



Mit
eLearning
#besser
lernen

Campbell Biologie

11., aktualisierte Auflage

Deutsche Ausgabe herausgegeben von
Achim Paululat und Jürgen J. Heinisch

Lisa Urry
Michael Cain
Steven Wasserman
Peter Minorsky
Jane Reece

Biologie

Campbell Biologie

11., aktualisierte Auflage

Deutsche Ausgabe herausgegeben von
Achim Paululat und Jürgen J. Heinisch

Lisa Urry
Michael Cain
Steven Wasserman
Peter Minorsky
Jane Reece

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.dnb.de> abrufbar.

Die Informationen in diesem Produkt werden ohne Rücksicht auf einen eventuellen Patentschutz veröffentlicht. Warennamen werden ohne Gewährleistung der freien Verwendbarkeit benutzt. Bei der Zusammenstellung von Texten und Abbildungen wurde mit größter Sorgfalt vorgegangen. Trotzdem können Fehler nicht vollständig ausgeschlossen werden. Verlag, Herausgeber und Autoren können für fehlerhafte Angaben und deren Folgen weder eine juristische Verantwortung noch irgendeine Haftung übernehmen. Für Verbesserungsvorschläge und Hinweise auf Fehler sind Verlag und Herausgeber dankbar.

Alle Rechte vorbehalten, auch die der fotomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in elektronischen Medien. Die gewerbliche Nutzung der in diesem Produkt gezeigten Modelle und Arbeiten ist nicht zulässig. Fast alle Produktbezeichnungen und weitere Stichworte und sonstige Angaben, die in diesem Buch verwendet werden, sind als eingetragene Marken geschützt. Da es nicht möglich ist, in allen Fällen zeitnah zu ermitteln, ob ein Markenschutz besteht, wird das ®-Symbol in diesem Buch nicht verwendet.

Authorized translation from the English language edition, entitled CAMPBELL BIOLOGY, 11th Edition by LISA URRY; MICHAEL CAIN; STEVEN WASSERMAN; PETER MINORSKY; JANE REECE; published by Pearson Education, Inc, publishing as Pearson, Copyright © 2017.

All rights reserved. No part of this book may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording or by any information storage retrieval system, without permission from Pearson Education, Inc.

GERMAN language edition published by PEARSON DEUTSCHLAND GMBH, Copyright © 2019.

Der Umwelt zuliebe verzichten wir auf Einschweißfolie.

10 9 8 7 6 5 4 3 2 1

22 21 20 19

ISBN 978-3-86894-366-5 (Buch)
ISBN 978-3-86326-867-1 (E-Book)

Zugangscode einlösbar bis 01.10.2022

© 2019 by Pearson Deutschland GmbH
Lilienthalstraße 2, D-85399 Hallbergmoos/Germany
Alle Rechte vorbehalten
www.pearson.de
A part of Pearson plc worldwide

Übersetzung und Fachlektorat:

Prof. Dr. Achim Paululat (Kapitel 1, 28, 40, 46, 47); apl. Prof. Dr. Siegfried Engelbrecht-Vandré (Kapitel 2-9);
Prof.in Dr.in Renate Scheibe (Kapitel 10, 36, 37, 39); Priv. Doz. Dr. Hans-Peter Schmitz (Kapitel 9, 11, 12, 19, 20, 21);
Priv. Doz. Dr. Knut Jahreis (Kapitel 13-17); Prof. Dr. Jürgen Heinisch (Kapitel 18, 31); Prof.in Dr.in Sabine Zachgo (Kapitel 22, 23)
Dr.in Andrea Busch (Kapitel 24-25); apl. Prof. Dr. Günter Purschke (Kapitel 26, 32-34); Dr.in Gabriele Deckers-Hebestreit (Kapitel 27);
apl. Prof. Dr. Klaus Mummenhoff (Kapitel 26, 30); apl. Prof.in Dr.in Barbara Neuffer (Kapitel 35, 38);
Priv. Doz. Dr. Thomas Krüppel (Kapitel 41-43); Prof. Dr. Hans Merzendorfer (Kapitel 44-45); Prof. Dr. Roland Brandt/
apl. Prof. Dr. Gunnar Jeserich (Kapitel 48-50); Dr. Heiko Harten (Kapitel 51); Prof. Dr. Thomas Fartmann (Kapitel 52-56)
Korrektorat: Manuela Kupfer (Kapitel 22-26, 35-50)
Christian Schneider (Kapitel 1-21, 27-34, 51-56)
Programmleitung: Mario Nast, mnast@pearson.de
Lektorat: Elisabeth Prümm, epruem@pearson.de
Herstellung: Claudia Bäurle, cbaeurle@pearson.de
Satz: inpunkt[w]o, Haiger (www.inpunktwo.de)
Coverillustration: alamy.de
Druck und Verarbeitung: Neografia, a.s., Martin-Priekopa

Printed in Slovakia

Inhaltsübersicht

Vorwort zur amerikanischen Ausgabe	XXXV
Vorwort zur 11. deutschen Auflage des Campbell	XXXIX
Was den Campbell auszeichnet	XLIII
Kapitel 1 Einführung: Evolution, Schlüsselthemen der Biologie, Forschung	1
Teil I Die chemischen Grundlagen des Lebens	37
Kapitel 2 Atome und Moleküle	39
Kapitel 3 Die Chemie des Wassers	63
Kapitel 4 Kohlenstoff: Die Grundlage der molekularen Vielfalt des Lebens	81
Kapitel 5 Biologische Makromoleküle und Lipide	95
Teil II Die Zelle	127
Kapitel 6 Ein Rundgang durch die Zelle	129
Kapitel 7 Struktur und Funktion biologischer Membranen	169
Kapitel 8 Energie und Leben	191
Kapitel 9 Zellatmung	219
Kapitel 10 Photosynthese	251
Kapitel 11 Zelluläre Kommunikation	283
Kapitel 12 Der Zellzyklus	311
Teil III Genetik	335
Kapitel 13 Meiose und geschlechtliche Fortpflanzung	337
Kapitel 14 Mendel und das Genkonzept	357
Kapitel 15 Chromosomen bilden die Grundlage der Vererbung	391
Kapitel 16 Die molekularen Grundlagen der Vererbung	417
Kapitel 17 Vom Gen zum Protein	445
Kapitel 18 Regulation der Genexpression	479
Kapitel 19 Viren	517
Kapitel 20 Gen- und Biotechnologie	539
Kapitel 21 Genome und ihre Evolution	579
Teil IV Evolutionsmechanismen	611
Kapitel 22 Die Evolutionstheorie – Abstammung mit Modifikation	613
Kapitel 23 Mikroevolution – Die Evolution von Populationen	637
Kapitel 24 Die Entstehung der Arten	663
Kapitel 25 Die Geschichte des Lebens auf der Erde	689
Teil V Die Evolutionsgeschichte der biologischen Vielfalt	725
Kapitel 26 Rekonstruktion der Phylogenie der Lebewesen	727
Kapitel 27 Prokaryonten: Bacteria und Archaea	757
Kapitel 28 Der Ursprung und die Evolution der Eukaryonten	789

Kapitel 29	Die Vielfalt der Pflanzen I: Wie Pflanzen das Land eroberten	819
Kapitel 30	Die Vielfalt der Pflanzen II: Evolution der Samenpflanzen	843
Kapitel 31	Pilze	869
Kapitel 32	Eine Einführung in die Diversität und Evolution der Metazoa	893
Kapitel 33	Eine Einführung in die wirbellosen Tiere	913
Kapitel 34	Herkunft und Evolution der Wirbeltiere	955
Teil VI	Pflanzen – Form und Funktion	1009
Kapitel 35	Pflanzenstruktur, Wachstum und Entwicklung	1011
Kapitel 36	Stoffaufnahme und Stofftransport bei Gefäßpflanzen	1041
Kapitel 37	Boden und Pflanzenernährung	1069
Kapitel 38	Fortpflanzung der Blütenpflanzen	1091
Kapitel 39	Pflanzenreaktionen auf innere und äußere Signale	1119
Teil VII	Tiere – Form und Funktion	1157
Kapitel 40	Grundprinzipien tierischer Form und Funktion	1159
Kapitel 41	Hormone und das endokrine System	1191
Kapitel 42	Die Ernährung der Tiere	1219
Kapitel 43	Kreislauf und Gasaustausch	1255
Kapitel 44	Das Immunsystem	1297
Kapitel 45	Osmoregulation und Exkretion	1335
Kapitel 46	Fortpflanzung der Tiere	1365
Kapitel 47	Entwicklung der Tiere	1397
Kapitel 48	Neurone, Synapsen und Signalgebung	1431
Kapitel 49	Nervensysteme	1453
Kapitel 50	Sensorische und motorische Mechanismen	1481
Kapitel 51	Tierisches Verhalten	1521
Teil VIII	Ökologie	1551
Kapitel 52	Ökologie und die Biosphäre: Eine Einführung	1553
Kapitel 53	Populationsökologie	1591
Kapitel 54	Ökologie der Lebensgemeinschaften	1623
Kapitel 55	Ökosysteme	1659
Kapitel 56	Naturschutz und Renaturierungsökologie	1691
Anhang A:	Lösungen	1721
Anhang B:	Anleitungen zu den wissenschaftlichen Übungen	1723
Anhang C:	Weiterführende Literatur	1727
Anhang D:	Bildnachweis	1729
Anhang E:	Personenregister	1739
	Stichwortverzeichnis	1741

Inhaltsverzeichnis

Vorwort zur amerikanischen Ausgabe	XXXV
Vorwort zur 11. deutschen Auflage des Campbell	XXXIX
Was den Campbell auszeichnet	XLIII
Kapitel 1 Einführung: Evolution, Schlüsselthemen der Biologie, Forschung	1
1.1 Theorien und Konzepte verbinden die Disziplinen der Biologie	3
1.1.1 Neue Eigenschaften entstehen auf verschiedenen Organisationsebenen in der biologischen Hierarchie	4
1.1.2 Die Kontinuität des Lebens beruht auf vererbbarer Information in Form von DNA . . .	8
1.1.3 Leben erfordert die Übertragung und Umwandlung von Energie und Materie	11
1.1.4 Vom Ökosystem zum Molekül – Wechselwirkungen sind wichtig in biologischen Systemen	12
1.2 Einheitlichkeit und Vielfalt der Organismen sind das Ergebnis der Evolution	14
1.2.1 Die Eingruppierung von Arten in das hierarchische biologische System.	15
1.2.2 Charles Darwin und die Theorie der natürlichen Selektion	17
1.2.3 Der Stammbaum des Lebens	19
1.3 Naturwissenschaftler verwenden unterschiedliche Methoden.	21
1.3.1 Biologie als empirische Wissenschaft.	22
1.3.2 Induktion und empirische Forschung	22
1.3.3 Hypothesen in der Naturwissenschaft	24
1.3.4 Naturwissenschaftliche Vorgehensweise	24
1.3.5 Fallstudie: Zur Fellfärbung bei verschiedenen Mauspopulationen	26
1.3.6 Die Planung von Kontrolleexperimenten.	26
1.3.7 Wissenschaftstheorien.	28
1.4 Wissenschaftskultur	28
1.4.1 Auf den Erkenntnissen anderer Wissenschaftler und Vorgänger aufbauen	28
1.4.2 Naturwissenschaft, Technik und Gesellschaft	30
1.4.3 Die Bedeutung unterschiedlicher Standpunkte in der Wissenschaft	31
Teil I Die chemischen Grundlagen des Lebens	37
Kapitel 2 Atome und Moleküle	39
2.1 Materie besteht aus chemischen Elementen in reiner Form und Kombinationen daraus, den sogenannten Verbindungen	40
2.1.1 Elemente und Verbindungen	40
2.1.2 Elemente in lebenden Organismen.	41
2.1.3 Fallstudie: Toleranzbildung bei toxischen Elementen.	42
2.2 Die Eigenschaften eines Elements werden durch die Struktur seiner Atome bestimmt	42
2.2.1 Subatomare Teilchen.	42
2.2.2 Ordnungszahl und Massenzahl.	43
2.2.3 Isotope	43
2.2.4 Die Energieniveaus von Elektronen	44
2.2.5 Elektronenverteilung und chemische Eigenschaften	47
2.2.6 Atomorbitale	48
2.3 Die Bildung und die Funktion von Molekülen hängen von den chemischen Bindungen zwischen den Atomen ab	50
2.3.1 Die kovalente Bindung	50
2.3.2 Die Ionenbindung	52
2.3.3 Schwache, nichtkovalente Bindungstypen.	53
2.3.4 Molekülform und -funktion	54
2.4 Bindungen werden im Verlauf chemischer Reaktionen gebildet und gebrochen.	56

Kapitel 3 Die Chemie des Wassers 63

3.1 Wasserstoffbrückenbindungen werden durch polare kovalente Bindungen im Wassermolekül ermöglicht 64

3.2 Vier spezielle Eigenschaften des Wassers schaffen Bedingungen für das Leben auf der Erde . . 65

3.2.1 Kohäsion und Adhäsion 65

3.2.2 Ausgleich von Temperaturunterschieden 66

3.2.3 Schwimmendes Eis als Garant für den Lebensraum Wasser. 68

3.2.4 Des Lebens Lösungsmittel. 69

3.2.5 Leben auf anderen Planeten 72

3.3 Lebende Organismen sind auf bestimmte Säure/Base-Bedingungen angewiesen 72

3.3.1 Säuren und Basen 73

3.3.2 Die pH-Skala 74

3.3.3 Puffer 75

3.3.4 Gefährdungen der Wasserqualität auf der Erde 75

Kapitel 4 Kohlenstoff: Die Grundlage der molekularen Vielfalt des Lebens 81

4.1 Organische Chemie ist das Studium der Kohlenstoffverbindungen. 82

4.1.1 Organische Moleküle und die Entstehung des Lebens auf der Erde. 82

4.2 Kohlenstoffatome können an vier andere Atome binden und so unterschiedlichste Moleküle bilden 85

4.2.1 Das Entstehen von Kohlenstoffverbindungen 85

4.2.2 Molekulare Vielfalt durch Variation des Kohlenstoffgerüsts 86

4.3 Wenige funktionelle Gruppen entscheiden über die biologische Funktion. 89

4.3.1 Die für Lebensprozesse wichtigsten funktionellen Gruppen 89

4.3.2 ATP: Eine wichtige Energiequelle zellulärer Prozesse 90

4.3.3 Die chemischen Elemente des Lebens – ein Rückblick. 90

Kapitel 5 Biologische Makromoleküle und Lipide 95

5.1 Makromoleküle sind aus Monomeren aufgebaute Polymere 96

5.1.1 Synthese und Abbau von Polymeren 96

5.1.2 Die Vielfalt der Polymere 97

5.2 Kohlenhydrate dienen als Brenn- und Baustoffe 97

5.2.1 Zucker 97

5.2.2 Polysaccharide. 100

5.3 Lipide bilden eine heterogene Gruppe hydrophober Moleküle 102

5.3.1 Fette 103

5.3.2 Phospholipide 104

5.3.3 Steroide 105

5.4 Proteine: Funktionsvielfalt durch Strukturvielfalt 106

5.4.1 Aminosäure-Monomere. 107

5.4.2 Polypeptide (Aminosäurepolymere). 107

5.4.3 Proteinstruktur und -funktion. 109

5.5 Nucleinsäuren speichern, übertragen und verwerten Erbinformation 116

5.5.1 Aufgaben von Nucleinsäuren 116

5.5.2 Der Aufbau von Nucleinsäuren 117

5.5.3 DNA- und RNA-Strukturen. 118

5.6 Biologie im Wandel durch Genomik und Proteomik 119

5.6.1 DNA und Proteine als Zeitmaß der Evolution 120

Teil II Die Zelle 127

Kapitel 6 Ein Rundgang durch die Zelle 129

6.1 Zellstudium mittels Mikroskopie und Biochemie. 130

6.1.1 Mikroskopie 130

6.1.2 Zellfraktionierung 134

6.2	Eukaryontische Zellen sind kompartimentiert	135
6.2.1	Prokaryontische und eukaryontische Zellen im Vergleich	135
6.2.2	Die eukaryontische Zelle im Überblick	140
6.3	Genetische Anweisungen liegen im Zellkern und werden durch Ribosomen umgesetzt	140
6.3.1	Der Zellkern: Die Informationszentrale der Zelle.	140
6.3.2	Ribosomen: Die Proteinfabriken der Zelle	142
6.4	Endomembransystem, Proteinlogistik und Zwischenstoffwechsel	143
6.4.1	Das endoplasmatische Reticulum: Eine biosynthetische Fabrik	143
6.4.2	Logistikzentrum Golgi-Apparat.	144
6.4.3	Lysosomen: Verdauungskompartimente	146
6.4.4	Vakuolen: Vielseitige Mehrzweckorganellen	147
6.4.5	Das Endomembransystem im Überblick.	148
6.5	Mitochondrien und Chloroplasten arbeiten als Energiewandler	149
6.5.1	Der evolutionäre Ursprung von Mitochondrien und Chloroplasten	149
6.5.2	Mitochondrien: Umwandlung chemischer Energie	150
6.5.3	Chloroplasten: Einfangen von Lichtenergie	150
6.5.4	Peroxisomen: Weitere Oxidationen	151
6.6	Das Cytoskelett organisiert die Zellstruktur	152
6.6.1	Funktionen des Cytoskeletts: Stütze und Beweglichkeit.	152
6.6.2	Bestandteile des Cytoskeletts	153
6.7	Die Koordination zellulärer Aktivitäten.	158
6.7.1	Pflanzenzellwände.	158
6.7.2	Die extrazelluläre Matrix tierischer Zellen.	159
6.7.3	Zell-Zell-Verbindungen	160
6.8	Zellen sind mehr als die Summe ihrer Bestandteile	162
Kapitel 7 Struktur und Funktion biologischer Membranen		169
7.1	Zellmembranen sind ein flüssiges Mosaik aus Lipiden und Proteinen	170
7.1.1	Die Fluidität von Membranen	171
7.1.2	Evolution unterschiedlicher Zusammensetzungen der Membranlipide.	172
7.1.3	Membranproteine und ihre Funktionen	173
7.1.4	Die Rolle von Membran-Kohlenhydraten bei der Zell-Zell-Erkennung	175
7.1.5	Synthese und topologische Asymmetrie von Membranen	175
7.2	Membranen sind aufgrund ihrer Struktur selektiv permeabel	176
7.2.1	Die Permeabilität der Lipiddoppelschicht	176
7.2.2	Transportproteine	176
7.3	Passiver Transport ist die energieunabhängige Diffusion einer Substanz durch eine Membran.	177
7.3.1	Osmotische Effekte und die Wasserbalance	178
7.3.2	Erleichterte Diffusion: Protein-gestützter passiver Transport	180
7.4	Aktiver Transport ist die energieabhängige Bewegung von Stoffen entgegen ihrem Konzentrationsgradienten.	181
7.4.1	Der Energiebedarf des aktiven Transportes	182
7.4.2	Wie Ionenpumpen das Membranpotenzial aufrechterhalten	184
7.4.3	Cotransport: Gekoppelter Transport durch ein Membranprotein	185
7.5	Massentransport durch die Plasmamembran mittels Exocytose und Endocytose	185
7.5.1	Exocytose	186
7.5.2	Endocytose.	186
Kapitel 8 Energie und Leben		191
8.1	Der Stoffwechsel von Organismen wandelt Stoffe und Energie gemäß den Gesetzen der Thermodynamik um	192
8.1.1	Die biochemischen Prozesse sind in Stoffwechselwegen organisiert	192
8.1.2	Energieformen	193
8.1.3	Die Gesetze der Energieumwandlungen	194

