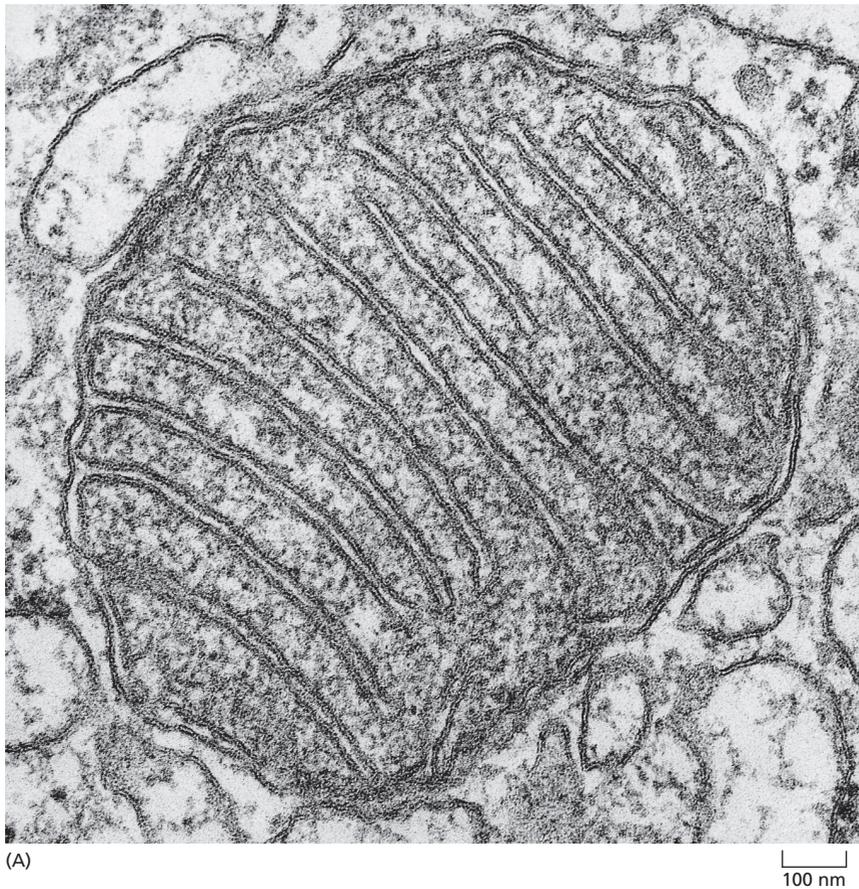
**Abb. 1-15** Der Zellkern enthält den Großteil der DNA einer eukaryotischen Zelle. (A) In dieser Schemazeichnung einer tierischen Zelle mit dem ausgedehnten System membranbegrenzter Organellen ist der Zellkern *braun*, die Kernhülle *grün* und das Cytoplasma (der Zellinhalt außer dem Kern) *weiß* dargestellt. (B) Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Zellkerns in einer Säugetierzelle. Einzelne Chromosomen sind nicht erkennbar, da die DNA in diesem Stadium des Zellwachstums zu feinen Fäden ausgebreitet ist. (B, mit freundlicher Genehmigung von Daniel S. Friend.)



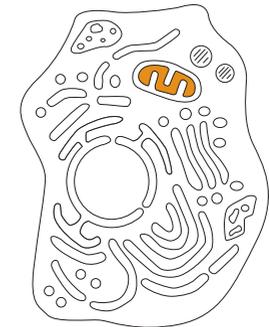
**Abb. 1-16** Kurz bevor eine Zelle sich teilt, werden ihre Chromosomen sichtbar. Wenn sich eine Zelle auf die Teilung vorbereitet, kondensiert ihre DNA zu fadenartigen Chromosomen, die man im Lichtmikroskop voneinander unterscheiden kann. Die Photographien zeigen drei aufeinanderfolgende Schritte dieses Vorgangs bei einer in Kultur gehaltenen Zelle aus einer Molchunge. (Mit freundlicher Genehmigung von Conly L. Rieder.)



**Abb. 1-17** Mitochondrien können eine variable Gestalt haben. In dieser lichtmikroskopischen Aufnahme einer in Kultur gehaltenen Säugetierzelle sind die Mitochondrien mit einem Fluoreszenzfarbstoff *grün* gefärbt und sehen wurmartig aus. Der Zellkern ist *blau* gefärbt. Mitochondrien sind die Kraftwerke der Zelle. Sie oxidieren Nahrungsmoleküle und produzieren so in fast allen Eukaryotenzellen nutzbare chemische Energie. (Mit freundlicher Genehmigung von Lan Bo Chen.)



(B)

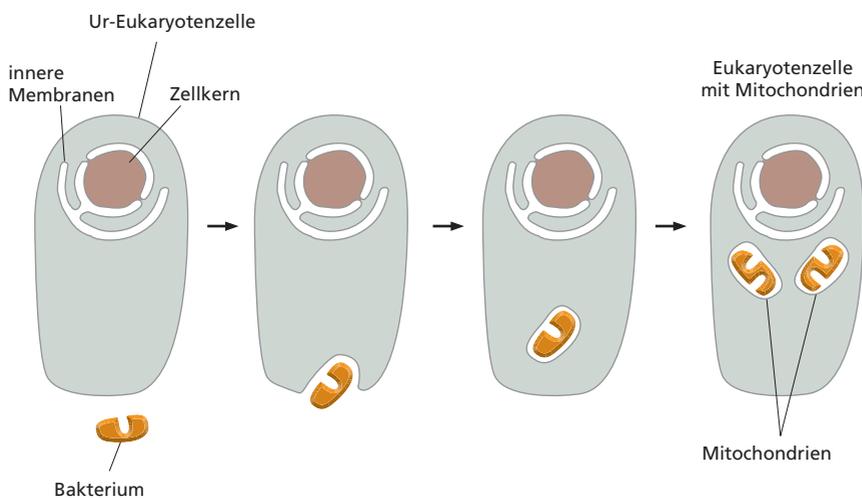


(C)

**Abb. 1-18 Mitochondrien besitzen eine charakteristische Struktur.** (A) Die elektronenmikroskopische Aufnahme eines Querschnitts durch ein Mitochondrium enthüllt die ausgedehnte Faltung der inneren Membran. (B) Diese dreidimensionale Darstellung der Anordnung der Mitochondrienmembranen zeigt die glatte äußere und die stark gefaltete innere Membran. Die innere Membran enthält die meisten Proteine, die an der Zellatmung mitwirken. Durch die starke Faltung wird die Oberfläche mit Komponenten für die Zellatmung wesentlich vergrößert. (C) Schema einer Zelle mit farbig gezeichnetem Mitochondrieninnenraum. (A, mit freundlicher Genehmigung von Daniel S. Friend.)

Wirtseukaryot und das aufgenommene Bakterium einander helfen, zu überleben und sich zu vermehren.

Mikroskopische Beobachtungen geben nur wenig Aufschluss über die Funktion von Mitochondrien. Sie wurde erst entschlüsselt, als man Zellen aufbrach und das entstandene Gemisch von Zelltrümmern abzentrifugierte. Dabei trennten sich die Organellen entsprechend ihrer Größe, Form und Dichte voneinander, sodass man sie isolieren und untersuchen konnte, welche chemischen Prozesse sie ausführen könnten. Diese Tests ergaben, dass sie chemische Energie für die Zelle erzeugen. Sie nutzen die Energie aus der Oxidation von Nahrungsmolekülen wie Zuckern, um *Adenosintri-phosphat* (ATP) zu produzieren. ATP ist der grundlegende chemische Kraftstoff, der die meisten Zellaktivitäten antreibt. Da die Mitochondrien wäh-



**Abb. 1-19 Mitochondrien haben sich höchstwahrscheinlich aus verschlungenen Bakterien entwickelt.** Es ist so gut wie sicher, dass Mitochondrien von Bakterien abstammen, die von einem Vorläufer der heutigen Eukaryotenzellen verschlungen wurden, in der Zelle überlebten und eine Symbiose mit ihr eingingen.

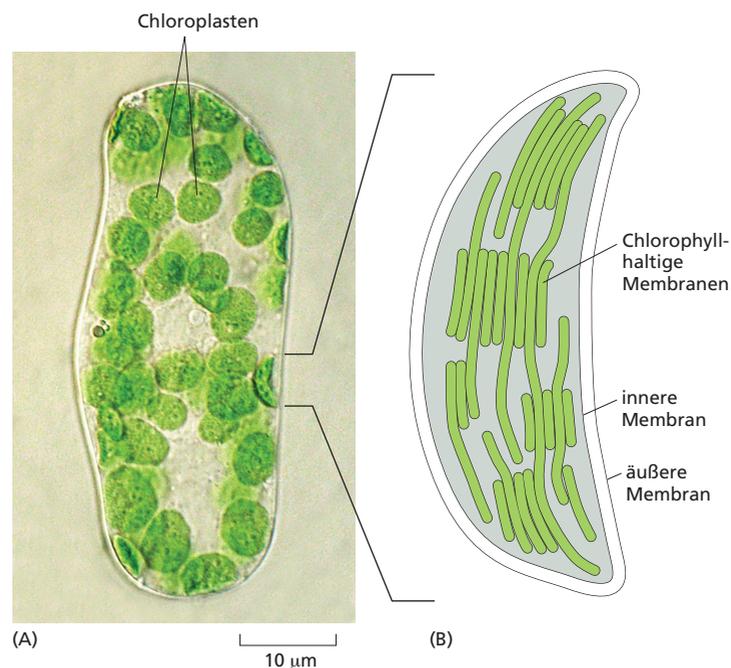
rend ihrer Tätigkeit Sauerstoff verbrauchen und Kohlendioxid freisetzen, bezeichnet man den Vorgang als *Zellatmung* – letztendlich also Atmen auf zellulärem Niveau. Die einzelnen Abläufe während der Zellatmung werden in Kapitel 14 ausführlicher besprochen.

Ohne Mitochondrien könnten Tiere, Pilze und Pflanzen ihre Nahrung nicht optimal verarbeiten, also nicht mithilfe von Sauerstoff die maximal mögliche Energiemenge aus den Nahrungsmitteln gewinnen. Statt eines lebenswichtigen Elements wäre Sauerstoff ein gefährliches Gift für sie, d. h. sie wären *anaerob*. Viele Prokaryoten sind anaerob. Es gibt aber auch einige wenige anaerobe Eukaryoten, wie zum Beispiel den Darmparasiten *Giardia*, die keine Mitochondrien besitzen und nur in sauerstoffarmer Umgebung leben.

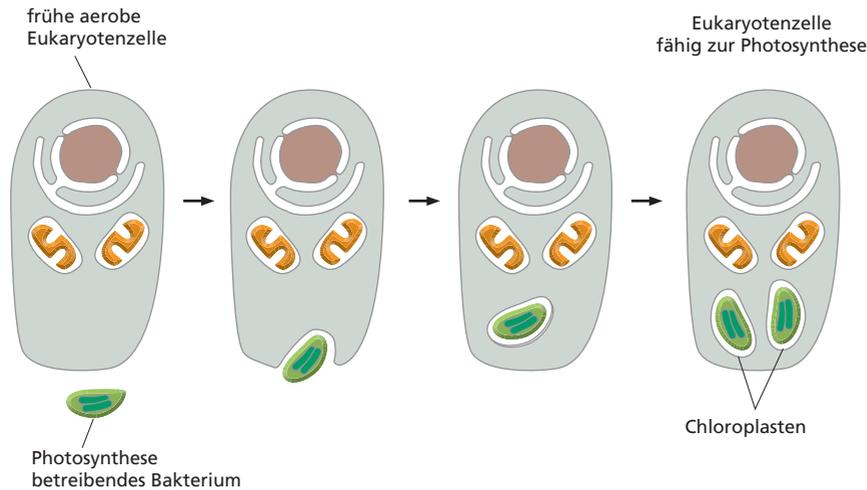
### 1.4.3 Chloroplasten fangen Energie aus Sonnenlicht ein

**Chloroplasten** sind große grüne Organellen, die ausschließlich in Pflanzen- und Algenzellen vorkommen, niemals jedoch bei Tieren oder Pilzen. Sie sind noch komplizierter aufgebaut als Mitochondrien. Zusätzlich zu den zwei Membranen, die sie umgeben, besitzen Chloroplasten in ihrem Innenraum stapelweise angeordnete Membranen, die das grüne Pigment *Chlorophyll* enthalten (Abb. 1–20). Hält man eine Pflanze im Dunkeln, verblasst ihre grüne Farbe allmählich und nach Zurückstellen ins Licht kehrt sie wieder. Dies legt nahe, dass für die besondere Beziehung von Pflanzen und Algen zum Licht die Chloroplasten und das in ihnen enthaltene Chlorophyll entscheidend sind. Worin aber besteht diese besondere Beziehung?

Sowohl Tiere als auch Pflanzen benötigen Energie, um zu leben, zu wachsen und sich zu vermehren. Tiere können nur die chemische Energie nutzen, die sie aus ihrer Nahrung – also den Produkten anderer Lebewesen – beziehen. Dagegen sind Pflanzen in der Lage, ihre Energie direkt aus dem Sonnenlicht zu gewinnen, und die Chloroplasten sind die Organellen, die sie dazu befähigen. Für das Leben auf der Erde haben Chloroplasten eine noch wichtigere Aufgabe als Mitochondrien: Sie führen die Photosynthese durch, d. h. sie fangen mithilfe von Chlorophyll die Energie des Sonnenlichts ein und verwenden sie zur Herstellung energiereicher Zuckermoleküle. Bei diesem Vorgang setzen sie als Neben-



**Abb. 1-20 Chloroplasten fangen in Pflanzenzellen Energie aus Sonnenlicht ein.** (A) Eine einzelne Zelle, die aus einem Blatt einer Blütenpflanze isoliert wurde und die bei Betrachtung durch ein Lichtmikroskop viele grüne Chloroplasten erkennen lässt. (B) Die Zeichnung von einem der Chloroplasten zeigt das stark gefaltete System der inneren Membranen, die die grünen Chlorophyllmoleküle enthalten, die die Lichtenergie absorbieren. (A, mit freundlicher Genehmigung von Preeti Dahiya.)



**Abb. 1-21** Chloroplasten haben sich sehr wahrscheinlich aus verschlungenen Bakterien entwickelt. Chloroplasten stammen vermutlich von Photosynthese betreibenden, symbiotischen Bakterien ab, die von frühen Eukaryotenzellen aufgenommen wurden und bereits Mitochondrien enthielten.

produkt molekularen Sauerstoff frei. Pflanzenzellen können dann – genau wie Zellen von Pilzen und Tieren – die in diesen Zuckern gespeicherte chemische Energie für ihren Stoffwechsel nutzen, indem sie diese in ihren Mitochondrien oxidieren. Folglich erzeugen Chloroplasten sowohl die energieliefernden Nahrungsmoleküle als auch den Sauerstoff für die Mitochondrien. Auf welche Weise sie das fertigbringen, wird in Kapitel 14 erklärt.

Ebenso wie Mitochondrien enthalten Chloroplasten ihre eigene DNA, vermehren sich durch Zweiteilung und stammen vermutlich von photosynthetisch aktiven Bakterien ab, die von einer frühen Eukaryotenzelle verschlungen wurden (Abb. 1–21).

#### 1.4.4 Innere Membranen schaffen intrazelluläre Kompartimente mit unterschiedlichen Funktionen

Zellkerne, Mitochondrien und Chloroplasten sind nicht die einzigen membranbegrenzten Organellen in Eukaryotenzellen. Das Cytoplasma enthält zahlreiche weitere Organellen mit unterschiedlichsten Funktionen, von denen die meisten nur von einer einfachen Membran umhüllt werden. Viele sind am Import von Rohstoffen in die Zelle hinein oder am Export von hergestellten Substanzen und Abfallprodukten aus der Zelle heraus beteiligt. In Zellen, die Proteine sezernieren, sind einige dieser membranbegrenzten Organellen enorm vergrößert; andere kommen besonders zahlreich in Zellen vor, die auf den Abbau von Fremdkörpern spezialisiert sind.

