

3 Bau und Funktion der Zelle

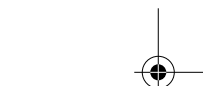
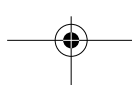
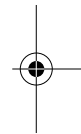
Zellen sind die kleinsten zum selbstständigen Leben befähigten Einheiten. Sie können entweder als wenig spezialisierte Einzelzellen ein individuelles Leben führen (**Einzeller, Protisten**) oder Bestandteile vielzelliger Organismen sein und dabei ihre Selbstständigkeit zugunsten einer arbeitsteiligen Spezialisierung aufgeben. Es gibt zwei Grundtypen von Zellen: **Protocyten** (griech. *protos* = das Erste; *kytos* = die Zelle) und **Eucyten** (griech. *eu* = gut, echt). Ihr wesentliches Unterscheidungsmerkmal ist das Fehlen bzw. Vorhandensein eines Zellkerns. In Protocyten, den Zellen der **Prokaryoten** (Bakterien, Cyanobakterien und Archaea), ist die DNA zwar in bestimmten Bereichen der Zelle konzentriert, jedoch nicht durch eine Kernhülle vom übrigen Zellinhalt abgetrennt wie bei den Eucyten, den Zellen der **Eukaryoten** (Tiere, Pflanzen und Pilze). Weitere Unterschiede zwischen den beiden Zelltypen sind das nur bei Eucyten vorkommende Cytoskelett sowie die Aufgliederung in Reaktionsräume (Kompartimente), die bei den Eucyten immer, bei Protocyten nur in wenigen Fällen vorhanden ist.

Eukaryotische Pflanzenzellen unterscheiden sich von eukaryotischen Tierzellen vor allem durch drei Merkmale:

- durch den Besitz von **Plastiden**, im typischen Fall von photosynthetisch aktiven Chloroplasten,
- durch den Besitz von **Vakuolen**,
- durch den Besitz einer **Zellwand**.

Die ebenfalls zu den eukaryotischen Zellen zählenden Pilzzellen besitzen Vakuolen und eine Zellwand, aber niemals Plastiden. Auf ihren Bau wird unter 3.2 eingegangen.

Obwohl Robert Hooke bereits 1665 mit einem Auflichtmikroskop an Flächenschnitten von Kork, Holundermark und Holz den zelligen Aufbau von Pflanzen entdeckte, setzte sich erst im 19. Jahrhundert, besonders durch die Arbeiten der Botaniker Matthias Jacob Schleiden (1838) und Carl Nägeli (1844) sowie des Zoologen Theodor Schwann (1839), die allgemeine Erkenntnis durch, dass alle Lebewesen aus Zellen aufgebaut sind. In diese Zeit fallen auch die Entdeckung des Zellkerns durch Robert Brown (1831) und die Einführung des Begriffs „Protoplasma“ durch Hugo von Mohl (1846). 1855 formulierte Rudolf Virchow den Grundsatz „Omnis cellula ex cellula“ („Jede Zelle entsteht aus einer Zelle“). Eduard Strasburger fand 1875 die Kernteilung bei Pflanzen und 1884 die Verschmelzung der Kerne bei der Befruchtung der Blütenpflanzen. 1869 entdeckte der Chemiker Friedrich Miescher die Nucleinsäuren als wesentlichen Bestandteil der Zellkerne und legte damit den Grundstein für die sich knapp 100 Jahre später entwickelnde Molekularbiologie. 1953 stellten J. D. Watson und F. H. C. Crick das Modell der DNA-Struktur auf.





3.1 Die Pflanzenzelle

3.1.1 Übersicht

Die Gestalt pflanzlicher Zellen (Abb. 3.1) ist durch die feste **Zellwand** als Außenskelett weitgehend formkonstant und durch ihre Mannigfaltigkeit in vielen Fällen ein taxonomisches Merkmal. Der Formenvielfalt steht die prinzipielle Einheitlichkeit im Aufbau des lebenden Inhalts aller Zellen gegenüber. In der **Zellgröße** treten Unterschiede von mehreren Zehnerpotenzen auf. Einige einzellige Algen, wie *Micromonas*, *Nanochlorum* und *Ostreococcus* sind nur 1–2 μm groß. Isodiametrische Zellen, z. B. des Speicherparenchyms der Kartoffelknolle, haben Durchmesser zwischen 10 μm und 100 μm . Die lang gestreckten (prosenchymatischen) Faserzellen des Manila-Hanfs (*Musa textilis*) erreichen bei einem Durchmesser von rund