8.2	Die Änderung der freien Enthalpie entscheidet über die Richtung, in der eine Reaktion abläuft	196
8.2.1	Die Änderung der freien Enthalpie (ΔG)	196
8.2.2	Freie Enthalpie, Stabilität und chemisches Gleichgewicht	197
8.2.3	Freie Enthalpie und Stoffwechsel.	198
8.3	ATP ermöglicht Zellarbeit durch die Kopplung von exergonen an endergone Reaktionen	200
8.3.1	Struktur und Hydrolyse von ATP.	200
8.3.2	Wie durch die Hydrolyse von ATP Arbeit geleistet wird	201
8.3.3	Die Regeneration des ATP.	202
8.4	Enzyme beschleunigen metabolische Reaktionen durch das Absenken von Energiebarrieren.	203
8.4.1	Die Aktivierungsenergie als Hürde.	203
8.4.2	Wie Enzyme Reaktionen beschleunigen.	204
8.4.3	Die Substratspezifität von Enzymen.	205
8.4.4	Die Katalyse im aktiven Zentrum des Enzyms	206
8.4.5	Die Enzymaktivität hängt von den Umgebungsbedingungen ab.	208
8.5	Die Regulation der Enzymaktivität hilft bei der Kontrolle des Stoffwechsels	211
8.5.1	Allosterische Regulation von Enzymen	211
8.5.2	Allosterische Aktivierung und Hemmung	211
8.5.3	Die spezifische Verteilung von Enzymen in der Zelle.	213

Kapitel 9 Zellatmung 219

9.1	Energie für den Katabolismus durch Brennstoffoxidation	220
9.1.1	Katabole Stoffwechselwege und die ATP-Produktion.	220
9.1.2	Redoxreaktionen: Oxidation und Reduktion	221
9.1.3	Die Stadien der Zellatmung: Eine Vorschau	225
9.2	Glykolyse: Energie durch Glucoseoxidation	226
9.3	Citratzyklus: Vervollständigung der Brennstoffoxidation	227
9.3.1	Oxidation von Pyruvat zu Acetyl-CoA.	227
9.3.2	Der Citratzyklus.	228
9.4	Elektronentransport und oxidative Phosphorylierung	231
9.4.1	Die Elektronentransportkette	231
9.4.2	Die chemiosmotische Kopplung.	232
9.4.3	Bilanzierung der ATP-Produktion durch die Zellatmung.	236
9.5	ATP-Synthese ohne Sauerstoff	239
9.5.1	Verschiedene Gärungsformen	239
9.5.2	Ein Vergleich von Gärung und aerober Atmung	240
9.5.3	Die evolutionäre Bedeutung der Glykolyse	241
9.6	Glykolyse und Citratzyklus im Zentrum des Zwischenstoffwechsels	242
9.6.1	Die Vielseitigkeit des Katabolismus	242
9.6.2	Biosynthesen (anabole Stoffwechselwege).	243
9.6.3	Die Regulation der Zellatmung durch Rückkopplungsmechanismen	243

Kapitel 10 Photosynthese 251

10.1	Die Photosynthese wandelt Lichtenergie in chemische Energie um	253
10.1.1	Chloroplasten: Die Orte der Photosynthese in Pflanzen	253
10.1.2	Der Weg einzelner Atome im Verlauf der Photosynthese: Wissenschaftliche Forschung	254
10.1.3	Zwei Teilschritte der Photosynthese: Eine Vorschau	256
10.2	Die Lichtreaktionen wandeln Sonnenenergie in chemische Energie in Form von ATP und NADPH um	257
10.2.1	Die Natur des Lichts	257
10.2.2	Photosynthesepigmente: Die Lichtrezeptoren	258
10.2.3	Anregung von Chlorophyll durch Licht.	260
10.2.4	Photosystem = Reaktionszentrum + Lichtsammelkomplex.	261
10.2.5	Der lineare Elektronenfluss.	262
10.2.6	Der zyklische Elektronenfluss.	264
10.2.7	Der chemiosmotische Prozess in Chloroplasten und Mitochondrien im Vergleich.	264

10.3	Der Calvin-Benson-Zyklus nutzt die chemische Energie von ATP und NADPH zur Reduktion von CO ₂ zu Zuckern	267
10.4	In heißen, trockenen Klimaregionen haben sich entwicklungsgeschichtlich alternative Mechanismen der Kohlenstofffixierung herausgebildet	269
10.4.1	Die Photorespiration: Ein Überbleibsel der Evolution?	269
10.4.2	C ₄ -Pflanzen	270
10.4.3	CAM-Pflanzen	273
10.5	Das Leben auf der Erde hängt von der Photosynthese ab: Eine Rückschau	274

Kapitel 11 Zelluläre Kommunikation **283**

11.1	Externe Signale werden in intrazelluläre Antworten umgewandelt.	284
11.1.1	Evolution der zellulären Signalverarbeitung	284
11.1.2	Signalwirkungen über kurze und lange Distanzen.	286
11.1.3	Die drei Stadien der zellulären Signaltransduktion: Ein Überblick	287
11.2	Signalwahrnehmung: Ein Signalmolekül bindet an ein Rezeptorprotein	289
11.2.1	Rezeptorproteine in der Plasmamembran	289
11.2.2	Intrazelluläre Rezeptorproteine	292
11.3	Signalübertragung: Wechselwirkungen auf molekularer Ebene leiten das Signal vom Rezeptor stufenweise an Zielmoleküle in der Zelle weiter.	293
11.3.1	Signaltransduktionswege	294
11.3.2	Proteinphosphorylierung und Proteindephosphorylierung	294
11.3.3	Kleine Moleküle und Ionen als sekundäre Botenstoffe	295
11.4	Die zelluläre Antwort: Signalwege steuern die Transkription oder Aktivitäten im Cytoplasma.	299
11.4.1	Regulationen im Zellkern und im Cytoplasma.	299
11.4.2	Feinabstimmung der Antwort auf Signale	300
11.5	Die Verschaltung verschiedener Signaltransduktionswege bei der Apoptose	303
11.5.1	Apoptose beim Fadenwurm <i>Caenorhabditis elegans</i>	303
11.5.2	Die verschiedenen Wege der Apoptose und ihre auslösenden Signale	304

Kapitel 12 Der Zellzyklus **311**

12.1	Aus der Zellteilung gehen genetisch identische Tochterzellen hervor.	312
12.1.1	Die Organisation des genetischen Materials in der Zelle.	313
12.1.2	Die Verteilung der Chromosomen bei der eukaryontischen Zellteilung.	313
12.2	Der Wechsel zwischen Mitose und Interphase im Zellzyklus.	315
12.2.1	Die Phasen des Zellzyklus	315
12.2.2	Der Spindelapparat	315
12.2.3	Die Cytokinese	320
12.2.4	Zweiteilung bei Bakterien	320
12.2.5	Die Evolution der Mitose.	322
12.3	Der eukaryontische Zellzyklus wird durch ein molekulares Kontrollsystem gesteuert	323
12.3.1	Hinweise auf die Existenz cytoplasmatischer Signale.	323
12.3.2	Das Zellzyklus-Kontrollsystem	324
12.3.3	Der Verlust der Zellzyklus-Kontrolle bei Krebszellen	328

Teil III Genetik **335**

Kapitel 13 Meiose und geschlechtliche Fortpflanzung **337**

13.1	Gene werden auf Chromosomen von den Eltern an ihre Nachkommen weitergegeben	338
13.1.1	Die Vererbung von Genen	338
13.1.2	Ein Vergleich von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung	339
13.2	Befruchtung und Meiose wechseln sich beim geschlechtlichen Generationswechsel ab	340
13.2.1	Die Chromosomensätze menschlicher Zellen	340
13.2.2	Das Verhalten der Chromosomensätze im menschlichen Lebenszyklus	342
13.2.3	Die Vielfalt der Lebenszyklen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung	343

13.3	In der Meiose wird der diploide auf einen haploiden Chromosomensatz reduziert	344
13.3.1	Die Meiosestadien	344
13.3.2	Ein Vergleich von Mitose und Meiose	345
13.4	Die geschlechtliche Fortpflanzung erhöht die genetische Variabilität – ein wichtiger Motor der Evolution	351
13.4.1	Ursprung der genetischen Variabilität unter Nachkommen	351
13.4.2	Die Bedeutung der genetischen Variabilität von Populationen für die Evolution	353
Kapitel 14 Mendel und das Genkonzept		357
14.1	Mendels wissenschaftlicher Ansatz führte zu den Gesetzen der Vererbung	358
14.1.1	Mendels quantitativ-experimenteller Ansatz	358
14.1.2	Die Spaltungsregel (Zweite Mendel'sche Regel)	360
14.1.3	Die Unabhängigkeitsregel (Dritte Mendel'sche Regel)	365
14.2	Die Mendel'sche Vererbung von Merkmalen folgt den Gesetzen der Statistik	367
14.2.1	Die Anwendung von Multiplikations- und Additionsregel auf Einfaktorkreuzungen	367
14.2.2	Die Lösung komplexer genetischer Probleme mit den Regeln der Wahrscheinlichkeitsrechnung	368
14.3	Komplexere Erbgänge	369
14.3.1	Die Erweiterung der Mendel'schen Regeln bei einzelnen Genen	370
14.3.2	Die Erweiterung der Mendel'schen Regeln auf die Wechselwirkungen von Genen	372
14.3.3	Gene und Erziehung: Der Einfluss der Umwelt auf den Phänotyp	373
14.3.4	Eine integrierte „Mendel'sche Sicht“ auf die Vererbung und die genetische Variabilität	374
14.4	Auch die Vererbung beim Menschen folgt den Mendel'schen Regeln	376
14.4.1	Die Analyse von Stammbäumen	376
14.4.2	Rezessive Erbkrankheiten	377
14.4.3	Dominante Erbkrankheiten	379
14.4.4	Multifaktorielle Krankheiten	380
14.4.5	Genetische Untersuchungen und Beratung	381
Kapitel 15 Chromosomen bilden die Grundlage der Vererbung		391
15.1	Die Chromosomen bilden die strukturelle Grundlage der Mendel'schen Vererbung	392
15.1.1	Ein Beispiel für einen wissenschaftlichen Ansatz: Thomas Hunt Morgan und die Verknüpfung der Mendel'schen Regeln mit dem Verhalten der Chromosomen bei der Zellteilung	394
15.2	Geschlechtschromosomen-gekoppelte Erbgänge	396
15.2.1	Die Geschlechtschromosomen	396
15.2.2	Die Vererbung geschlechtsgebundener Gene	397
15.2.3	Die Inaktivierung eines X-Chromosoms bei weiblichen Säugetieren	398
15.3	Die Vererbung gekoppelter Gene auf einem Chromosom	399
15.3.1	Der Einfluss der Genkopplung auf die Vererbung	399
15.3.2	Rekombination und Kopplung	400
15.3.3	Die Kartierung von Genen anhand von Rekombinationshäufigkeiten: Ein wissenschaftlicher Ansatz	403
15.4	Abweichungen in der Zahl oder Struktur von Chromosomen als Ursache von Erbkrankheiten	407
15.4.1	Abweichende Chromosomenzahlen	407
15.4.2	Abweichende Chromosomenstrukturen	408
15.4.3	Menschliche Erbkrankheiten, die auf Veränderungen in der Chromosomenzahl oder -struktur zurückzuführen sind	409
15.5	Erbgänge, die nicht den Mendel'schen Regeln folgen	411
15.5.1	Genomische Prägung	411
15.5.2	Genome von Organellen und ihre Vererbung	412
Kapitel 16 Die molekularen Grundlagen der Vererbung		417
16.1	Die DNA ist die Erbsubstanz	418
16.1.1	Die Suche nach der Erbsubstanz: Wissenschaftliche Forschung	418
16.1.2	Ein Strukturmodell der DNA: Wissenschaftliche Forschung	423

16.2	Bei der DNA-Replikation und -Reparatur arbeiten viele Proteine zusammen	426
16.2.1	Das Grundprinzip: Basenpaarung mit einem Matrizenstrang	426
16.2.2	Die molekularen Mechanismen der DNA-Replikation.	427
16.2.3	Korrekturlesen und DNA-Reparatur	434
16.2.4	Die evolutionäre Bedeutung von Mutationen.	435
16.2.5	Die Replikation an den Enden linearer DNA-Moleküle.	436
16.3	Ein Chromosom besteht aus einem mit Proteinen verpackten DNA-Molekül	437
Kapitel 17 Vom Gen zum Protein		445
17.1	Die Verbindung von Genen und Proteinen über Transkription und Translation	446
17.1.1	Die Untersuchung von Stoffwechselstörungen	446
17.1.2	Die Grundlagen der Transkription und der Translation	449
17.1.3	Der genetische Code	451
17.2	Transkription – die DNA-abhängige RNA-Synthese: Eine nähere Betrachtung	454
17.2.1	Die molekularen Komponenten des Transkriptionsapparats	454
17.2.2	Die Synthese eines RNA-Transkripts	455
17.3	mRNA-Moleküle werden in eukaryontischen Zellen nach der Transkription modifiziert	457
17.3.1	Veränderung der Enden einer eukaryontischen mRNA.	457
17.3.2	Mosaikgene und RNA-Spleißen	458
17.4	Translation – die RNA-abhängige Polypeptidsynthese: Eine nähere Betrachtung.	460
17.4.1	Die molekularen Komponenten des Translationsapparats	460
17.4.2	Die Biosynthese von Polypeptiden	464
17.4.3	Vom Polypeptid zum funktionsfähigen Protein.	468
17.4.4	Die gleichzeitige Synthese vieler Polypeptide in Bakterien und Eukaryonten.	469
17.5	Punktmutationen können die Struktur und Funktion eines Proteins beeinflussen.	471
17.5.1	Verschiedene Formen der Punktmutation	471
17.5.2	Neue Mutationen und Mutagene	473
17.5.3	Was ist ein Gen? Eine neue Betrachtung	473
Kapitel 18 Regulation der Genexpression		479
18.1	Die Transkription bakterieller Gene passt sich wechselnden Umweltbedingungen an.	480
18.1.1	Das Operon-Konzept	481
18.1.2	Reprimierbare und induzierbare Operone: Zwei Formen der negativen Regulation der Genexpression	482
18.1.3	Positive Regulation der Genexpression	484
18.2	Die Expression eukaryontischer Gene kann auf verschiedenen Stufen reguliert werden	485
18.2.1	Differenzielle Genexpression	485
18.2.2	Regulation der Chromatinstruktur	486
18.2.3	Regulation der Transkriptionsinitiation	487
18.2.4	Mechanismen der posttranskriptionalen Regulation	493
18.3	Die Regulation der Genexpression durch nicht-codierende RNAs.	495
18.3.1	Die Wirkung von Mikro-RNAs und kleinen interferierenden RNAs auf die mRNA	495
18.3.2	Chromatiumbau und Stilllegung der Transkription durch nicht-codierende RNAs	496
18.3.3	Die Bedeutung kleiner, nicht-codierender RNAs für die Evolution	497
18.4	Die verschiedenen Zelltypen in einem Lebewesen entstehen nach einem Programm zur differenziellen Genexpression	497
18.4.1	Ein genetisches Programm für die Embryonalentwicklung.	497
18.4.2	Cytoplasmatische Determinanten und Induktionssignale	498
18.4.3	Die schrittweise Regulation der Genexpression während der Zelldifferenzierung	499
18.4.4	Musterbildung zur Festlegung des Körperbaus	501
18.5	Krebs entsteht durch genetische Veränderungen, die den Zellzyklus deregulieren	505
18.5.1	Gene und Krebs	505
18.5.2	Die Störung zellulärer Signalketten	506
18.5.3	Das Mehrstufenmodell der Krebsentstehung	507
18.5.4	Genetische Veranlagung und der Einfluss der Umwelt auf die Krebsentstehung	509
18.5.5	Die Rolle von Viren bei einigen Krebsarten	510