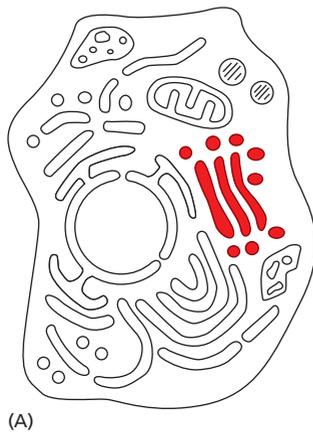
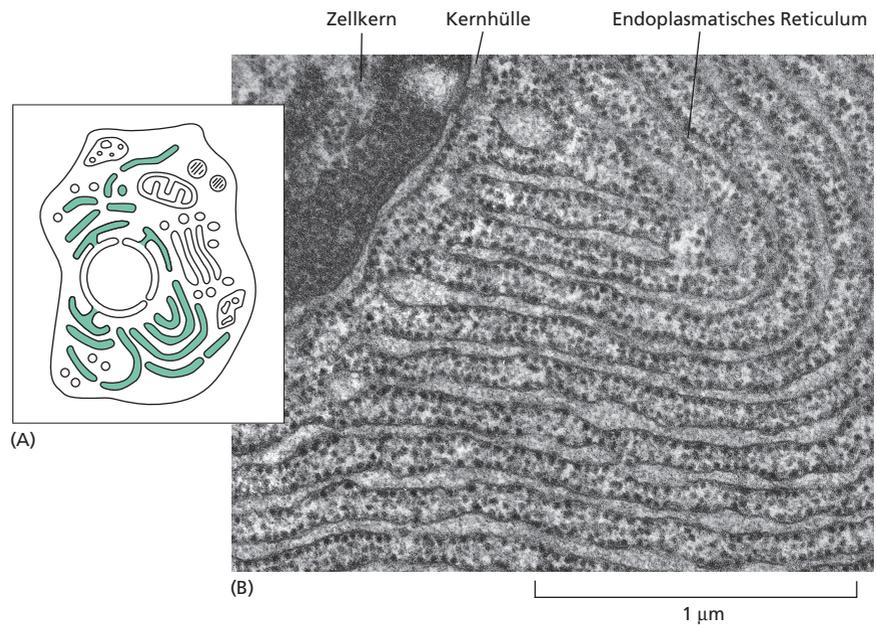
Das *Endoplasmatische Reticulum (ER)* stellt ein unregelmäßiges Labyrinth aus untereinander verbundenen, membranumhüllten Kammern dar (Abb. 1–22). Hier werden die meisten Zellmembranbestandteile sowie die Substanzen für den Export aus der Zelle hergestellt. Der *Golgi-Apparat* besteht aus abgeflachten membranbegrenzten Säckchen, die zu Stapeln angeordnet sind (Abb. 1–23). Er nimmt die im Endoplasmatischen Reticulum synthetisierten Moleküle auf, führt häufig chemische Modifikationen bei ihnen durch und reicht sie dann an verschiedene Orte innerhalb der Zelle oder nach außen weiter. *Lysosomen* sind kleine, unregelmäßig geformte Organellen, in denen die intrazelluläre Verdauung stattfindet. Dabei werden Nährstoffe aus Nahrungspartikeln freigesetzt und unerwünschte Moleküle zwecks Recycling oder Ausscheidung abgebaut. *Peroxisomen* sind kleine membranumhüllte Vesikel, in deren Inneren ein ideales Milieu für chemische Reaktionen herrscht, bei denen Wasserstoffperoxid – eine gefährliche, reaktive Chemikalie – erzeugt und abgebaut wird. Außerdem bilden Membranen viele verschiedene Typen von kleinen *Vesikeln*, die am Transport von Stoffen zwi-

#### Frage 1.5

Wenn Sie Abb. 1–19 betrachten – warum haben Mitochondrien eine äußere und eine innere Membran? Welche der beiden Mitochondrienmembranen sollte aus evolutionärer Sicht von der Zellmembran der Ur-Eukaryotenzelle abstammen? Wo befindet sich in der elektronenmikroskopischen Aufnahme von Abb. 1–18A der Raum, der die mitochondriale DNA enthält, d. h. der Raum, der dem Cytosol des von der Ur-Eukaryotenzelle aufgenommenen Bakteriums entspricht (s. Abb. 1–19)?

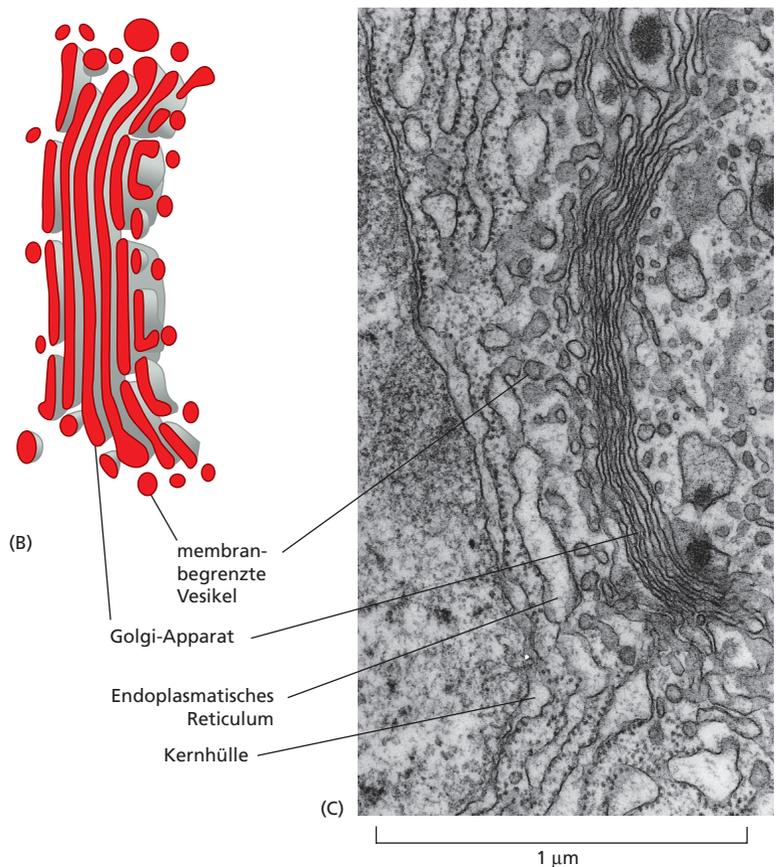
**Abb. 1-22** Viele Zellbestandteile werden im Endoplasmatischen Reticulum (ER) hergestellt.

(A) Schemazeichnung einer tierischen Zelle mit dem Endoplasmatischen Reticulum in grün. (B) Die elektronenmikroskopische Aufnahme eines Dünnschnitts einer Säugetier-Bauchspeicheldrüsenzelle zeigt einen kleinen Teil des Endoplasmatischen Reticulums. In diesem auf die Proteinsekretion spezialisierten Zelltyp ist es sehr stark ausgeprägt. Man beachte, dass sich die Kernhülle kontinuierlich in das ER fortsetzt. Bei den schwarzen Partikeln, mit denen der hier gezeigte Teil des ER übersät ist, handelt es sich um Ribosomen, die die Proteinsynthese durchführen. Wegen seines Aussehens wird der mit Ribosomen überzogene ER-Anteil häufig „raues ER“ genannt. (B, mit freundlicher Genehmigung von Lelio Orci.)



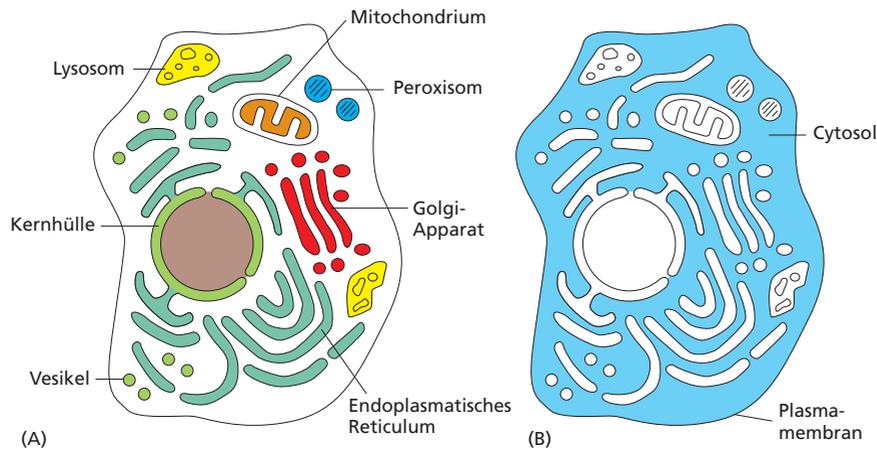
**Abb. 1-23** Der Golgi-Apparat ähnelt einem Stapel abgeflachter Scheiben.

Dieses Organell lässt sich gerade noch mit einem Lichtmikroskop beobachten, ist jedoch häufig kaum erkennbar. Der Golgi-Apparat wirkt bei der Herstellung und Verpackung von Molekülen mit, die von der Zelle sezerniert werden, und bringt neu synthetisierte Proteine auf den Weg zum richtigen Zellkompartiment. (A) Schemazeichnung einer Tierzelle mit dem Golgi-Apparat in rot. (B) Zeichnung des Golgi-Apparats nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen. Das Organell besteht aus abgeflachten Membransäcken, die schichtweise gestapelt sind. An manchen Stellen schnüren sich kleine Vesikel ab, und an anderen Stellen verschmelzen Vesikel mit dem Golgi-Apparat. Hier ist nur ein Membranstapel gezeigt, jedoch können mehrere Golgi-Apparate pro Zelle auftreten. (C) Elektronenmikroskopische Aufnahme des Golgi-Apparats einer typischen tierischen Zelle. (C, mit freundlicher Genehmigung von Brij J. Gupta.)



schen den unterschiedlichen membranbegrenzten Organellen beteiligt sind. **Abbildung 1-24A** zeigt das gesamte System der miteinander in Beziehung stehenden Organellen.

Zwischen dem Endoplasmatischen Reticulum, dem Golgi-Apparat, den Lysosomen und der Zellumgebung findet ein ständiger Austausch von Materialien statt. Er wird durch kleine membranumhüllte Vesikel vermittelt, die sich von der Membran eines Organells abschnüren und mit einer anderen Membran ver-

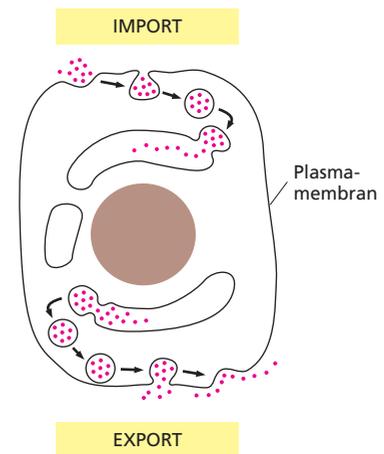


**Abb. 1-24 Membranbegrenzte Organellen verteilen sich über das gesamte Cytoplasma.** In eukaryotischen Zellen kommen viele verschiedene membranbegrenzte Kompartimente vor, von denen jedes eine andere Funktion ausübt. (B) Der Rest der Zelle, ohne alle diese Organellen, heißt Cytosol (blau).

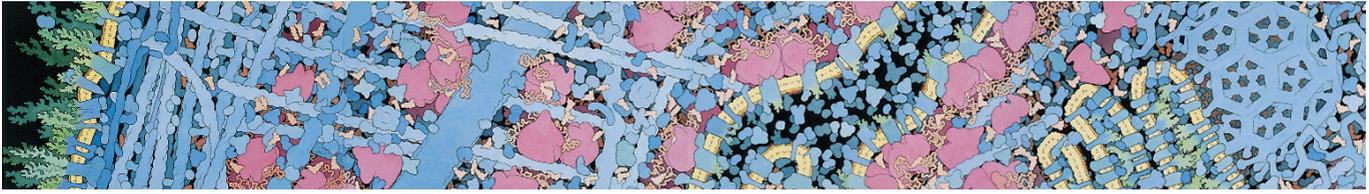
schmelzen – wie winzige Seifenblasen, die von größeren Blasen abknospen und sich mit ihnen vereinigen. Beispielsweise werden an der Zelloberfläche Teile der Plasmamembran nach innen gestülpt und als Vesikel abgeschnürt, die Stoffe aus dem Außenmedium in die Zelle transportieren (Abb. 1–25). Diese Vesikel verschmelzen mit membranumhüllten *Endosomen*, die zu Lysosomen heranreifen, wo die importierten Materialien verdaut werden. Tierische Zellen können über diesen Vorgang, den man *Endocytose* nennt, sehr große Partikel und sogar ganze fremde Zellen aufnehmen. Der umgekehrte Prozess, die *Exocytose*, bei dem Vesikel aus dem Zellinneren mit der Plasmamembran verschmelzen und ihre Inhaltsstoffe in die Umgebung freisetzen, ist ebenfalls ein häufig ablaufender Prozess (Abb. 1–25). Beispielsweise sezernieren Zellen Hormone, Neurotransmitter und andere Signalmoleküle durch Exocytose. Wie die membranbegrenzten Organellen Proteine und andere Moleküle innerhalb der Zelle von einem Ort zum anderen transportieren, wird ausführlicher in Kapitel 15 erörtert.

#### 1.4.5 Das Cytosol ist ein konzentriertes wässriges Gel aus großen und kleinen Molekülen

Würde man die Plasmamembran einer Eukaryotenzelle abstreifen und dann sämtliche membranbegrenzten Organellen wie Zellkern, ER, Golgi-Apparat, Mitochondrien und Chloroplasten entfernen, bliebe das **Cytosol** übrig (s. Abb. 1–24B). Mit anderen Worten, das Cytosol ist der Teil des Cytoplasmas, der nicht durch intrazelluläre Membranen abgeteilt ist. Bei den meisten Zellen füllt es das größte, und bei Bakterien einzige, Kompartiment aus. Das Cytosol enthält zahlreiche große und kleine Moleküle, die so dicht gedrängt sind, dass es eher die Eigenschaften eines Gels besitzt als die einer wässrigen Lösung (Abb. 1–26). Im Cytosol finden viele lebensnotwendige Reaktionen statt, wie etwa die ersten Schritte beim Auf- oder Abbau von Nährstoffmolekülen oder die Herstellung von Proteinen. Im Elektronenmikroskop erkennt man die **Ribosomen** als kleine Partikel im Cytosol, die häufig an die cytosolische Seite des ER geheftet sind (s. Abb. 1–8B und Abb. 1–22B). Sie sind die kleinen molekularen Maschinen, die die Proteinmoleküle synthetisieren.



**Abb. 1-25 Zellen betreiben Endocytose und Exocytose.** Zellen können Stoffe aus dem umgebenden Medium importieren, indem sie sie in Vesikeln einfangen, die sich von der Plasmamembran abschnüren (Endocytose). Die Vesikel verschmelzen schließlich mit Lysosomen, in denen die intrazelluläre Verdauung stattfindet. Über einen entgegengesetzten Prozess exportieren Zellen Materialien, die sie in intrazellulären Kompartimenten synthetisiert haben: Die Substanzen werden in intrazellulären Vesikeln gespeichert und nach außen abgegeben, indem die Vesikel mit der Plasmamembran verschmelzen (Exocytose).



**Abb. 1-26** Das Cytoplasma ist mit Organellen und einer Unmenge großer und kleiner Moleküle angefüllt. Diese Schemazeichnung beruht auf den bekannten Größen und Konzentrationen von Molekülen im Cytosol. Sie zeigt, wie überfüllt das Cytoplasma ist. Der Überblick beginnt links außen an der Zelloberfläche, bewegt sich dann durch das Endoplasmatische Reticulum, den Golgi-Apparat sowie ein Mitochondrium und endet schließlich rechts außen im Zellkern. Man beachte, dass sich einige Ribosomen (*große rosafarbene Objekte*) frei im Cytosol befinden, wogegen andere an das ER gebunden sind. (Mit freundlicher Genehmigung von D. Goodsell).