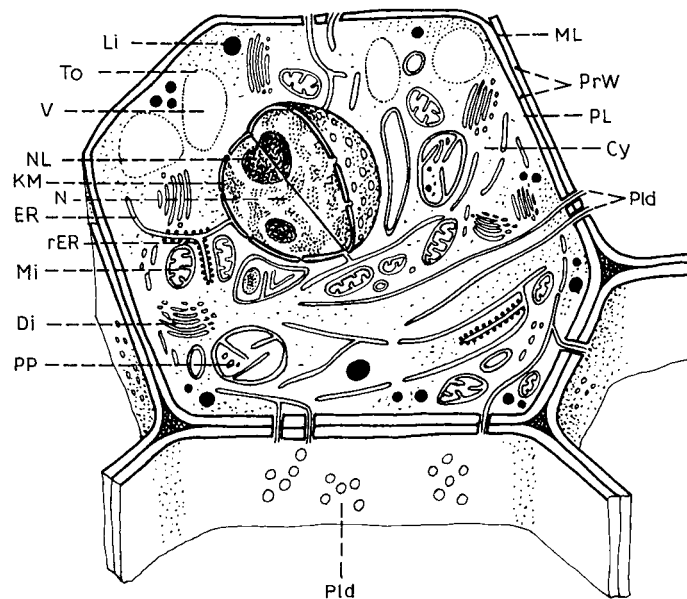


Abb. 3.1 Junge Pflanzenzelle (schematisch). Cy Cytoplasma, Di Dictyosom, ER Endoplasmatisches Reticulum, KM Kernmembran, Li Lipidtropfen, Mi Mitochondrium, ML Mittellamelle, N Nucleus, NL Nucleolus, PL Plasmalemma, Pld Plasmodesmen, PP Proplastid, PrW Primärwand, rER raues Endoplasmatisches Reticulum, To Tonoplast, V Vakuole. Nach Sitte, verändert.





20 μm eine Länge von bis zu 35 cm. Die vielkernigen Zellen ungegliederter Milchrohre (Milchzellen) der Euphorbiaceen können mehrere Meter lang werden. Begrenzend für die Größenentwicklung der Zellen scheint neben einer für den Transport großer Moleküle ausreichenden Diffusionsgeschwindigkeit das jeweilige Verhältnis zwischen der für den Stoffaustausch erforderlichen Oberfläche des Plasmalemmas und dem Volumen des Protoplasten zu sein. Dieses wird bei zunehmender Größe der Zellen (bei gleicher Gestalt) kleiner.

Der **Protoplast**, die Gesamtheit der lebenden Strukturen einer Zelle, ist von der **Zellwand** umgeben. Bei vielen Einzellern und Keimzellen sowie den Plasmodien von Myxomyceten fehlt eine Zellwand. Das Innere der Zelle ist in **Kompartimente** gegliedert. Sie stellen Reaktionsräume dar und sind von **Membranen** umgeben, die sowohl eine Abgrenzung als auch einen kontrollierten Stoffaustausch ermöglichen. Die Kompartimente sind nicht starr, sondern äußerst dynamisch, d. h., sie unterliegen einem fortwährenden Auf-, Ab- und Umbau. So sind einige, z. B. Glyoxysomen, nur während bestimmter Entwicklungsstadien überhaupt in der Zelle vorhanden.

Tabelle 3.1 gibt eine Kurzcharakteristik von Bau und Funktion der wichtigsten Bestandteile pflanzlicher Zellen.

Tabelle 3.1 Kurzcharakteristik von Bau und Funktion der wichtigsten Bestandteile pflanzlicher Zellen.

Bestandteil	Bau	Funktion
Cytoplasma	membranfrei, gallertartig; Bestandteile: Proteine, Nucleinsäuren, Kohlenhydrate, Ionen, Wasser; durch Plasmalemma gegen Zellwand, durch Tonoplasten gegen Vakuole abgegrenzt, über Plasmodesmen Verbindung zu Cytoplasma benachbarter Zellen (Symplast)	Ort zahlreicher Stoffwechselprozesse: z. B. Synthese von Proteinen, Saccharose, Sekundärstoffen; Glykolyse
Cytoskelett	fädige Proteinstrukturen im Cytoplasma: Mikrofilamente (\varnothing 5–7 nm) aus Actin; röhrenförmige Mikrotubuli (\varnothing außen 25 nm, \varnothing innen 15 nm) aus α - und β -Tubulin	Verfestigung des Cytoplasmas, Bewegung von Zellorganellen, Beteiligung an Plasmaströmung und Chromosomenverlagerung bei Zellteilung, Bestandteile von Geißeln





