

Themen und Lernziele: Hinterfragung der wissenschaftlichen Arbeitsweise; Kennzeichen von Leben; chemische Bestandteile der Zelle; Aufbau prokaryotischer und eukaryotischer Zellen; Unterschiede zwischen Bacteria und Archaea; Grundprinzipien der Replikation, Transkription und Translation

2.1

Weshalb ist der Frosch grün?

Die Frage, weshalb ein Frosch grün ist, scheint leicht zu beantworten: Damit er sich besser vor dem Storch verstecken kann! Diese Antwort ist allerdings falsch. Ein Frosch handelt nicht zielgerichtet. Er weiß wahrscheinlich nicht, dass und weshalb er grün ist, und hat keine Möglichkeit, sich rot anzuziehen. Selbst die meisten Menschen wissen wohl nicht, dass sie in der Tränenflüssigkeit einen Stoff namens **Lysozym** (s. Kap. 3) absondern, „um damit“ Bakterien auf der Augenoberfläche aufzulösen. Eine richtige, aber sicher unbefriedigende Antwort auf die oben gestellte Frage wäre etwa: Der Frosch ist grün, weil er entsprechende Pigmente in seiner Haut hat. Ein wissenschaftlicher Erklärungsversuch könnte etwa so lauten: Von allen Farbvarianten, die zufällig im Laufe der Evolution aufgetreten sind, hatten grün pigmentierte Exemplare die höchsten Überlebens- und Fortpflanzungsraten, wahrscheinlich, weil sie besser getarnt waren als anders gefärbte Exemplare. Die wissenschaftliche Erklärung gibt keine Begründung, weshalb etwas so geworden ist, wie wir es vorfinden, sondern beruht auf der Annahme, dass es dem Organismus Vorteile gebracht haben dürfte, dass es so ist. Sie geht davon aus, dass die Evolution nicht zielgerichtet (**final, teleologisch**), sondern aufgrund zufälliger Veränderungen und einer anschließenden Selektion abläuft. Häufig greifen aber unsere Erklärungsversuche zu kurz, wie etwa in dem folgenden provozierenden Beispiel aus der Literatur: Ein Forscher beobachtet wiederholt, dass ein

Maikäfer von seiner Hand abfliegt, wenn er ihm gesagt hat: „Maikäfer flieg!“ Nachdem er ihm die Flügel abgeschnitten hat, misslingt dieser Versuch. Daraus schließt er wissenschaftlich korrekt: Ein Maikäfer ohne Flügel kann nicht hören. Derartige Fehlschlüsse sind recht häufig, da wir nicht alle Aspekte einer Frage überblicken können und man in der Wissenschaft zunächst die einfachste Erklärung eines komplexen Zusammenhanges als die beste annimmt. Gerade die Biologie hat aber den **Umweg als Regelfall**, wie wir an vielen Beispielen sehen werden. Die meisten Bestandteile und Vorgänge in der Zelle haben mehr als eine Funktion und sind mit monokausalen Erklärungen nicht angemessen zu begründen. Dies gilt besonders für Mikroorganismen, bei denen eine einzige Zelle alle Lebensfunktionen trägt. Ein Lehrbuch muss vereinfachen und abfragbare Fakten anbieten. Man sollte sich aber stets bewusst sein, dass die Frage „Welche Funktion hat die Membran um den Protoplasten einer Bakterienzelle?“ nicht leichter zu beantworten ist als die nach der Funktion der menschlichen Hand.

2.2

Kennzeichen von Leben

Es gibt keine einfache Definition des Begriffs Leben. Einige der typischen Kennzeichen von Lebensprozessen findet man auch in der unbelebten Natur. So könnte man sagen, dass ein Feuer **Nahrung** aufnimmt und **Stoffwechsel** zeigt, indem es chemische Reaktionen durchführt. **Wachstum** und **Teilung** kann man wie bei Feuer auch an Kristallen beobachten oder bei einem Wassertropfen, der an einer Schräge herabläuft. Lebewesen sind jedoch viel **komplexer** aufgebaut als Kristalle oder Wassertropfen. Sie bewirken viele chemische Reaktionen, die nicht nur Stoffe zersetzen, sondern auch **neue aufbauen**. Sie leisten eine **Selbstreplikation** nach einem Plan, der unabhängig von den äußeren Bedingungen zu gleichen Nachkommen führt. Dabei durchlaufen Organismen verschiedene Stadien, sie zeigen **Differenzierung** und **reagieren** auf chemische und physikalische Signale aus ihrer Umwelt, verarbeiten also Information, ohne direkt dem chemischen Gleichgewicht zu folgen. Ein Regentropfen folgt der Schwerkraft und dem Wind; ein Käfermännchen kämpft erfolgreich gegen diese Kräfte an, wenn es nur wenige Duftstoffmoleküle eines Weibchens wahrgenommen hat. Selbst Bakterien können eine ihnen förderliche Umgebung erkennen und aus eigener Kraft aufsuchen. Eine wesentliche Eigenschaft lebender Organismen ist die Fähigkeit zur **Evolution**. Das ist die Hervorbringung neuer Eigenschaften, die an die Nachkommen vererbt werden. So entstand (und entsteht immer noch) eine ungeheure Vielfalt von Lebewesen, von denen wir bis heute nur die wenigsten kennen (gerade weil die meisten Mikroorganismen sind). Ein jedes sorgt für Nachkommen der eigenen Art, während Schneeflocken bei aller Formenfülle keine Chance haben, Einfluss darauf zu nehmen, ob ihre spezifische Gestalt noch einmal reproduziert wird.

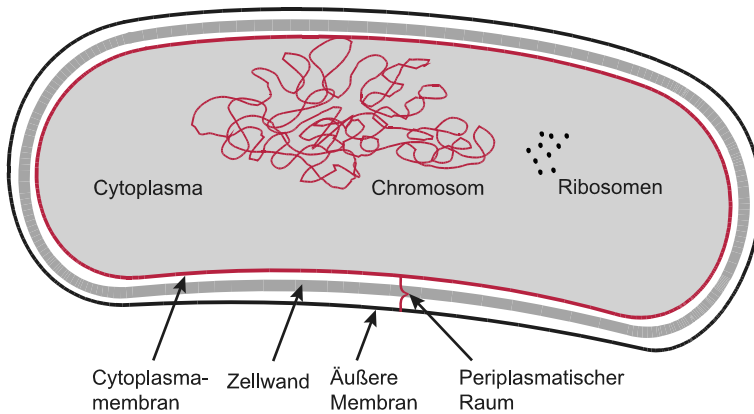


Abb. 2.1 Aufbau einer Prokaryotenzelle. Das ringförmige Chromosom (Nucleoid) liegt frei im Cytoplasma, das normalerweise keine membranumschlossenen Organellen enthält. Die Cytoplasmamembran als wichtigster Leistungsträger von Transport- und Energiewandlungsprozessen ist von einer Zellwand umgeben. Die äußere Membran, die den periplasmatischen Raum umgrenzt, ist typisch für Gram-negative Bakterien und nicht bei Gram-positiven Bakterien und Archaeen zu finden

2.3

Aufbau einer Prokaryotenzelle

Die einfachsten vollständigen Zellen findet man bei den Prokaryoten, zu denen die **Eubakterien** (Bacteria) und **Archaeobakterien** (Archaea) zählen (Abb. 2.1). Man unterscheidet eine **Zellhülle** und das von ihr umschlossene **Cytoplasma**, das man sich in seiner Konsistenz etwa wie dünnflüssigen Honig vorstellen kann. Die Hülle ist in der Regel aus einer äußeren **Wand** und einer **Membran** zusammengesetzt, etwa wie ein Luftballon im Jutesack. Sie hat nicht nur die Funktion einer Verpackung wie bei einem Geschenk. Die Membran ist wesentlich an Transportprozessen und am Energiestoffwechsel beteiligt. Das Cytoplasma enthält auf einem **Chromosom** die genetische Information sowie die **Ribosomen**, **Proteine**, **Coenzyme** und alle weiteren Bestandteile, die aus den aufgenommenen Stoffen durch mehr als tausend verschiedene, aber wohlkoordinierte biochemische Reaktionen letztendlich zwei Tochterzellen entstehen lassen.