**Abb. 1-27** Das Cytoskelett ist ein Netzwerk aus Filamenten, die das Cytoplasma der eukaryotischen Zelle kreuz und quer durchziehen. In allen Eukaryotenzellen bilden Proteinfilamente ein Gerüst, das sich an der Organisation der inneren Aktivitäten der Zelle beteiligt und ihren Bewegungen und Formveränderungen zugrunde liegt. Mithilfe unterschiedlicher Fluoreszenzfarbstoffe kann man verschiedene Filamenttypen ausfindig machen. Hier gezeigt sind (A) Aktinfilamente, (B) Mikrotubuli und (C) Intermediärfilamente. (A, mit freundlicher Genehmigung von Simon Barry und Chris D'Lacey; B, mit freundlicher Genehmigung von Nancy Kedersha; C, mit freundlicher Genehmigung von Clive Lloyd.)

### 1.4.6 Das Cytoskelett ermöglicht gerichtete Bewegungen der Zelle

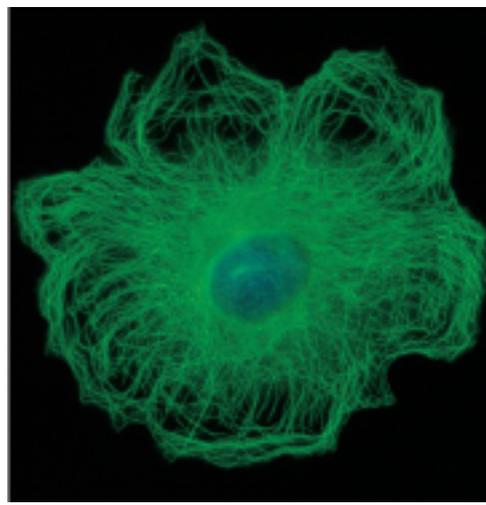
Das Cytoplasma ist nicht einfach eine strukturlose Suppe aus Chemikalien und Organellen. Unter dem Elektronenmikroskop erkennt man, dass das Cytosol in Eukaryotenzellen (jedoch nicht in Bakterien) kreuz und quer von langen, dünnen Proteinfilamenten durchzogen wird. Häufig kann man beobachten, dass die Filamente mit einem Ende in der Plasmamembran verankert sind oder dass sie von einer zentral gelegenen Stelle in der Nähe des Zellkerns ausstrahlen. Dieses Filamentsystem heißt **Cytoskelett** (Abb. 1-27). Die dünnsten Filamente sind die *Aktinfilamente*. Sie kommen in allen Eukaryotenzellen vor, sind aber besonders zahlreich in Muskelzellen vorhanden, wo sie einen Teil der Maschinerie bilden, die die Kontraktionskräfte erzeugt. Die dicksten Filamente heißen *Mikrotubuli*, da sie wie winzige hohle Röhren aussehen. Während der Zellteilung werden sie auf eindrucksvolle Weise zum Spindelapparat angeordnet und helfen dabei, die verdoppelten Chromosomen in entgegengesetzte Richtungen zu ziehen und gleichmäßig auf die beiden Tochterzellen zu verteilen (Abb. 1-28). Die *Intermediärfilamente* liegen in ihrer Dicke zwischen den Aktinfilamenten und den Mikrotubuli und dienen dazu, die Zelle mechanisch zu festigen. Diese drei Filamenttypen bilden zusammen mit anderen Proteinen, die sich an sie heften, ein System aus Balken, Seilen und Motoren, das der Zelle mechanische Festigkeit verleiht, ihre Form bestimmt, gerichtete Transportvorgänge ermöglicht und ihre Bewegungen antreibt und lenkt (s.  1-2 und  1-3).

Da das Cytoskelett sowohl die innere Organisation der Zelle als auch ihre äußeren Merkmale beeinflusst, ist es für eine Pflanzenzelle mit ihrer festen Wand aus extrazellulärer Matrix genauso wichtig wie für eine Tierzelle, die sich biegen, sich strecken, schwimmen oder kriechen kann. Beispielsweise können in Pflanzenzellen Organellen wie Mitochondrien und Chloroplasten entlang von Cytoskelettbahnen in einem konstanten Fluss durch das Zellinnere bewegt werden. Außerdem sind Tier- und Pflanzenzellen gleichermaßen auf das Cytoskelett angewiesen, wenn sie während der Zellteilung ihre Inhaltsstoffe auf die beiden Tochterzellen

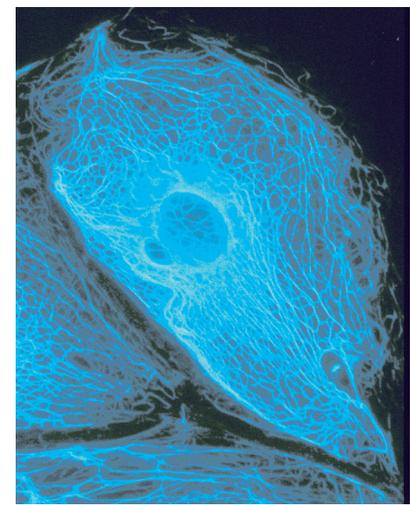


(A)

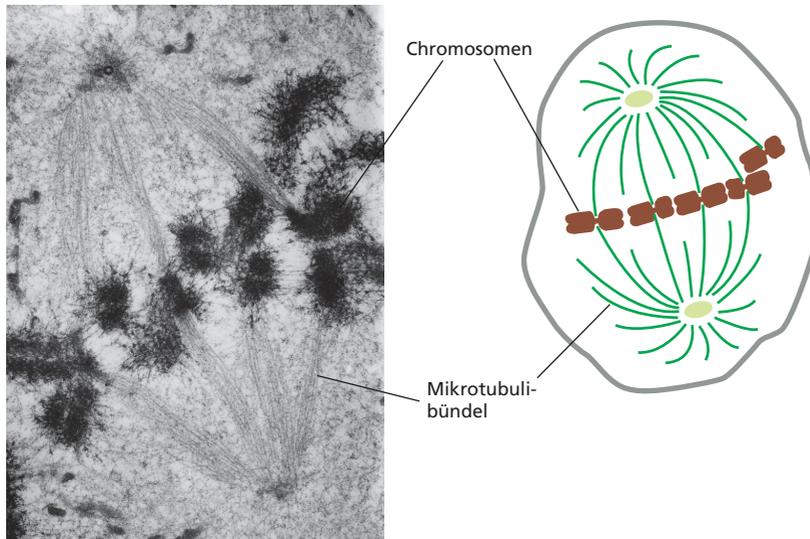
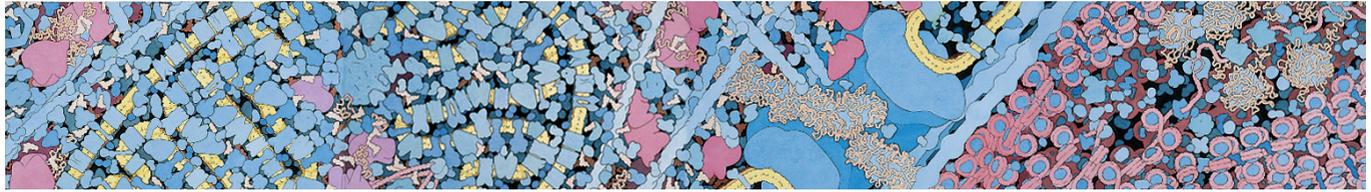
50 µm



(B)



(C)



**Abb. 1-29** Mikrotubuli helfen bei der Zellteilung, die Chromosomen zu verteilen. Wenn sich eine Zelle teilt, wird ihre Kernhülle aufgelöst und die DNA kondensiert zu mikroskopisch sichtbaren Chromosomenpaaren. Sie werden von Mikrotubuli auseinandergezogen und auf die beiden neu entstehenden Zellen verteilt. In dieser elektronenmikroskopischen Aufnahme sieht man, wie sich die Mikrotubuli strahlenförmig von den gegenüberliegenden Polen der sich teilenden Zelle ausbreiten. (Photographie mit freundlicher Genehmigung von Conly L. Rieder.)

verteilen müssen. Seine Rolle bei der Zellteilung ist wahrscheinlich die älteste Funktion des Cytoskeletts. Sogar Bakterien enthalten Proteine, die entfernt mit den Proteinen der eukaryotischen Aktinfilamente und mit den Mikrotubuli verwandt sind. Diese Bakterienproteine bilden Filamente, die bei der prokaryotischen Zellteilung eine Rolle spielen. In Kapitel 17 werden wir das Cytoskelett ausführlich behandeln. Auf seine Rolle bei der Zellteilung werden wir in Kapitel 18 eingehen, und in Kapitel 16 werden wir betrachten, wie Signale aus der Umgebung seine Struktur verändern.

### 1.4.7 Das Cytoplasma ist keineswegs statisch

Das Zellinnere ist ständig in Bewegung. Das Cytoskelett ist ein dynamischer Dschungel aus Seilen und Stangen, die ständig miteinander verknüpft und voneinander gelöst werden. Seine Filamente können sich innerhalb von Minuten aufbauen und wieder verschwinden. Entlang dieser Bahnen und Stränge eilen Organellen und Vesikel hin und her und hasten in Sekundenbruchteilen durch die gesamte Zelle. Das ER und die Moleküle, die jeden freien Raum ausfüllen, befinden sich in rasendem thermischen Aufruhr. Unverankerte Proteine schwirren so schnell umher, dass sie – obwohl sie sich nicht gerichtet, sondern zufällig bewegen – jede Ecke der Zelle innerhalb weniger Sekunden erreichen und pausenlos mit einem noch ungestümeren Wirbelwind aus kleineren organischen Molekülen zusammenprallen.

Als Wissenschaftler erstmals forschend durch ein Mikroskop blickten, konnten sie natürlich weder die Betriebsamkeit im Zellinneren noch die Einzelheiten der Zellstruktur ermessen. Unser heutiges Wissen über die Zellstruktur sammelte sich nur langsam an. Einige der Schlüsselentdeckungen auf diesem Gebiet sind in [Tabelle 1-1](#) aufgelistet, und [Tafel 1-2](#) gibt einen Überblick über die Unterschiede zwischen Tier-, Pflanzen- und Bakterienzellen.

#### Frage 1.6

Nennen Sie einen Grund, warum es für Eukaryotenzellen vorteilhaft sein könnte, komplizierte innere Membransysteme zu entwickeln, mit deren Hilfe Substanzen von außen aufgenommen werden können (s. [Abb. 1-25](#)).



#### Frage 1.7

Erörtern Sie die Vor- und Nachteile der Licht- und Elektronenmikroskopie. Mit welcher Technik würden Sie (a) eine lebende Hautzelle, (b) ein Hefe-Mitochondrium, (c) ein Bakterium und (d) einen Mikrotubulus sichtbar machen?



**Tabelle 1-1** Meilensteine in der Geschichte der Untersuchung von Zellstrukturen.

1665	Hooke benutzt ein einfaches Mikroskop und beschreibt kleine Poren in Dünnschnitten von Kork, die er „ <b>Zellen</b> “ nennt.
1674	Leeuwenhoek berichtet von seiner Entdeckung der <b>Protozoen</b> . Neun Jahre später sieht er zum ersten Mal <b>Bakterien</b> .
1833	Brown veröffentlicht seine Beobachtungen an Orchideen, in denen er anschaulich den <b>Zellkern</b> beschreibt.
1838	Schleiden und Schwann formulieren die <b>Zelltheorie</b> – sie besagt, dass die kernhaltige Zelle der universelle Baustein aller pflanzlichen und tierischen Gewebe ist.
1857	Kölliker beschreibt <b>Mitochondrien</b> in Muskelzellen.
1879	Flemming berichtet mit großer Anschaulichkeit über das <b>Chromosomenverhalten während der Mitose</b> in Tierzellen.
1881	Cajal und andere Histologen entwickeln Färbemethoden, die den Aufbau von <b>Nervenzellen</b> und die Organisation von Nervengewebe erkennbar machen.
1898	Golgi sieht und beschreibt zum ersten Mal den <b>Golgi-Apparat</b> , indem er Zellen mit Silbernitrat färbt.
1902	Boveri bringt <b>Chromosomen und Vererbung</b> miteinander in Verbindung, indem er das Verhalten von Chromosomen während der geschlechtlichen Fortpflanzung beobachtet.
1952	Palade, Porter und Sjöstrand entwickeln Methoden in der <b>Elektronenmikroskopie</b> , mit deren Hilfe viele intrazelluläre Strukturen zum ersten Mal sichtbar wurden. Bei einer der ersten Anwendungen dieser Techniken zeigt Huxley, dass Muskeln spezifisch angeordnete Proteinfilamente enthalten – der erste Hinweis auf das <b>Cytoskelett</b> .
1957	Robertson beschreibt die Doppelschichtstruktur der <b>Zellmembran</b> , die erstmals im Elektronenmikroskop zu sehen ist.
1960	Kendrew beschreibt die erste detaillierte <b>Proteinstruktur</b> (Pottwal-Myoglobin) mit einer Auflösung von 0,2 nm unter Verwendung der <b>Röntgenstrukturanalyse von Kristallen</b> . Perutz liefert die Struktur von <b>Hämoglobin</b> in schwächerer Auflösung.
1965	Christian de Duve und seine Kollegen verwenden die Technik der <b>Zellfraktionierung</b> zur Trennung von <b>Peroxisomen, Mitochondrien</b> und <b>Lysosomen</b> aus Rattenleber-Präparaten.
1968	Petrán und Mitarbeiter entwickeln das erste <b>konfokale Mikroskop</b> .
1974	Lazarides und Weber verwenden erstmals <b>fluoreszierende Antikörper</b> , um das Cytoskelett anzufärben.
1994	Chalfie und Mitarbeiter führen das <b>grün fluoreszierende Protein (GFP)</b> als Marker in der Mikroskopie ein.

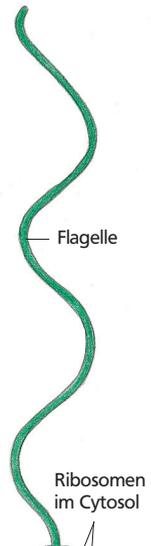
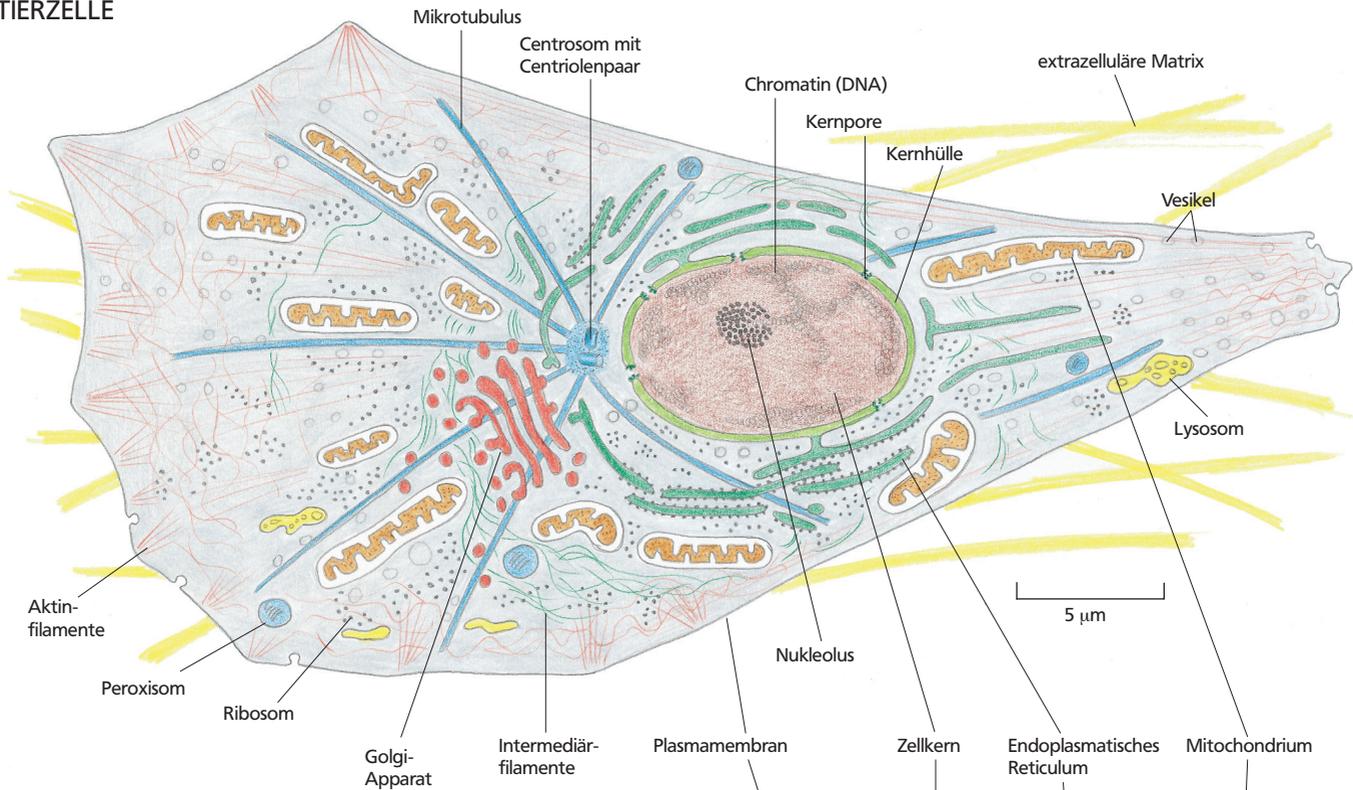
#### 1.4.8 Eukaryotenzellen könnten als Räuber entstanden sein

Obwohl eine beachtliche Variabilität in der Größe zu beobachten ist, sind Eukaryotenzellen im Allgemeinen 10-mal länger als Prokaryotenzellen und haben ein 1000-mal größeres Volumen. Wie wir gesehen haben, besitzen Eukaryoten außerdem noch zahlreiche weitere Merkmale, beispielsweise ein Cytoskelett, Mitochondrien und andere Organellen, durch die sie sich von Eubakterien und Archaeen unterscheiden.