Tabelle 3.1 (Fortsetzung)

Bestandteil	Bau	Funktion
Ribosomen	kleine rundliche Partikel ($\text{\O} 20\text{--}30\text{ nm}$) mit großer und kleiner Untereinheit, bestehen aus Proteinen und RNA; 80S-Ribosomen frei im Cytoplasma oder an ER-Membran gebunden (rER), 70S-Ribosomen in Plastiden und Mitochondrien	Orte der Proteinbiosynthese (Translation)
Zellkern	$\text{\O} 5\text{--}25\text{ }\mu\text{m}$, größte Organelle, umgeben von Kernhülle mit Kernporen, äußere Membran mit Ribosomen in Verbindung mit ER; enthält Kernplasma, Chromosomen mit Chromatin (als DNA-Histon-Komplex vorliegend) und ein oder mehrere Kernkörperchen (Nucleoli)	DNA-Replikation, Transkription, RNA-Prozessing, Kernporen ermöglichen Stoffaustausch (Proteine und RNA) zwischen Kern und Cytoplasma, Nucleolus: Ort der Ribosomen-Biogenese
Endoplasmatisches Reticulum (ER)	verzweigtes System aus membranumgrenzten, flachen Zisternen, ER benachbarter Zellen über Plasmotubulus in Plasmodesmen verbunden; raues ER (rER): mit Ribosomen auf Membranaußenseite; glattes ER (sER): ohne Ribosomen	rER: Synthese von Membrankomponenten, Export- und Speicherproteinen, sER: Beteiligung an Lipid-, Isoprenoid- und Flavonoidsynthese
Dictyosomen	$\text{\O} 0,5\text{--}2\text{ }\mu\text{m}$, aus 5–10 (in Wurzeln und Protisten bis zu 30) übereinander geschichteten, von Membranen umgebenen, flachen Zisternen, nehmen an cis-Seite Vesikel vom ER auf, schnüren an trans-Seite Golgi-Vesikel ab, Gesamtheit aller Dictyosomen: Golgi-Apparat	Weiterverarbeitung der am rER synthetisierten Proteine (Modifizieren, Sortieren und Verpacken für Transport), Oligo- und Polysaccharidsynthese (Pectine, Hemicellulosen, Schleim), Beteiligung an Transport- und Sekretionsprozessen





Tabelle 3.1 (Fortsetzung)

Bestandteil	Bau	Funktion
Peroxisomen	Ø 1 µm, runde Partikel, von einfacher Membran umgeben, gemeinsames Merkmal: Besitz von Katalase (Abbau von H ₂ O ₂), nach spezifischer Enzymausstattung Unterscheidung in Blattperoxisomen bzw. Glyoxysomen	Blattperoxisomen: Photorespiration, Glyoxysomen: Fettabbau in Speichergewebe
Plastiden	Kompartimente mit doppelter Membran (bei manchen Algen auch drei oder vier Membranen) eigenes kleines zirkuläres Genom (ptDNA, Plastom) Proplastiden (unpigmentiert in Meristemen, Ausgangsstadien weiterer Plastidenformen); Chloroplasten (grün mit Chlorophyll und Carotinoiden); Chromoplasten (gelb, rot mit Carotinoiden, in Blüten und Früchten); Leukoplasten (farblos); Gerontoplasten (nur mit Carotinoiden, im Herbstlaub)	Chloroplasten: Orte vielfältiger Stoffwechselprozesse (Photosynthese, Synthese von Fettsäuren, Aminosäuren, Stärke) Leukoplasten: Speicherung von Reservestoffen: Stärke (Amyloplasten), Proteine (Proteinoplasten), Lipide (Elaioplasten)
Mitochondrien	Ø 0,5–1,5 µm, 1–5 µm lang, von doppelter Membran umgeben, eigenes zirkuläres Genom (mtDNA, Chondrom), Oberflächenvergrößerung durch Einfaltung (Tubuli oder Cristae) der inneren Membran	Ort der respiratorischen Elektronentransportkette und des Citrat-Zyklus
Vakuole	größtes Kompartiment (80 % des Zellvolumens), durch Tonoplast gegen Cytoplasma abgegrenzt, enthält den sauren Zellsaft	Osmoregulation, Festigung krautiger Pflanzen, vorübergehende Speicherung und Endablagerung von Substanzen (Entgiftung)
Zellwand	aus Mittellamelle (Pectin), Primär- (Pectin, Hemicellulosen, ca. 25 % Cellulose, Proteine) und Sekundärwand (bis zu 90 % Cellulose, Lignin, Suberin, Cutin), mit Plasmodesmen und Tüpfeln	formgebendes Außenskelett, Widerstand für Zellinnendruck (Wanddruck = Turgor), Festigung, Plasmodesmen sowie Tüpfel für interzellulären Transport