Kapitel 19	Viren	517
19.1	Ein Virus besteht aus einer von einer Proteinhülle eingeschlossenen Nucleinsäure	518
19.1.1	Die Entdeckung der Viren: Ein wissenschaftlicher Exkurs	518
19.2	Viren vermehren sich nur in Wirtszellen.	521
19.2.1	Grundlagen der Virenvermehrung	521
19.2.2	Die Phagenvermehrung	522
19.2.3	Vermehrungszyklen von Tierviren	524
19.2.4	Die Evolution von Viren	528
19.3	Viren, Viroide und Prionen als Pathogene von Tieren und Pflanzen	529
19.3.1	Viruserkrankungen von Tieren	529
19.3.2	Das Auftreten neuer Viren	530
19.3.3	Viruserkrankungen bei Pflanzen.	534
19.3.4	Viroide und Prionen: Die einfachsten Krankheitserreger	535
Kapitel 20	Gen- und Biotechnologie	539
20.1	DNA-Sequenzierung und Klonierung sind wichtige Werkzeuge der Gentechnik und der biologischen Forschung	540
20.1.1	DNA-Sequenzierung	540
20.1.2	Die Vervielfältigung von Genen und anderen DNA-Fragmenten	543
20.1.3	Die Verwendung von Restriktionsenzymen zur Herstellung rekombinanter Plasmide.	545
20.1.4	Die Polymerase-Kettenreaktion (PCR) und ihre Verwendung bei der DNA-Klonierung	546
20.1.5	Die Klonierung und Expression eukaryontischer Gene.	548
20.2	Die Verwendung der Gentechnik zur Untersuchung der Expression und Funktion von Genen	550
20.2.1	Analyse der Genexpression.	550
20.2.2	Die Aufklärung der Funktion eines Gens.	555
20.3	Die Klonierung von Organismen zur Bereitstellung von Stammzellen für die Forschung und andere Anwendungen	559
20.3.1	Die Klonierung von Pflanzen aus Einzelzellkulturen	559
20.3.2	Die Klonierung von Tieren: Zellkerntransplantation	560
20.3.3	Tierische Stammzellen	562
20.4	Die Gentechnik beeinflusst unser Leben.	565
20.4.1	Medizinische Anwendungen	565
20.4.2	Genetische Profile in der Gerichtsmedizin	569
20.4.3	Umweltsanierung und synthetische Biologie	570
20.4.4	Landwirtschaftliche Anwendungen	571
Kapitel 21	Genome und ihre Evolution	579
21.1	Die Entwicklung von schnelleren und billigeren Techniken zur Genomsequenzierung	580
21.2	Genomanalyse mithilfe der Bioinformatik.	582
21.2.1	Zentralisierte Ressourcen zur Analyse von Genomsequenzen	582
21.2.2	Das Aufspüren proteincodierender Gene in DNA-Sequenzen	583
21.2.3	Untersuchungen von Genen und ihren Produkten in komplexen Systemen	584
21.3	Genome unterscheiden sich in der Größe und der Zahl der Gene sowie in der Gendichte	587
21.3.1	Genomgröße	587
21.3.2	Genzahl	588
21.3.3	Gendichte und nicht-codierende DNA.	588
21.4	Das Genom eukaryontischer Vielzeller enthält viel nicht-codierende DNA und viele Multigenfamilien.	589
21.4.1	Transponierbare Elemente und verwandte Sequenzen	590
21.4.2	Andere repetitive DNA-Sequenzen	591
21.4.3	Gene und Multigenfamilien	592
21.5	Genomevolution durch Duplikation, Umlagerung und Mutation der DNA.	593
21.5.1	Duplikation ganzer Chromosomensätze	593
21.5.2	Veränderungen der Chromosomenstruktur	594
21.5.3	Duplikation und Divergenz einzelner Genbereiche.	595
21.5.4	Umlagerungen innerhalb von Genen: Exonduplikation und Exonaustausch (exon shuffling)	598
21.5.5	Wie transponierbare genetische Elemente zur Genomevolution beitragen	599

21.6	Der Vergleich von Genomsequenzen liefert Hinweise auf evolutionäre und entwicklungsbiologische Mechanismen.	600
21.6.1	Die Bedeutung von Genomvergleichen	600
21.6.2	Sequenzvergleiche geben Aufschluss über Entwicklungsprozesse.	604

Teil IV Evolutionsmechanismen 611

Kapitel 22 Die Evolutionstheorie – Abstammung mit Modifikation 613

22.1	Die Darwin'sche Theorie stellte die traditionelle Ansicht, die Erde sei jung und von unveränderlichen Arten bewohnt, infrage.	615
22.1.1	<i>Scala naturae</i> und die Klassifikation der Arten.	615
22.1.2	Vorstellungen über die Veränderungen von Organismen im Lauf der Zeit	616
22.1.3	Lamarcks Evolutionstheorie	616
22.2	Die gemeinsame Abstammung und die Variationen zwischen Individuen, auf die die natürliche Selektion wirkt, erklären die vielfältigen Anpassungen von Organismen.	617
22.2.1	Darwins Feldforschung	618
22.2.2	Die Entstehung der Arten	620
22.3	Die Evolutionstheorie wird durch eine Vielzahl wissenschaftlicher Befunde gestützt.	623
22.3.1	Direkte Beobachtungen evolutionärer Veränderungen	624
22.3.2	Homologie	626
22.3.3	Fossilbelege	630
22.3.4	Biogeografie	631
22.3.5	Die Evolutionstheorie – eine Begriffsanalyse.	632

Kapitel 23 Mikroevolution – Die Evolution von Populationen 637

23.1	Genetische Variabilität ermöglicht Evolution	638
23.1.1	Genetische Variabilität	639
23.1.2	Wie wird genetische Variabilität erzeugt?	640
23.2	Mithilfe der Hardy-Weinberg-Gleichung lässt sich herausfinden, ob in einer Population Evolution stattfindet	642
23.2.1	Genpool und Allelfrequenzen.	642
23.2.2	Das Hardy-Weinberg-Gesetz	642
23.3	Natürliche Selektion, genetische Drift und Genfluss können die Allelfrequenzen in einer Population verändern	647
23.3.1	Natürliche Selektion	647
23.3.2	Genetische Drift.	647
23.3.3	Genfluss	650
23.4	Die natürliche Selektion ist der einzige Mechanismus, der beständig für eine adaptive Evolution sorgt.	651
23.4.1	Eine genauere Betrachtung der natürlichen Selektion.	651
23.4.2	Die Schlüsselrolle der natürlichen Selektion bei der adaptiven Evolution	653
23.4.3	Sexuelle Selektion.	653
23.4.4	Erhaltung der genetischen Variabilität: Balancierter Polymorphismus	655
23.4.5	Warum die natürliche Selektion keine perfekten Organismen hervorbringen kann	658

Kapitel 24 Die Entstehung der Arten 663

24.1	Das biologische Artkonzept betont die reproduktiven Isolationsmechanismen	664
24.1.1	Das biologische Artkonzept.	664
24.1.2	Weitere alternative Artkonzepte	668
24.2	Artbildung mit und ohne geografische Isolation	669
24.2.1	Allopatrische Artbildung	669
24.2.2	Sympatrische Artbildung	673
24.2.3	Allopatrische und sympatrische Artbildung: Eine Zusammenfassung.	675

24.3	Hybridzonen ermöglichen die Analyse von Faktoren, die zur reproduktiven Isolation führen. . .	676
24.3.1	Evolutionenprozesse in Hybridzonen.	676
24.3.2	Hybridzonen und sich verändernde Umweltbedingungen	677
24.3.3	Zeitliche Entwicklung von Hybridzonen	678
24.4	Artbildung kann schnell oder langsam erfolgen und aus Veränderungen weniger oder vieler Gene resultieren	680
24.4.1	Der zeitliche Verlauf der Artbildung	680
24.4.2	Die Genetik der Artbildung.	683
24.4.3	Von der Artbildung zur Makroevolution	684

Kapitel 25 Die Geschichte des Lebens auf der Erde 689

25.1	Die Umweltbedingungen auf der jungen Erde ermöglichten die Entstehung des Lebens.	690
25.1.1	Synthese organischer Verbindungen zu Beginn der Erdentwicklung.	690
25.1.2	Abiotische Synthese von Makromolekülen	692
25.1.3	Protobionten	692
25.1.4	Selbstreplizierende RNA.	692
25.2	Fossilfunde dokumentieren die Geschichte des Lebens.	693
25.2.1	Die Fossilfunde	693
25.2.2	Datierung von Gesteinen und Fossilien	695
25.2.3	Die Entstehung neuer Organismengruppen	696
25.3	Zu den Schlüsselereignissen in der Evolution gehören die Entstehung einzelliger und vielzelliger Organismen sowie die Besiedlung des Festlands	698
25.3.1	Die ersten einzelligen Organismen	700
25.3.2	Der Ursprung der Vielzelligkeit	702
25.3.3	Die Besiedlung des Festlands	703
25.4	Aufstieg und Niedergang von Organismengruppen spiegeln Unterschiede in den Speziations- und Aussterberaten wider.	704
25.4.1	Kontinentaldrift.	704
25.4.2	Massenaussterben	707
25.4.3	Adaptive Radiationen	710
25.5	Veränderungen im Körperbau können durch Änderungen in der Sequenz und Regulation von Entwicklungsgenen entstehen.	712
25.5.1	Evolutionäre Effekte von Entwicklungsgenen	713
25.5.2	Evolution von Entwicklungsprozessen	714
25.6	Evolution ist nicht zielorientiert	717
25.6.1	Evolutionäre Neuerungen	717
25.6.2	Evolutionäre Trends	718

Teil V Die Evolutionsgeschichte der biologischen Vielfalt 725

Kapitel 26 Rekonstruktion der Phylogenie der Lebewesen 727

26.1	Phylogenien (Stammbäume) zeigen evolutionäre Verwandtschaftsbeziehungen	728
26.1.1	Die binominale Nomenklatur	729
26.1.2	Hierarchische Klassifikation	729
26.1.3	Der Zusammenhang zwischen Klassifikation und Phylogenie	730
26.1.4	Bedeutung und Anwendung der Phylogenie	733
26.2	Die Ableitung der Stammesgeschichte aus morphologischen und molekularbiologischen Befunden	734
26.2.1	Morphologische und molekulare Homologien.	734
26.2.2	Morphologie und Konvergenz	735
26.2.3	Bewertung molekularer Homologien	736
26.3	Gemeinsame abgeleitete Merkmale (evolutive Neuheiten) erlauben die Rekonstruktion phylogenetischer Stammbäume	737
26.3.1	Kladistik.	737
26.3.2	Phylogenetische Stammbäume mit proportionaler Länge der Äste	740

26.3.3	Maximale Sparsamkeit und maximale Wahrscheinlichkeit (<i>maximum parsimony</i> und <i>maximum likelihood</i>)	741
26.3.4	Phylogenetische Stammbäume als Hypothesen	743
26.4	Die Evolutionsgeschichte eines Lebewesens ist in seinem Genom festgelegt	744
26.4.1	Genduplikationen und Genfamilien	745
26.4.2	Evolution von Genomen	746
26.5	Mit molekularen Uhren kann man den zeitlichen Ablauf der Evolution verfolgen.	746
26.5.1	Molekulare Uhren	747
26.5.2	Mithilfe der molekularen Uhr aufgeklärt: Der Ursprung von HIV.	748
26.6	Neue Befunde und die stetige Weiterentwicklung unserer Kenntnisse über den Stammbaum der Organismen	749
26.6.1	Von zwei Organismenreichen zu drei Großgruppen, so genannten „Domänen“	749
26.6.2	Die besondere Bedeutung des horizontalen Gentransfers	750
Kapitel 27 Prokaryonten: Bacteria und Archaea		757
27.1	Strukturelle und funktionelle Anpassung als Erfolgsrezept der Prokaryonten	758
27.1.1	Zelloberflächenstrukturen.	759
27.1.2	Beweglichkeit.	761
27.1.3	Innerer Aufbau und Genomorganisation	762
27.1.4	Fortpflanzung und Anpassung	762
27.2	Schnelle Vermehrung, Mutation und Rekombination von Genen als Ursache der genetischen Vielfalt von Prokaryonten	763
27.2.1	Schnelle Vermehrung und Mutation	763
27.2.2	Rekombination von Genen	764
27.3	Evolution vielfältiger Anpassungen in der Ernährung und im Stoffwechsel der Prokaryonten.	767
27.3.1	Rolle des Sauerstoffs im Stoffwechsel	768
27.3.2	Stickstoffstoffwechsel	769
27.3.3	Kooperation im Stoffwechsel	769
27.4	Radiäre Entwicklung der Prokaryonten in mehreren Stammeslinien.	770
27.4.1	Überblick über die prokaryontische Diversität	770
27.4.2	Stammbegriff bei Prokaryonten.	770
27.4.3	Kultivierbarkeit von Prokaryonten und Phylogenie nicht kultivierter Prokaryontenarten	770
27.4.4	Der phylogenetische Stammbaum der Prokaryonten	771
27.4.5	Bacteria.	774
27.4.6	Archaea	775
27.5	Kommunikation mit der Umwelt	778
27.5.1	Zweikomponentensysteme	778
27.5.2	Chemotaxis.	779
27.6	Bedeutung der Prokaryonten für die Biosphäre.	780
27.6.1	Chemisches Recycling.	780
27.6.2	Ökologische Wechselwirkungen.	781
27.7	Schädliche und nützliche Auswirkungen der Prokaryonten auf den Menschen.	781
27.7.1	Mutualistische Bakterien.	781
27.7.2	Bakterielle Pathogene	782
27.7.3	Prokaryonten in Forschung und Technik.	783
Kapitel 28 Der Ursprung und die Evolution der Eukaryonten		789
28.1	Die meisten Eukaryonten sind Einzeller	790
28.1.1	Struktur- und Funktionsvielfalt bei Protisten	790
28.1.2	Die vier Übergruppen der Eukaryonten	791
28.1.3	Endosymbiose in der Evolution der Eukaryonten	791
28.1.4	Die Evolution von Plastiden	792
28.2	Excavata: Protisten mit abgewandelten Mitochondrien und bemerkenswerten Flagellen	796
28.2.1	Diplomonadida und Parabasalia	796
28.2.2	Euglenozoa.	797

28.3	Die SAR-Übergruppe: Ihre Einführung wird durch neue genomweite Sequenzanalysen unterstützt	798
28.3.1	Stramenopilata	798
28.3.2	Alveolata	801
28.3.3	Rhizaria	804
28.4	Archaeplastida: Die engsten Verwandten der Landpflanzen – Rotalgen und Grünalgen	806
28.4.1	Rhodophyta (Rotalgen)	806
28.4.2	Chloroplastida (Chlorobionta, Viridiplantae, Grüne Pflanzen)	807
28.5	Unikonta: Protisten, die eng mit Pilzen und Tieren verwandt sind	809
28.5.1	Amoebozoa	810
28.5.2	Opisthokonta	812
28.6	Protisten spielen eine Schlüsselrolle in allen ökologischen Wechselbeziehungen	812
28.6.1	Symbiotische und parasitische Protisten	812
28.6.2	Photosynthetisch aktive Protisten	813
Kapitel 29 Die Vielfalt der Pflanzen I: Wie Pflanzen das Land eroberten		819
29.1	Die Entstehung der Landpflanzen aus Grünalgen	820
29.1.1	Morphologische und molekularbiologische Befunde	820
29.1.2	Notwendige Anpassungen beim Übergang an Land	821
29.1.3	Schlüsselinnovationen bei Landpflanzen	824
29.1.4	Ursprung und Radiation der Landpflanzen	824
29.2	Moose haben einen vom Gametophyten dominierten Lebenszyklus	827
29.2.1	Die Gametophyten der Bryophyten	828
29.2.2	Die Sporophyten der Bryophyten	829
29.2.3	Die ökologische und ökonomische Bedeutung der Moose	831
29.3	Die ersten hochwüchsigen Pflanzen: Farne und andere samen-lose Gefäßpflanzen	832
29.3.1	Entstehung und Merkmale der Gefäßpflanzen	832
29.3.2	Klassifikation der samenlosen Gefäßpflanzen (Pteridophyten, Farngewächse)	836
29.3.3	Die Bedeutung der samenlosen Gefäßpflanzen	838
Kapitel 30 Die Vielfalt der Pflanzen II: Evolution der Samenpflanzen		843
30.1	Samen und Pollen: Schlüsselanpassungen an das Landleben	844
30.1.1	Vorteile reduzierter Gametophyten	844
30.1.2	Heterosporie ist bei Samenpflanzen die Regel	845
30.1.3	Samenanlagen und die Produktion der Eizellen	845
30.1.4	Pollen und die Bildung von Spermazellen	846
30.1.5	Der Vorteil von Samen in der Evolution der Landpflanzen	846
30.2	Die Zapfen der Gymnospermen tragen „nackte“ Samenanlagen	848
30.2.1	Frühe Samenpflanzen und die Evolution der Gymnospermen	848
30.2.2	Der Entwicklungszyklus einer Kiefer	849
30.3	Die wichtigsten Weiterentwicklungen der Angiospermen sind Blüten und Früchte	853
30.3.1	Merkmale der Angiospermen	853
30.3.2	Die Evolution der Angiospermen	857
30.3.3	Die Vielfalt der Angiospermen	859
30.4	Die Bedeutung der Samenpflanzen für die Menschheit	860
30.4.1	Produkte aus Samenpflanzen	860
30.4.2	Gefahren für die Artenvielfalt der Pflanzen	864
Kapitel 31 Pilze		869
31.1	Pilze sind heterotroph und nehmen ihre Nährstoffe durch Absorption auf	870
31.1.1	Ernährung und Ökologie	870
31.1.2	Aufbau des Pilzkörpers	871
31.2	Pilze nutzen Sporen für ihre geschlechtliche oder ungeschlechtliche Vermehrung	874
31.2.1	Die geschlechtliche Fortpflanzung	874
31.2.2	Die ungeschlechtliche Vermehrung	875