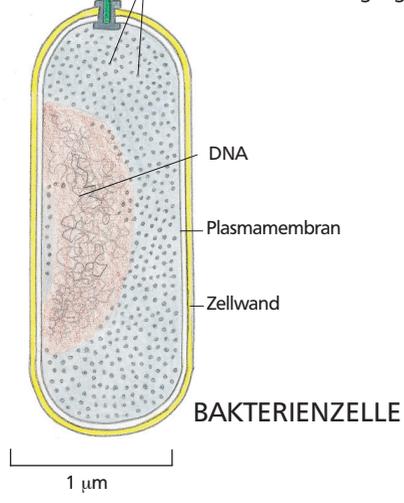
Wann und wie in eukaryotischen Zellen diese Eigenschaften im Lauf der Evolution ausgebildet wurden, ist teilweise noch immer ein Rätsel. Zwar weiß man, dass sich die Entwicklungslinien von Eukaryoten, Eubakterien und Archaea bereits sehr früh in der Geschichte des Lebens auf der Erde voneinander getrennt haben müssen (s. Kapitel 14), aber die Eukaryoten erwarben ihre kennzeichnenden Merkmale nicht alle auf einmal (**Abb. 1–29**). Nach einer Theorie lebte die Ur-Eukaryotenzelle räuberisch und ernährte sich, indem sie andere Zellen fing. Eine derartige Lebensweise erfordert eine beachtliche Größe, eine flexible Membran und ein Cytoskelett, das der Zelle dabei hilft, sich fortzubewegen und zu fressen. Das Kernkompartiment könnte sich dann entwickelt haben, um die DNA von diesem physikalischen und chemischen Wirrwarr fernzuhalten. So kann genauer und komplexer kontrolliert werden, wie die Zelle ihre genetische Information abliest.

Ein solcher primitiver Eukaryot, ausgestattet mit Zellkern und Cytoskelett, war es höchstwahrscheinlich auch, der die frei lebenden, Sauerstoff umsetzenden Bak-

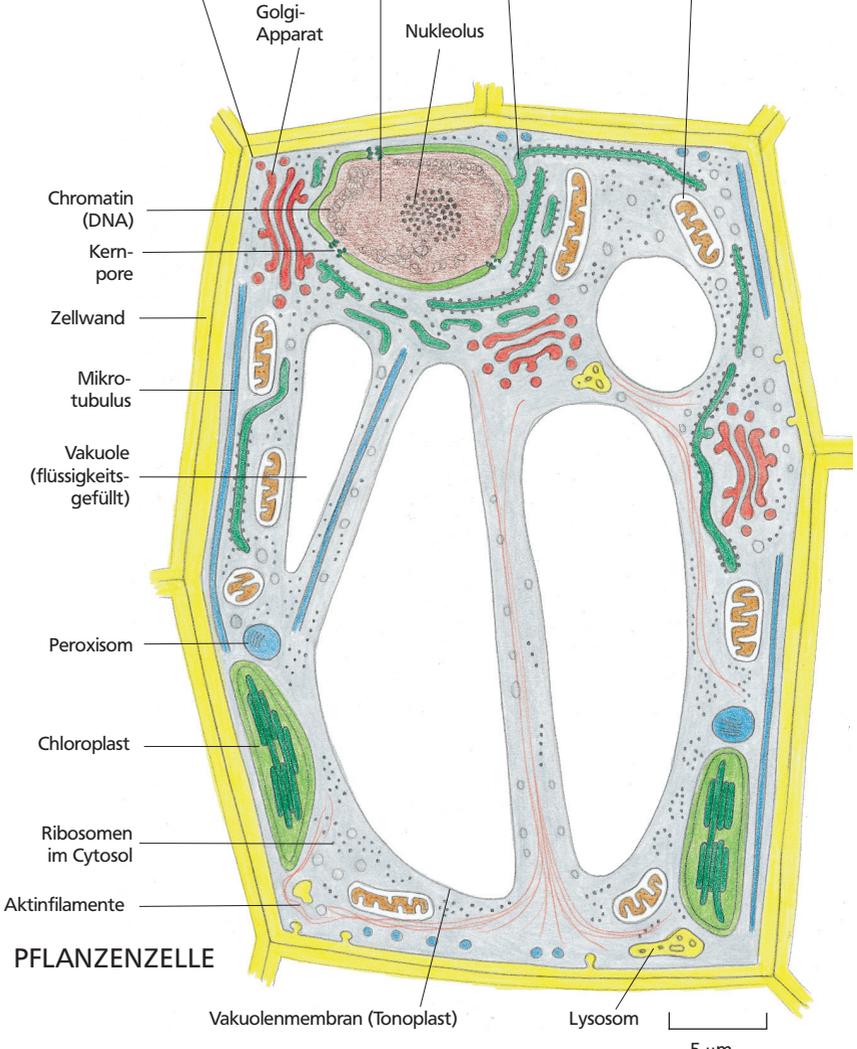
**TIERZELLE**



Hier sind drei Zelltypen realistischer dargestellt als in der Schemazeichnung von Abb. 1–24. Um einen Vergleich zu ermöglichen, werden in beiden Abbildungen die gleichen Farben für die Hauptbestandteile der Zelle verwendet. Die Zeichnung der Tierzelle basiert auf einem Fibroblasten – das ist eine Zelle, die durch Bindegewebe wandert und extrazelluläre Matrix ausscheidet. Abb. 1–7A zeigt eine mikroskopische Aufnahme eines lebenden Fibroblasten. Die Pflanzenzellen-Zeichnung stellt eine junge Blattzelle dar. Das Bakterium ist stäbchenförmig und besitzt eine Flagelle zur Fortbewegung.



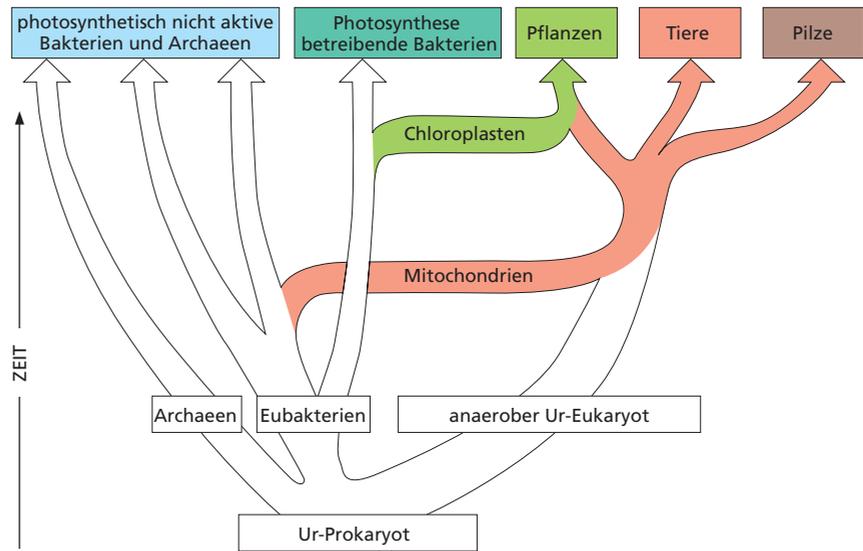
**BAKTERIENZELLE**



**PFLANZENZELLE**

**Abb. 1-30 Woher stammen die Eukaryoten?**

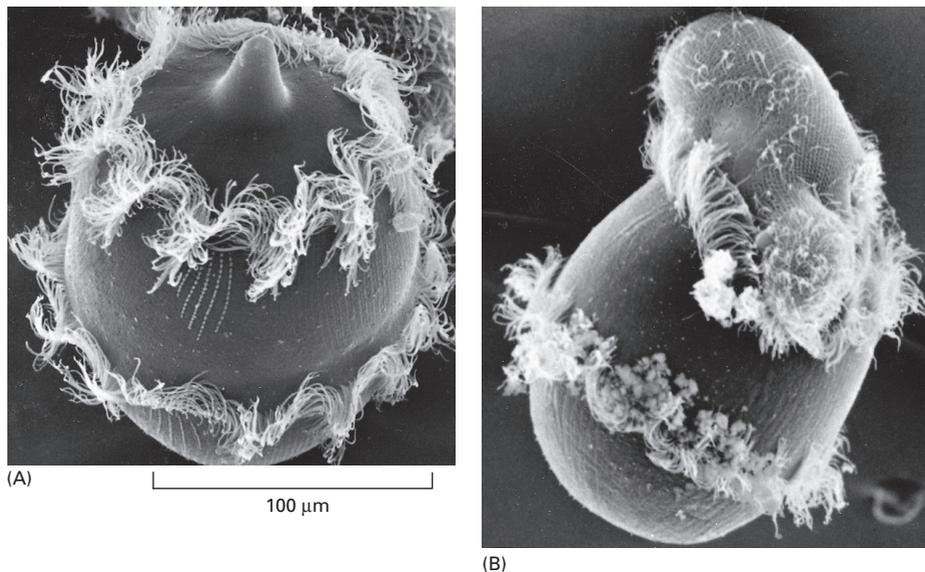
Die Entwicklungslinien der Eukaryoten, Eubakterien und Archaeen trennten sich schon sehr früh in der Evolution der Lebewesen auf der Erde. Nach einiger Zeit erwarben die Eukaryoten Mitochondrien, und noch später erwarb ein Teil der Eukaryoten Chloroplasten. Da sich die Mitochondrien von Pflanzen, Tieren und Pilzen im Wesentlichen gleichen, nimmt man an, dass sie bereits erworben wurden, bevor sich diese drei eukaryotischen Entwicklungslinien trennten.



terien verschlang, die die Vorläufer der Mitochondrien wurden (s. Abb. 1–19). Man geht davon aus, dass sich diese Partnerschaft vor ungefähr 1,5 Milliarden Jahren ausgebildet hat, als die Erdatmosphäre erstmals sauerstoffreich wurde. Ein Teil dieser Zellen erwarb später zusätzlich noch Chloroplasten durch die Aufnahme von Photosynthese betreibenden Bakterien (s. Abb. 1–21 und 1–29).

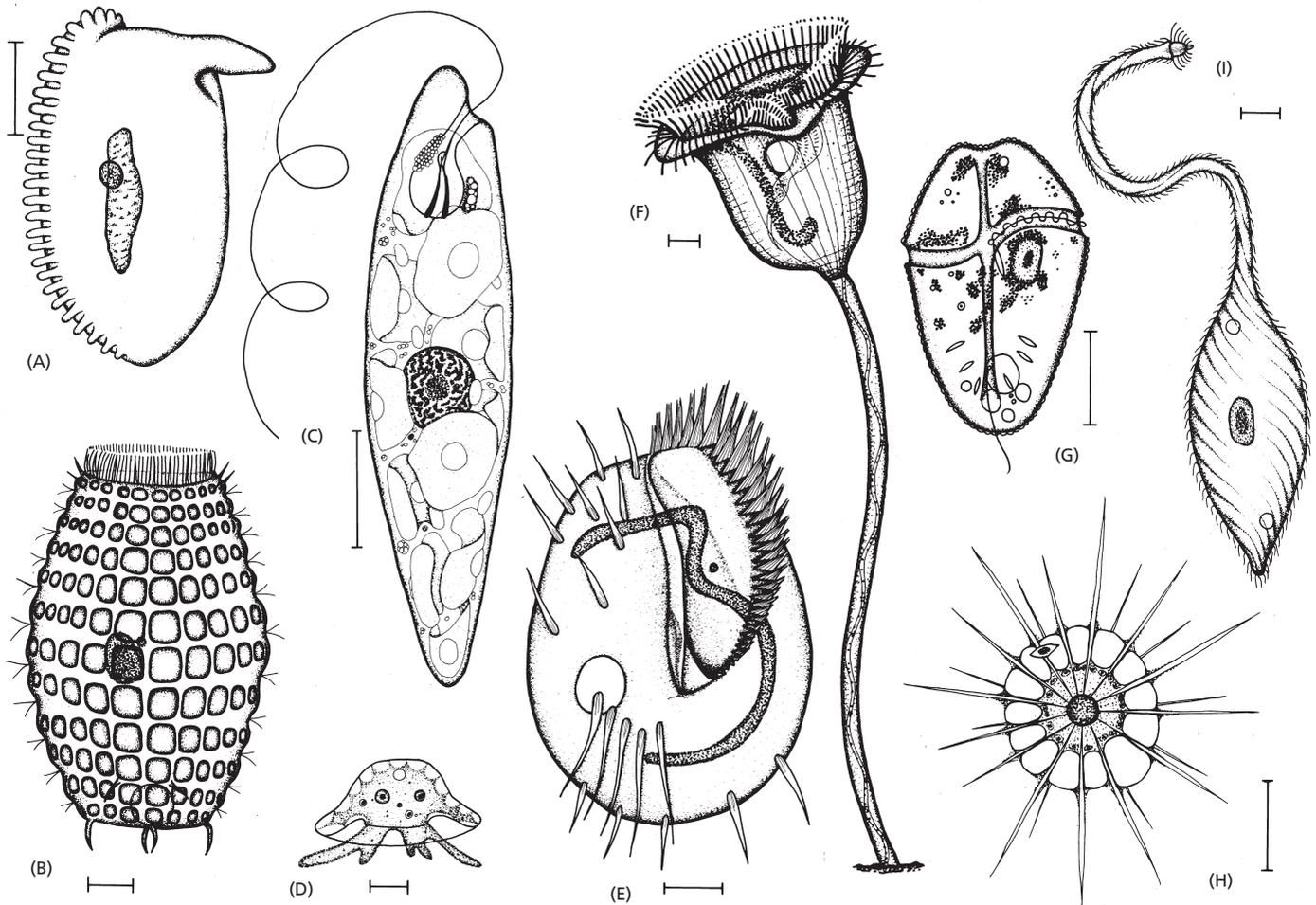
Dass einzellige Eukaryoten Jagd auf andere Zellen machen und sie verschlingen können, wird auf eindrucksvolle Weise durch frei lebende, aktiv bewegliche Mikroorganismen bestätigt, die man **Protozoen** nennt. Ein Beispiel ist *Didinium*, ein großer, räuberischer Einzeller mit einem Durchmesser von ungefähr 150 µm. Das entspricht etwa dem Zehnfachen einer durchschnittlichen menschlichen Zelle. Es ist kugelförmig und besitzt zwei Ciliengürtel. Sein Vorderende ist bis auf eine einzige Vorwölbung wie eine Schnauze abgeflacht (Abb. 1–30). *Didinium* schwimmt, angetrieben durch seine schlagenden Cilien, mit hoher Geschwindigkeit umher. Wenn es auf eine geeignete Beute – gewöhnlich eine andere Protozoenart – trifft, schießt es aus seiner Schnauzenregion zahlreiche lähmende Pfeile ab. Dann heftet sich *Didinium* an die andere Zelle und frisst sie, indem es sich wie eine Hohlkugel über sein Opfer – das meist fast so groß ist wie es selbst – stülpt und es einhüllt.