3.1.2 Cytoplasma

Bau: Die im elektronenmikroskopischen Bild granulär erscheinende Grundsubstanz der Zelle besteht zu 10–30 % aus (überwiegend globulären) Proteinen. Weitere Bestandteile sind RNA, Kohlenhydrate und Ionen. Der Wassergehalt, vorwiegend Hydratationswasser der Proteine, beträgt rund 80 %. Cytoplasma enthält im Vergleich zum extrazellulären Raum relativ viel K^+ und nur wenig Ca^{2+} . Der Quellungszustand des Plasmas wird vor allem durch das K^+/Ca^{2+} -Verhältnis bestimmt (Ionenantagonismus). ATP-asen am Plasmalemma und am Tonoplasten bewirken einen pH-Wert im neutralen bis schwach alkalischen Bereich (pH 7,0–7,5). Das Cytoplasma der meisten Zellen eines pflanzlichen Organismus ist miteinander über **Plasmodesmen** zum **Symplasten** verbunden. Nur wenige Zellen mit spezifischen Aufgaben, wie Schließzellen der Spaltöffnungen und der Siebröhren-Geleitzellen-Komplex einiger Pflanzen sind symplastisch isoliert. Dem Symplasten wird der **Apoplast** gegenübergestellt, der wässrige Raum außerhalb des Plasmalemmas, der vor allem den Zellwandraum umfasst. Zur Zellwand ist das Cytoplasma durch das Plasmalemma, zur Vakuole durch den Tonoplasten abgegrenzt. Im Cytoplasma befinden sich die Strukturen des **Cytoskeletts** und **Ribosomen**.

Funktion: Das Cytoplasma ist der Ort der **Glykolyse**, der **Synthese** von kerncodierten **Proteinen**, von **Speicherlipiden**, **Nucleotiden**, **Saccharose** sowie von **Sekundärstoffen**.

3.1.2.1 Cytoskelett

Bau: Das Cytoskelett der Pflanzen und Pilze besteht aus Mikrofilamenten und Mikrotubuli.

Mikrofilamente sind ca. 6 nm dicke, fädige Proteinstrukturen (**F-Actin**) aus zwei schraubenförmig gewundenen, 42 kDa großen, globulären Monomeren (**G-Actin**, Abb. 3.2c). Ihre Bildung erfolgt unter Hydrolyse von ATP. Mikrofilamente sind polar aufgebaut, am (+)-Ende, das am Bildungszentrum festsetzt, erfolgt durch Anlagerung von Monomeren ein ständiger Zuwachs, am freien (–)-Ende durch Depolymerisation ein Abbau. An strukturellen Veränderungen und an der Funktion von Mikrofilamenten sind spezifische so genannte Actin-assoziierte Proteine beteiligt. **Cytochalasin B**, ein Gift aus dem Pilz *Helminthosporium*, hemmt den Aufbau der Mikrofilamente, während **Phalloidin**, ein Inhaltsstoff des Knollenblätterpilzes (*Amanita phalloides*), ihren Abbau durch Bindung an die Actinfilamente unterbindet. Beide Substanzen hemmen auch die durch Mikrofilamente vermittelten Bewegungen (s. Kap. 9).



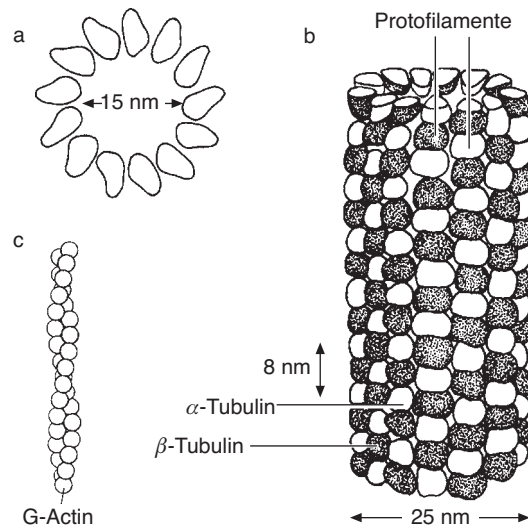


Abb. 3.2 Cytoskelett. (a) Mikrotubulus (Querschnitt, schematisch); (b) Mikrotubulus, Aufbau aus Protofilamenten, (schematisch); (c) Actinfilament. Aus Kull, verändert.