31.3	Die Entwicklung der Pilze aus einem im Wasser lebenden, begeißelten Vorfahren	876
31.3.1	Der Ursprung der Pilze	876
31.3.2	Die divergente Entwicklung früher Pilzgruppen	876
31.3.3	Der Wechsel vom Wasser zum Land	877
31.4	Die verschiedenen Abstammungslinien der Pilze	877
31.4.1	Chytridien	879
31.4.2	Zygomyceten	879
31.4.3	Glomeromyceten	880
31.4.4	Ascomyceten	880
31.4.5	Basidiomyceten	883
31.5	Die zentrale Bedeutung der Pilze für Stoffkreisläufe, ökologische Wechselbeziehungen und den Menschen	884
31.5.1	Pilze als Destruenten	884
31.5.2	Pilze als Mutualisten	885
31.5.3	Pilze als Krankheitserreger und Parasiten	887
31.5.4	Der praktische Nutzen von Pilzen	888

Kapitel 32 Eine Einführung in die Diversität und Evolution der Metazoa 893

32.1	Metazoa sind vielzellige heterotrophe Eukaryonten mit Geweben, die sich aus embryonalen Keimblättern entwickeln	894
32.1.1	Ernährungsweise	894
32.1.2	Zellstruktur und Zellspezialisierung	895
32.1.3	Fortpflanzung und Entwicklung	895
32.2	Die Evolutionsgeschichte der Metazoa umfasst mehr als eine halbe Milliarde Jahre	897
32.2.1	Schritte zur Entstehung der vielzelligen Tiere	897
32.2.2	Neoproterozoikum (vor einer Milliarde bis 541 Millionen Jahren)	898
32.2.3	Paläozoikum (vor 541–252 Millionen Jahren)	899
32.2.4	Mesozoikum (vor 252–66 Millionen Jahren)	902
32.2.5	Känozoikum (vor 66 Millionen Jahren bis zur Gegenwart)	902
32.3	Die Großgruppen der Tiere lassen sich über „Baupläne“ beschreiben	902
32.3.1	Symmetrie	903
32.3.2	Gewebe	903
32.3.3	Leibeshöhlen	904
32.3.4	Proterostome und deuterostome Entwicklung	905
32.4	Aus neuen molekularen und morphologischen Daten erwachsen fortlaufend neue Erkenntnisse über die Phylogenie der Tiere	906
32.4.1	Die evolutive Differenzierung der Metazoa	907
32.4.2	Künftige Richtungen der phylogenetisch-systematischen Forschung	909

Kapitel 33 Eine Einführung in die wirbellosen Tiere 913

33.1	Porifera (Schwämme) sind Tiere ohne echte Gewebe	914
33.2	Cnidaria (Nesseltiere) bilden ein phylogenetisch altes Metazootaxon	919
33.2.1	Anthozoa	920
33.2.2	Tesserazoa (Medusozoa)	921
33.3	Spiralia, ein Taxon, das anhand morphologischer und molekularer Daten identifiziert wurde, weist das breiteste Spektrum aller Baupläne im Tierreich auf	922
33.3.1	Plathelminthes (Plattwürmer)	923
33.3.2	Syndermata (Rotatoria und Acanthocephala)	927
33.3.3	Lophotrochozoa	928
33.3.4	Mollusca (Weichtiere)	929
33.3.5	Annelida (Ringelwürmer)	935
33.4	Ecdysozoa sind die artenreichste Tiergruppe	938
33.4.1	Nematoda (Fadenwürmer)	938
33.4.2	Arthropoda (Gliederfüßer)	939
33.5	Echinodermata und Chordata sind Deuterostomia	948
33.5.1	Echinodermata (Stachelhäuter)	949
33.5.2	Chordata (Chordatiere)	951

Kapitel 34	Herkunft und Evolution der Wirbeltiere	955
34.1	Chordaten haben eine Chorda dorsalis und ein dorsales Neuralrohr.	956
34.1.1	Abgeleitete Chordatenmerkmale.	957
34.1.2	Acrania/Cephalochordata (Lanzettfischchen)	959
34.1.3	Tunicata (Manteltiere).	959
34.1.4	Die frühe Chordatenevolution	960
34.2	Craniota sind Chordaten, die einen Schädel und eine Wirbelsäule haben	961
34.2.1	Abgeleitete Craniotenmerkmale	961
34.2.2	Cyclostomata/Agnatha (Rundmäuler)	962
34.2.3	Die Frühevolution der Craniota	963
34.2.4	Der Ursprung von Knochen und Zähnen	964
34.3	Gnathostomata sind Wirbeltiere, die einen Kieferapparat haben	965
34.3.1	Abgeleitete Merkmale der Gnathostomata	965
34.3.2	Fossile Gnathostomata	966
34.3.3	Chondrichthyes (Knorpelfische: Haie, Rochen und Verwandte)	966
34.3.4	Actinopterygii, Actinistia und Dipnoi (Strahl(en)flosser, Hohlstachler und Lungenfische).	968
34.4	Tetrapoda sind Osteognathostomata, die Laufbeine haben.	972
34.4.1	Abgeleitete Tetrapodenmerkmale.	972
34.4.2	Die Entstehung der Tetrapoden	972
34.4.3	Lissamphibia (Amphibien)	974
34.5	Amniota sind Tetrapoda, die auch in ihrer Fortpflanzung an das Landleben angepasst sind	978
34.5.1	Abgeleitete Amniotenmerkmale	978
34.5.2	Frühe Amnioten	980
34.5.3	Sauropsida	980
34.6	Mammalia sind Amnioten, die behaart sind und Milch produzieren	987
34.6.1	Abgeleitete Säugetiermerkmale	987
34.6.2	Die frühe Evolution der Säugetiere.	988
34.6.3	Monotremata (Kloakentiere)	989
34.6.4	Marsupialia (Beuteltiere).	989
34.6.5	Placentalia, Eutheria (Placentatiere).	991
34.7	Menschen sind Säugetiere, die ein großes Gehirn haben und sich auf zwei Beinen fortbewegen	996
34.7.1	Abgeleitete Merkmale des Menschen	996
34.7.2	Die ersten Homininen	996
34.7.3	Die Australopithecinen	998
34.7.4	Zweibeinigkeit (Bipedie).	999
34.7.5	Werkzeuggebrauch	999
34.7.6	Frühe Vertreter der Gattung Homo	1001
34.7.7	Die Neandertaler	1002
34.7.8	Homo sapiens	1003

Teil VI Pflanzen – Form und Funktion 1009

Kapitel 35	Pflanzenstruktur, Wachstum und Entwicklung	1011
35.1	Pflanzen sind hierarchisch organisiert – in Form von Organen, Geweben und Zellen.	1012
35.1.1	Die drei Pflanzenorgane: Wurzel, Spross und Blatt.	1012
35.1.2	Abschlussgewebe, Leitgewebe und Grundgewebe.	1016
35.1.3	Grundtypen der Pflanzenzelle	1020
35.2	Verschiedene Meristeme erzeugen neue Zellen für das primäre und das sekundäre Wachstum	1020
35.3	Primäres Wachstum ist für die Längenzunahme der Wurzeln und Sprosse verantwortlich	1022
35.3.1	Primäres Wachstum der Wurzel.	1022
35.3.2	Primäres Wachstum des Sprosses.	1024
35.4	Sekundäres Dickenwachstum vergrößert bei verholzten Pflanzen den Umfang von Spross und Wurzel	1026
35.4.1	Cambium und sekundäres Leitgewebe.	1028

35.4.2	Das Korkcambium und die Bildung des Periderms	1030
35.4.3	Evolution des sekundären Wachstums	1030
35.5	Wachstum, Morphogenese und Differenzierung formen den Pflanzenkörper	1030
35.5.1	Molekularbiologie und ihre Modellorganismen revolutionieren die Pflanzenwissenschaften	1031
35.5.2	Wachstum – Zellteilung und Zellstreckungsausdehnung	1032
35.5.3	Morphogenese und Musterbildung	1034
35.5.4	Genexpression und Kontrolle der Zelldifferenzierung	1034
35.5.5	Veränderte Entwicklungsprozesse durch Phasenwechsel	1035
35.5.6	Genetische Kontrolle der Blütenentwicklung	1036
Kapitel 36 Stoffaufnahme und Stofftransport bei Gefäßpflanzen		1041
36.1	Anpassungen zur Aufnahme der Ressourcen waren wichtige Schritte in der Evolution der Landpflanzen	1042
36.1.1	Aufbau der Sprossachse und Lichtabsorption	1043
36.1.2	Wurzelaufbau und die Aufnahme von Wasser und Mineralstoffen	1044
36.2	Der Transport über Kurz- oder Langstrecken erfolgt durch verschiedene Mechanismen	1045
36.2.1	Apoplast und Symplast: Zwei Transportalternativen	1046
36.2.2	Kurzstreckentransport von gelösten Stoffen über Plasmamembranen	1046
36.2.3	Kurzstreckentransport von Wasser über die Plasmamembran	1047
36.2.4	Massenströmung beim Langstreckentransport	1050
36.3	Der Transport von Wasser und Mineralstoffen von der Wurzel zum Spross durch das Xylem wird durch die Transpiration angetrieben	1051
36.3.1	Aufnahme von Wasser und Mineralstoffen in die Wurzelzellen	1051
36.3.2	Transport von Wasser und Mineralstoffen ins Xylem	1051
36.3.3	Massenströmung wird durch negativen Druck im Xylem angetrieben	1053
36.3.4	Das Steigen des Xylemsafts durch Massenströmung: <i>Zusammenfassung</i>	1056
36.4	Die Transpirationsrate wird durch die Stomata reguliert	1056
36.4.1	Stomata als wichtigster Ort des Wasserverlusts	1057
36.4.2	Mechanismen der Spaltöffnungsbewegung	1057
36.4.3	Reize für die Spaltöffnungsbewegung	1058
36.4.4	Auswirkungen der Transpiration auf Welken und Blatttemperatur	1058
36.4.5	Anpassungen, die den Wasserverlust durch Verdunstung vermindern	1059
36.5	Zucker werden im Phloem vom Produktionsort zum Verbrauchs- oder Speicherort transportiert	1060
36.5.1	Zuckertransport – from Source to Sink	1060
36.5.2	Massenströmung durch positiven Druck – Der Mechanismus des Assimilattransports bei Angiospermen	1061
36.6	Der Symplast – ein dynamisches System	1063
36.6.1	Plasmodesmen – ständig wechselnde Strukturen	1063
36.6.2	Elektrisches „Signaling“ im Phloem	1063
36.6.3	Das Phloem – eine „Datenautobahn“	1063
Kapitel 37 Boden und Pflanzenernährung		1069
37.1	Boden – eine lebende, jedoch endliche Ressource	1070
37.1.1	Bodenart	1070
37.1.2	Zusammensetzung des Oberbodens	1071
37.1.3	Bodenschutz und nachhaltige Landwirtschaft	1072
37.2	Pflanzen benötigen für ihren Lebenszyklus essenzielle Nährelemente	1074
37.2.1	Makro- und Mikronährelemente	1075
37.2.2	Symptome des Nährstoffmangels	1077
37.2.3	Verbesserung der Pflanzenernährung durch Gentechnik – einige Beispiele	1077
37.3	Zur Pflanzenernährung tragen auch andere Organismen bei	1080
37.3.1	Bakterien und Pflanzenernährung	1081
37.3.2	Pilze und Pflanzenernährung	1084
37.3.3	Epiphyten, parasitische Pflanzen und carnivore Pflanzen	1087

Kapitel 38 Fortpflanzung der Blütenpflanzen 1091

38.1 Blüten, doppelte Befruchtung und Früchte: Wichtige Besonderheiten im Entwicklungszyklus der Angiospermen 1092

38.1.1 Aufbau und Funktion der Blüte 1093

38.1.2 Der Lebenszyklus angiospermer Pflanzen: Ein Überblick 1093

38.1.3 Mechanismen der Pollenübertragung 1097

38.1.4 Die Entwicklung des Sporophyten vom Samen zur blühenden Pflanze 1099

38.1.5 Gestalt und Funktion der Frucht 1102

38.2 Sexuelle und asexuelle Fortpflanzung bei Angiospermen 1105

38.2.1 Mechanismen der asexuellen (vegetativen) Fortpflanzung 1105

38.2.2 Vor- und Nachteile von sexueller und asexueller Fortpflanzung 1106

38.2.3 Mechanismen zur Verhinderung der Selbstbefruchtung 1107

38.2.4 Totipotenz, vegetative Vermehrung und Gewebekulturen 1108

38.3 Der Mensch verändert die Nutzpflanzen durch Züchtung und Gentechnik 1110

38.3.1 Pflanzenzüchtung 1110

38.3.2 Biotechnologie und Gentechnik bei Pflanzen 1111

38.3.3 Für und Wider der Pflanzenbiotechnologie 1113

Kapitel 39 Pflanzenreaktionen auf innere und äußere Signale 1119

39.1 Signaltransduktionswege verbinden Signalwahrnehmung und Antwort 1120

39.1.1 Perzeption 1121

39.1.2 Transduktion 1121

39.1.3 Antwort 1122

39.2 Pflanzenhormone koordinieren Wachstum, Entwicklung und Reizantworten 1123

39.2.1 Übersicht über die Phytohormone 1124

39.3 Pflanzen brauchen Licht 1135

39.3.1 Blaulicht-Photorezeptoren 1136

39.3.2 Phytochrome als Photorezeptoren 1136

39.3.3 Biologische Uhren und circadiane Rhythmik 1138

39.3.4 Die Wirkung des Lichts auf die biologische Uhr 1139

39.3.5 Photoperiodismus und Anpassungen an Jahreszeiten 1139

39.4 Pflanzen reagieren auf Licht und viele weitere Reize 1142

39.4.1 Schwerkraft 1142

39.4.2 Mechanische Reize 1143

39.4.3 Umweltstress 1144

39.5 Reaktionen der Pflanze auf Pathogenbefall und Herbivoren 1148

39.5.1 Verteidigungsstrategien gegen Pathogene 1148

39.5.2 Verteidigungsstrategien gegen Herbivoren 1152

Teil VII Tiere – Form und Funktion 1157

Kapitel 40 Grundprinzipien tierischer Form und Funktion 1159

40.1 Form und Funktion sind bei Tieren auf allen Organisationsebenen eng miteinander korreliert 1160

40.1.1 Evolution bestimmt die Größe und Gestalt von Tieren 1160

40.1.2 Austausch mit der Umgebung 1161

40.1.3 Hierarchische Organisation der Körperbaupläne 1163

40.1.4 Struktur und Funktion von Geweben 1164

40.1.5 Koordination und Kontrolle 1168

40.2 Regulation des inneren Milieus 1169

40.2.1 Regulierer und Konformer 1169

40.2.2 Homöostase 1170

40.3 Einfluss von Form, Funktion und Verhalten auf homöostatische Prozesse 1172

40.3.1 Endothermie und Ektothermie 1172

40.3.2 Veränderung der Körpertemperatur 1173

40.3.3	Gleichgewicht zwischen Wärmeabgabe und Wärmeaufnahme	1173
40.3.4	Anpassung an unterschiedliche Temperaturbereiche	1178
40.3.5	Physiologischer Thermostat und Fieber	1178
40.4	Energiebedarf eines Tieres in Abhängigkeit von Größe, Aktivität und Umwelt	1179
40.4.1	Bereitstellung und Nutzung von Energie	1179
40.4.2	Quantifizierung des Energieverbrauchs	1180
40.4.3	Minimale Stoffwechselrate und Thermoregulation	1180
40.4.4	Faktoren, die die Stoffwechselrate beeinflussen	1181
40.4.5	Torpor und Energiesparen	1182