Zu den Protozoen zählen einige der komplexesten Zellen, die man kennt. Abb. 1–31 vermittelt einen kleinen Eindruck davon, welche vielfältigen Gestalten Protozoen aufweisen können. Genauso facettenreich ist ihr Verhalten: Sie können Photosynthese betreiben oder räuberisch leben, frei beweglich oder festsitzend sein.



**Abb. 1-31 Ein Protozoon frisst ein anderes.**

(A) Die mikroskopische Aufnahme zeigt das Protozoon *Didinium* mit seinen beiden Gürteln aus schlagenden Cilien und seiner „Schnauze“ (oben). (B) Hier sieht man *Didinium* dabei, wie es ein anderes bewimpertes Protozoon namens *Paramecium* verschlingt. (Mit freundlicher Genehmigung von D. Barlow.)



Häufig besitzen sie eine aufwendige Zellanatomie mit Strukturen wie Sinnesborsten, Photorezeptoren, schlagenden Cilien, stielartigen Fortsätzen, Mundfeldern, stechenden Pfeilen oder muskelähnlichen kontraktile Bündeln. Man sieht also: Obwohl es sich um Einzeller handelt, können Protozoen ebenso kompliziert und vielseitig sein wie manche vielzelligen Organismen.

## 1.5 Modellorganismen

Alle Zellen stammen von einem gemeinsamen Vorläufer ab, und ihre grundlegenden Eigenschaften wurden im Lauf der Evolution bewahrt. Deshalb tragen Kenntnisse, die man durch Untersuchungen an einer Organismenart erhält, auch zu einem besseren Verständnis anderer Arten – uns selbst eingeschlossen – bei. Allerdings lassen sich bestimmte Organismen einfacher im Labor untersuchen als andere. Manche vermehren sich beispielsweise schnell und lassen sich leicht genetisch manipulieren. Andere sind vielzellig, aber trotzdem durchscheinend, sodass man die Entwicklung ihrer inneren Gewebe und Organe direkt verfolgen kann. Aus diesen Gründen haben sich zahlreiche Wissenschaftler auf der ganzen Welt zusammengeschlossen und untersuchen verschiedene biologische Fragestellungen an nur einigen wenigen ausgesuchten Arten. So können sie ihr Wissen zusammenlegen und ein tieferes Verständnis erzielen, als wenn sich ihre Forschungen auf viele verschiedene Arten verteilen würden. Die Kenntnisse, die aus diesen Untersuchungen gewonnen werden, tragen zu unserem Wissen über die Arbeitsweise aller Zellen bei. Obwohl die Liste dieser repräsentativen

**Abb. 1-32** Diese kleine Auswahl von Protozoen veranschaulicht die enorme Vielfalt, die in dieser Gruppe einzelliger Mikroorganismen herrscht. Die Zeichnungen sind in unterschiedlichen Maßstäben angefertigt, jedoch entspricht der Messbalken immer 10  $\mu\text{m}$ . Die Organismen (A), (B), (E), (F) und (I) sind Ciliaten (Wimpertierchen), (C) ist eine *Euglena*-Art, (D) eine Amöbe, (G) ein Dinoflagellat und (H) ein Sonnentierchen. Um eine *Euglena*-Art in Bewegung zu beobachten, können Sie sich den  1–4 ansehen. (Aus M. A. Sleigh, *The Biology of Protozoa*, Edward Arnold, London, 1973. Mit Genehmigung von Edward Arnold.)

Organismen ständig erweitert wird, stechen einige von ihnen hinsichtlich der Bedeutung und des Umfangs der Information, die sich im Laufe der Jahre über sie angesammelt hat, hervor. In den folgenden Abschnitten werden wir einige dieser repräsentativen **Modellorganismen** betrachten und besprechen, welche Nutzen sie für zellbiologische Studien und in vielen Fällen auch für die Förderung der menschlichen Gesundheit bieten.

### 1.5.1 Molekularbiologen haben sich auf *E. coli* konzentriert

Im Bereich der Bakterien stand hauptsächlich eine Art im Mittelpunkt der Molekularbiologie: *Escherichia coli* oder abgekürzt *E. coli* (s. Abb. 1–11). Dieses kleine stäbchenförmige Eubakterium lebt normalerweise im Darm von Menschen und anderen Wirbeltieren, kann aber auch leicht in einem einfachen Nährmedium in einer Kulturflasche gezüchtet werden. *E. coli* kommt gut mit verschiedensten chemischen Umweltbedingungen zurecht und vermehrt sich schnell. Seine genetischen Anweisungen sind in einem einzigen ringförmigen, doppelsträngigen DNA-Molekül enthalten, das ungefähr 4,6 Millionen Nukleotidpaare lang ist und für ca. 4300 verschiedene Proteinarten codiert.

Auf molekularer Ebene verstehen wir die Arbeitsweise von *E. coli* besser als die irgendeines anderen Lebewesens. Das meiste, was wir über die fundamentalen Mechanismen des Lebens wissen – beispielsweise wie Zellen ihre DNA replizieren oder wie sie die in der DNA enthaltenen genetischen Anweisungen entschlüsseln, um Proteine herzustellen – stammt aus Untersuchungen an diesem Bakterium. Später hat sich dann gezeigt, dass viele grundlegende Vorgänge in unseren Zellen im Wesentlichen genauso ablaufen wie bei *E. coli*.

### 1.5.2 Die Bierhefe ist eine einfache Eukaryotenzelle

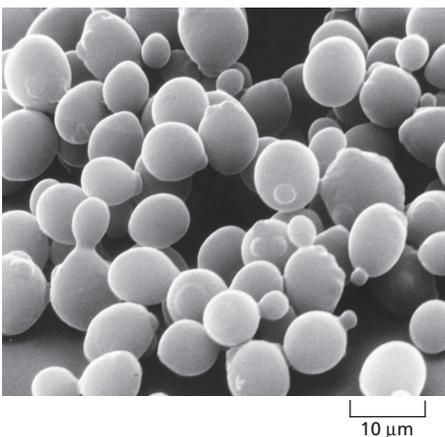
Wir neigen dazu, uns vorrangig mit Eukaryoten zu beschäftigen, weil wir selbst Eukaryoten sind. Jedoch ist es kompliziert und schwierig, mit menschlichen Zellen zu arbeiten, und häufig ist es effizienter, sich auf eine Spezies zu konzentrieren, die – wie *E. coli* bei den Bakterien – einfach und widerstandsfähig ist und sich schnell vermehrt. Das beliebteste Minimalmodell für einen Eukaryoten ist die Bierhefe *Saccharomyces cerevisiae* (Abb. 1–32) – der gleiche Mikroorganismus, der auch zum Brotbacken und Bierbrauen verwendet wird und dann als Bäckerhefe, Backhefe oder Bierhefe bezeichnet wird.

*S. cerevisiae* ist ein kleiner, einzelliger Pilz und steht nach heutiger Ansicht den Tieren mindestens genauso nahe wie den Pflanzen. Wie alle Pilze hat *S. cerevisiae* eine feste Zellwand, ist relativ unbeweglich und besitzt Mitochondrien, aber keine Chloroplasten. Bei reichlich vorhandenen Nährstoffen vermehrt sie sich fast so schnell wie ein Bakterium. Da ihr Zellkern nur ungefähr 2,5-mal so viel DNA enthält wie eine *E. coli*-Zelle, ist die Hefe auch ein gut geeignetes Versuchsobjekt für genetische Analysen. Trotz ihres für eukaryotische Verhältnisse kleinen Genoms führt *S. cerevisiae* sämtliche Grundleistungen aus, die jede Eukaryotenzelle erbringen muss. Genetische und biochemische Untersuchungen an Hefe haben den Schlüssel zum Verständnis vieler entscheidender Lebensvorgänge in Eukaryotenzellen im Allgemeinen geliefert. Ein Beispiel ist der Zellteilungszyklus, d. h. die Ereigniskette, bei der das genetische Material und alle anderen Bestandteile einer Zelle verdoppelt und auf zwei Tochterzellen verteilt werden. Das Kontrollsystem, das diesen Vorgang steuert, wurde im Lauf der Evolution so unverändert bewahrt, dass viele seiner Komponenten in Hefe- und Menschenzellen austauschbar funktionieren. Daher wird eine mutierte Hefe, die ein wichtiges Gen für die Zellteilung fehlt, von dem Defekt kuriert und kann sich regulär teilen, wenn man eine Kopie des entsprechenden menschlichen Gens in sie einschleust (s. „Meilensteine der Biologie: Die allgemeinen Mechanismen des Lebens“).



#### Frage 1.8

Ihre Nachbarin hat 100 Euro zur Unterstützung der Krebsforschung gespendet und ist entsetzt, als sie erfährt, dass ihr Geld für Untersuchungen an der Bierhefe verwendet wurde. Wie würden Sie sie beruhigen?



**Abb. 1-33** Die Hefe *Saccharomyces cerevisiae* ist ein Modelleukaryot. Einige der Hefezellen, die man in dieser rasterelektronenmikroskopischen Aufnahme sieht, sind gerade dabei, sich durch Knospung zu teilen. (Siehe auch Abb. 1–14; mit freundlicher Genehmigung von Ira Herskowitz und Eric Schabatach.)

### 1.5.3 *Arabidopsis* wurde aus 300.000 Arten als Modellpflanze ausgewählt

Die großen vielzelligen Organismen, die wir um uns herum sehen (sowohl Pflanzen als auch Tiere), erscheinen uns märchenhaft unterschiedlich, und doch stehen sie sich in ihrem phylogenetischen Ursprung viel näher und sind sich in ihrer grundlegenden Zellbiologie viel ähnlicher als die große Masse der mikroskopisch kleinen Einzeller. Während sich Bakterien und Eukaryoten bereits vor über 3 Milliarden Jahren voneinander abspalteten, trennten sich die Entwicklungslinien von Pflanzen, Tieren und Pilzen erst vor ca. 1,5 Milliarden Jahren (s. Abb. 1–29), die von Fischen und Säugetieren vor ca. 450 Millionen Jahren und die der verschiedenen Arten von Blütenpflanzen vor weniger als 200 Millionen Jahren.

Wegen der engen phylogenetischen Verwandtschaft zwischen allen Blütenpflanzen reicht es aus, nur einige wenige Arten detailliert zu untersuchen, um einen Einblick in die Zell- und Molekularbiologie dieser Organismengruppe zu erhalten. Aus den vielen Hunderttausend Blütenpflanzenarten, die heute auf der Erde vorkommen, haben sich die Molekularbiologen ein kleines Wildkraut, die Ackerschmalwand *Arabidopsis thaliana* (Abb. 1–33), als Modellorganismus ausgewählt. *Arabidopsis* lässt sich in großen Mengen im Gewächshaus heranziehen und erzeugt nach 8 bis 10 Wochen pro Pflanze Tausende von Samen. Das Genom von *Arabidopsis* hat eine Größe von ungefähr 125 Millionen Nukleotidpaaren (das sind etwa 8-mal so viele wie bei Hefe), und seine Sequenz ist bereits vollständig entziffert. Durch die Untersuchung der genetischen Anweisungen von *Arabidopsis* erweitern wir unsere Kenntnisse über die Genetik, Molekularbiologie und Evolution der Blütenpflanzen, die in fast jedem Ökosystem an Land die vorherrschenden Organismen sind. Da die Gene aus *Arabidopsis* ihre Gegenstücke in Nutzpflanzenarten haben, liefern die Studien an diesem einfachen, sich schnell vermehrenden Wildkraut wertvolle Einblicke in die Entwicklung und Physiologie der Nahrungspflanzen, von denen wir leben – genauso wie in die anderer Pflanzenarten, die unsere Begleiter auf Erden sind.

### 1.5.4 Das Tierreich wird bei den Modellorganismen durch eine Fliege, einen Wurm, einen Fisch, eine Maus und den Menschen repräsentiert

Vielzellige Tiere bilden die Mehrzahl der bereits beschriebenen Arten von Lebewesen, und der größte Teil der Tierarten gehört zu den Insekten. Passenderweise sollte daher auch ein Insekt, die Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* (Abb. 1–34),



**Abb. 1-34** *Arabidopsis thaliana*, die Ackerschmalwand, ist eine Modellpflanze. Dieses kleine Wildkraut ist der bevorzugte Organismus von Molekular- und Entwicklungsbiologen geworden, die sich mit Pflanzen beschäftigen. (Mit freundlicher Genehmigung von Toni Hayden und dem John Innes Centre.)

**Abb. 1-35** *Drosophila melanogaster* (Fruchtfliege) ist ein Liebling von Entwicklungsbiologen und Genetikern. Molekulargenetische Untersuchungen an dieser kleinen Fliege haben uns einen Schlüssel zum Verständnis der Embryonalentwicklung von Tieren geliefert. (Mit freundlicher Genehmigung von E. B. Lewis.)

## Allgemeine Mechanismen des Lebens

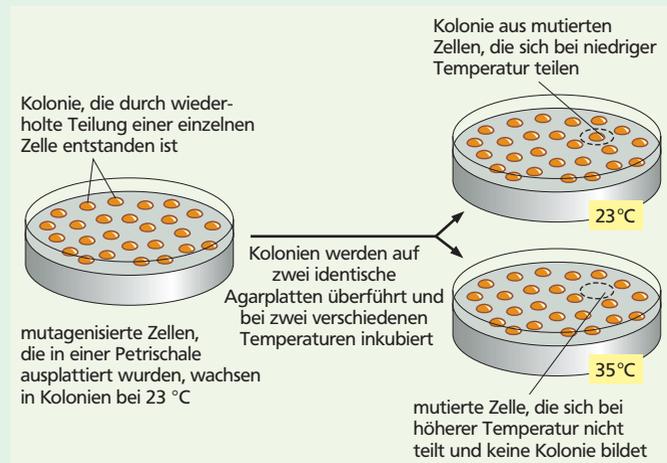
Alle Lebewesen bestehen aus Zellen, und wie wir in diesem Kapitel gesehen haben, gleichen sich sämtliche Zellen grundsätzlich in ihrem Inneren. Sie verstauen ihre genetische Information in DNA-Molekülen, die letztendlich die Herstellung von Proteinen anleiten. Die Proteine wiederum führen die chemischen Reaktionen der Zelle aus, gestalten ihr Aussehen und steuern ihr Verhalten. Aber wie weit gehen die Ähnlichkeiten tatsächlich? Lassen sich Bestandteile einer Zellart durch Bestandteile einer anderen Zellart austauschen? Kann ein Enzym, das in einem Bakterium Glucose verdaut, den gleichen Zucker auch dann abbauen, wenn es in eine Hefe, einen Hummer oder einen Menschen eingeschleust wird? Was ist mit den molekularen Maschinerien, die genetische Information kopieren und auswerten? Sind sie bei unterschiedlichen Organismen funktionell äquivalent? Sind ihre molekularen Bestandteile austauschbar? Viele Forschungsrichtungen haben Antworten auf diese Fragen geliefert, und sehr häufig lautet die Antwort: im Prinzip ja. Als eindrucksvolles Beispiel sollen uns Experimente zu dem grundlegendsten Vorgang des Lebens, der Zellteilung, dienen.