2.4

Zellwand

Eine Zellwand gibt der Zelle Druckfestigkeit gegen den osmotisch (durch die gelösten Teilchen) bedingten Überdruck, unter dem das Cytoplasma steht. Auch die Form der

Zelle wird von der Zellwand bestimmt. Daneben gibt es im Cytoplasma filamentöse Proteine, die das **Cytoskelett** bilden und an Formgebung und Zellteilung beteiligt sind (s. Kap. 8). Die Zellwand kann aus verschiedenen Stoffen bestehen und ist in der Regel keine Barriere für gelöste Stoffe. Bei den Eubakterien findet man eine Zellwand aus **Murein** (s. Kap. 3), einer Substanz, die dem von Tieren und einigen Pilzen bekannten Chitin verwandt ist. Bei Archaeen gibt es kein Murein, sondern Wände aus **Protein**, **Polysacchariden** oder **Pseudomurein** (s. Abb 3.3). Als weitere Zellwandbildner findet man bei Pflanzen **Cellulose**, bei Pilzen **Chitin**, bei den Kieselalgen **Kieselsäure** (Silikat) oder bei manchen Einzellern **Kalkschalen**. Einige Mikroben, etwa die Chlamydien als parasitisch in Zellen ihrer Wirte lebende Bakterien, das Archaeon *Thermoplasma* oder (unter den Eukaryoten) die meisten Amöben haben keine Zellwand. Der Besitz einer Zellwand ist also keine Vorbedingung für Leben.

2.5

Zellmembran

Jede Zelle hat eine Zellmembran oder **Cytoplasma-Membran**. Diese grenzt das Individuum ab, ist undurchlässig für die meisten Stoffe, trägt aber Komponenten, welche die Kommunikation mit der Außenwelt, den spezifischen Transport von Stoffen und wesentliche Teile des Energiestoffwechsels leisten. Die Membran bildet mit dem umschlossenen Cytoplasma den **Protoplasten**. Sie ist nicht reißfest, aber nur für wenige Stoffe durchlässig (**semipermeabel**). Biologische Membranen haben bei allen Lebewesen einen einheitlichen Grundaufbau aus einer Phospholipid-Doppelschicht. Es gibt allerdings charakteristische Unterschiede zwischen den großen Organismengruppen. So sind in die Membran eingelagerte **Steroide** typisch für Eukaryoten, **Hopanoide** für Prokaryoten und **Etherlipide** für Archaeen.

Grundbestandteile eines typischen Phospholipids sind **Glycerin**, **Fettsäuren** und **Phosphat** (Abb. 2.2), an das verschiedene Reste gebunden sein können. Ein Phospholipid entsteht dadurch, dass unter Wasserabspaltung von den OH-Gruppen der Alkohol- und Säurereste (Veresterung) ein Molekül mit einem **hydrophilen** Kopf (Phosphat-Ende) und einem **hydrophoben** Schwanz (aus den Fettsäure-Enden) gebildet wird. Die Phospholipide lagern sich zu einer Doppelschicht von etwa 8 nm Dicke zusammen, deren Innenbereich stark hydrophob ist. Aufgelagert und teilweise die Lipidschicht ganz durchspannend sind **Membranproteine**, deren Anteil bis zu 50% der Trockenmasse ausmachen kann. Sie sind aus Aminosäure-Ketten aufgebaut, wobei die Bereiche innerhalb der Membran typischerweise einen hohen Anteil an hydrophoben Aminosäuren enthalten, die oft in Form einer Spirale (Helix) die Membran durchspannen.

Die **Etherlipide** der Archaeen enthalten Glycerin, das mit zwei langkettigen (C_{20}) Alkoholen eine Etherbindung eingegangen ist. Bei **hyperthermophilen** Archaeen und Bakterien, die bei Temperaturen über 80 °C wachsen, findet man stabilisierte Membranen, die aus nur einer Lipidschicht bestehen. Dabei sind die hydrophoben Schwänze der Lipidmoleküle zu einem doppelt langen Molekül kovalent verbunden.

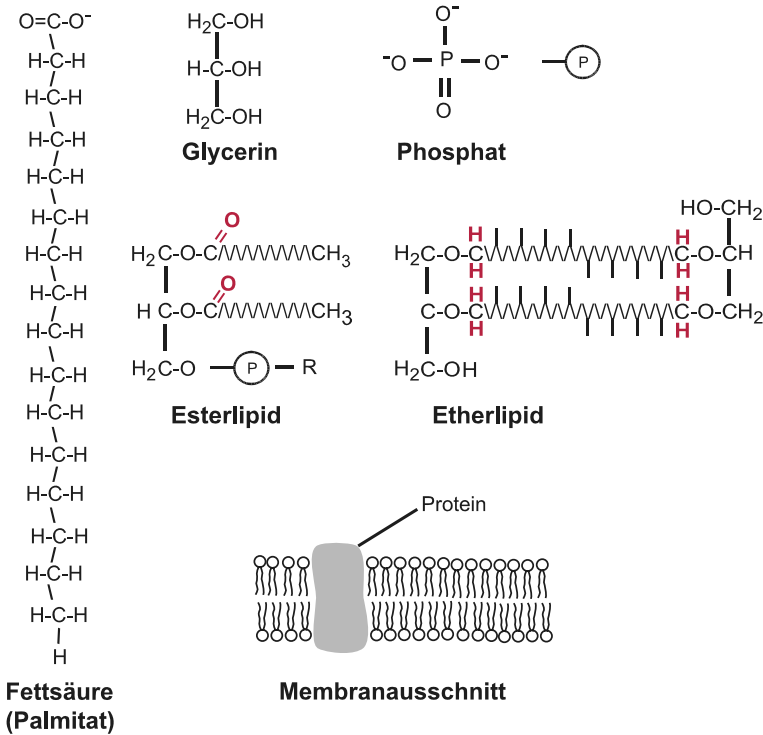


Abb. 2.2 Bausteine von Membranen. Esterlipide sind typisch für Eukaryoten, Etherlipide für Archaeen. Dargestellt ist ein Tetraetherlipid, das stabile einschichtige Membranen bilden kann

2.6 DNA

Die genetische Information über Bau und Funktion der Zelle ist in der **Desoxyribonukleinsäure (DNA)** niedergelegt. Dabei handelt es sich bei Prokaryoten fast immer um ein **einziges doppelsträngiges** Molekül, das **ringförmig** geschlossen und nicht von einer Kernhülle umschlossen ist und als Nukleoid bezeichnet wird. Das Grundgerüst des DNA-Moleküls bilden Desoxy-Ribose-Einheiten, die an zwei C-Atomen (5' und 3') mit Phosphat-Gruppen verestert sind. Die Hydroxylgruppe des 1'-C-Atoms der Desoxy-Ribose bildet unter Wasserabspaltung mit dem Stickstoffatom einer Base eine N-glykosidische Bindung. Die vier Basen der DNA sind **Adenin**, **Guanin**, **Cytosin** und **Thymin**. Oft findet man sie mit ihrem ersten Buchstaben abgekürzt. Die beiden gegenläufigen Stränge der DNA-**Doppelhelix** sind durch je zwei **Wasserstoffbrücken** zwischen den Basen A und T und je drei zwischen G und C aneinander gebunden (Abb. 2.3).