Mikrotubuli sind röhrenförmige Strukturen mit einem äußeren Durchmesser von 25 nm und einem inneren Durchmesser von 15 nm. Sie bestehen aus je 13 Protofilamenten (Abb. 3.2b). Wie Mikrofilamente sind sie polar aufgebaut und besitzen ein (+)- und ein (-)-Ende. Ihre Bildung aus Dimeren von α - und β -Tubulin unter Hydrolyse von GTP erfolgt an **Mikrotubuli-Organisierenden Zentren (MTOCs)**. Wichtig für die Bildung sind Ca^{2+} -Konzentrationen $< 10^{-7}$ M, höhere Konzentrationen fördern den Abbau. Im Gegensatz zu Mikrofilamenten ist das (-)-Ende fest am MTOC (z. B. Basalkörper der Eukaryotengeißel oder Polregion der Kernspindel) verankert, das Wachstum erfolgt am (+)-Ende. Wie bei Mikrofilamenten werden Aufbau, Abbau und Funktion durch spezielle Mikrotubuli-assoziierte Proteine (MAPs) moduliert. **Colchicin**, ein Alkaloid der Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*), verhindert durch Bindung an Tubulin dessen Polymerisation, während **Taxol**, ein Alkaloid aus der Rinde von *Taxus brevifolia*, die Mikrotubuli stabilisiert.

Funktion: Mikrofilamente spielen eine Rolle bei der Plasmaströmung und bei der durch Licht induzierten Chloroplastenbewegung (s. 9.2.5). Mikro-



tubuli bilden das **Präprophaseband** und den **Spindelapparat** bei der Kernteilung und sind auch an der **Bildung des Phragmoplasten** bei der Zellteilung beteiligt. Bei Zugabe von **Colchicin** unterbleiben die Ausbildung des Spindelapparats und die Verteilung der Chromosomen, es entstehen polyploide Zellen. Unmittelbar unter der Zellwand angeordnete **kortikale Mikrotubuli** bestimmen die **Orientierung der Cellulosefibrillen** beim Aufbau der Zellwand. Mikrotubuli sind wesentlicher Bestandteil der **Eukaryoten-geißel** (s. 9.1.6).

Bei allen durch Mikrofilamente und Mikrotubuli vermittelten Bewegungsvorgängen spielen so genannte **Motorproteine** eine Rolle. Dabei handelt es sich um ATP-spaltende Proteine, die die bei der ATP-Spaltung frei werdende Energie über Konformationsänderungen in Bewegungen umsetzen (mechanochemische ATPasen). Mikrofilamente sind mit Myosin (Actomyosin-System), Mikrotubuli mit Dyneinen und Kinesinen als Motorproteine assoziiert.

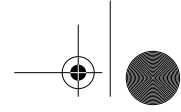
3.1.2.2 Ribosomen

Bau: Ribosomen sind kleine, rundliche Partikel mit einem Durchmesser von ca. 20–30 nm. Ihre Anzahl (bei Höheren Pflanzen zwischen 10^4 und 10^6 pro Zelle) korreliert mit der Proteinsyntheseaktivität. Ribosomen bestehen aus mehr als 80 Proteinen und vier RNA-Molekülen, die in **zwei verschiedenen großen Untereinheiten** gruppiert sind. Die Untereinheiten sind nur während der Translation miteinander verbunden. Die Anheftung der mRNA erfolgt an der kleineren Untereinheit. Als **Polysomen** bezeichnet man Komplexe von vielen Ribosomen, die an einem mRNA-Faden hintereinander aufgereiht sind. Nach ihrem Sedimentationsverhalten, das in Svedberg-Einheiten ($1\text{ S} = 10^{-13}\text{ s}$) gemessen wird, werden zwei Typen von Ribosomen unterschieden: **70S-Ribosomen** (aus einer 50S und einer 30S Untereinheit), die in Bakterien und Cyanobakterien auftreten und deshalb auch als **prokaryotische Ribosomen** bezeichnet werden. Sie sind auch in den Plastiden und Mitochondrien eukaryotischer Zellen vorhanden. **80S-Ribosomen** (aus einer 60S und einer 40S Untereinheit) sind die Ribosomen **eukaryotischer Zellen**. Sie kommen frei im Cytoplasma, an den Membranen des rauen ER und an der äußeren Kernmembran vor.