Kapitel 41 Hormone und das endokrine System **1191**

41.1	Hormone und andere Signalmoleküle, ihre Bindung an die Rezeptoren und die von ihnen ausgelösten spezifischen Reaktionswege	1193
41.1.1	Interzelluläre Kommunikation	1193
41.1.2	Chemische Klassen von lokalen Regulatoren und Hormonen	1194
41.1.3	Signalwege in den Zellen	1195
41.1.4	Mehrfachwirkungen von Hormonen	1197
41.1.5	Endokrine Gewebe und Organe	1198
41.2	Endokrine Hormone: Regulation durch Rückkopplung und Koordination mit dem Nervensystem	1199
41.2.1	Einfache hormonelle Reaktionswege	1199
41.2.2	Rückkopplungskreise	1200
41.2.3	Koordination von Hormon- und Nervensystem bei Wirbellosen	1200
41.2.4	Koordination von Hormon- und Nervensystem bei Wirbeltieren	1202
41.2.5	Hormone des Hypophysenhinterlappens	1202
41.2.6	Hormone des Hypophysenvorderlappens	1203
41.2.7	Die Regulation der Schilddrüse: Eine Hormonkaskade	1204
41.2.8	Hormonelle Regulation des Wachstums	1206
41.3	Reaktionen endokriner Drüsen auf verschiedene Reize in der Regulation von Homöostase, Entwicklung und Verhalten	1207
41.3.1	Parathormon und Vitamin D: Steuerung des Ca^{2+} -Spiegels im Blut	1207
41.3.2	Hormone der Nebennieren: Stressantwort	1208
41.3.3	Geschlechtshormone aus den Geschlechtsdrüsen	1211
41.3.4	Melatonin und Biorhythmus	1212
41.3.5	Evolution und Hormonfunktion	1212

Kapitel 42 Die Ernährung der Tiere **1219**

42.1	Die Nahrung der Tiere muss die Versorgung mit chemischer Energie, organischen Molekülen und essenziellen Nährstoffen gewährleisten	1220
42.1.1	Essenzielle Nährstoffe	1221
42.1.2	Mangelernährung	1226
42.1.3	Ermittlung des Nährstoffbedarfs	1227
42.2	Nährstoffverarbeitung: Aufnahme, Verdauung, Resorption und Ausscheidung	1228
42.2.1	Verdauungskompartimente	1230
42.3	Spezialisierte Organe für die verschiedenen Stadien der Nahrungsverarbeitung im Verdauungssystem der Säugetiere	1232
42.3.1	Mundhöhle, Schlund und Speiseröhre	1233
42.3.2	Verdauung im Magen	1234
42.3.3	Verdauung im Dünndarm	1236
42.3.4	Resorption im Dünndarm	1237
42.3.5	Resorption im Dickdarm	1239
42.4	Ernährung und die evolutive Anpassung der Verdauungssysteme von Wirbeltieren	1240
42.4.1	Anpassung der Zähne	1240
42.4.2	Anpassungen von Magen und Darm	1240
42.4.3	Anpassungen durch Symbiose	1241
42.4.4	Anpassungen durch Symbiose bei Pflanzenfressern	1243

42.5	Regelkreise steuern Verdauung, Energiehaushalt und Appetit	1244
42.5.1	Regulation der Verdauung	1244
42.5.2	Regulation des Energiehaushalts	1244
42.5.3	Regulation von Appetit und Verbrauch	1247

Kapitel 43 Kreislauf und Gasaustausch **1255**

43.1	Kreislaufsysteme verknüpfen alle Zellen des Körpers mit Austauschflächen	1256
43.1.1	Gastrovaskularsysteme	1256
43.1.2	Offene und geschlossene Kreislaufsysteme	1257
43.1.3	Die Organisation von Kreislaufsystemen bei Wirbeltieren	1258
43.2	Koordinierte Kontraktionszyklen des Herzens treiben den doppelten Kreislauf bei Säugern an	1260
43.2.1	Der Säugerkreislauf	1260
43.2.2	Das Säugerherz: Eine nähere Betrachtung	1261
43.2.3	Der rhythmische Herzschlag	1262
43.3	Blutdruck und Blutfluss spiegeln Bau und Anordnung der Blutgefäße wider	1264
43.3.1	Bau und Funktion von Blutgefäßen	1264
43.3.2	Strömungsgeschwindigkeit des Blutes	1265
43.3.3	Blutdruck	1265
43.3.4	Kapillarfunktion	1268
43.3.5	Flüssigkeitsrückführung durch das Lymphsystem	1269
43.4	Blutbestandteile und ihre Funktion bei Stoffaustausch, Transport und Abwehr	1271
43.4.1	Blutzusammensetzung und Funktion	1271
43.4.2	Erkrankungen des Herz-Kreislauf-Systems	1274
43.5	Gasaustausch erfolgt an spezialisierten respiratorischen Oberflächen	1277
43.5.1	Partialdruckgradienten beim Gasaustausch	1277
43.5.2	Atemmedien	1277
43.5.3	Respiratorische Oberflächen	1278
43.5.4	Kiemen bei wasserlebenden Tieren	1278
43.5.5	Tracheensysteme bei Insekten	1280
43.5.6	Lungen	1281
43.6	Atmung: Ventilation der Lunge	1283
43.6.1	Atmung bei Amphibien	1283
43.6.2	Atmung bei Vögeln	1283
43.6.3	Atmung bei Säugern	1284
43.6.4	Kontrolle der Atmung beim Menschen	1285
43.7	Anpassungen an den Gasaustausch: Respiratorische Proteine binden und transportieren Atemgase	1286
43.7.1	Koordination von Zirkulation und Gasaustausch	1286
43.7.2	Respiratorische Proteine	1287
43.7.3	Tierische „Spitzenathleten“	1290

Kapitel 44 Das Immunsystem **1297**

44.1	Das angeborene Immunsystem basiert auf der Erkennung gemeinsamer Muster von Krankheitserregern	1299
44.1.1	Angeborene Immunabwehr wirbelloser Tiere	1299
44.1.2	Angeborene Immunabwehr der Wirbeltiere	1302
44.1.3	Wie Krankheitserreger dem angeborenen Immunsystem entgehen	1305
44.2	Im adaptiven Immunsystem ermöglicht eine Vielzahl an Rezeptoren die spezifische Erkennung von Pathogenen	1306
44.2.1	Antigenerkennung durch B-Zellen und Antikörper	1306
44.2.2	Antigenerkennung durch T-Zellen	1308
44.2.3	Die Entwicklung von B- und T-Zellen	1308
44.3	Adaptive Immunität und die Abwehr von Infektionen in Körperzellen und Körperflüssigkeiten	1312
44.3.1	Helfer-T-Zellen: Reaktion auf nahezu alle Antigene	1313
44.3.2	Cytotoxische T-Zellen: Abwehr gegen intrazelluläre Pathogene	1314
44.3.3	B-Zellen: Abwehr gegen extrazelluläre Pathogene	1314

44.3.4	Aktive und passive Immunität	1318
44.3.5	Antikörper als Hilfsmittel in Forschung und Diagnostik	1320
44.4	Störungen des Immunsystems	1322
44.4.1	Übermäßige, gegen körpereigene Strukturen gerichtete und verminderte Immunreaktionen	1322
44.4.2	Strategien der Krankheitserreger, der adaptiven Immunabwehr zu entgehen	1325
44.4.3	Krebs und Immunität	1329
Kapitel 45 Osmoregulation und Exkretion		1335
45.1	Osmoregulation: Gleichgewicht zwischen Aufnahme und Abgabe von Wasser und den darin gelösten Stoffen	1336
45.1.1	Osmose und Osmolarität	1336
45.1.2	Strategien zur Bewältigung osmotischer Herausforderungen	1337
45.1.3	Die Energetik der Osmoregulation	1340
45.1.4	Transportepithelien	1341
45.2	Die stickstoffhaltigen Exkretionsprodukte eines Tieres spiegeln dessen Phylogenie und Habitat wider	1342
45.2.1	Formen stickstoffhaltiger Exkretionsprodukte	1342
45.2.2	Einfluss von Evolution und Umwelt auf stickstoffhaltige Exkretionsprodukte	1343
45.3	Die verschiedenen Exkretionssysteme sind evolutionäre Varianten tubulärer Systeme	1344
45.3.1	Exkretionsprozesse	1344
45.3.2	Ein Überblick über verschiedene Exkretionssysteme	1344
45.4	Das Nephron: Schrittweise Verarbeitung des Ultrafiltrats	1348
45.4.1	Vom Ultrafiltrat zum Urin: Eine genauere Betrachtung	1349
45.4.2	Osmotische Gradienten und Wasserkonservierung	1352
45.4.3	Anpassungen der Wirbeltiere an unterschiedliche Lebensräume	1353
45.5	Hormonelle Regelkreise verknüpfen Nierenfunktion, Wasserhaushalt und Blutdruck	1357
45.5.1	Antidiuretisches Hormon	1357
45.5.2	Das Renin-Angiotensin-Aldosteron-System	1358
45.5.3	Homöostatische Regulation der Niere	1359
Kapitel 46 Fortpflanzung der Tiere		1365
46.1	Sexuelle und asexuelle Fortpflanzung im Tierreich	1366
46.1.1	Mechanismen ungeschlechtlicher Fortpflanzung	1366
46.1.2	Unisexuelle Fortpflanzung	1367
46.1.3	Bisexuelle Fortpflanzung: Ein evolutionäres Rätsel	1367
46.1.4	Variationen im Fortpflanzungsmuster	1368
46.1.5	Reproduktionszyklen	1369
46.2	Die Befruchtung hängt von Mechanismen ab, die Eizellen und Spermien derselben Art zusammenbringen	1370
46.2.1	Das Überleben des Nachwuchses sichern	1371
46.2.2	Gametenproduktion und -übergabe	1371
46.3	Keimzellenproduktion und -transport mittels Fortpflanzungsorganen	1373
46.3.1	Das weibliche Fortpflanzungssystem	1373
46.3.2	Das männliche Fortpflanzungssystem	1375
46.4	Unterschiede in Zeitverlauf und Muster der Meiose bei männlichen und weiblichen Säugern	1377
46.5	Fortpflanzungsregulierung bei Säugern: Ein komplexes Zusammenspiel von Hormonen	1380
46.5.1	Hormonelle Kontrolle des männlichen Fortpflanzungssystems	1381
46.5.2	Der weibliche Fortpflanzungszyklus	1382
46.6	Bei placentalen Säugern findet die gesamte Embryonalentwicklung im Uterus statt	1385
46.6.1	Empfängnis, Embryonalentwicklung und Geburt	1385
46.6.2	Maternale Immuntoleranz gegenüber Embryo und Fetus	1388
46.6.3	Empfängnisverhütung und Abtreibung	1389
46.6.4	Moderne Reproduktionstechniken	1391

Kapitel 47 Entwicklung der Tiere 1397

47.1 Nach der Befruchtung schreitet die Embryonalentwicklung durch Furchung, Gastrulation und Organogenese fort. 1399
 47.1.1 Besamung und Befruchtung 1399
 47.1.2 Furchung 1403
 47.2 An der tierischen Morphogenese sind spezifische Veränderungen in Zellform, Zellposition und Zelladhäsion beteiligt. 1406
 47.2.1 Gastrulation 1406
 47.2.2 Entwicklungsphysiologische Anpassungen von Amnioten 1411
 47.2.3 Organogenese. 1411
 47.2.4 Mechanismen der Morphogenese. 1414
 47.3 Das Schicksal von sich entwickelnden Zellen ist von ihrer Vorgeschichte und von induktiven Signalen abhängig. 1416
 47.3.1 Anlagepläne. 1416
 47.3.2 Festlegung des Zellschicksals und Musterbildung durch induktive Signale. 1421

Kapitel 48 Neurone, Synapsen und Signalgebung 1431

48.1 Neuronale Organisation und Struktur als Spiegel der Funktion bei der Informationsübermittlung. 1432
 48.1.1 Einführung in die Informationsverarbeitung 1432
 48.1.2 Neuronale Struktur und Funktion 1433
 48.2 Aufrechterhaltung des Ruhepotenzials eines Neurons durch Ionenpumpen und Ionenkanäle. . . 1434
 48.2.1 Entstehung des Ruhepotenzials 1434
 48.2.2 Ein Modell des Ruhepotenzials 1436
 48.3 Axonale Fortleitung von Aktionspotenzialen 1437
 48.3.1 Erzeugung von Aktionspotenzialen 1438
 48.3.2 Erzeugung von Aktionspotenzialen: Eine nähere Betrachtung. 1438
 48.3.3 Fortleitung von Aktionspotenzialen. 1440
 48.4 Synapsen als Kontaktstellen zwischen Neuronen. 1442
 48.4.1 Erzeugung postsynaptischer Potenziale 1443
 48.4.2 Summation postsynaptischer Potenziale 1443
 48.4.3 Modulation der synaptischen Übertragung 1444
 48.4.4 Neurotransmitter 1445

Kapitel 49 Nervensysteme 1453

49.1 Nervensysteme bestehen aus Neuronenschaltkreisen und unterstützenden Zellen 1454
 49.1.1 Organisation des Wirbeltiernervensystems 1455
 49.1.2 Das periphere Nervensystem 1457
 49.2 Regionale Spezialisierung des Wirbeltiergehirns 1459
 49.2.1 Der Hirnstamm 1461
 49.2.2 Das Kleinhirn (Cerebellum) 1463
 49.2.3 Das Zwischenhirn (Diencephalon) 1463
 49.2.4 Funktionelle Bildgebung des Gehirns 1464
 49.2.5 Das Großhirn (Cerebrum) 1465
 49.2.6 Die Evolution der Kognition bei Wirbeltieren 1465
 49.3 Die Großhirnrinde: Kontrolle von Willkürbewegungen und kognitiven Funktionen 1466
 49.3.1 Informationsverarbeitung in der Großhirnrinde 1466
 49.3.2 Sprache und Sprechen 1468
 49.3.3 Lateralisierung corticaler Funktionen 1468
 49.3.4 Emotionen 1469
 49.3.5 Bewusstsein 1470
 49.4 Gedächtnis und Lernen als Folge von Veränderungen der synaptischen Verbindungen 1470
 49.4.1 Neuronale Plastizität 1471
 49.4.2 Gedächtnis und Lernen 1471
 49.4.3 Langzeitpotenzierung 1472

49.5	Störungen des Nervensystems: Erklärungen auf molekularer Basis	1473
49.5.1	Schizophrenie	1473
49.5.2	Depressionen	1474
49.5.3	Substanzmissbrauch und das Belohnungssystem des Gehirns	1474
49.5.4	Alzheimer-Krankheit	1475
49.5.5	Parkinson-Krankheit	1476
49.5.6	Stammzelltherapie	1476
Kapitel 50 Sensorische und motorische Mechanismen		1481
50.1	Sensorische Rezeptoren: Umwandlung von Reizenergie und Signalübermittlung an das Zentralnervensystem	1482
50.1.1	Sensorische Bahnen	1482
50.1.2	Sensorische Rezeptortypen	1484
50.2	Die für Gehör und Gleichgewicht zuständigen Mechanorezeptoren nehmen Flüssigkeits- oder Partikelbewegungen wahr	1487
50.2.1	Wahrnehmung von Schwerkraft und Schall bei Wirbellosen	1487
50.2.2	Gehör und Gleichgewichtssinn bei Säugern	1487
50.2.3	Gehör und Gleichgewichtssinn bei anderen Wirbeltieren	1491
50.3	Geschmacks- und Geruchssinn basieren auf ähnlichen Sinneszelltypen	1492
50.3.1	Der Geschmackssinn bei Säugern	1493
50.3.2	Der Geruchssinn des Menschen	1495
50.4	Im ganzen Tierreich basiert das Sehen auf ähnlichen Mechanismen	1497
50.4.1	Sehen bei Wirbellosen	1497
50.4.2	Das Sehsystem von Wirbeltieren	1498
50.5	Muskelkontraktion erfordert die Interaktion von Muskelproteinen	1503
50.5.1	Die Skelettmuskulatur von Wirbeltieren	1503
50.5.2	Andere Muskeltypen	1509
50.6	Das Skelettsystem wandelt Muskelkontraktion in Fortbewegung um	1510
50.6.1	Skelettsystemtypen	1511
50.6.2	Verschiedene Formen der Fortbewegung	1514
50.6.3	Energetische Kosten der Fortbewegung	1515
Kapitel 51 Tierisches Verhalten		1521
51.1	Einfaches und komplexes Verhalten kann durch bestimmte sensorische Eingangssignale ausgelöst werden	1522
51.1.1	Festgelegte Reaktionsmuster (Erbkoordination)	1523
51.1.2	Migration	1524
51.1.3	Verhaltensbiologische Rhythmen	1524
51.1.4	Signalgebung und Kommunikation bei Tieren	1525
51.2	Lernen: Spezifische Verknüpfung von Erfahrung und Verhalten	1527
51.2.1	Erfahrung und Verhalten	1527
51.3	Verhaltensweisen lassen sich durch Selektion auf Überleben und Fortpflanzungserfolg eines Individuums erklären	1534
51.3.1	Evolution von Verhalten zum Nahrungserwerb	1534
51.3.2	Paarungsverhalten und Partnerwahl	1536
51.4	Genetische Analysen und die Theorie der Gesamtfitness liefern eine Basis für Untersuchungen zur Evolution von Verhalten	1541
51.4.1	Die genetische Basis von Verhalten	1541
51.4.2	Genetische Variabilität und die Evolution von Verhalten	1542
51.4.3	Altruismus	1543
51.4.4	Gesamtfitness	1544
51.4.5	Evolution und menschliche Kultur	1546

Teil VIII Ökologie 1551

Kapitel 52 Ökologie und die Biosphäre: Eine Einführung 1553

52.1 Die Ökologie integriert viele biologische Forschungsrichtungen und dient als wissenschaftliche Grundlage für den Natur- und Umweltschutz 1554