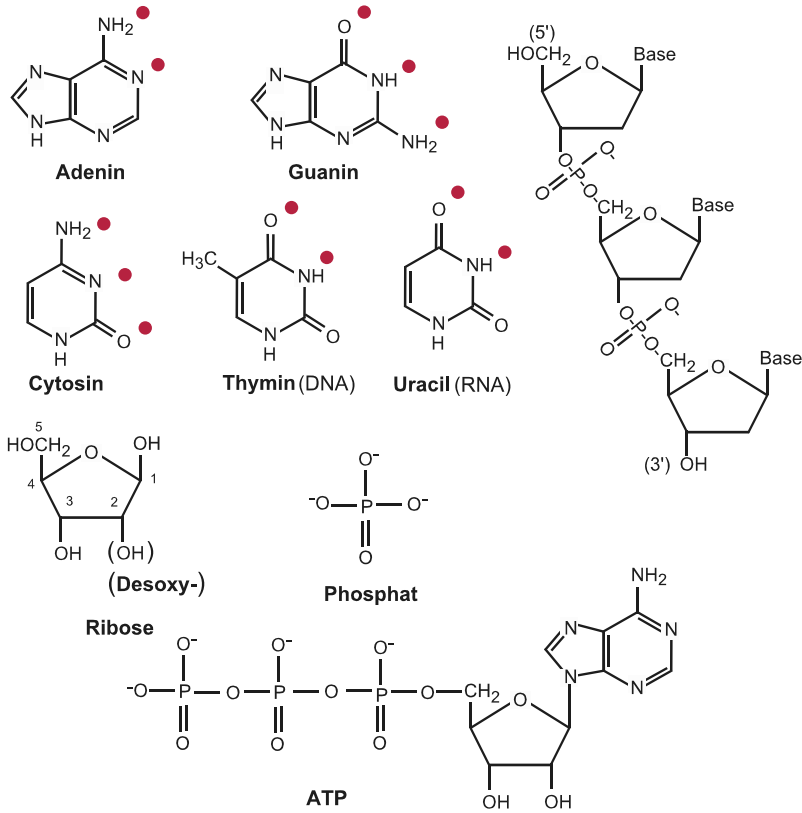


Abb. 2.3 Bausteine der Nucleinsäuren, ein DNA-Abschnitt aus drei Nucleotiden und das Nucleotid Adenosintriphosphat (ATP). Die Atome, die in doppelsträngiger Nucleinsäuren Wasserstoffbrücken ausbilden, sind mit roten Punkten gekennzeichnet

Das Chromosom der Prokaryoten ist nicht wie in der eukaryotischen Zelle von einer Doppelmembran umschlossen und wird als **Nucleoid** bezeichnet. An einer Stelle hat es in der Regel Verbindung zur Cytoplasma-Membran. Darüber hinaus ist die Doppelhelix vielfach um sich selbst gewunden (*supercoiled*), und es gibt verschiedene Enzyme (Helicasen, Topoisomerasen, Gyrasen), die an der Verdrillung und dem für die Replikation und Transkription (s. unten) nötige Lockerung mitwirken.

Ein Bakterienchromosom (Abb. 2.4) ist etwa **1 mm** lang, also tausendmal so lang wie die Zelle. Es enthält etwa **4000 Gene**, welche die Information für jeweils ein Protein enthalten. Die Information ergibt sich aus der Reihenfolge von **vier Nucleotiden**, von denen etwa **2 bis 4 Millionen** hintereinander aufgereiht sind. Die Nucleotide sind aus einer **Base**, einem **Zucker** und **Phosphatgruppen** aufgebaut (Abb. 2.3).

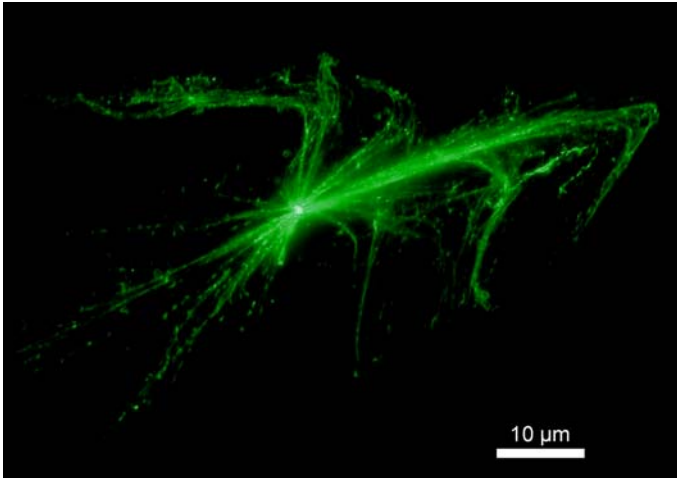


Abb. 2.4 Ein Bakterienchromosom, das nach Lyse der Zelle (durch Bakteriophagen) aus dieser heraustritt. Die DNA wurde sichtbar gemacht durch den Farbstoff SybrGreen, der nach Anlagerung an DNA im UV-Licht fluoresziert

2.7

Plasmide

Oft haben Prokaryoten neben dem Chromosom ein oder mehrere weitere kleinere, ebenfalls (meist) ringförmige DNA-Moleküle, die als **Plasmide** bezeichnet werden. Plasmide sind nicht für die Vermehrung der Zelle essenziell, sondern tragen zusätzliche Informationen, die nur unter bestimmten Bedingungen benötigt werden, z. B. zur Codierung von Resistenzproteinen gegen Antibiotika.

2.8

Informationsgehalt

Die Zahl der vollständig sequenzierten Genome steigt rapide. Es hat sich eine eigene Wissenschaftsdisziplin, die **Bioinformatik** gebildet. Hier werden nicht nur Sequenzen verglichen und Datenbanken entworfen, sondern auch Strukturen und Funktionen vorhergesagt und neue Verfahren der Genomauswertung entwickelt.

Der **Informationsgehalt** der DNA lässt sich folgendermaßen abschätzen: Mit zwei Ja-Nein-Entscheidungen (Bits) lässt sich aus vier Möglichkeiten eine auswählen. Jedes Nukleotid entspricht also einem Informationsgehalt von zwei Bit. Jeweils acht Bit sind ein Byte und entsprechen etwa dem Informationsgehalt eines Buchstabens. Das heißt,

der Informationsgehalt des Bakterienchromosoms entspricht etwa 1 Megabyte oder der Anzahl der Buchstaben in diesem Buch. Zum Vergleich: Die DNA der **menschlichen Chromosomen** ist insgesamt etwa 1 m lang und enthält etwa 4 Milliarden Nukleotide, also etwa tausendmal mehr als bei einem Bakterium. Es sind darauf jedoch nur etwa 30 000 Gene enthalten, also nur zehnmal soviel wie bei Prokaryoten. Große Teile der menschlichen Chromosomen sind nämlich **Introns**, die keine in Protein umsetzbare Information enthalten. Auf prokaryotischen Chromosomen hingegen überwiegen exprimierbare Bereiche (**Exons**).