Funktion: Ribosomen sind die Orte der **Proteinsynthese** der Zelle. Die in der mRNA enthaltene genetische Information wird durch sie in Proteinstrukturen übersetzt (**Translation**, s. 7.40.2).

Entstehung: Die Ribosomen in Eukaryoten unterliegen einem schnellen turnover, ihre Lebensdauer beträgt nur wenige Stunden. Die **Assemble-**





zung der beiden Untereinheiten der 80S-Ribosomen erfolgt im Nucleolus aus rRNA und Proteinen, die im Cytoplasma synthetisiert und in den Kern transportiert wurden. Beide Ribosomenuntereinheiten gelangen anschließend durch die Kernporen in das Cytoplasma. Die 70S-Ribosomen der Plastiden und Mitochondrien werden dagegen direkt in den Organellen, wiederum in Form von zwei Untereinheiten, assembliert.

3.1.3 Zellkern (Nucleus)

Bau: Der Zellkern ist kugel- bis linsenförmig und besitzt in den meisten Fällen einen Durchmesser von 5–25 μm . Sehr große Kerne (500–600 μm) besitzen die Eizellen von Cycadeen. Zwischen Kern- und Zellgröße besteht eine enge Beziehung (**Kern-Plasma-Relation**). Große, plasmareiche Zellen besitzen meist auch große, oft auch endopolyploide Kerne oder sind vielkernig. Die **Kernhülle** besteht aus zwei jeweils etwa 7,5 nm dicken Biomembranen. Der von ihnen begrenzte Innenraum (**perinuclearer Raum** oder **Perinuclear-Cisterne**) steht mit dem Innenraum des Endoplasmatischen Reticulums in enger Verbindung. Die äußere Kernmembran kann Ribosomen tragen.

In der Kernhülle sind im elektronenmikroskopischen Bild Poren zu erkennen, die als **Kernporenkomplexe** bezeichnet werden (Abb. 3.3).

Jeder Komplex hat eine molare Masse von etwa 120 MDa und besteht vermutlich aus mehr als hundert verschiedenen Proteinen. Diese bilden auf der cytoplasmatischen und der nucleären Seite je einen Ring (**Anulus**), die einen **zentralen Kanal** von ca. 9 nm Durchmesser umschließen. Die Ringe werden aus jeweils acht globulären Untereinheiten gebildet, von denen Fortsätze in das Cytoplasma und in den Kern ausgehen. Radial angeordnete Filamente (Speichen) verbinden die Untereinheiten der Anuli mit einem in der Mitte der Öffnung befindlichen **Zentralgranulum**, durch das der Transport erfolgt. Seine Öffnung kann wahrscheinlich bei Bedarf während des Transportvorganges von 9 nm auf 25 nm erweitert werden. Porenkomplexe sind äußerst dynamische Strukturen, die ihre Lage innerhalb der Kernmembran ändern können. Ihre Zahl (in Wurzelspitzen von *Allium cepa* z.B. zwischen 7 und 65 pro μm^2) scheint in engem Zusammenhang mit der jeweiligen Aktivität der Kerne zu stehen. Am Ende der Prophase werden sie zusammen mit der Kernmembran abgebaut, in der Telophase wieder neu gebildet.

Sie dienen dem **Stoffaustausch** zwischen Zellkern und Cytoplasma. Durch sie gelangen einerseits die im Kern synthetisierten **mRNAs** und **tRNAs** sowie die für die cytoplasmatische Proteinsynthese benötigten **Ribosomenuntereinheiten** in das Cytoplasma und andererseits einige der im Cytoplasma synthetisierten **Proteine**, z.B. Histone, DNA- und RNA-Polymerase sowie **Transkriptionsfaktoren**, in den Kern.