52.1.1 Der Zusammenhang zwischen Ökologie und Evolutionsbiologie. 1556

52.1.2 Ökologie und Umweltschutz 1556

52.2 Die Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt bestimmen ihre Verbreitung und Häufigkeit 1557

52.2.1 Ausbreitung und Verbreitung 1559

52.2.2 Verhalten und Habitatselektion 1559

52.2.3 Biotische Faktoren. 1560

52.2.4 Abiotische Faktoren 1561

52.2.5 Klima 1562

52.3 Aquatische Biome: Vielfältige und dynamische Systeme, die den größten Teil der Erdoberfläche einnehmen. 1568

52.3.1 Struktur aquatischer Biome 1569

52.4 Klima und unvorhersagbare Umweltveränderungen bestimmen die Struktur und Verbreitung der terrestrischen Biome. 1578

52.4.1 Makroklima und terrestrische Biome 1579

52.4.2 Allgemeine Eigenschaften terrestrischer Biome und die Bedeutung von Störungen. . . 1579

Kapitel 53 Populationsökologie 1591

53.1 Dynamische Prozesse und ihr Einfluss auf die Individuendichte, Individuenverteilung und Demografie von Populationen. 1592

53.1.1 Individuendichte und Verteilungsmuster 1592

53.1.2 Demografie 1596

53.2 Wichtige Phasen im Lebenszyklus einer Organismenart als Produkt der natürlichen Selektion 1599

53.2.1 Evolution und die Vielfalt von Lebenszyklen 1599

53.2.2 „Kompromisse“ und Lebenszyklus 1600

53.3 Exponentielles Wachstum: Ein Modell für Populationen in einer idealen, unbegrenzten Umwelt. 1601

53.3.1 Pro-Kopf-Zunahme 1601

53.3.2 Exponentielles Wachstum. 1602

53.4 Das logistische Wachstumsmodell: Langsameres Populationswachstum bei Annäherung an die Umweltkapazität 1603

53.4.1 Das logistische Wachstumsmodell 1604

53.4.2 Das logistische Modell und natürliche Populationen 1605

53.4.3 Logistisches Modell und Lebenszyklus 1606

53.5 Dichteabhängige Einflüsse auf das Populationswachstum 1608

53.5.1 Populationsveränderungen und Individuendichte 1608

53.5.2 Dichteabhängige Regulation von Populationen 1609

53.5.3 Populationsdynamik 1610

53.6 Die menschliche Bevölkerung: Kein exponentielles Wachstum mehr, aber immer noch ein steiler Anstieg 1613

53.6.1 Die Erdbevölkerung 1614

53.6.2 Globale Umweltkapazität 1617

Kapitel 54 Ökologie der Lebensgemeinschaften 1623

54.1 Wechselbeziehungen zwischen Organismen: Positiv, negativ oder neutral. 1624

54.1.1 Interspezifische Konkurrenz 1625

54.1.2 Prädation 1627

54.1.3 Herbivorie 1631

54.1.4 Mutualismus 1632

54.1.5 Parabiose und Kommensalismus 1632

54.1.6 Metabiose. 1633

54.2	Der Einfluss von dominanten Arten und Schlüsselarten auf die Struktur von Lebensgemeinschaften	1634
54.2.1	Artendiversität	1634
54.2.2	Trophische Strukturen	1635
54.2.3	Arten mit einer großen Bedeutung für die Lebensgemeinschaft	1638
54.2.4	Bottom-up- und Top-down-Kontrolle in Nahrungsnetzen	1640
54.3	Der Einfluss von Störungen auf Artendiversität und Artenzusammensetzung	1642
54.3.1	Charakterisierung von Störungen	1643
54.3.2	Sukzession	1644
54.3.3	Von Menschen verursachte Störungen	1646
54.4	Biogeografische Faktoren und ihre Bedeutung für die Artendiversität in Lebensgemeinschaften	1647
54.4.1	Breitengradabhängigkeit	1647
54.4.2	Effekte der Flächengröße	1648
54.4.3	Inselbiogeografie	1649
54.5	Lebensgemeinschaften: Ihre Bedeutung für das Verständnis der Lebenszyklen von Pathogenen und ihre Bekämpfung	1651
54.5.1	Pathogene und die Struktur von Lebensgemeinschaften	1651
54.5.2	Lebensgemeinschaften und Zoonosen	1652

Kapitel 55 Ökosysteme **1659**

55.1	Der Energiehaushalt und die biogeochemischen Kreisläufe von Ökosystemen	1661
55.1.1	Energieerhaltung	1661
55.1.2	Erhaltung der Masse	1662
55.1.3	Energie, Masse und Trophieebenen	1662
55.2	Energie und andere limitierende Faktoren der Primärproduktion der Ökosysteme	1664
55.2.1	Energiebilanzen von Ökosystemen	1664
55.2.2	Primärproduktion in aquatischen Ökosystemen	1666
55.2.3	Primärproduktion in terrestrischen Ökosystemen	1668
55.3	Energietransfer zwischen Trophieebenen: Effizienz meist unter zehn Prozent	1669
55.3.1	Produktionseffizienz	1669
55.3.2	Die Grüne-Welt-Hypothese	1671
55.4	Biologische und geochemische Prozesse regulieren die Nährstoffkreisläufe eines Ökosystems	1672
55.4.1	Biogeochemische Kreisläufe	1672
55.4.2	Mineralisierungs- und Umlaufraten bei Nährstoffkreisläufen	1676
55.4.3	Fallstudie: Nährstoffkreisläufe im Hubbard Brook Experimental Forest	1677
55.5	Der Einfluss des Menschen auf die biogeochemischen Kreisläufe der Erde	1678
55.5.1	Nährstoffanreicherung	1678
55.5.2	Saurer Regen	1680
55.5.3	Umweltgifte	1681
55.5.4	Treibhausgase und globale Erwärmung	1682
55.5.5	Abbau der stratosphärischen Ozonschicht	1685

Kapitel 56 Naturschutz und Renaturierungsökologie **1691**

56.1	Der Mensch als Gefahr für die biologische Vielfalt	1692
56.1.1	Die drei Ebenen der biologischen Vielfalt	1693
56.1.2	Biologische Vielfalt und das Wohlergehen des Menschen	1695
56.1.3	Drei Gefahren für die biologische Vielfalt	1696
56.2	Populationsgröße, genetische Variabilität und kritische Habitatgröße beim Schutz von Populationen	1699
56.2.1	Ermittlung der minimalen überlebensfähigen Populationsgröße	1699
56.2.2	Populationsextinktion durch zufällige und häufige Umweltereignisse	1702
56.2.3	Abwägen konkurrierender Ansprüche	1704
56.3	Landschafts- und Gebietsschutz zur Erhaltung ganzer Biota	1705
56.3.1	Struktur und biologische Vielfalt von Landschaften	1705
56.3.2	Einrichtung von Schutzgebieten	1706

56.4	Renaturierung: Wiederherstellung geschädigter Ökosysteme	1710
56.4.1	Biologische Sanierung	1711
56.4.2	Biologische Bestandsstützung	1711
56.4.3	Renaturierung als Zukunftsaufgabe	1714
56.5	Nachhaltige Entwicklung: Das Wohlergehen der Menschen durch die Bewahrung der biologischen Vielfalt	1715
56.5.1	Das Konzept der nachhaltigen Entwicklung	1715
56.5.2	Fallstudie: Nachhaltige Entwicklung in Costa Rica	1716
56.5.3	Die Zukunft der Biosphäre	1716
Anhang A: Lösungen		1721
Anhang B: Anleitungen zu den wissenschaftlichen Übungen		1723
Anhang C: Weiterführende Literatur		1727
Anhang D: Bildnachweis		1729
Anhang E: Personenregister		1739
Stichwortverzeichnis		1741

Wissenschaftliche Übungen

Interpretation von Balkendiagrammen	29
Ableichen der Standardzerfallskurve eines radioaktiven Isotops und Dateninterpretation	45
Interpretation eines Streudiagramms mit einer Regressionsgeraden	77
Das Arbeiten mit Molzahlen und molaren Verhältnissen	84
Die Analyse von Polypeptidsequenzdaten	122
Sind Sie ein Opfer von Fisch-Betrügern?	123
Berechnung von Oberfläche und Volumen einer Zelle nach Skalierung	137
Die Interpretation eines Streudiagramms mit zwei Datensätzen	182
Zeichnen eines Liniendiagramms und Berechnen einer Steigung	207
Ein Balkendiagramm erstellen und eine Hypothese beurteilen	238
Erstellen eines Punktediagramms mit Regressionsgerade	272
Kann eine Hautverletzung tödlich enden?	285
Die Auswertung von Histogrammen	330
Erstellung eines Liniendiagramms und Umwandlung von Einheiten	350
Die Erstellung eines Histogramms und die Auswertung von Verteilungsmustern	375
Der Chi-Quadrat-Test (χ^2 -Test)	405
Auswertung tabellarischer Daten	422
Wie liest man ein Sequenzlogo?	465
Die Auswertung von Versuchen zur Deletion bestimmter DNA-Sequenzen	491
Analyse der Evolution von Viren mithilfe eines auf Sequenzdaten basierenden phylogenetischen Stammbaums	533
Die Analyse der Genexpression nach Menge und Expressionsort	554
Wie liest man eine Identitätstabelle für Aminosäuren?	596
Vorhersagen treffen und überprüfen	632
Daten interpretieren und Vorhersagen treffen mithilfe der Hardy-Weinberg-Gleichung	646
Identifikation von abhängigen und unabhängigen Variablen, Anfertigen eines Streudiagramms und Interpretation von Daten	672
Wird die Insektizidresistenz Malaria übertragender Mücken durch Hybridisierung begünstigt?	678
Abschätzung quantitativer Daten anhand eines Diagramms und Entwicklung von Hypothesen	705
Testen einer Verwandtschaftshypothese unter Verwendung von Proteinsequenzdaten.	751
Zeichnen Sie ein Balkendiagramm und interpretieren Sie die Daten	785
Interpretation von Sequenzvergleichen	793
Erstellung von Säulendiagrammen und Dateninterpretation	833
Dateninterpretation mithilfe des natürlichen Logarithmus	847
Die Auswertung von Genomsequenzen, um eine Hypothese aufzustellen	872
Berechnung und Interpretation von Korrelationskoeffizienten	900
Versuchsdesign verstehen und Daten interpretieren	932
Können unsere gefährdeten Amphibien durch einen Impfstoff gerettet werden?	977
Bestimmung der Gleichung für eine Regressionsgerade	1000
Interpretieren von Daten anhand von Balkendiagrammen	1016
Berechnung und Interpretation von Temperaturkoeffizienten	1048
Beobachtungen machen	1078
Positive und negative Korrelationen helfen Daten zu interpretieren	1107
Wie wirkt sich der Klimawandel auf die Ernteerträge aus?	1145
Interpretation von Versuchsergebnissen anhand eines Säulendiagramms	1147
Interpretation von Kreisdiagrammen	1183

Hat der Patient in diesem Fallbeispiel eine normal regulierte Schilddrüsenfunktion?	1205
Planung eines kontrollierten Experiments	1210
Die Interpretation von experimentellen Daten in Verbindung mit Genmutationen	1248
Wie zeichnet und interpretiert man Histogramme?	1275
Vergleiche zwei Variablen auf einer gemeinsamen x-Achse	1326
Beschreibung und Interpretation wissenschaftlicher Daten	1340
Einen Versuch erstellen und Schlussfolgerungen ziehen	1381
Interpretation von Zellzyklen	1405
Verfügt das Gehirn über ein spezielles Rezeptorprotein für Opiate?	1447
Hypothesentesten mit einem quantitativen Modell	1535
Erstellung von Balken- und Liniendiagrammen mit Interpretation der Daten	1581
Modellierung des Populationswachstums mithilfe der logistischen Gleichung	1607
Erstellen eines Balken- und Streudiagramms	1629
Analyse von quantitativen Daten in einer Tabelle	1671
Erstellung eines Fehlerbalkendiagramms und Interpretation der Ergebnisse	1714

Arbeitstechniken

Zellfraktionierung	134
Aufnahme eines Absorptionsspektrums	259
Erstellung eines Karyogramms	341
Die Kreuzung von Erbsen	360
Die Rückkreuzung	365
Die Erstellung einer Gen- oder Kopplungskarte	404
Die Didesoxy-Kettenabbruch-Methode zur DNA-Sequenzierung	541
DNA-Sequenzierung der nächsten Generation	542
Die Polymerase-Kettenreaktion (PCR)	547
Die RT-PCR zur Analyse der Expression eines bestimmten Gens	552
Das CRISPR-Cas9 System zur gezielten Untersuchung von Genomen	556
Die reproduktive Klonierung eines Säugetieres durch Transplantation von Zellkernen	561
Anwendung des Parsimonieprinzips auf eine Fragestellung aus der molekularen Systematik	742
Klimaforschung mithilfe der Dendrochronologie	1029
Mit Ti-Plasmiden können transgene Pflanzen hergestellt werden	1031
Hydroponische Kultur	1075
Intrazelluläre Ableitung	1437
Die Diversität der Mikroorganismen, ermittelt mit molekularbiologischen Methoden	1635
Ermittlung der Nettoprimärproduktion mit Satelliten	1665

Aus der Forschung

Können sich organische Moleküle unter Bedingungen bilden, die vermutlich denen auf der frühen Erde ähneln?	83
Röntgenstrukturanalyse	113
Bewegen sich Membranproteine?	172
Ist die Rotation der „Nockenwelle“ der ATP-Synthase für die ATP-Synthese verantwortlich?	245
Welche Lichtwellenlängen unterstützen die Photosynthese am wirkungsvollsten?	260
An welchem Ende verkürzen sich die Mikrotubuli während der Anaphase?	319

Welche Merkmalszustände erscheinen in der F ₂ -Generation, wenn sich F ₁ -Hybriden selbst bestäuben?	361
Werden die Allele für ein Merkmal unabhängig oder abhängig von den Allelen eines anderen Merkmals auf die Gameten verteilt?	366
Welche Augenfarbe haben die Nachkommen der F ₁ - und F ₂ -Generationen aus der Kreuzung einer weiblichen Wildtyp-Taufliege mit einer weißäugigen männlichen Mutantenfliege?	395
Wie wirkt sich die Kopplung zweier Gene auf die Vererbung der Merkmale aus?	401
Kann ein Erbmerkmal von einem Bakterienstamm auf einen anderen übertragen werden?	419
Besteht das Erbmaterial des Phagen T2 aus Protein oder aus DNA?	421
Wird DNA nach dem konservativen, dem semikonservativen oder dem dispersiven Modus repliziert?	428
Codieren einzelne Gene die Enzyme eines Stoffwechselwegs?	448
Ist Bicoid ein Morphogen, welches das anteriore Ende einer Taufliege festlegt?	504
Was verursacht die Tabakmosaikkrankheit?	519
Kann der Zellkern einer differenzierten Tierzelle die Entwicklung eines gesamten Lebewesens steuern?	560
Kann eine vollständig differenzierte menschliche Zelle wieder „deprogrammiert“ und zu einer Stammzelle werden?	564
Welche Funktion hat das sich in der Abstammungslinie des Menschen rasch verändernde <i>FOXP2</i> -Gen?	603
Kann ein Wechsel der Futterressourcen mittels natürlicher Selektion Evolutionsprozesse auslösen?	625
Wählen Weibchen ihre Geschlechtspartner auf der Basis von Merkmalen aus, die eine bessere relative Fitness anzeigen?	654
Kann eine divergierende Entwicklung getrennter Populationen zu einer reproduktiven Isolation führen?	671
Führt sexuelle Selektion bei den Buntbarschen zu reproduktiver Isolation?	675
Wie hat die Hybridisierung der Sonnenblumenarten zur Speziation geführt?	682
Was führt zum Verlust der Bauchstacheln bei im Süßwasser lebenden Stichlingen?	716
Von welcher Walart stammt das Fleisch, das als Walfleisch verkauft wird?	734
Können Prokaryonten bei Umweltveränderungen eine schnelle Evolution durchlaufen?	764
Wo liegt die Wurzel des Eukaryontenstammbaums?	809
Verringern Moose den mineralischen Nährstoffverlust im Boden?	831
Welchen Nutzen haben Holzpflanzen von ihren endophytischen Pilzen?	885
War der Körperbauplan der Arthropoden die Folge neuer <i>Hox</i> -Gene?	940
Hat zwischen Neandertalern und modernen Menschen Genfluss stattgefunden?	1003
Enthält der Phloemsaft in der Nähe der Source-Regionen mehr Zucker als in der Nähe der Sink-Regionen?	1062
Wie stark unterscheiden sich bakterielle Lebensgemeinschaften innerhalb von Wurzeln von denen außerhalb?	1080
Welcher Teil der Getreidekoleoptile nimmt Licht wahr und wie wird das Signal übermittelt?	1125
Wie kommt der polare Auxintransport von der Sprossspitze zur Basis zustande?	1127
Wie wirkt sich die Reihenfolge von Hellrotlicht und Dunkelrotlicht auf die Samenkeimung aus?	1137
Wie erzeugt ein Tigerpython-Weibchen Wärme, während es sein Gelege bebrütet?	1177
Was geschieht mit der circadianen Uhr während des Winterschlafs?	1186
Hat die Ernährung Einfluss auf die Häufigkeit angeborener Fehlbildungen?	1227
SteuerWie kontrollieren Endothelzellen die Vasokonstriktion?	1266
Was verursacht das Surfactant-Mangelsyndrom (Atemnotsyndrom bei Frühgeborenen)?	1282
Worauf basiert die ungewöhnlich hohe O ₂ -Aufnahme bei Gabelböcken?	1290