2.9

Mechanismen der Genübertragung bei Prokaryoten

Prokaryoten können sich durch Zweiteilung ohne sexuelle Vorgänge vermehren (s. Kap. 8). Sexuelle Vorgänge und die Meiose gehören nicht in ihren normalen Lebenszyklus. Jedoch gibt es auch bei ihnen einige Mechanismen, durch die DNA von einer Zelle in andere übertragen werden kann. Dabei wird jedoch nie ein vollständiges Chromosom ausgetauscht, sondern Teile des Chromosoms oder Plasmide.

Bei der **Konjugation** wird DNA von einer Zelle, der Donorzelle, über eine Cytoplasmabrücke in eine Empfängerzelle übertragen. Am besten untersucht ist das F-Plasmid von *Escherichia coli*. Donorzellen, die das Plasmid übertragen, werden als F^+ und männlich bezeichnet, Empfängerzellen als F^- und weiblich. An der Übertragung sind mehrere Proteine beteiligt. Wird DNA aus der Umgebung ohne Kontakt zu einer anderen Zelle aufgenommen, spricht man von **Transformation**. Auch hier ist die Aufnahme nur unter bestimmten physiologischen Bedingungen, im **Zustand der Kompetenz**, möglich. Weiterhin ist eine Übertragung von DNA durch Viren, die als **Transduktion** bezeichnet wird, möglich. Diese ist in Kap. 5 näher beschrieben.

Die Übertragung von DNA in Prokaryoten ist weniger artspezifisch als bei den Eukaryoten. Es gibt einen horizontalen Gentransfer über Artgrenzen hinweg. Jedoch sorgen meistens **Restriktions-Endonukleasen** (s. Kap. 19) dafür, dass artfremde DNA sofort in der Zelle abgebaut und nicht in die eigene DNA eingebaut wird. Die eigene DNA ist durch Methylgruppen an den von den Restriktions-Endonukleasen erkannten Stellen vor Abbau geschützt.

2.10

DNA-Replikation

Die fehlerfreie Verdopplung des Chromosoms ist ein zentraler Vorgang bei der Teilung der Zelle. Sie erfolgt durch Synthese von jeweils komplementären Strängen. Der Mechanismus wird als **semikonservativ** bezeichnet, da jeweils einer der beiden Stränge im Tochterchromosom erhalten bleibt. Die Replikation beginnt an einem Initiationspunkt, an dem durch **Helicasen** und **Topoisomerasen** die beiden verdrillten Stränge entwunden werden. An der dann erfolgenden Synthese der komplementären Stränge

sind verschiedene Enzyme beteiligt, die komplementäre Nukleotide anfügen (**DNA-Polymerasen**) oder DNA-Stücke miteinander verbinden (**DNA-Ligasen**).

2.11

Transkription und Translation

Ein weiterer fundamentaler Prozess in jeder lebenden Zelle ist die Umsetzung der DNA-Sequenz in Proteine mit entsprechender Aminosäure-Sequenz (Abb. 2.5). Hierzu wird nicht das kostbare DNA-Molekül direkt verwendet, sondern es wird zunächst eine Kopie eines DNA-Abschnitts mit gleicher Information, aber etwas anderer Form erstellt, vergleichbar der Herstellung einer Arbeitskopie eines Kapitels aus einem kostbaren Bibliotheksbuch. Diesen Vorgang nennt man **Transkription**. Die Zelle synthetisiert dazu ein zu dem codierenden DNA-Strang komplementäres Molekül aus **Ribonukleinsäure (RNA)**. RNA ist im Unterschied zur DNA-Doppelhelix einsträngig. Weiterhin unterscheidet sich RNA von DNA durch das Vorhandensein der bei DNA fehlenden OH-Gruppe der **Ribose** sowie in einer Base: Statt **Thymin** in der DNA enthält RNA **Uracil**. Das durch Transkription aus der DNA entstandene Stück wird als **mRNA** (von engl. *messenger*) bezeichnet. Es bringt die Information zu den Zentren der Proteinsynthese, den **Ribosomen** (griech. Traubenkörperchen), die aus einem Gemisch verschiedener Proteine (etwa 50) und aus **rRNA** (ribosomaler RNA, nach Größe und dem Zentrifugations-Verhalten als 5 S-, 16 S- und 23 S-rRNA bezeichnet) bestehen. Eine

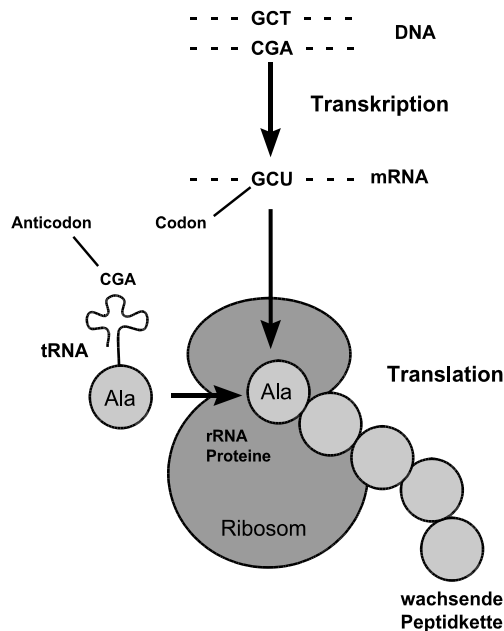


Abb. 2.5 Umsetzung der DNA-Sequenz in ein Protein durch Transkription und Translation

wachsende Bakterienzelle enthält mehrere tausend Ribosomen. Die Ribosomen der **Eukaryoten** sind etwas größer als die der Prokaryoten und enthalten auch mehr Proteine und längere RNA-Moleküle. Man unterscheidet nach dem Zentrifugations-Verhalten die **80 S-Ribosomen** der Eukaryoten von den **70 S-Typen der Prokaryoten**.

In den Ribosomen wird die Information der mRNA abgelesen und in eine Kette von Aminosäuren umgesetzt. Diesen Vorgang bezeichnet man als **Translation**. Jeweils drei Nukleotide bilden ein **Codon** (Abb. 2.6). Ein Codon definiert, welche von zwanzig (manchmal auch 22) verschiedenen Aminosäuren (Abb. 2.7), aus denen Proteine bestehen, eingebaut werden soll. Einige Codons werden als **Start-** oder **Stoppsignal** interpretiert. An der Übertragung der Aminosäuren auf den wachsenden Peptidfaden ist die dritte Sorte von RNA beteiligt, die **tRNA (Transfer-RNA)**. Hiervon gibt es für jede Aminosäure mindestens eine, die den jeweils passenden Aminosäurerest auf den wachsenden Proteinfaden überträgt, sobald vom Ribosom das entsprechende Codon in der mRNA gelesen wird.