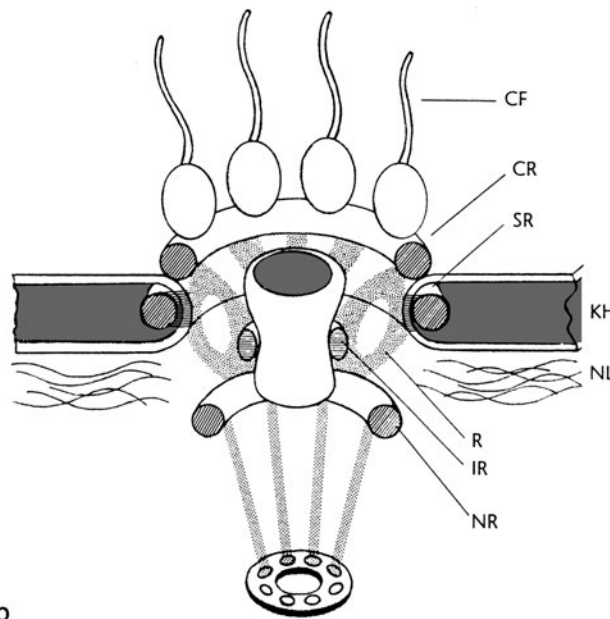
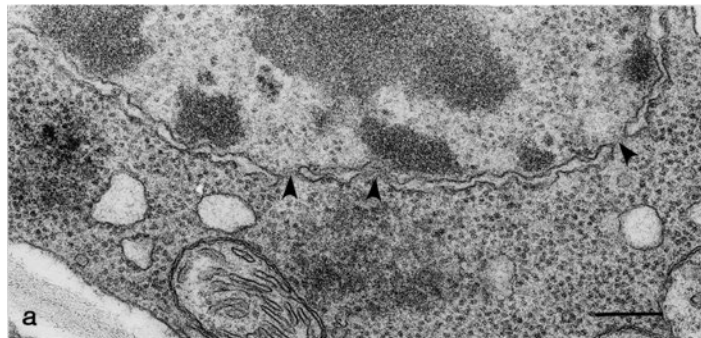
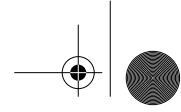


Abb. 3.3 Porenkomplexe der Kernhülle. (a) Kernhülle von *Nicotiana tabacum* mit Poren ►; (b) Modell eines Porenkomplexes. *KH* Kernhülle, *NL* Nuclearlamina, *SR* äußerer Speichenring, *IR* innerer Speichenring, *NR* nucleärer Speichenring, *CR* cytoplasmatischer Speichenring, *R* Radialspeichen, *CF* Filamente. (a) Maßstab 0,5 μm . Elektronenmikroskopische Aufnahme: D. Neumann; (b) aus Strasburger.





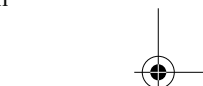
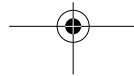
Im Inneren des Kerns lassen sich folgende Komponenten unterscheiden: **Nucleoplasma**, **Chromosomen** und ein oder mehrere Kernkörperchen (**Nucleoli**, Singular: Nucleolus). Nach Entfernung aller löslichen Proteine aus dem Nucleoplasma bleibt das **Kernskelett** (Nuclearmatrix), eine gelartige, lockere Struktur zurück, die in Größe und Form dem ursprünglichen Kern entspricht. An den Proteinen des Kernskeletts sind die Chromosomen angeheftet.

Nucleoli sind kugelige, nicht durch eine eigene Membran umgrenzte Gebilde mit einem Durchmesser von $1\ \mu\text{m}$, die sich bereits im Lichtmikroskop aufgrund ihrer höheren Dichte erkennen lassen. Sie setzen sich aus peripher angeordneten Granula von $15\ \text{nm}$ Durchmesser (pars granulosa) und zentralen $5\text{--}8\ \text{nm}$ langen Filamenten (pars fibrosa) zusammen und bestehen aus ribosomaler RNA (rRNA), ribosomalen Proteinen sowie dem Abschnitt der chromosomalen DNA, der für die rRNA codiert. Dieser wird als **Nucleolus-Organisator-Region (NOR)** bezeichnet. Nucleoli werden zu Beginn der Mitose aufgelöst und entstehen erst wieder in der Telo- phase an der NOR der Chromosomen. In den Nucleoli erfolgt die **Assemblierung der Ribosomenuntereinheiten**.