### Teil dich oder stirb

Alle Zellen gehen grundsätzlich aus anderen Zellen hervor, d. h. eine neue Zelle kann nur entstehen, indem sich eine bereits existierende Zelle teilt. Um sich zu vermehren, muss eine Mutterzelle eine geordnete Abfolge von Reaktionen ausführen, durch die sie ihre gesamten Bestandteile verdoppelt und sich schließlich in zwei Tochterzellen teilt. Dieser entscheidende Vorgang von Verdopplung und Teilung, der als *Zellzyklus* bezeichnet wird, ist höchst komplex und wird sorgfältig überwacht. Fehler in Proteinen, die an der Kontrolle des Zellzyklus mitwirken, können für den Organismus tödlich sein.

Leider bereiten aber die tödlichen Effekte von Zellzyklus-Mutationen ein Problem, wenn man die Bestandteile der Kontrollmaschine untersuchen und herausfinden möchte, wie sie wirken. Wissenschaftler sind abhängig von Mutanten, um Gene und Proteine anhand ihrer Funktionen identifizieren. Wenn ein Gen unverzichtbar für einen bestimmten Prozess ist, bewirkt eine Mutation, die das Gen ausschaltet, eine Störung dieses Vorgangs. Indem man das Fehlverhalten des mutierten Organismus untersucht, kann man die Funktion bestimmen, für die das Gen notwendig ist; und indem man die DNA der Mutanten analysiert, kann man das Gen selbst ausfindig machen.

Allerdings reicht eine einzige mutierte Zelle für eine derartige Untersuchung nicht aus. Man benötigt eine große Kolonie von Zellen, die alle die entsprechende Mutation aufweisen. Und genau das ist das Problem. Wenn die Mutation einen lebenswichtigen Vorgang wie die Zellteilung stört – wie soll man dann solch eine Kolonie erhalten? Die Genetiker haben eine raffinierte Lösung dafür gefunden: Mutanten mit fehlerhaften Zellzyklusgenen lassen sich kultivieren und untersuchen, wenn sich ihr Defekt nur *bedingt* bemerkbar macht, das Genprodukt also lediglich unter bestimmten Umständen nicht funktioniert. Häu-



**Abb. 1-36** Im Labor lassen sich Hefezellen mit einer temperatursensitiven Mutation erzeugen. Zunächst behandelt man Hefezellen mit einer Chemikalie, die Mutationen in ihrer DNA hervorruft. Dann werden sie auf einer Agarplatte verteilt und bei niedriger Temperatur inkubiert. Unter diesen Bedingungen teilen sich Zellen mit oder ohne temperatursensitive Mutation wie gewöhnlich. Jede Zelle bildet eine sichtbare Kolonie. Die Kolonien werden durch die Stempeltechnik (engl. *replica plating*) auf zwei identische Petrischalen überführt. Eine dieser Schalen wird bei der tieferen Temperatur inkubiert, die andere bei einer höheren Temperatur, bei der das intakte Protein funktioniert, das mutierte Protein jedoch nicht. Zellen mit einer temperatursensitiven Mutation in einem Gen, das für die Zellteilung erforderlich ist, können sich bei der niedrigeren Temperatur teilen, jedoch nicht bei der höheren Temperatur.

fig treten Mutationen auf, die temperatursensitiv sind (konditionale Mutanten). In diesem Fall arbeitet das mutierte Protein nur bei niedriger Temperatur korrekt, und folglich können sich die betroffenen Zellen vermehren, wenn sie kühl gehalten werden. Bei höherer Temperatur ist das Protein jedoch in seiner Funktion gestört, und die Zellen zeigen dann ihren aufschlussreichen Fehler (s. *Abb. 1–35*). Untersuchungen solcher bedingter Mutanten bei Hefe führten zur Entdeckung der Gene, die den Zellteilungszyklus kontrollieren (*Cdc*-Gene), und zum Verständnis ihrer Arbeitsweise.

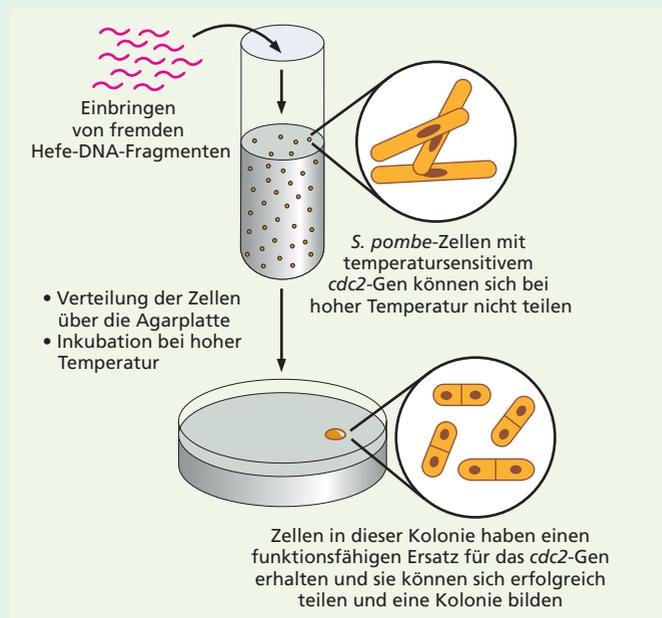
Mithilfe temperatursensitiver Mutanten lässt sich außerdem herausfinden, ob Proteine eines Organismus auch in einem anderen Organismus funktionieren können. Ist ein Protein aus einem anderen Organismus in der Lage, einen Zellzyklusdefekt bei einer mutierten Hefe zu kurieren und ihr eine wildtyp-ähnliche Vermehrung zu ermöglichen? Ein Experiment mit zwei verschiedenen Hefearten liefert Antworten auf diese Fragen.

### Nahe Verwandte

Hefen sind einzellige Pilze und beliebte Organismen, um Zellteilungen zu untersuchen. Sie sind genau wie wir Eukaryoten, aber sie sind trotzdem klein, einfach gebaut, schnell vermehrungsfähig und experimentell leicht manipulierbar. Die am

besten erforschte Hefe, *Saccharomyces cerevisiae* (Bierhefe), teilt sich, indem sie eine kleine Knospe bildet, die heranwächst und sich schließlich von der Mutterzelle abtrennt (s. Abb. 1–14 und 1–32). Eine andere Hefeart, *Schizosaccharomyces pombe* (Spalthefe), wird ebenfalls oft für Studien zu Zellwachstum und -teilung benutzt. Ihr Name leitet sich von einem afrikanischen Bier ab, aus dem sie ursprünglich isoliert wurde. *S. pombe* ist eine stäbchenförmige Hefe, die durch Verlängerung ihrer Enden wächst und sich durch Spaltung in der Mitte des Stäbchens teilt.

Obwohl sie sich in wichtigen Details ihrer Zellteilung unterscheiden, müssen sowohl die Bierhefe als auch die Spalthefe natürlich ihre DNA kopieren und die Erbinformation in ihre Nachkommen verpacken. Um zu ermitteln, ob die Proteine, die den Teilungsvorgang bei *S. cerevisiae* und *S. pombe* steuern, funktionell äquivalent sind, untersuchten Paul Nurse und seine Kollegen, ob Zellzyklusmutanten von *S. pombe* durch ein Gen von *S. cerevisiae* gerettet werden können. Der Ausgangspunkt war eine Kolonie temperatursensitiver *S. pombe*-Mutanten, die den Zellzyklus nicht durchlaufen konnten, wenn sie bei 35 °C wuchsen. Die mutierten Zellen besaßen ein defektes Gen



**Abb. 1-37** Temperatursensitive *S. pombe*-Mutanten mit einem defektem Zellzyklusgen können durch das entsprechende Gen aus *S. cerevisiae* kuriert werden. Aus *S. cerevisiae* (oder menschlichen Zellen) wird DNA isoliert und in große Fragmente zerbrochen, die dann in eine Kultur temperatursensitiver *S. pombe*-Mutanten eingebracht werden. (Wie DNA manipuliert und im Zuge der Transformation in verschiedene Zelltypen eingeschleust wird, erfahren wir in Kapitel 10.) Die transformierten Hefezellen werden auf einer Agarplatte verteilt und bei der höheren (nichtpermissiven) Temperatur inkubiert. Die wenigen Zellen, die überleben und auf dieser Platte wachsen, wurden durch die Aufnahme eines fremden Gens gerettet, das es ihnen ermöglicht, sich auch bei höherer Temperatur geregelt zu teilen.

Mensch ... FGLARA FGIPIR VYTHEV VTLWYR SPEVLLGSARYSTPVDIWSIGTIFAELATKLELFHGDSEIDQLFRIPRALGTPNNEVWPEVESLQDYKNTFFP ...  
*S. pombe* ... FGLARSPGVPLRNYTHEIVTLWYRAPEVLLGSRHYSTGVDIWSVGCIFAENIRRSPLFPDSEIDEIFKIPQVLGTPNEEVWPGVTLLODYKSTFFP ...  
*S. cerevisiae* ... FGLARA FGVPLRAYTHEIVTLWYRAPEVLLGGKQYSTGVDTWSIGCIFAHECNRLRIFSGDSEIDQIEKIPRVLGTPNEAIVPDIYVLPDFKPSFP ...

**Abb. 1-38** Die Zellteilungszyklus-Proteine von Hefen und Mensch besitzen sehr ähnliche Aminosäuresequenzen. Übereinstimmungen zwischen den Aminosäuresequenzen eines Abschnitts des menschlichen *Cdc2*-Proteins und einer ähnlichen Region in den entsprechenden Proteinen von *S. pombe* und *S. cerevisiae* sind grün markiert. Jede Aminosäure wird durch einen Buchstaben repräsentiert.

namens *Cdc2*, das notwendig ist, um verschiedene Schlüsselereignisse des Zellzyklus auszulösen. Die Wissenschaftler schleusten in diese fehlerhaften Zellen DNA-Fragmente ein, die aus *S. cerevisiae* stammten (Abb. 1–36).

Als die Kulturen bei 35 °C inkubiert wurden, bemerkten die Forscher, dass einige der Zellen die Fähigkeit zur Vermehrung wiedererlangt hatten. Wenn sie auf eine Agarplatte aufgetragen wurden, konnten sie sich immer wieder teilen und bildeten kleine Kolonien aus vielen Millionen Hefezellen (s. Abb. 1–35). Die Wissenschaftler fanden heraus, dass diese „geretteten“ Zellen ein DNA-Fragment aufgenommen hatten, das das entsprechende Gen aus *S. cerevisiae* enthielt, das bereits aus Untersuchungen von Lee Hartwell und Kollegen am Zellzyklus bei der Bierhefe bekannt war.

Vielleicht ist das Ergebnis gar nicht so überraschend. Wie stark kann sich schon eine Hefe von einer anderen unterscheiden? Was aber ist mit entfernteren Verwandten? Um das herauszufinden, führten die Forscher das gleiche Experiment erneut durch und verwendeten diesmal menschliche DNA zur Rettung der Hefe-Zellzyklusmutanten. Die Resultate waren die gleichen. Das entsprechende Gen beim Menschen rettete die mutierten Hefezellen, indem es die Zellen befähigte, sich wie ein Wildtyp zu teilen.

## Gene lesen

Die Zellzyklusproteine aus Mensch und Hefe sind nicht nur funktionell äquivalent – sie sind auch fast gleich groß und besitzen eine sehr ähnliche Reihenfolge der Aminosäuren, aus denen sie bestehen. Als das Team von Nurse die Aminosäuresequenzen der Proteine untersuchte, fand es heraus, dass das menschliche *Cdc2* in 64 % seiner Aminosäuren mit dem *Cdc2*-Protein aus *S. pombe* übereinstimmt und in 58 % mit dem entsprechenden Protein aus *S. cerevisiae* (Abb. 1–37).

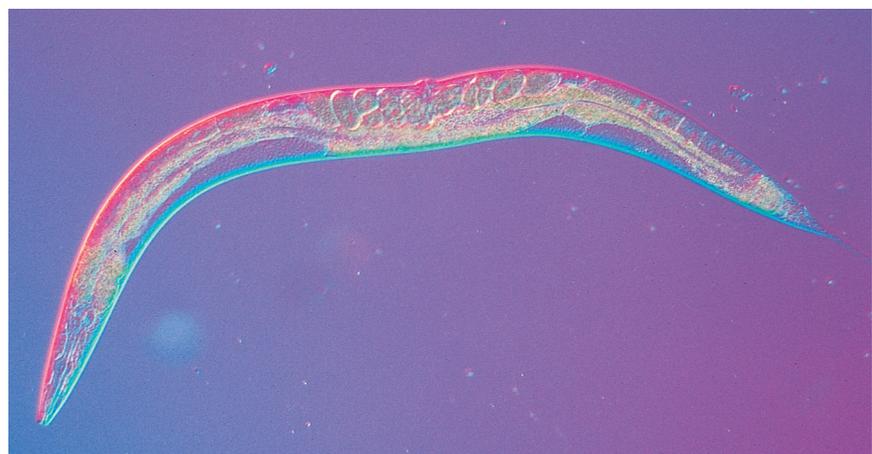
Diese Experimente zeigen, dass Proteine aus verschiedenen Organismen funktionell untereinander austauschbar sein können. Die Moleküle, die bei Eukaryoten die Zellteilung steuern, haben eine so elementare Bedeutung, dass sie über mehr als eine Milliarde Jahre eukaryotischer Evolution hinweg fast unverändert konserviert wurden.

Außerdem decken die Versuche eine noch grundlegendere Tatsache auf. Die mutierte Hefe wurde nicht durch eine direkte Injektion des menschlichen Proteins repariert, sondern durch Einschleusen eines Stücks menschlicher DNA. Sie war also in der Lage, diese Information korrekt abzulesen und zu nutzen. Folglich ähnelt sich auch die molekulare Maschinerie für diese fundamentalen Vorgänge, die wir Genexpression nennen, bei verschiedenen Zellen und Organismen. Eine Hefezelle besitzt die gesamte Ausrüstung, die nötig ist, um die in einem menschlichen Gen verschlüsselten Anweisungen auszuwerten und mithilfe dieser Information die Herstellung eines voll funktionsfähigen menschlichen Proteins zu bewerkstelligen.

eine zentrale Stellung innerhalb der biologischen Forschung einnehmen. Viele Grundlagen der klassischen Genetik wurden durch zahlreiche Untersuchungen an *Drosophila* ermittelt. Beispielsweise lieferten vor über 80 Jahren Untersuchungen an der Fruchtfliege den endgültigen Beweis dafür, dass Gene als die Einheiten der Vererbung auf Chromosomen liegen. In neuerer Zeit führte man systematische Studien durch, um die Genetik von *Drosophila* und speziell die genetischen Mechanismen aufzuklären, die ihrer Embryonal- und Larvalentwicklung zugrunde liegen. Durch diese Arbeiten beginnen wir langsam die Einzelheiten zu verstehen, wie lebende Zellen ihre eindrucksvollste Leistung vollbringen: die Entwicklung einer einzigen befruchteten Eizelle (Zygote) zu einem vielzelligen Organismus, der aus einer riesigen Anzahl verschiedener Zelltypen besteht und in einer exakt vorherbestimmten Weise organisiert ist. *Drosophila*-Mutanten mit fehlplatzierten oder missgestalteten Körperteilen lieferten den Schlüssel zur Identifizierung und Charakterisierung der Gene, die nötig sind, um einen korrekt strukturierten ausgewachsenen Körper mit Verdauungstrakt, Flügeln, Beinen, Augen und allem anderen „Kleinkram“ an den richtigen Stellen aufzubauen. Diese Gene – die kopiert und an jede Zelle im Körper weitergegeben werden – bestimmen, wie sich jede einzelne Zelle in ihrer Umgebung verhält, und legen auf diese Weise die Strukturen fest, die von den Zellen hervorgebracht werden. *Drosophila* hat uns mehr als jedes andere Lebewesen gezeigt, wie man die Kette von Ursache und Wirkung zurückverfolgen kann, die von den in der DNA verschlüsselten genetischen Anweisungen zum Aufbau eines ausgewachsenen vielzelligen Organismus führen. Außerdem stellte sich heraus, dass die Gene von *Drosophila* den menschlichen Genen erstaunlich ähnlich sind – wesentlich ähnlicher als man es aufgrund der äußeren Erscheinungen vermuten würde. Deshalb dient die Fruchtfliege als Modell für die Untersuchung der Embryonalentwicklung des Menschen und vieler seiner Krankheiten. Das Genom von *Drosophila* besteht aus 185 Millionen Nukleotidpaaren und codiert für ungefähr 13.000 Proteine. Eine ganze Reihe dieser Gene haben ihre Gegenstücke im menschlichen Genom, und man weiß, dass sie eine entscheidende Rolle bei menschlichen Krankheiten spielen können.