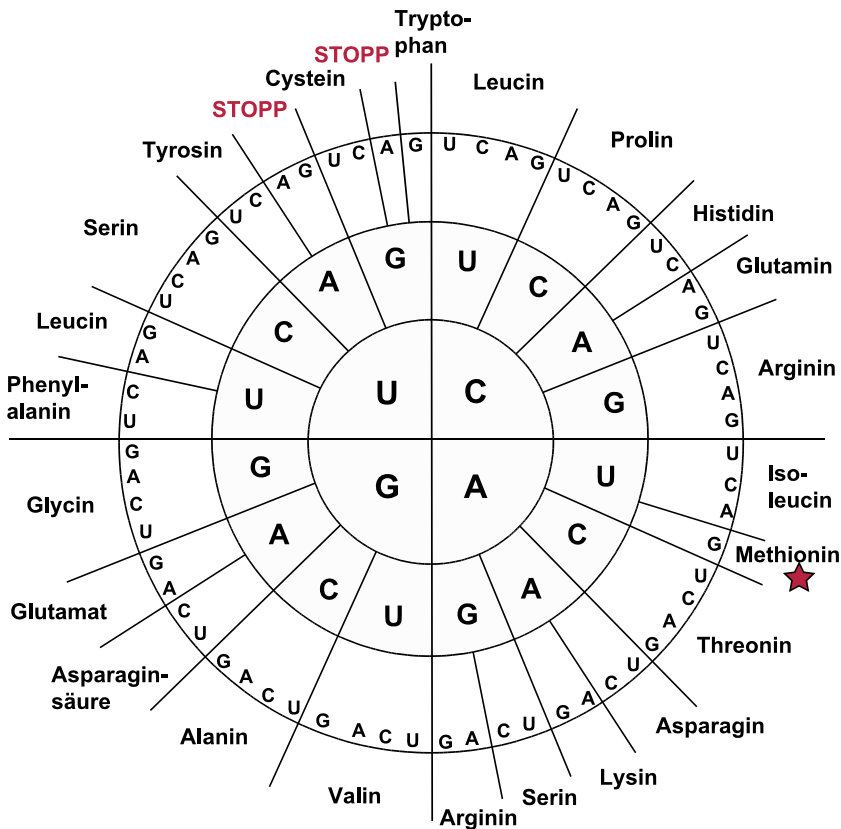


Abb. 2.6 Der genetische Code. Die Sequenz von je drei Basen (von innen nach außen zu lesen) legt fest, welche Aminosäure in ein Protein eingebaut wird. Einige Codons werden als Startsignal (*Stern*) oder Stoppsignale genutzt. UGA und UAG können in einigen Fällen auch als Codon für Selenocystein oder Pyrrolysin interpretiert werden

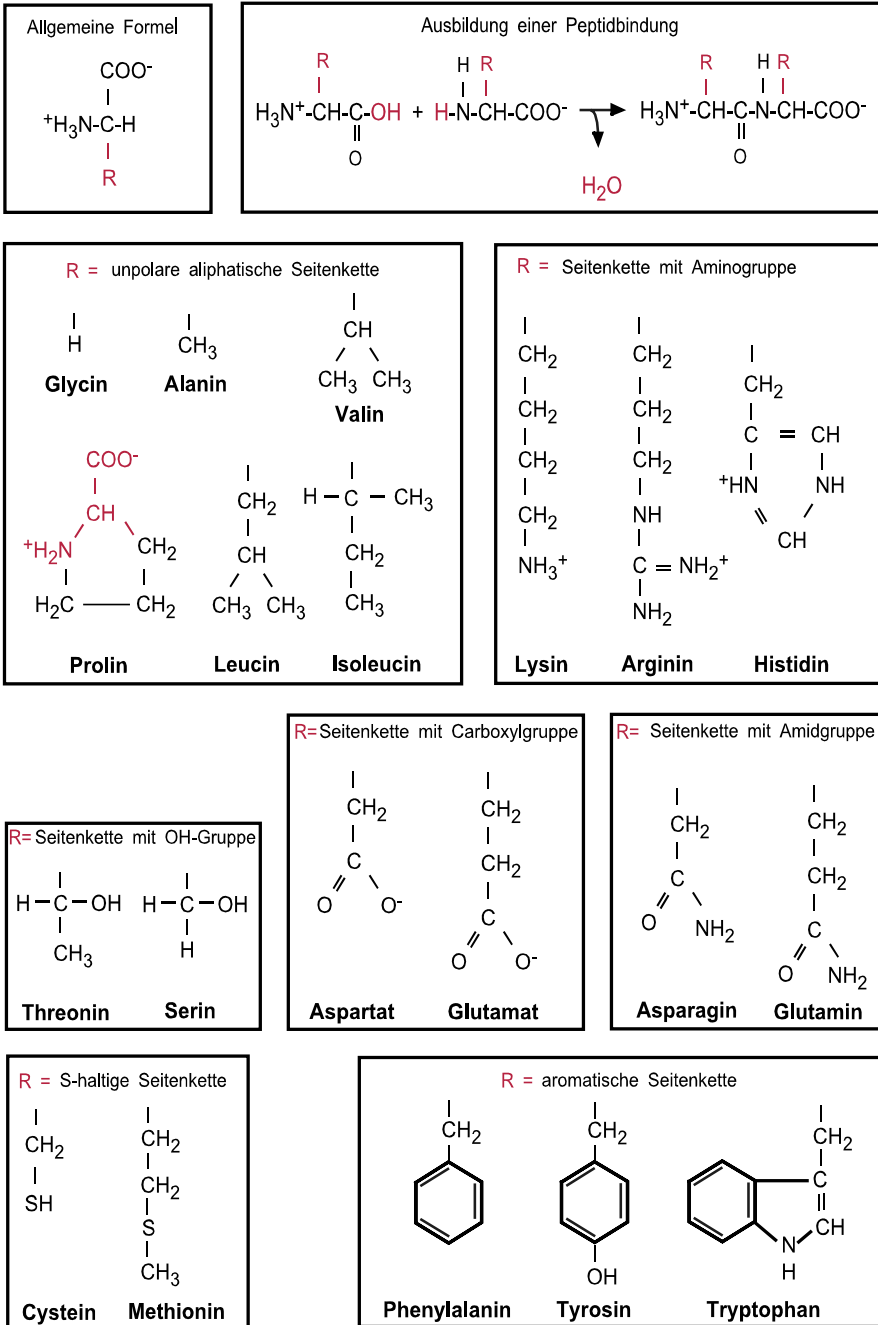


Abb. 2.7 Strukturformeln der zwanzig wichtigsten Aminosäuren und Ausbildung einer Peptidbindung

2.12

Stoffwechselkatalyse

Biologische Makromoleküle weisen eine **lineare Grundstruktur** auf, die meistens unter Wasserabspaltung aus gleichen oder ähnlichen Molekülen entsteht. Die dazu nötige Information liegt als Reihenfolge in **einer Dimension** vor (Primärstruktur). Die Funktionen, die von den Makromolekülen erfüllt werden, spielen sich hingegen in der **zweiten** und **dritten Dimension** ab (Sekundär- und Tertiärstruktur). Dies gilt vor allem für die Proteine, die durch die Faltung der Peptidkette hoch spezifische räumliche Formen und dadurch ihre katalytische Aktivität erhalten.

Proteine sind die Leistungsträger des Stoffwechsels. Sie können zwar auch Zellstrukturen bilden, ihre Hauptaufgabe liegt jedoch in der **enzymatischen Katalyse** und **Regulation** von Stoffwechsel (**Metabolismus**). Proteine katalysieren Transportprozesse, die Synthese von Zellbausteinen, den Abbau von Futtermolekülen (Substraten). Sie sind beteiligt an der Bewegung der Zelle, der Verarbeitung von Signalen und der Regulation des Stoffwechsels. Bei der vollständigen Sequenzierung der Bakteriengenome hat sich gezeigt, dass tatsächlich die meisten Gene Information für Regulationsproteine tragen.