Chromosomen

Die **Chromosomen** enthalten das **Chromatin**. In ihm liegt der doppelsträngige, $2\ \text{nm}$ dicke DNA-Faden sehr stark verkürzt und assoziiert mit **Histonen** vor. Diese als H1, H2A, H2B, H3 und H4 bezeichneten Proteine besitzen einen hohen Anteil an den basischen Aminosäuren Lysin und Arginin. Daneben kommen auch Nicht-Histon-Proteine vor. Sie bilden ein chromosomales Gerüst, an dem die DNA-Schleifen verankert sind. Die außerordentlich starke Verkürzung des DNA-Fadens (Verkürzungsfaktor $12\ 000$) wird über mehrere Organisationsstufen erreicht (Abb. 3.4). Auf der ersten Stufe entsteht durch die Bildung von **Nucleosomen** ein $10\ \text{nm}$ dicker Faden (Verkürzungsfaktor von ca. 7). Im Nucleosom ist der $2\ \text{nm}$ dicke DNA-Doppelstrang in ca. zwei Windungen (146 Basenpaare, bp) um einen linsenförmigen Komplex aus acht Histon-Molekülen (je zwei H2A, H2B, H3 und H4) aufgewickelt. Jedes Histonoktamer wird durch ein Molekül H1 verschlossen. Zwei benachbarte Histonoktamer sind durch ein ca. $20\ \text{nm}$ langes DNA-Stück von ca. $55\ \text{bp}$ (Linker-DNA) verbunden.

Durch Spiralisierung kann der 10-nm -Faden weiter zum 30-nm -Faden mit subhelikaler Anordnung (**Solenoid**) verkürzt werden (Verkürzungsfaktor 40). Die weitere Verkürzung des 30-nm -Fadens erfolgt über die Ausbildung von Chromatinschleifen, von denen sich im Durchschnitt sechs in einer Ebene zu einer **Rosette** (Durchmesser $300\ \text{nm}$) anordnen. Die Rosetten



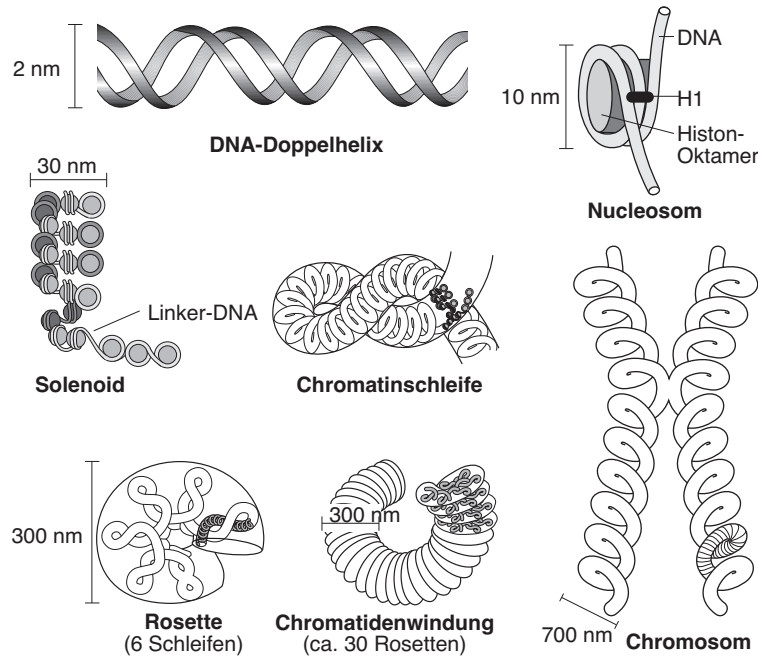


Abb. 3.4 Organisation des Chromatins. Erläuterungen im Text. Nach Munk.

sind in ihrer Mitte fest an einem Gerüst aus Nicht-Histon-Proteinen verankert. Durch Anordnung mehrerer hintereinander liegender Rosetten entsteht ein 300 nm dicker Faden (Verkürzungsfaktor 640). Durch dessen helikale Aufwindung mit ca. 30 Rosetten pro Windung entsteht schließlich eine **Chromatide** mit einem Verkürzungsfaktor des DNA-Fadens von 12 000.

Im Interphase- oder Arbeitskern (d. h. zwischen den Kernteilungen) sind die Chromosomen stark entspiralisiert und liegen vornehmlich als 30-nm-Fibrille vor. Sie heben sich im elektronenmikroskopischen Bild kaum oder nur als feines Netzwerk vom Nucleoplasma ab. Nach dem Grad der Anfärbbarkeit mit basischen Farbstoffen wird unterschieden zwischen **Euchromatin**, das weitgehend entspiralisiert ist und vor allem transkriptionsaktive Chromosomenbereiche enthält, und **Heterochromatin**, das auch im Interphasekern weitgehend verkürzt bleibt und nichttranskriptionsaktive Chromosomenbereiche umfasst.