Kann ein einziges antimikrobielles Peptid eine Tauflyge vor Infektionen schützen?	1300
Können Aquaporin-Mutationen zu Diabetes insipidus führen?	1359
Von welchen Männchen wird Sperma genutzt, wenn Tauflegenweibchen sich mehrmals hintereinander paaren?	1373
Steht die Verteilung von Ca^{2+} im Ei mit der Bildung der Befruchtungshülle in Zusammenhang? . . .	1401
Wie beeinflusst die Verteilung des grauen Halbmonds das Entwicklungspotenzial der ersten beiden Tochterzellen?	1420
Kann die dorsale Urmundlippe Zellen in einem anderen Teil des Amphibienembryos dazu veranlassen, ihr Entwicklungsschicksal zu ändern?	1422
Welche Rolle spielt die Zone polarisierender Aktivität (ZPA) bei der Musterbildung der Wirbeltierextremität?	1424
Welche Zellen kontrollieren die circadiane Rhythmik bei Säugern?	1464
Wie nehmen Säuger unterschiedliche Geschmacksqualitäten wahr?	1495
Wie hoch sind die Energiekosten für die Fortbewegung?	1516
Benutzt eine Grabwespe Landmarken, um ihr Nest zu finden?	1530
Sind Unterschiede in der Zugorientierung innerhalb einer Art genetisch determiniert?	1543
Begrenzen Seeigel das Vorkommen von Seetang?	1560
Wie wirkt sich die Versorgung der Nachkommen beim Turmfalke (<i>Falco tinnunculus</i>) auf die Überlebensrate der Elterntiere aus?	1600
Kann die ökologische Nische einer Art durch interspezifische Konkurrenz verändert werden?	1626
Ist <i>Pisaster ochraceus</i> eine Schlusssteinart?	1639
Unterliegt die Nematoden-Lebensgemeinschaft in der Antarktis einer Top-down- oder einer Bottom-up-Kontrolle?	1641
Welcher Zusammenhang besteht zwischen Artenreichtum und der Flächengröße einer Insel?	1650
Welcher Nährstoff begrenzt die Phytoplanktonproduktion vor der Küste von Long Island?	1667
Wie wirkt sich die Temperatur in einem Ökosystem auf die Zersetzung des Laubs aus?	1676
Was war die Ursache für den drastischen Populationsrückgang des Präriehuhns in Illinois?	1700

Vorwort zur amerikanischen Ausgabe

Wir fühlen uns geehrt, Ihnen die 11. Auflage von *Campbell Biologie* präsentieren zu dürfen. Seit drei Jahrzehnten ist „der Campbell“ das führende Lehrbuch in den Biowissenschaften. Er wurde in über ein Dutzend Sprachen übersetzt und hat Millionen von Student*innen mit einer soliden Basis an biologischem Grundwissen ausgestattet. Dieser Erfolg ist nicht nur ein Erbe Neil Campbells, sondern auch die Hinterlassenschaft von Tausenden Gutachtern, die zusammen mit Lektoren, Korrektoren, Setzern, Grafikern und vielen weiteren dieses Werk gestaltet und inspiriert haben. Unsere Ziele für die 11. Auflage waren u.a.:

- Sie dabei zu unterstützen, Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Bereichen der Biologie zu erkennen;
- Ihnen eine starke Grundlage für wissenschaftliches und quantitativ-logisches Denken zu geben;
- Sie für das Spannende und die Bedeutung moderner Biologie, v.a. im Bereich der Genomik, zu begeistern.

Unser Ausgangspunkt ist, wie immer, unsere Verpflichtung, Texte und Abbildungen so zu gestalten, dass sie exakt und aktuell sind und dass sie unsere Leidenschaft für die Biologie widerspiegeln.

Die Elemente in dieser Auflage

- **Zusammenhänge erkennen** Diese Einschübe bringen Inhalte aus unterschiedlichen Kapiteln zusammen und visualisieren das „große Ganze“. Indem die Verbindungen der grundlegenden Konzepte durch die ganze Biologie hindurch betont werden, wird eine zu starke Wissenszersplitterung vermieden.
- **Wissenschaftliche Übungen** Diese Kästen finden sich in allen Kapiteln und helfen, das Auswerten von Daten, Versuchsaufbauten und mathematische Fähigkeiten zu lernen und zu üben.
- **Datenauswertung** Solche, über den ganzen Text verteilte Fragen sollen Sie zu eigenen wissenschaftlichen Untersuchungen ermutigen, indem wir Sie auffordern, in Grafen, Abbildungen oder Tabellen bereitgestellte Daten zu interpretieren. Ähnliche Übungen finden sich auch im **MyLab | Biologie**.
- **Nutzen Sie Ihr Wissen** An allen Kapitelenden findet sich diese Frage. Sie hilft Ihnen zu realisieren, dass Sie das, was sie in dem Kapitel gelernt haben, nutzen können, um Ihre Welt zu verstehen und um Einblicke in spannende Naturphänomene zu gewinnen.
- **MyLab | Biologie** Mit dem vorne ins Buch eingedruckten Code können Sie online auf umfangreiche interaktive Übungen und Vertiefungen zugreifen. Neben dem kompletten eText des Lehrbuchs finden Sie dort Übungsaufgaben, 3D-Animationen, Videobeiträge und digitale Lernkarten. Zu wichtigen Abbildungen finden Sie im Buch zudem QR Codes, welche es Ihnen ermöglichen, kleine Erklärvideos direkt zu diesen Abbildungen am Smartphone oder Tablet abzurufen.

Über die Autoren

Die 11. Auflage des *Campbell* ist verfasst von einem Autorenteam erstklassiger Experten aus dem gesamten biologischen Spektrum, deren biologische Expertise als Forscher sich ebenso in dem Buch widerspiegeln, wie ihr Verständnis für die Lehre, das sie in ihren Jahren als Dozent*innen an verschiedenen Institutionen gewonnen haben. Die sehr gute Zusammenarbeit des Autorenteam zeigt sich in der Geschlossenheit und Konsistenz dieser 11. Auflage.

Lisa A. Urry ist Professorin für Biologie und Leiterin des Biologischen Instituts am *Mills College* in Oakland, Kalifornien, sowie Gastdozentin an der *University of California*, Berkeley. Lisa Urry hat zahlreiche wissenschaftliche Artikel veröffentlicht, v.a. zur Genexpression während der Embryonal- und Larvenentwicklung bei Seeigeln.



Michael L. Cain ist Ökologe und Evolutionsbiologe und Autor zahlreicher wissenschaftlicher Artikel insb. zur Interaktion zwischen Pflanzen und Insekten, zur Samenverbreitung über weite Entfernung und zur Artbildung bei Grillen. Er forschte und lehrte u.a. am *Carleton College*, der *New Mexico State University* und dem *Rose-Hulman Institute of Technology* in Indiana.



Steven A. Wasserman ist Professor der Biologie an der *University of California*, San Diego. Durch seine Forschung zu Regulierungsmechanismen bei der Tauflye *Drosophila* trug er zu wichtigen Erkenntnissen in der Entwicklungs- und Reproduktionsbiologie sowie in der Immunologie bei. 2007 erhielt er an der *University of California* für seine Lehrtätigkeit den *Academic Senate Distinguished Teaching Award*.



Peter V. Minorsky ist Professor für Biologie am *Mercy College* in New York, wo er Evolution, Ökologie, Botanik und Einführung in die Biologie unterrichtet. Sein Forschungsinteresse richtet sich v.a. auf Pflanzenreaktionen in Antwort auf Umweltveränderungen. 2008 erhielt Peter Minorsky am *Mercy College* den *Award for Teaching Excellence*.



Jane B. Reece, Neil Campbells langjährige Mitarbeiterin, hat an sämtlichen Auflagen von *Biologie* mitgewirkt – erst als Lektorin, dann als Autorin. Sie lehrte Biologie u.a. an der *University of California*, Berkeley, und an der *Stanford University*; der Schwerpunkt ihrer Forschung liegt auf der genetischen Rekombination von Bakterien.



Neil A. Campbell (1946–2004) hat seine wissenschaftliche Neugier als Forscher mit seiner Freude am Lehren verknüpft. Er erwarb seinen *Master of Arts* in Zoologie an der *University of California*, Los Angeles (UCLA), und promovierte anschließend an der *University of California*, Riverside, in Botanik. Dort wurde er 2001 mit dem *Distinguished Alumnus Award* ausgezeichnet. Campbell veröffentlichte zahlreiche wissenschaftliche Artikel über Wüsten- und Küstenpflanzen und über die Blattbewegung von Pflanzen wie Mimosen. Im Lauf seiner 30-jährigen Lehrerschaft unterrichtete er an verschiedenen Instituten, darunter Allgemeine Biologie an der *Cornell University*, am *Pomona College* und am *San Bernadino Valley College*, wo er 1986 den ersten vom College verliehenen *Outstanding Professor Award* erhielt.



Gutachter der 11. amerikanischen Auflage

Steve Abedon, *Ohio State University*
 John Alcock, *Arizona State University*
 Philip Allman, *Florida Gulf Coast College*
 Rodney Allrich, *Purdue University*
 Jim Barron, *Montana State University Billings*
 Stephen Bauer, *Belmont Abbey College*
 Aimee Bernard, *University of Colorado Denver*
 Teresa Bilinski, *St. Edward's University*
 Sarah Bissonnette, *University of California, Berkeley*
 Jeffery Bowen, *Bridgewater State University*
 Scott Bowling, *Auburn University*
 David Broussard, *Lycoming College*
 Tessa Burch, *University of Tennessee*
 Warren Burgren, *University of North Texas*
 Patrick Cafferty, *Emory University*
 Michael Campbell, *Penn State University*
 Jeffrey Carmichael, *University of North Dakota*
 P. Bryant Chase, *Florida State University*
 Steve Christenson, *Brigham Young University*
 Curt Coffman, *Vincennes University*
 Bill Cohen, *University of Kentucky*
 Sean Coleman, *University of the Ozarks*
 Erin Connolly, *University of South Carolina*
 Ron Cooper, *University of California, Los Angeles*
 Curtis Daehler, *University of Hawaii at Manoa*
 Deborah Dardis, *Southeastern Louisiana University*
 Douglas Darnowski, *Indiana University Southeast*
 Jeremiah Davie, *D'Youville College*
 Melissa Deadmond, *Truckee Meadows Community College*
 Jennifer Derkits, *J. Sergeant Reynolds Community College*
 Jean DeSaix, *University of Northern Carolina*
 Kevin Dixon, *Florida State University*
 David Dunbar, *Cabrini College*
 Anna Edlund, *Lafayette College*
 Rob Erdman, *Florida Gulf Coast College*
 Dale Erskine, *Lebanon Valley College*
 Susan Erster, *Stony Brook University*
 Linda Fergusson-Kolmes, *Portland Community College, Sylvania Campus*
 Danilo Fernando, *SUNY College of Environmental Science and Forestry, Syracuse*
 Christina Fieber, *Horry-Georgetown Technical College*
 Melissa Fierke, *SUNY College of Environmental Science and Forestry*
 Mark Flood, *Fairmont State University*
 Robert Fowler, *San Jose State University*
 Stewart Frankel, *University of Hartford*
 Eileen Gregory, *Rollins College*
 Gokhan Hacisalihoglu, *Florida A&M University*
 Monica Hall-Woods, *St. Charles Community College*
 Jean Hardwick, *Ithaca College*
 Deborah Harris, *Case Western Reserve University*
 Chris Haynes, *Shelton State Community College*
 Albert Herrera, *University of Southern California*
 Karen Hicks, *Kenyon College*
 Elizabeth Hobson, *New Mexico State University*
 Mark Holbrook, *University of Iowa*

Erin Irish, *University of Iowa*
 Sally Irwin, *University of Hawaii, Maui College*
 Jamie Jensen, *Brigham Young University*
 Jerry Johnson, *Corban University*
 Ann Jorgensen, *University of Hawaii*
 Ari Jumpponen, *Kansas State University*
 Doug Kane, *Defiance College*
 Kasey Karen, *Georgia College & State University*
 Paul Kenrick, *Natural History Museum, London*
 Stephen T. Kilpatrick, *University of Pittsburgh at Johnstown*
 Shannon King, *North Dakota State University*
 Karen M. Klein, *Northampton Community College*
 Jacob Krans, *Western New England University*
 Dubear Kroening, *University of Wisconsin*
 Barbara Kuemerle, *Case Western Reserve University*
 Jim Langeland, *Kalamazoo College*
 Grace Lasker, *Lake Washington Institute of Technology*
 Jani Lewis, *State University of New York at Geneseo*
 Eric W. Linton, *Central Michigan University*
 Tatyana Lobova, *Old Dominion University*
 David Longstreth, *Louisiana State University*
 Donald Lovett, *College of New Jersey*
 Lisa Lyons, *Florida State University*
 Mary Martin, *Northern Michigan University*
 Scott Meissner, *Cornell University*
 Jenny Metzler, *Ball State University*
 Grace Miller, *Indiana Wesleyan University*
 Jonathan Miller, *Edmonds Community College*
 Mill Miller, *Wright State University*
 Barbara Nash, *Mercy College*
 Karen Neal, *J. Sargeant Reynolds Community College, Richmond*
 Shawn Nordell, *Saint Louis University*
 Olabisi Ojo, *Southern University at New Orleans*
 Fatimata Pale, *Thiel College*
 Susan Parrish, *McDaniel College*
 Eric Peters, *Chicago State University*
 Jarmila Pittermann, *University of California, Santa Cruz*
 Jason Porter, *University of the Sciences in Philadelphia*
 Elena Pravosudova, *University of Nevada, Reno*
 Steven Price, *Virginia Commonwealth University*
 Samiksha Raut, *University of Alabama at Birmingham*
 Robert Reavis, *Glendale Community College*
 Wayne Rickoll, *University of Puget Sound*
 Luis Rodriguez, *San Antonio College*
 Kara Rosch, *Blinn College*
 Scott Russell, *University of Oklahoma*
 Jodi Rymer, *College of the Holy Cross*
 Per Salvesen, *University of Bergen*
 Davison Sangweme, *University of North Georgia*
 Karin Scarpinato, *Georgia Southern University*
 Cara Schillington, *Eastern Michigan University*
 David Schwartz, *Houston Community College*
 Carrie Schwarz, *Western Washington University*
 Joan Sharp, *Simon Fraser University*
 Alison Sherwood, *University of Hawaii at Manoa*
 Eric Shows, *Jones County Junior College*
 Brian Shmaefsky, *Lone Star College*
 John Skillman, *California State University, San Bernardino*

Rebecca Sperry, *Salt Lake Community College*
Clint Springer, *Saint Joseph's University*
Mark Sturtevant, *Oakland University*
Diane Sweeney, *Punahou School*
Kristen Taylor, *Salt Lake Community College*
Rebecca Thomas, *College of St. Joseph*
Martin Vaughan, *Indiana University-Purdue University Indianapolis*
Meena Vijayaraghavan, *Tulane University*
James T. Warren Jr., *Pennsylvania State University*
Jim Wee, *Loyola University, New Orleans*
Charles Wellman, *Sheffield University*
Christopher Whipps, *State University of New York College of Environmental Science and Forestry*
Philip White, *James Hutton Institute*
Jessica White-Phillip, *Our Lady of the Lake University*
Robert Yost, *Indiana University-Purdue University Indianapolis*
Tia Young, *Pennsylvania State University*

Vorwort zur 11. deutschen Auflage des Campbell

Und da ist er wieder, der neue Campbell, inzwischen in seiner 11. deutschen Auflage. Trotz des neuen Gewands und der vollständigen Überarbeitung sind wir sehr zuversichtlich, dass das erfolgreichste allgemeine Biologielehrbuch genau das bleiben wird. Auch diese neue Version richtet sich mit seinen 56 Kapiteln auf etwa 1700 Seiten in erster Linie wieder an die Studierenden der Biologie und aller verwandter Disziplinen und erhebt den Anspruch, ein breites Grundwissen zu vermitteln. Der Campbell wird Sie in den ersten Semestern ihres Studiums sicher begleiten und verschafft Ihnen genau das Basiswissen, das Sie für ein vertiefendes Studium einzelner Teildisziplinen und ihre Besonderheiten benötigen. Darüber hinaus werden auch in der aktuellen Ausgabe nicht einfach nur Fakten aus der Wissenschaft des Lebendigen vermittelt, sondern die Leser*innen sollen zur wissenschaftlichen und (selbst)kritischen Denkweise hingeführt werden. Dazu dienen einerseits die in jedem Kapitel eingestreuten Kästen zu den Arbeitstechniken, vor allem aber diejenigen, die mit „Aus der Forschung“ betitelt sind. Fragen am Ende jedes Abschnittes und jedes einzelnen Kapitels regen zum Nachdenken an, und ermöglichen, zusammen mit den online verfügbaren Lernangeboten, eine effiziente Selbstüberprüfung des Gelernten. Die Herausgeber und alle Fachlektor*innen der deutschen Ausgabe sind überzeugt, dass damit nicht nur den Lehrenden und Studierenden der Biologie ein exzellentes Standard- und Nachschlagewerk an die Hand gegeben wird, sondern dass es auch allen interessierten Laien möglich sein sollte, sich einen Überblick über die wichtigsten Themen der Biologie zu verschaffen.