2.13

Unterschiede zwischen Prokaryoten und Eukaryoten

Das Fehlen oder Vorhandensein eines Zellkerns, das in der Namensgebung der **Prokaryoten** (griech. Vorkernige) und **Eukaryoten** (griech. Echkernige) erkennbar wird, ist nur eines von vielen Merkmalen, die diese beiden Gruppen unterscheiden (Tab. 2.1). Wesentliche Ursache, die viele der Unterschiede nach sich zieht, ist die Größe und ein damit verbundener höherer Organisationsgrad der Eukaryoten. Diese Organisation wird durch intrazelluläre Membranen erreicht, welche die Eukaryotenzelle in zahlreiche **Kompartimente** unterteilen (Abb. 2.8), während Prokaryoten in der Regel nicht kompartimentiert sind. Auffälligstes Organell der Eukaryotenzelle ist natürlich der Kern, der von einer Kernhülle aus zwei Membranschichten umgeben ist.

Die Zellatmung und damit Energieversorgung der Eukaryotenzelle wird von den **Mitochondrien** geleistet. Sie haben etwa Bakteriengröße, enthalten eigene DNA und Ribosomen und sind von zwei Membranen umgeben. Die innere Membran ist vielfach aufgefaltet und ähnelt in ihrer Zusammensetzung der von Prokaryotenzellen. Tatsächlich sind die Mitochondrien nach der heute nicht mehr ernsthaft bezweifelten **Endosymbiontentheorie** in der Evolution aus intrazellulär lebenden Bakterien hervorgegangen. Dafür sprechen zahlreiche weitere Befunde, z. B. dass die Ribosomen dem 70 S-Typ der Prokaryoten und nicht dem 80 S-Typ der Eukaryoten ähneln. Mitochondrien sind aber schon lange nicht mehr außerhalb der Eukaryotenzelle lebensfähig. Ihre DNA reicht nicht aus, alle Komponenten des Mitochondriums zu codieren. Es wird zusätzli-

che Information, die in dem Genom der Eukaryotenzelle vorhanden ist, benötigt. Dennoch kann man mit guten Argumenten sagen, dass in jeder Eukaryotenzelle zahlreiche Bakterienzellen stecken und dort essenzielle Funktionen übernehmen.

Ähnliches gilt für die **Chloroplasten** in den photosynthetisch aktiven Zellen der grünen Pflanzen. Sie sind ähnlich aufgebaut wie Mitochondrien, enthalten ebenfalls 70 S-Ribosomen und zwei Membranen. Die inneren, **Thylakoidmembranen** tragen den Photosyntheseapparat, an dem die lichtabhängigen Schritte der Photosynthese stattfinden. Eigentlich ist die Photosynthese damit ein rein bakterieller Prozess, auch wenn er im Inneren eukaryotischer Zellen abläuft.

Ein als **endoplasmatisches Reticulum** (griech./lat. kleines Netz im Plasma) bezeichnetes System von Membranen durchzieht die Eukaryotenzelle. Dieses ermöglicht es, verschiedene Prozesse räumlich getrennt ablaufen zu lassen. Darüber hinaus können

Tabelle 2.1 Unterschiede zwischen Bacteria, Archaea und Eukarya

	Bacteria	Archaea	Eukarya
Kompartimentierung durch Membranen	nein (selten) z. T. Gasvakuolen aus Protein, z. T. Endosporen	nein (selten)	Kernhülle Mitochondrien, Chloroplasten, Endoplasmatisches Reticulum, Membranvesikel, Vakuolen
Größe	≈ 1 µm	≈ 1 µm	≈ 20 µm
Chromosomen	1 (evtl. Plasmide)	1	meist mehrere
Sexuelle Reproduktion	nein (Konjugation, partielle Übertragung von DNA möglich)	nein	Meiose
Ribosomen	70 S	70 S	80 S
Flagellen	einfach	einfach	vielsträngig (9+2-Muster)
Zellwand	Murein	Proteine, Polysaccharide u. a. Pseudomurein	Cellulose, Kalk, Silikat u. a.
Membranen enthalten	Hopanoide	Etherlipide	Steroide

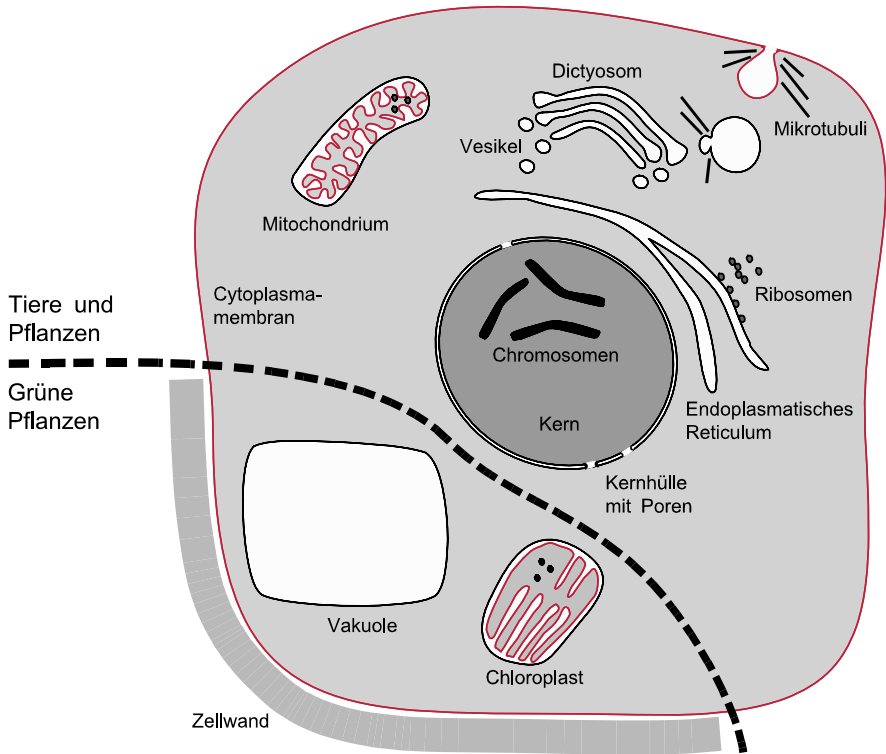


Abb. 2.8 Die wichtigsten Komponenten von Eukaryoten-Zellen

von dem Membransystem Vesikel abgeschnürt und an anderer Stelle wieder integriert werden. Stoffe können so innerhalb der Zelle transportiert werden, oder es werden Partikel (**Phagocytose**) oder Tröpfchen (**Pinocytose**) aus der Umgebung aufgenommen oder freigesetzt, etwa aus einer **Verdauungsvakuole**. Die Form der Zelle, die Kompartimentierung und die Abschnürung von Vesikeln wird durch Proteinfilamente (Actinfilamente und Mikrotubuli) bewirkt, die das **Cytoskelett** bilden.

Neben den bisher genannten Unterschieden gibt es viele weitere von vielleicht weniger grundlegender Bedeutung (Tab. 2.1). So findet man **Endosporenbildung** nur bei Prokaryoten. Eukaryoten weisen meist mehr als ein einziges Chromosom auf und haben einen komplexeren Aufbau.