Ein anderer häufig untersuchter Organismus, der kleiner und einfacher gebaut ist als *Drosophila*, ist der Fadenwurm *Caenorhabditis elegans* (Abb. 1–38). Er ist ein harmloser Verwandter der Älchen, die Wurzeln von Nutzpflanzen schädigen. *C. elegans* entwickelt sich mit der Genauigkeit eines Uhrwerks aus einem befruchteten Ei zu einem ausgewachsenen Wurm, der exakt 959 Körperzellen besitzt (sowie eine variable Anzahl von Ei- und Spermienzellen). Dies ist ein ungewöhnlicher Grad an Regelmäßigkeit für ein Tier. Mittlerweile kennt man die Minuten-genaue Abfolge der Ereignisse während der Fadenwurmentwicklung – wie sich die Zellen teilen, bewegen und sich gemäß streng und vorhersagbaren Regeln spezialisieren. Das Genom von *C. elegans* ist sequenziert; es enthält ungefähr 97 Millionen Nukleotidpaare und codiert für etwa 19.000 Proteine. Es steht eine große Zahl an

**Abb. 1-39** *Caenorhabditis elegans* war der erste vielzellige Organismus, dessen vollständiges Genom sequenziert wurde. Dieser kleine Fadenwurm lebt in der Erde. Seine Entwicklung von der befruchteten Eizelle zu den 959 Zellen des ausgewachsenen Körpers wurde sehr detailliert verfolgt, und man kennt viele der genetischen Mechanismen, die diesem Vorgang zugrunde liegen. Die meisten Individuen dieser Spezies sind Hermaphroditen, die sowohl Eier als auch Spermien produzieren. Die Färbung auf dieser Photographie beruht auf einer speziellen Art der Beleuchtung, die verwendet wurde, um den Kontrast auf dem Bild zu verstärken. Der Wurm selbst ist transparent und farblos. (Mit freundlicher Genehmigung von Ian Hope.)



0,2 mm

Mutanten zur Verfügung, um die Funktionen dieser Gene zu untersuchen. Nach heutigem Kenntnisstand haben anscheinend 70% der menschlichen Proteine irgendein Gegenstück im Fadenwurm, und ebenso wie *Drosophila* ist *C. elegans* ein nützliches Modell für viele Vorgänge, die im Körper des Menschen ablaufen. Untersuchungen zur Embryonalentwicklung des Fadenwurms haben beispielsweise wichtige Erkenntnisse über den *programmierten Zelltod* geliefert. Über diesen Vorgang werden im Körper überflüssige Zellen entsorgt – ein Thema, das von enormer Bedeutung für die Krebsforschung ist (s. Kapitel 18 und 20).

Ein weiterer Organismus, der Einblicke in die Entwicklungsprozesse insbesondere der Wirbeltiere lieferte, ist der *Zebrafisch* (Abb. 1–39). Da dieser Fisch in den ersten beiden Lebenswochen durchsichtig ist, bietet er ein ideales System, um zu beobachten, wie sich die Zellen in einem lebenden Tier im Laufe der Entwicklung verhalten.

Säugetiere gehören zu den komplexesten Tieren und besitzen zweimal so viele Gene wie *Drosophila*, 25-mal mehr DNA pro Zelle und Millionen Mal mehr Zellen in ihren ausgewachsenen Körpern. Schon lange verwendet man die Maus als Modellorganismus für Untersuchungen über die Genetik, Embryonalentwicklung, Immunologie und Zellbiologie der Säugetiere, und neue Techniken haben ihr eine noch bedeutendere Stellung eingeräumt. Mittlerweile ist es möglich, Mäuse mit gezielten Mutationen in jedem beliebigen Gen zu züchten oder mit künstlich erzeugten Genen, die in ihr Erbgut eingeschleust wurden. Auf diese Weise kann man prüfen, für welche Körperfunktion ein bestimmtes Gen erforderlich ist und wie es arbeitet. Die Ergebnisse solcher Untersuchungen erlauben auch Rückschlüsse auf menschliche Gene, denn fast jedes menschliche Gen hat ein Gegenstück in der Maus – mit einer ähnlichen DNA-Sequenz und einer ähnlichen Funktion.

Trotz aller Ähnlichkeiten auf molekularer Ebene sind Menschen jedoch weder Mäuse noch Fische, Würmer, Fliegen oder Hefen, und somit untersucht man natürlich auch den Menschen selbst. In vielen Gebieten der Zellbiologie wurde die Forschung vor allem aus medizinischem Interesse betrieben, und ein Großteil unseres Wissens stammt aus Untersuchungen von menschlichen Zellen in Kultur. Der medizinische Datenbestand über menschliche Zellen ist außerordentlich groß. Natürliche Mutationen eines bestimmten Gens treten zwar nur selten auf – da Menschen aber die einzigartige Fähigkeit besitzen, ihre von Gendefekten verursachten Krankheitsbilder zu dokumentieren, kennt man auch ohne den Einsatz von Gentechnik die Auswirkungen von Mutationen in Tausenden verschiedenen Genen. In keiner anderen Spezies wurden Milliarden von Individuen so intensiv untersucht, beschrieben und erforscht wie beim Menschen. Auch die Genome von Mensch und Maus sind bereits vollständig sequenziert.

Trotz aller Fortschritte sind die Lücken in unserem Wissen noch immer gewaltig. Der Säugetierkörper ist äußerst komplex, und man könnte fast darüber verzweifeln, wie man jemals verstehen soll, auf welche Weise die DNA in einem befruchteten Maus-Ei eine Maus erzeugt oder die DNA in einer menschlichen Eizelle die Entwicklung eines Menschen steuert. Die Enthüllungen der Molekularbiologie lassen die Aufklärung dieser Mechanismen mittlerweile jedoch möglich erscheinen. Dieser neue Optimismus entspringt vor allem aus der Entdeckung, dass die Gene einer Tierart in den meisten anderen Tierarten nahe verwandte Gegenstücke besitzen, die offenbar ähnliche Funktionen ausüben (Abb. 1–40). Wir alle haben einen gemeinsamen evolutionären Ursprung, und unter der Oberfläche sieht es so aus, als würden wir auch dieselben molekularen Mechanismen miteinander teilen. Fliegen, Würmer, Fische, Mäuse und Menschen liefern folglich einen Schlüssel zum Verständnis, wie Tiere allgemein funktionieren und wie ihre Zellen arbeiten.



**Abb. 1-40** Zebrafische sind beliebte Modellorganismen zur Untersuchung der Entwicklung von Wirbeltieren. Diese kleinen, robusten tropischen Fische eignen sich für genetische Studien. Da sie transparente Embryos besitzen, kann man im lebenden Organismus beobachten, wie sich die Zellen während der Entwicklung bewegen und wie sie ihren Charakter verändern. (Mit freundlicher Genehmigung von Steve Baskauf.)

**Abb. 1-41** Unterschiedliche Arten besitzen gleiche Gene. Das Menschenbaby und die Maus haben ähnliche weiße Flecken auf ihrer Stirn, weil beide Defekte im gleichen Gen (genannt *Kif*) besitzen, das für die Entwicklung und Erhaltung von Pigmentzellen nötig ist. (Mit freundlicher Genehmigung von R. A. Fleischman, aus *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88:10885–10889, 1991. Mit freundlicher Genehmigung der National Academy of Sciences.)

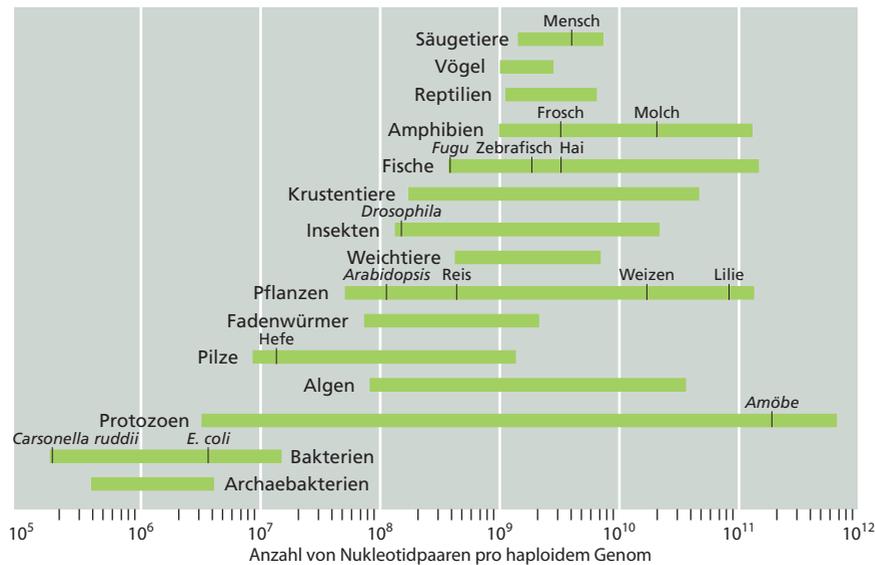


### 1.5.5 Der Vergleich von Genomsequenzen deckt das gemeinsame Erbe des Lebens auf

Auf molekularer Ebene erfolgten die evolutionären Abwandlungen bemerkenswert langsam. Heutige Organismen weisen viele Merkmale auf, die über die mehr als 3 Milliarden Jahre der Existenz des Lebens auf der Erde bewahrt wurden. Dieser Zeitraum entspricht etwa einem Fünftel des Alters des Universums. Dieser bemerkenswerte evolutionäre Konservatismus liefert die Grundlage für die Untersuchungen der Molekularbiologie. Als Überleitung zu den folgenden Kapiteln beenden wir unsere Einführung deshalb mit einer etwas ausführlicheren Betrachtung der Verwandtschaftsverhältnisse und grundlegenden Ähnlichkeiten innerhalb der Lebewesen. Auf diesem Gebiet gewann man in den letzten Jahren viele neue Erkenntnisse durch die Analyse von Genomsequenzen – den Reihenfolgen, in denen die vier universellen Nukleotide miteinander verknüpft sind, um die DNA verschiedener Organismenarten aufzubauen (s. Kapitel 9).

Durch die DNA-Sequenzierung wurde es einfach, Verwandtschaften zwischen Genen aufzudecken. Wenn zwei Gene aus unterschiedlichen Organismen sehr ähnliche DNA-Sequenzen besitzen, stammen beide höchstwahrscheinlich von einem gemeinsamen Vorläufergen ab. Gene (und Genprodukte), die derart miteinander verwandt sind, nennt man **homolog**. Verfügt man über die vollständigen Genomsequenzen von repräsentativen Organismen aus allen drei Domänen des Lebens – Archaeen, Eubakterien und Eukaryoten – kann man systematisch nach Homologien suchen, die diese enorme evolutionäre Kluft überbrücken. Auf diese Weise können wir beginnen, eine Bestandsaufnahme des gemeinsamen Erbes aller Lebewesen durchzuführen und die Ursprünge des Lebens bis hin zu den frühesten Urzellen zurückzuverfolgen. Allerdings gibt es dabei auch gewisse Schwierigkeiten: Manche Vorläufergene gingen verloren, und einige haben sich so stark verändert, dass es nicht leicht ist, Verwandtschaften zu erkennen. Trotz dieser Unsicherheiten erlaubt der Vergleich von Genomsequenzen aus den am weitesten voneinander entfernten Ästen des Stammbaums des Lebens jedoch Rückschlüsse darauf, welche Gene für lebende Zellen unbedingt erforderlich sind.

Ein Vergleich der vollständigen Genome von fünf Eubakterien, einem Archaeon und der Hefe als Vertreter der Eukaryoten deckte eine Kerngruppe von 239 Familien proteincodierender Gene auf, die Stellvertreter in allen drei Domänen besitzen. Die meisten dieser Gene lassen sich einer Funktion zuordnen, wobei die größte Anzahl gemeinsamer Genfamilien am Aminosäurestoffwechsel und -transport sowie an der Herstellung und Funktion der Ribosomen beteiligt ist. Die Mindestanzahl von Genen, die eine Zelle benötigt, um unter den heutigen Umweltbedingungen lebensfähig zu sein, beträgt daher vermutlich nicht viel weniger als 200-300. Das am weitesten gestraffte Genom, das bis heute erfasst wurde, ist das des Bakteriums *Carsonella ruddii*. Dieses Bakterium lebt im Inneren von spezialisierten Zellen von Blattläusen und besitzt 182 Gene. *Carsonella ruddii* ist jedoch, um überleben zu können, von den Genen seines Insektenwirts abhängig.



**Abb. 1-42** Organismen variieren enorm in den Größen ihrer Genome. Genomgrößen werden in Nukleotidpaaren („Basenpaaren“, bp) der DNA pro haploidem Genom gemessen – also pro Einzelkopie des Genoms. (Zellen von Organismen, die sich wie wir selbst geschlechtlich fortpflanzen, sind im Allgemeinen diploid: Sie enthalten zwei Kopien des Genoms – eine von der Mutter geerbte und eine vom Vater.) Nahe verwandte Organismen können sehr unterschiedliche DNA-Mengen in ihren Genomen besitzen, auch wenn sie eine ähnliche Anzahl funktionell verschiedener Gene enthalten. (Nach T. R. Gregory, 2008, Animal Genome Size Database: [www.genomesize.com](http://www.genomesize.com).)

Die meisten Organismen besitzen jedoch wesentlich mehr Gene. Sogar Prokaryoten – schlichte Zellen, die nur wenig überflüssiges genetisches Gepäck mit sich tragen – haben im Allgemeinen Genome, die mindestens 1 Million Nukleotidpaare enthalten und für 1000 bis 8000 Gene codieren. Mit ihren wenigen Tausend Genen sind Bakterien in der Lage, selbst in den lebensfeindlichsten Umgebungen der Erde zu überleben.

Die kompakten Genome typischer Bakterien erscheinen zwergenhaft im Vergleich zu den Genomen typischer Eukaryoten. Beispielsweise enthält das menschliche Genom 700-mal mehr DNA als das Genom von *E. coli*, und das Genom eines Farns enthält 100-mal mehr DNA als das eines Menschen (Abb. 1–41). Im Hinblick auf die Anzahl der Gene sind die Unterschiede jedoch nicht so groß. Wir besitzen nur ungefähr siebenmal so viele Gene wie *E. coli*, wenn man ein Gen als einen DNA-Abschnitt definiert, der die Anleitung für ein Proteinmolekül enthält. Außerdem gehören viele unserer 24.000 proteincodierenden Gene und die entsprechenden Proteine zu Familien aus nahe verwandten Mitgliedern. Ein Beispiel ist die Familie der Hämoglobine, von der neun Mitglieder im Menschen vorkommen. Die Anzahl der grundsätzlich verschiedenen Proteine in einem Menschen ist daher nicht sehr viel größer als in einem Bakterium, und die Anzahl der menschlichen Gene, die identifizierbare Gegenstücke in einem Bakterium haben, macht einen wesentlichen Teil der Gesamtzahl aus.