2.14

Einheit der Biochemie

Auch wenn Eukaryoten etwas andere Ribosomen (80 S) als die Bakterien und Archaeen (70 S) haben, sind doch der genetische Code und die biochemischen Mecha-

nismen der Proteinsynthese als **universell** zu bezeichnen, vom Bakterium über die Himbeere bis zum Elefanten. Nur ganz langsam und gegen einen hohen Selektionsdruck haben sich Veränderungen bei diesen fundamentalen Prozessen entwickelt. Deshalb bietet die Analyse der Ribosomen eine Möglichkeit, Hinweise auf die Evolution und die natürliche Verwandtschaft von Organismen zu gewinnen. Hierbei wird derzeit vor allem die etwa **1 500 Nukleotide lange 16 S-rRNA** verwendet. Die 16 S-rRNA-Sequenzen von vielen Bakterien und Archaeen sind aus Datenbanken im Internet abrufbar (www.embl.org oder www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank). Von immer mehr Bakterien kennt man die vollständige Sequenz des gesamten Genoms.

2.15

Chemische Zusammensetzung der Zelle

Bakterienzellen bestehen zu mehr als 80% aus **Wasser** (Tab. 2.2). Wasser ist nicht nur das Lösungsmittel der Zelle, sondern auch der wichtigste Reaktionspartner. Es wurde schon erwähnt, dass viele zusammengesetzte Moleküle (z. B. Polysaccharide, Lipide, Proteine, Nukleinsäuren) unter Wasserfreisetzung aus ihren Bausteinen gebildet werden. Umgekehrt verläuft der Abbau solcher Verbindungen über die **Hydrolyse**, d. h. eine Spaltung unter Wassereinbau. Wasser ist ein Produkt der aeroben Atmung mit Sauerstoff und wird in der Photosynthese unter Sauerstofffreisetzung gespalten. Ohne Wasser kommen alle Lebensvorgänge zum Stillstand. Gefriertrocknung ist ein häufig angewandtes Verfahren zur Konservierung von Mikroorganismen (z. B. Trockenhefe). Die zweitgrößte Fraktion der Zellbestandteile wird von den **Proteinen** gebildet. Ihr Anteil an der Trockenmasse beträgt etwa 50%. Auffällig ist die Vielfalt der Proteine, es gibt mehr als tausend verschiedene. Manche sind in wenigen Molekülen vertreten, andere können mehrere Prozent der Trockenmasse ausmachen. Die **Zellwand** (s. Kap. 3) ist ein einziges Riesenmolekül, das bis zu 20% der Zelltrockenmasse enthalten kann. Ihr Anteil ist bei den Gram-positiven Bakterien größer als bei den Gram-negativen Bakterien. Die Menge an **RNA** hängt von der Stoffwechselaktivität ab. Schnell wachsende Zellen haben bis zu 10 000 Ribosomen. Die Diversität der RNA beruht jedoch auf der mRNA, da zur Bildung der verschiedenen Proteine jeweils eine spezifische mRNA benötigt wird. Die **DNA** liegt wie die Zellwand als einzelnes Molekül vor, ist sogar aus weniger verschiedenen Bausteinen aufgebaut als die Proteine, so dass man ihre fundamentale Rolle nur bei Kenntnis der Transkription und Translation verstehen kann. Lipide bilden als **Membran** nur ein dünnes Häutchen mit einem geringen Anteil an der Trockenmasse, ebenso wie einfache **organische Moleküle**. Obwohl **anorganische Ionen** nur 1% der Trockenmasse bilden, ist die Anzahl von Ionen in der Zelle sehr groß. Die häufigsten Ionen und gelösten Teilchen in der Zelle sind Kalium-Ionen. Calcium-, Magnesium- und Natrium-Ionen sind weitere Kationen. Die häufigsten Anionen sind Chlorid-Ionen. Es gibt aber davon weniger als anorganische Kationen, da eine erhebliche Anzahl negativer Ladungen von den Proteinen und Nukleinsäuren getragen wird. Insgesamt sind im Cytoplasma etwa 0,3 mol Teilchen pro

Liter gelöst. Das Cytoplasma ist also etwa 0,3 osmolar. Erstaunlich ist, dass sich nur etwa sechs freie **H⁺-Ionen** (Protonen) in der Zelle befinden. In der Zelle herrscht ein pH-Wert von etwa 8. Dies bedeutet 10^{-8} mol H⁺ pro Liter bzw. 10^{-23} mol pro Zelle mit 10^{-15} L Volumen. Da ein Mol 6×10^{23} Teilchen enthält, bleiben 6 H⁺ pro Zelle. Weil jedoch vor allem die Aminosäuren und Proteine in der Zelle eine starke Pufferwirkung haben, können viele tausend Protonen (über spezifische Transportmechanismen) in die Zelle aufgenommen oder abgegeben werden, ohne dass der pH-Wert sich ändert.

2.16

Makro- und Spurenelemente

Nach chemischen Elementen geordnet besteht Biomasse hauptsächlich aus Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Schwefel, Kalium, Calcium, Phosphor, Magnesium und Eisen, den so genannten **Makroelementen**. Natrium- und Chlorid-Ionen sind nur für wenige Zellen essenziell erforderlich. Eine Elementar-Analyse der fünf häufigsten Elemente in Algenbiomasse hat zu einer **Bruttoformel** geführt, die als **Redfield-Verhältnis** oft in der Literatur verwendet wird: $C_{106}H_{263}O_{110}N_{16}P_1$. Man sieht, dass C, H und O mit Abstand die häufigsten Elemente sind und grob im Verhältnis **1:2:1** auftreten. Für verschiedene Überlegungen wird deshalb für Biomasse die

Tabelle 2.2 Chemische Zusammensetzung einer Bakterienzelle

Komponente	Prozent der Trockenmasse	Pro Zelle ($\approx 10^{-15}$ L)	
		Anzahl Moleküle	Verschiedene Moleküle
H ₂ O	500	10^{11}	1
Proteine	50	10^6	1 000
Zellwand	20	1	1
RNA	15	10^4 (Ribosomen)	1 000 (mRNA)
DNA	3	1	1
Lipide	5	10^6	50
Kl. org. Verbindungen (Aminosäuren, ATP ...)	5	10^6	200
Anorg. Ionen (K ⁺)	1	10^8	20
H ⁺ (pH \approx 8)	0	6	1

vereinfachte Formel $\langle \text{CH}_2\text{O} \rangle$ verwendet. Dabei sollen die spitzen Klammern ausdrücken, dass es sich nicht um eine definierte chemische Verbindung handelt, sondern um einen Bruchteil der Biomasse.

Neben den Makroelementen benötigen Zellen einige **Spurenelemente** in sehr geringer Konzentration. Dabei handelt es sich um Metall-Ionen, die spezielle katalytische Funktionen in aktiven Zentren von Enzymproteinen ausüben: So ist Mangan an der photosynthetischen Wasserspaltung beteiligt. Das letzte Enzym der Atmungskette, die Cytochrom-Oxidase, enthält Kupfer. Mehrere Enzyme, z.B. solche, die Nitrat und elementaren Stickstoff umsetzen, enthalten Molybdän. Vitamin B₁₂ enthält Kobalt. Andere Spurenelemente sind Nickel, Selen, Zink, Vanadium und Wolfram. Ein Bedarf für Jod und Fluor, die zur Bildung von Schilddrüsen-Hormonen und Zahnschmelz bei Menschen benötigt werden, ist bei Mikroben nicht verbreitet.