Der Rest unserer menschlichen DNA – die riesige Menge, die nicht für Proteine oder für funktionelle RNA-Moleküle codiert – ist eine Mischung aus Sequenzen, die an der Regulation der Genexpression mitwirken, und Sequenzen, die anscheinend überflüssiger Ausschuss sind. Sie wurden wie Stapel alter Zeitungen aufbewahrt – denn wenn kein Druck besteht, ein Archiv klein zu halten, ist es einfacher, alles aufzuheben, anstatt nützliche Informationen auszusortieren und alles Übrige zu entsorgen. Die große Menge regulatorischer DNA ermöglicht die enorme Komplexität und Raffinesse, mit der unterschiedliche Gene in einem eukaryotischen vielzelligen Organismus zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Orten aktiviert werden. Die Liste der grundlegenden Einzelteile, also der Proteine, die unsere Zellen anhand der Anweisungen der DNA herstellen, ist jedoch nicht viel länger als die Liste der Einzelteile eines Autos; und zahlreiche dieser Einzelteile sind nicht nur allen Tieren gemein, sondern sämtlichen Lebewesen.

Es ist schon erstaunlich, dass ein Stück DNA Wachstum, Entwicklung und Vermehrung von Zellen und komplexen Organismen steuern kann. In den weiteren Kapiteln dieses Buchs werden wir versuchen zu erklären, wie Zellen arbeiten – teilweise, indem wir ihre Bestandteile untersuchen und dabei sehen, wie diese Teile

zusammenarbeiten, und teilweise, indem wir ergründen, wie ihre Genome die Herstellung dieser Bestandteile so anleiten, dass jedes Lebewesen sich reproduzieren und leben kann.

## Zusammenfassung

- Zellen sind die Grundeinheiten des Lebens. Man nimmt an, dass alle heutigen Zellen von derselben Urzelle abstammen, die vor über 3 Milliarden Jahren entstanden ist.
- Alle Zellen – und somit alle Lebewesen – wachsen, wandeln verschiedene Energieformen ineinander um, nehmen ihre Umgebung wahr, reagieren auf Reize und vermehren sich.
- Alle Zellen werden von einer Plasmamembran umhüllt, die das Innere der Zelle von der Umgebung abtrennt.
- Alle Zellen enthalten DNA als Speicher für ihre genetische Information und verwenden sie, um die Synthese von RNA-Molekülen und Proteinen anzuleiten.
- Zellen in vielzelligen Organismen können sehr verschieden sein, obwohl sie alle die gleiche DNA enthalten. Entsprechend ihrer Entwicklungsgeschichte und den Signalen, die sie aus ihrer Umgebung erhalten, schalten sie unterschiedliche Gruppen von Genen an.
- Zellen in tierischen und pflanzlichen Geweben haben typischerweise einen Durchmesser von 5 bis 20  $\mu\text{m}$  und können unter einem Lichtmikroskop betrachtet werden, das auch einige ihrer inneren Komponenten oder Organellen erkennen lässt.
- Mit einem Elektronenmikroskop kann man kleinere Organellen und sogar einzelne große Moleküle sehen. Jedoch müssen die Proben aufwendig vorbereitet werden, und man kann sie nicht lebend beobachten.
- Die einfachsten heute lebenden Zellen sind Prokaryoten: Sie enthalten zwar DNA, besitzen aber keinen Zellkern oder andere Organellen. Vermutlich ähneln sie der Urzelle am stärksten.
- Die verschiedenen Prokaryotenarten besitzen vielfältige chemische Fähigkeiten und besiedeln äußerst unterschiedliche Lebensräume. Die Prokaryoten gliedern sich in zwei phylogenetische Entwicklungslinien: Eubakterien und Archaeen.
- Eukaryotenzellen besitzen einen Zellkern und weitere Organellen, die in Prokaryoten nicht vorkommen. Vermutlich haben sie sich über mehrere Stadien hinweg entwickelt. Ein wichtiger Schritt war offenbar der Erwerb von Mitochondrien. Man vermutet, dass sich diese Organellen aus Bakterien entwickelt haben, die von einer Vorläuferzelle verschlungen wurden.
- Der Zellkern ist das markanteste Organell in den meisten Pflanzen- und Tierzellen. Er enthält den größten Teil der genetischen Information des Organismus, die in DNA-Molekülen gespeichert ist. Die übrigen Zellinhaltsstoffe – ohne den Zellkern – bilden das Cytoplasma. Chloroplasten und Mitochondrien besitzen ebenfalls DNA, allerdings mit sehr eingeschränkter Codierungskapazität.
- Zum Cytoplasma gehören alle Zellinhaltsstoffe außerhalb des Zellkerns. Es enthält eine Vielzahl an membranumhüllten Organellen mit spezifischen chemischen Funktionen. Mitochondrien oxidieren Nahrungsmoleküle. In Pflanzenzellen führen Chloroplasten die Photosynthese durch. Das Endoplasmatische Reticulum, der Golgi-Apparat und die Lysosomen ermöglichen es Zellen, komplexe Moleküle für den Export aus der Zelle und den Einbau in Zellmembranen zu synthetisieren sowie große Moleküle zu importieren und abzubauen.
- Die übrigen intrazellulären Bestandteile – ohne die membranumschlossenen Organellen – bilden das Cytosol. Es enthält eine konzentrierte Mischung aus großen und kleinen Molekülen, die zahlreiche wichtige biochemische Abläufe ausführen.
- Das Cytoskelett durchzieht das gesamte Cytoplasma. Dieses System aus Proteinfilamenten ist für die Zellform und -bewegung verantwortlich und ermöglicht

den Transport von Organellen und Molekülen von einem Ort im Cytoplasma zum anderen.

- Zu den frei lebenden, einzelligen eukaryotischen Mikroorganismen gehören einige der komplexesten Eukaryotenzellen. Sie können schwimmen, sich paaren, jagen und Nahrung verschlingen.
- Ein Tier, eine Pflanze oder ein Pilz besteht aus verschiedenen eukaryotischen Zelltypen, die sich alle von einer einzigen befruchteten Eizelle ableiten. Die Anzahl solcher Zellen, die miteinander kooperieren, um einen großen vielzelligen Organismus wie zum Beispiel einen Menschen zu bilden, reicht bis in die Trillionen.
- Biologen haben eine geringe Anzahl von Modell-Organismen als Schwerpunkt für intensive Forschungen ausgewählt. Zu ihnen gehören das Bakterium *E. coli*, die Bierhefe, ein Fadenwurm, die Fliege, eine kleine Pflanze, ein Fisch, eine Maus und der Mensch selbst.
- Obwohl die Mindestanzahl von Genen, die eine lebensfähige Zelle benötigt, vermutlich unter 400 liegt, enthalten die meisten Zellen wesentlich mehr. Dennoch besitzen selbst so komplexe Organismen wie der Mensch nur ungefähr 24.000 proteincodierende Gene – zweimal so viele wie eine Fliege und siebenmal so viele wie *E. coli*.

### Schlüsselbegriffe

Archaeon	homolog
Bakterium	Mikroskop
Chloroplast	Mitochondrium
Chromosom	Modellorganismus
Cytoplasma	Organell
Cytoskelett	Prokaryot
Cytosol	Protein
DNA	Protozoon
Eukaryot	Ribosom
Evolution	RNA
Genom	Zelle

## Fragen

### Frage 1-9

Mittlerweile sollten Ihnen die folgenden Zellbestandteile vertraut sein. Erläutern Sie kurz, um was es sich handelt und welche Funktionen die Strukturen in der Zelle ausüben.

- Cytosol
- Cytoplasma
- Mitochondrien
- Zellkern
- Chloroplasten
- Lysosomen
- Chromosomen
- Golgi-Apparat
- Peroxisomen
- Plasmamembran
- Endoplasmatisches Reticulum
- Cytoskelett

### Frage 1-10

Welche der folgenden Aussagen sind richtig? Begründen Sie Ihre Antworten.

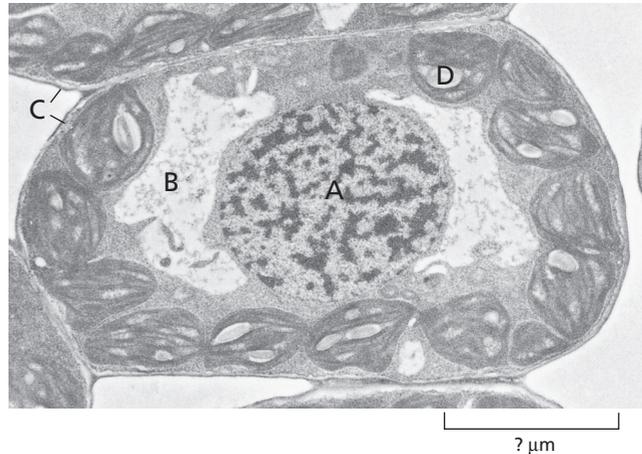
- Die Erbinformation einer Zelle wird durch ihre Proteine weitergegeben.
- Bei Bakterien befindet sich die DNA im Cytosol.
- Pflanzen bestehen aus prokaryotischen Zellen.
- Alle Zellen des Menschen – außer Ei- und Spermienzellen – enthalten die gleiche Anzahl von Chromosomen.
- Das Cytosol enthält membranbegrenzte Organellen wie Lysosomen.
- Zellkerne und Mitochondrien werden von einer Doppelmembran umgeben.
- Protozoen sind komplexe Organismen aus spezialisierten Zellen, die Gewebe bilden, wie Geißeln, Mundfelder, Stacheln und beinähnliche Fortsätze.
- Lysosomen und Peroxisomen sind die Orte, wo unerwünschte Materialien abgebaut werden.

### Frage 1-11

Führen Sie die folgende Rechnung durch, um ein Gefühl für die Größe von Zellen zu bekommen und um den Umgang mit dem metrischen System zu üben: Das menschliche Gehirn wiegt ungefähr 1 kg und besteht aus ca.  $10^{12}$  Zellen. Berechnen Sie die durchschnittliche Größe einer Gehirnzelle (obwohl wir wissen, dass deren Größen in weiten Bereichen schwanken können), unter der Annahme, dass jede Zelle vollständig mit Wasser gefüllt ist ( $1 \text{ cm}^3$  Wasser wiegt 1 g). Wie lang wäre eine Seite dieser durchschnittlich großen Gehirnzelle, wenn man sie sich als einen einfachen Würfel vorstellt? Wenn man alle Zellen zu einer dünnen Schicht mit der Dicke einer Zelle ausbreiten würde, wie viele Seiten dieses Buchs würde die Schicht dann bedecken?

### Frage 1-12

Benennen Sie die verschiedenen Organellen, die in der unten gezeigten elektronenmikroskopischen Aufnahme mit Buchstaben gekennzeichnet sind. Schätzen Sie die Länge des Maßstabbalkens in der Abbildung.



### Frage 1-13

Es gibt drei Hauptklassen von Filamenten, die das Cytoskelett aufbauen. Wie heißen sie, und worin unterscheiden sich ihre Funktionen? Welche Cytoskelettfilamente sind die häufigsten in Muskelzellen und welche in Epidermiszellen, die die äußerste Hautschicht bilden? Begründen Sie Ihre Antworten.

### Frage 1-14

Die natürliche Selektion ist eine so starke Kraft in der Evolution, dass selbst Zellen mit einem nur geringfügigen Wachstumsvorteil ihre Konkurrenten schnell überflügeln. Zur Veranschaulichung dieses Vorgangs stelle man sich eine Bakterienkultur aus einer Million Zellen vor, die sich alle 20 Minuten verdoppeln. Eine einzige Zelle in dieser Kultur erwirbt eine Mutation, die es ihr ermöglicht, sich schneller zu teilen – mit einer Generationsdauer von nur 15 Minuten. Angenommen, es gibt einen unbegrenzten Nahrungsvorrat und keinen Zelltod – wie lange dauert es, bis die Nachkommen der mutierten Zelle in der Kultur vorherrschen? Bevor Sie rechnen, machen Sie eine Abschätzung: Glauben Sie, es dauert ungefähr einen Tag, eine Woche, einen Monat oder ein Jahr? Wie viele Zellen jedes Typs (mutiert und nicht mutiert) sind zu diesem Zeitpunkt in der Kultur vorhanden? (Die Anzahl der Zellen  $N$  in der Kultur zu einer gegebenen Zeit  $t$  wird durch die Gleichung  $N = N_0 \times 2^{t/G}$  beschrieben, wobei  $N_0$  die Anzahl der Zellen zum Zeitpunkt Null und  $G$  die Generationsdauer ist.)

**Frage 1-15**

Wenn man Bakterien unter ungünstigen Bedingungen in Kultur hält, beispielsweise in Anwesenheit eines Antibiotikums, wachsen die meisten Zellen nur langsam. Jedoch ist es nicht ungewöhnlich, dass sich die Wachstumsrate einer Bakterienkultur in Gegenwart einer giftigen Substanz innerhalb weniger Tage wieder auf die ursprüngliche Rate einpendelt, die ohne Giftzugabe vorliegt. Erklären Sie, wie es dazu kommt.

**Frage 1-16**

Übertragen Sie das in [Frage 1–14](#) beschriebene Prinzip des exponentiellen Wachstums auf die Zellen eines vielzelligen Organismus wie Sie selbst. In Ihrem Körper sind etwa  $10^{13}$  Zellen vorhanden. Nehmen Sie an, eine Zelle erwirbt eine Mutation, die es ihr ermöglicht, sich auf unkontrollierte Weise zu teilen, d. h. sie wird zu einer Krebszelle. Manche Krebszellen können mit einer Generationsdauer von ungefähr 24 Stunden wachsen. Wenn keine der Krebszellen stirbt, wie lange würde es dauern, bis  $10^{13}$  Zellen in Ihrem Körper Krebszellen wären?

(Verwenden Sie die Gleichung  $N = N_0 \times 2^{t/G}$ , wobei  $t$  die Zeit ist und  $G$  die Generationsdauer. Hinweis:  $10^{13} \cong 2^{43}$ .)

**Frage 1-17**

Erörtern Sie die folgende Aussage: „Die Struktur und Funktion einer lebenden Zelle werden von den Gesetzen der Physik und Chemie bestimmt.“

**Frage 1-18**

Was sind die Vorteile von Vielzelligkeit – sofern es überhaupt welche gibt?

**Frage 1-19**

Zeichnen Sie maßstabsgerecht die Umrissse von zwei kugeligen Zellen – einem Bakterium mit einem Durchmesser von  $1 \mu\text{m}$  und einer Tierzelle mit einem Durchmesser von  $15 \mu\text{m}$ . Berechnen Sie für beide Zellen das Volumen, die Oberfläche und das Verhältnis der Oberfläche zum Volumen. Wie würde sich der letzte Wert verändern, wenn man die inneren Membranen der Zellen in die Berechnung der Oberfläche mit einbezieht? Nehmen Sie an, dass die inneren Membranen eine 15-mal größere Oberfläche haben als die Plasmamembran! (Das Volumen einer Kugel beträgt  $4\pi R^3/3$  und ihre Oberfläche  $4\pi R^2$ , wobei  $R$  ihr Radius ist.) Erörtern Sie die folgende Hypothese: „Innere Membranen ermöglichen die Entwicklung größerer Zellen.“

**Frage 1-20**

Welche Argumente sprechen dafür, dass alle lebenden Zellen von einer gemeinsamen Vorläuferzelle abstammen? Stellen Sie sich die ganz frühen Tage der Evolution auf der Erde vor. Würden Sie annehmen, dass diese Urzelle die erste und einzige Zelle war, die sich gebildet hat?

**Frage 1-21**

In [Abb. 1–26](#) sind Proteine blau, Nukleinsäuren orange oder rot, Lipide gelb und Polysaccharide grün dargestellt. Benennen Sie die Hauptorganellen und andere wichtige Zellstrukturen, die man in diesem Schnitt durch eine Eukaryotenzelle erkennen kann.

**Frage 1-22**

Wenn Sie Teichwasser unter dem Mikroskop betrachten, erkennen Sie eine etwa  $20 \mu\text{m}$  lange, unbekannte, stäbchenförmige Zelle. Da Sie wissen, dass einige außergewöhnliche Bakterien so groß oder sogar noch größer sein können, fragen Sie sich, ob es sich bei Ihrer Zelle um ein Bakterium handelt oder um einen Eukaryoten. Wie entscheiden Sie sich? Wenn es kein Eukaryot ist, wie können Sie herausfinden, ob es sich um ein Bakterium oder ein Archaeobakterium handelt?