Glossar

- › **aerob:** Sauerstoff verbrauchend oder benötigend (auf Wachstum oder Prozesse bezogen)
- › **Anabolismus:** Biosynthese-Stoffwechsel
- › **anaerob:** Ohne Sauerstoff lebend oder ablaufend
- › **Anticodon:** Folge von drei Nukleotiden, die komplementär (gegengleich) zu einem Codon ist
- › **Chloroplast:** Zellorganell, das Photosynthese leistet
- › **Codon:** Folge von drei Nukleotiden einer Nukleinsäure, die den Code für eine Aminosäure oder ein Stoppsignal trägt
- › **Coenzym:** Niedermolekularer Partner eines Enzyms, der Reduktionsäquivalente oder funktionelle Gruppen überträgt
- › **Cytoplasma:** Das Innere des Protoplasten ausschließlich Kern und Vakuole
- › **Cytoskelett:** Aus fadenförmigen Proteinen aufgebautes Netzwerk im Cytoplasma jeder Zelle, formt die Zellstruktur, ist beteiligt an der Zellteilung
- › **DNA:** Desoxyribonukleinsäure, Träger der genetischen Information
- › **Endoplasmatisches Reticulum:** Intrazelluläres Membransystem in Eukaryoten-Zellen
- › **Endospore:** Dauerform mancher, meist Gram-positiver Bakterien, kaum stoffwechselaktiv, resistent gegen Hitze
- › **Endosymbiontentheorie:** Heute kaum noch bezweifelte Theorie, dass Mitochondrien und Chloroplasten sich aus Bakterien entwickelt haben
- › **Etherlipide:** Membranlipide von Archaeen, stabiler als Esterlipide
- › **Eukaryoten:** Organismen, deren Zellen einen Kern mit Kernhülle besitzen
- › **Flagellen:** Geißeln, bei Prokaryoten einfacher (Röhre aus Flagellin) aufgebaut als bei Eukaryoten (9+2-Muster)
- › **Genom:** Der vollständige Satz von Genen eines Organismus

- › **Hopanoide:** Steroidverwandte Substanz, Bestandteil der Membranen vieler Bakterien
- › **Hydrolyse:** Spaltung unter Einbau von Wasser
- › **Katabolismus:** Stoffwechsel, der Abbau von Substraten (Dissimilation) und Energiekonservierung leistet
- › **Lysozym (Muramidase):** Enzym, das Bakterien-Zellwände auflöst, zum Beispiel in Tränenflüssigkeit vorkommend
- › **Meiose:** Reduktionsteilung (bei Eukaryoten), durch die haploide Zellen entstehen
- › **Messenger-RNA, mRNA:** RNA-Strang, der einem DNA-Abschnitt mit Genen, die exprimiert werden sollen, komplementär ist
- › **Metabolismus:** Stoffwechsel
- › **Murein:** Zellwandmaterial der Eubakterien
- › **Nukleotid:** Verbindung aus Base, Ribose oder Desoxyribose und ein bis drei Phosphatresten, Baustein von DNA und RNA und auch Coenzymen (ATP, NAD(P), FAD)
- › **Organell:** Funktionale Einheit in eukaryotischen Zellen
- › **osmotischer Druck:** Druck, der durch Konzentrationsunterschiede gelöster Stoffe entsteht
- › **Peptid:** Kurze Kette aus Aminosäuren
- › **Peptidoglykan:** Aus Aminosäuren und Zuckerresten aufgebautes Molekül, Murein
- › **Phagocytose:** Aufnahme von Partikeln durch Membraneinstülpung bei Eukaryoten
- › **Pinocytose:** Aufnahme von Tröpfchen durch Membraneinstülpung bei Eukaryoten
- › **Plasmid:** Extrachromosomales ringförmiges DNA-Molekül
- › **Plasmolyse:** Schrumpfung des Protoplasten aufgrund osmotischer Vorgänge
- › **Protein:** Aus Aminosäuren (unter Wasserabspaltung) aufgebautes Polymer
- › **Protoplast:** Von der Cytoplasmamembran umschlossener Teil der Zelle ohne Wand
- › **Pseudomurein:** Mureinverwandte Zellwandsubstanz bei Archaeen
- › **Redfield-Verhältnis:** Molares Verhältnis der wichtigsten Elemente in Algen-Biomasse, $C_{106}H_{263}O_{120}N_{16}P_1$
- › **Replikation:** Prozess der Verdopplung doppelsträngiger DNA
- › **Ribose:** Zucker mit fünf C-Atomen, Bestandteil von RNA
- › **Ribosom (griech. Traubenkörper):** Cytoplasmatischer Komplex aus rRNA und Protein, Ort der Proteinsynthese
- › **RNA:** Ribonukleinsäure
- › **rRNA:** Ribosomale RNA
- › **S:** Svedberg-Einheit zur Beschreibung des Molekulargewichts von hochmolekularen Substanzen, deren Sedimentationsgeschwindigkeit man durch Zentrifugation bestimmt

- › **Spurenelemente:** Elemente, von denen wenige Atome pro Zelle lebensnotwendig sind, meist Metalle im katalytischen Zentrum von Enzymen
- › **Steroide:** Tetracyclische Kohlenwasserstoffe, in den Membranen von Eukaryoten, z.T. auch Hormone
- › **Thylakoidmembran:** Innere stark aufgefaltete Membran der Chloroplasten
- › **Transfer-RNA, tRNA:** RNA, die eine Aminosäure auf das Ribosom überträgt, enthält ein Anticodon
- › **Transkription:** Prozess des Kopierens eines Bereichs der DNA in ein komplementäres mRNA-Molekül
- › **Translation:** An den Ribosomen ablaufende Umsetzung der genetischen Information einer mRNA in ein Protein

Prüfungsfragen

- › Was sind wesentliche Kennzeichen von Leben?
- › Welche Bestandteile einer Zelle sind unentbehrlich?
- › Woraus bestehen Zellwände?
- › Welche Eigenschaften erhält die Zelle durch sie?
- › Wie sind biologische Membranen aufgebaut?
- › Welche Stoffe können eine biologische Membran passieren?
- › Welche Funktionen haben Membranproteine?
- › Wie ist ein Bakterienchromosom aufgebaut?
- › Was sind Plasmide?
- › Wie lässt sich der Informationsgehalt von DNA quantifizieren?
- › Wodurch unterscheiden sich DNA und RNA?
- › Wie verläuft die DNA-Replikation?
- › Woraus besteht ein Ribosom?
- › Was sind Transkription und Translation?
- › Welche Funktionen haben die verschiedenen Typen von RNA?
- › Was bedeutet „16 S-rRNA“?
- › Aus welchen chemischen Stoffen besteht eine Zelle?
- › Wie viele freie Protonen gibt es in einer Bakterienzelle?
- › Wozu dienen Spurenelemente?
- › Wodurch unterscheiden sich Pro- und Eukaryoten?
- › Wodurch unterscheiden sich Archaeen und Bakterien?



<http://www.springer.com/978-3-642-05095-4>

Grundlagen der Mikrobiologie

Cypionka, H.

2010, XIV, 340 S. 150 Abb. in Farbe., Softcover

ISBN: 978-3-642-05095-4