Selbstverständlich wendet sich der Campbell auch an alle Leser*innen, die sich „nur“ für einzelne Aspekte der Biologie interessieren. Deshalb ist jedes einzelne der 56 Kapitel so aufgebaut, dass es im Wesentlichen auch für sich stehen kann und mit einem Minimum an Querweisen verständlich sein sollte.

Als vom Pearson-Verlag die Bitte an uns herangetragen wurde, eine Neuauflage zu bearbeiten, sagten wir gerne zu. Dies vor allem, weil wir uns der Unterstützung eines tatkräftigen Teams aus Osnabrücker Biologinnen und Biologen sicher sein konnten. Auf den nächsten Seiten wird das aktuelle Lektorenteam persönlich vorgestellt. Wir sind sehr froh, dass wir die durch Wegberufung, Pensionierung und andere Umstände ent-

standenen Lücken kompetent auffangen konnten. Auch in der vorliegenden aktuellen 11. Auflage des Campbell haben alle Lektor*innen der einzelnen Kapitel nicht nur einige wenige inhaltliche Fehler und Druckfehler verbessert, sondern oft eine nahezu vollständige Überarbeitung vorgenommen. Zwar wurden viele altbewährte Abbildungen überwiegend übernommen, häufig aber auch durch neuere, passendere Versionen ersetzt. Und auch in dieser Auflage sind wir der amerikanischen Version gelegentlich durch ein Quäntchen Information voraus. Beispielsweise findet sich im Kapitel zur Gen- und Biotechnologie ein kritischer Abschnitt zu den enormen Möglichkeiten der synthetischen Biologie. Die Informationen zur CRISPR-Technologie (der „Genschere“) wurden, im Gegensatz zur amerikanischen Ausgabe, ebenfalls weitgehend in diesem Kapitel gebündelt.

An dieser Stelle gilt unser beider Dank in erster Linie den vielen Kolleg*innen, die auch dieses Mal wieder diejenigen Kapitel bearbeitet haben, auf denen sie national und international als Expert*innen ausgewiesen sind. Aufgrund des nicht unbeträchtlichen Arbeitsaufwands sind aber nicht nur die Bearbeiter*innen selbst in diesen Dank einzuschließen, sondern auch deren Partner*innen und Familien, die dadurch zwangsläufig in Mitleidenschaft gezogen wurden. Auch einige externe Kolleg*innen haben durch viele wertvolle Hinweise zur Verbesserung des aktuellen Campbell beigetragen, stellvertretend sei hier Prof. Christoph Kirchner aus Marburg genannt. Von Seiten des Verlags möchten wir ausdrücklich die fruchtbare Zusammenarbeit mit Herrn Nast und Frau Prümm hervorheben, die uns jederzeit als Ansprechpartner*in zur Verfügung standen und uns im Zweifelsfall auch freundlich aber bestimmt in die nächste Bearbeitungsphase getrieben haben.

Zum Schluss wünschen wir den Leser*innen viel Spaß bei der Lektüre dieses Buches. Auch zum Ende dieses Vorworts haben wir noch eine Bitte an Sie: Natürlich sind bei dem Umfang dieses Werks Fehler trotz aller Bemühungen nicht ganz auszuschließen. Dies gilt sowohl inhaltlich als auch redaktionell. Die Herausgeber und der Verlag sind deshalb für alle Rückmeldungen dankbar, um den Campbell zukünftig noch besser zu machen.

Osnabrück, den 1. Juli 2019
Prof. Dr. Achim Paululat und Prof. Dr. Jürgen J. Heinsch

Über die Herausgeber und Fachlektoren der deutschen Ausgabe



Prof. Dr. Achim Paululat
Abteilung Zoologie-Entwicklungsbiologie

Lehre: Molekulare Entwicklungsbiologie und Entwicklungsgenetik, Grundkurs Zoologie, Fortpflanzung und Entwicklung der Tiere, Exkursionen nach Helgoland und Roscoff (Fr)

Forschung: Entwicklung und Funktion von Herz und Muskulatur, Organogenese

Lektorat: Kapitel 1, 28, 40, 46, 47

Ko-Lektorat: Kapitel 32, 33, 34, 48, 49, 50, 51

Korrektur: Vorwort, Bildnachweise, Anhänge, Kapitel 28–56

Herausgeber der aktuellen deutschsprachigen Auflage (zusammen mit J. Heinisch)



Prof. Dr. Jürgen J. Heinisch
Abteilung Genetik

Lehre: Allgemeine Genetik, Schwerpunkte der Vorlesungen sind Molekulargenetik von Viren, Bakterien und niederen Eukaryonten; Signaltransduktion und Regulation der Genexpression; Biotechnologie von Hefen und Pilzen

Forschung: Zellintegrität in verschiedenen Hefen; Bedeutung der pilzlichen Zellwand; Kohlenhydratstoffwechsel bei Hefen; heterologe Genexpression und angewandte Hefegenetik

Lektorat: Kapitel 18, 31

Ko-Lektorat: Kapitel 1, 2, 3, 4, 5, 8, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21

Korrektur: Vorwort, Bildnachweise, Anhänge, Kapitel 1–27, 31

Herausgeber der aktuellen deutschsprachigen Auflage (zusammen mit A. Paululat)

Über die Fachlektoren der deutschen Ausgabe



Prof. Dr. Roland Brandt
Abteilung Neurobiologie

Lehre: Zell- und Neurobiologie

Forschung: Entwicklung und Degeneration von Nervenzellen

Ko-Lektorat: Kapitel 48, 49, 50



Dr. in Andrea Busch
Abteilung Botanik

Lehre: Molekulare Entwicklungsgenetik der Pflanzen

Forschung: Funktion von TCP-Transkriptionsfaktoren in der Ausbildung monosymmetrischer Blüten

Lektorat: Kapitel 24, 25

Ko-Lektorat: Kapitel 22, 23



Dr. in Gabriele Deckers-Hebestreit
Abteilung Mikrobiologie

Lehre: Molekulare Mikrobiologie, Bakterielle Zellbiologie, Bakterielle Bioenergetik, Immunologie

Forschung: ATP-Synthase von *Escherichia coli*, Assemblierung eines Multienzymkomplexes, Wechselwirkung von Lipiden und Proteinen in der

bakteriellen Membran

Lektorat: Kapitel 27

Ko-Lektorat: Kapitel 7, 44



apl. Prof. Dr. Siegfried Engelbrecht-Vandré

Abteilung Biochemie

Lehre: Biochemie

Wissenschaftliche Interessen: Proteinstruktur und -funktion, Bioenergetik, Nanomotorik

Lektorat: Kapitel 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9

Ko-Lektorat: Kapitel 10



apl. Prof. Dr. Thomas Fartmann
Abteilung Biodiversität und Landschaftsökologie

Lehre: Tier- und Vegetationsökologie, Naturschutzbiologie

Forschung: Auswirkungen des Landnutzungs- und Klimawandels auf die Biodiversität (Global Change Ecology), Störungsökologie (Disturbance Ecology) und Renaturierungsökologie (Restoration Ecology)

Lektorat: Kapitel 52, 53, 54, 55, 56



Dr. Heiko Harten
Abteilung Zoologie-Entwicklungsbiologie

Lehre: Molekulare Entwicklungsbiologie, Entwicklungsgenetik, Morphologie und Anatomie der Tiere, Exkursionen nach Helgoland und Roscoff (Fr)

Forschung: *Drosophila*-Entwicklung,

funktionelle Relevanz von Metalloproteasen, Peptidmetabolismus, Stoffwechselfysiologie

Lektorat: Kapitel 51

Ko-Lektorat: Kapitel 46, 47



Prof. Dr. Hans Merzendorfer
Abteilung Tierphysiologie, Abteilung Molekulare Physiologie (Universität Siegen)

Lehre: Tier- und Humanphysiologie, Humanbiologie, Pathophysiologie, Immunologie, Molekularbiologie und molekulare Evolution

Forschung: Chitin-Metabolismus, Bil-

dung und Funktion chitinhaltiger Strukturen bei Pilzen und Insekten, Inhibitoren der Chitinsynthese, Insektizid-Resistenz

Lektorat: Kapitel 44, 45

Ko-Lektorat: Kapitel 41, 42, 43



Priv. Doz. Dr. Knut Jahreis
Abteilung Genetik

Lehre: Grundlagen der Genetik, Allgemeine Genetik, Genomics, Bakteriengenetik, wissenschaftlicher Leiter des Schülerlabors Explain-OS

Forschung: Prokaryonten-Genetik, Kohlenhydrattransport, Physiologie, Stoffflussanalysen, Regulationsnetz-

werke, Signaltransduktion, Biosensoren, Chemotaxis, Systembiologie

Lektorat: Kapitel 13, 14, 15, 16, 17

Ko-Lektorat: Kapitel 18, 27



apl. Prof. Dr. Klaus Mummenhoff
Abteilung Botanik

Lehre: Systematik, Ökologie, Botanik, Evolutionsbiologie der Pflanzen, Exkursionen nach Costa Rica

Forschung: Evolution und Systematik der Brassicaceen

Lektorat: Kapitel 29, 30

Ko-Lektorat: Kapitel 26, 28



apl. Prof. Dr. Gunnar Jeserich
Abteilung Neurobiologie

Lehre: Neurobiologie

Forschung: Entwicklung und Degeneration von Nerven- und Gliazellen, Elektrophysiologie

Lektorat: Kapitel 48, 49, 50



apl. Prof. in Dr. Barbara Neuffer
Abteilung Botanik

Lehre: Morphologie und Anatomie der Landpflanzen, Bionik, Flora und Vegetation der Erde, Evolution von Leit- und Festigungsgewebe, Exkursionen nach Sibirien

Forschung: Evolution von Anpassungsstrategien, Biogeographie der eurasiatischen Steppe, Herbarium OSBU

Lektorat: Kapitel 35, 38

Ko-Lektorat: Kapitel 29, 30, 36, 37, 39



PD. Dr. Thomas Krüppel
Abteilung Tierphysiologie

Lehre: Tier- und Humanphysiologie, Sinnesphysiologie, Elektrophysiologie

Forschung: Membranbiologie, Ionenkanäle, elektrische Steuerung der Cilienbewegung

Lektorat: Kapitel 41, 42, 43

Ko-Lektorat: Kapitel 45



apl. Prof. Dr. Günter Purschke
Abteilung Zoologie-Entwicklungsbiologie

Lehre: Zoologie, Schwerpunkte: Evolution, Morphologie, Phylogenie, Systematik und Meeresbiologie, Exkursionen nach Sylt und Roscoff (Fr)

Forschung: Phylogenie, Evolution und Funktionsmorphologie von Ringel-

würmern (Annelida)

Lektorat: Kapitel 26, 32, 33, 34

Ko-Lektorat: Kapitel 6, 25, 40



Dr. Dominique Remy
Abteilung Ökologie

Lehre: Grundlagen der Ökologie, Vegetationsökologie, Methoden der Umweltanalytik, Exkursionen nach Teneriffa

Forschung: Renaturierungsökologie, Oligotrophe Sandökosysteme, Kunststoffe in aquatischen Ökosystemen

Ko-Lektorat: Kapitel 52, 53, 54, 55, 56



Prof. Dr. Renate Scheibe
Abteilung Pflanzenphysiologie

Lehre: Energie- und Baustoffwechsel der Pflanzen, Sekundärstoffwechsel, Entwicklungs- und Ökophysiologie, Molekularbiologie der Pflanzen

Forschung: Photosynthese und Regulation der CO₂-Assimilation

Lektorat: Kapitel 10, 36, 37, 39

Ko-Lektorat: Kapitel 9, 38



Priv.-Doz. Dr. Hans-Peter Schmitz
Abteilung Genetik

Lehre: Biotechnologie, Angewandte Genomik und Bioinformatik, Genetik und Zellbiologie von Hefen und filamentösen Pilzen

Forschung: Wachstumssteuerung bei Hefen und Pilzen, Regulation des Cytoskeletts, vergleichende Genomik

von Hefen und Pilzen, Endozytose

Lektorat: Kapitel 9, 11, 12, 19, 20, 21

Ko-Lektorat: Kapitel 31



Prof. Dr. Sabine Zachgo
Abteilung Botanik

Lehre: Molekulare Entwicklungsgenetik der Pflanzen, Evolution und Entwicklungsgenetik der Landpflanzen, Mechanismen der Evolution

Forschung: Pflanzliche Entwicklungsgenetik, Steuerung der Blütenorganogenese, molekulare Prozesse zur

Ausbildung von Landpflanzendiversität

Lektorat: Kapitel 22, 23

Ko-Lektorat: Kapitel 24, 35

Was den Campbell auszeichnet

Unser Buch soll Studierenden als Einführung in die Allgemeine Biologie und später als nützliches Werkzeug zur Wiederholung sowie als Referenzwerk dienen. Breite, Tiefe und flexible Organisation dieses Buches ermöglichen es, dieses dreifache Ziel zu erreichen. Das schätzen die Student*innen offenbar sehr und in einer Zeit, in der viele ihre Lehrbücher wieder verkaufen, haben mehr als 75 Prozent aller Student*innen, die *Biologie* benutzt haben, das Buch nach ihren Grundvorlesungen behalten. Zu unserer großen Freude erhalten wir immer wieder Post von Studierenden aus höheren Semestern, darunter auch Medizinstudent*innen, die *Biologie* als allgemeine Informationsquelle von bleibendem Wert schätzen und im Lauf ihrer Ausbildung immer wieder darauf zurückgreifen.

Orientierung an Schlüsselkonzepten

Die Fülle von Entdeckungen, die die moderne Biologie so aufregend macht, droht gleichzeitig auch, die Student*innen unter einer Lawine von Informationen zu ersticken. Unser wichtigstes didaktisches Ziel seit vielen Auflagen ist es daher, den Student*innen zu helfen, sich ein Gerüst zu erarbeiten und biologische Zusammenhänge zu verstehen.



Damit Sie „den Wald vor lauter Bäumen sehen“, ist jedes Kapitel in kleinere Einheiten von circa drei bis sechs Abschnitten unterteilt, die die wichtigsten **Schlüsselkonzepte** aufgreifen und die Ihnen dabei helfen, das „große Ganze“ im Blick zu behalten und die Ihnen den Kontext für das Detailwissen bereitstellen.

Alle Kapitel werden von einem dynamischen **Foto** eröffnet, das auf eine interessante Fragestellung hinweist, die im folgenden Abschnitt im Überblick behandelt wird und in das Kapitel einführt.

Am Ende eines jeden Abschnitts können Sie anhand von **Wiederholungsfragen** überprüfen, ob Sie den Stoff verstanden haben, bevor Sie zum nächsten Schlüsselkonzept weitergehen. Die Wiederholungsfragen bestärken Sie, aktiv zu lesen und helfen Ihnen, sich eine breite Basis für das zu erarbeiten, was in Prüfungen auf Sie zukommt.

► Wiederholungsfragen 44.1

1. Eiter gilt als ein Anzeichen für eine Infektion, er zeigt aber auch, dass die Immunabwehr tätig ist. Erläutern Sie, warum.
2. **ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN** Wie unterscheiden sich die Moleküle, die den TLR-Signalweg bei den Säugetieren aktivieren, von den Liganden der meisten anderen Signalwege (siehe *Abschnitt 11.2*).
3. **WAS WÄRE, WENN?** Nehmen Sie an, dass der Mensch der Hauptwirt für ein Bakterium einer bestimmten Art ist. Welche Temperatur wäre vermutlich optimal für das Wachstum dieser Spezies? Begründen Sie Ihre Antwort.

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

„Was wäre, wenn?“-Fragen ermutigen Sie, Ihr Wissen anzuwenden.

„Zusammenhänge erkennen“-Fragen verbinden in diesem Abschnitt erworbenes Wissen mit dem Wissen früherer Kapitel.

Anhand der **Lösungshinweise in Anhang A** können Sie überprüfen, ob Sie die Wiederholungsfragen korrekt beantwortet haben. Damit sind Sie gut für das weitere Kapitel gerüstet. Die Lösungen eines Kapitels können Sie am Ende der jeweiligen Zusammenfassung direkt per **QR Code** auf ihrem Smartphone abrufen, oder sich über das MyLab als pdf-Datei herunterladen.

Zusammenfassungen an den Kapitelenden richten das Augenmerk auf die wichtigsten Punkte des Kapitels. **Zusammenfassende Abbildungen** visualisieren wichtigen Inhalt und **Fragen zur Zusammenfassung** prüfen, ob der jeweilige Abschnitt verstanden wurde. Wenn Sie diese Fragen nicht beantworten können, lesen Sie bitte nochmals die entsprechenden Teilschnitte dieses Kapitels nach.

44 Das Immunsystem

ÜBUNGSAUFGABEN

Ebene 1: Wissen und Verständnis

1. Welcher der folgenden Vorgänge gehört nicht zur Immunreaktion der Insekten?
 a. Enzymatische Aktivierung von Substanzen, die auf Mikroorganismen hemmend wirken
 b. Aktivierung antistischer Killerzellen
 c. Phagozytose durch Hämozyten
 d. Produktion antimikrobieller Peptide

2. Mit welchem Teil eines Antigenrezeptors oder Antikörpers verbindet sich ein Epitop?
 a. Mit der Basis
 b. Nur mit den konstanten Regionen der schweren Ketten
 c. Mit dem variablen Regionen jeweils einer schweren und einer leichten Kette
 d. Nur mit den konstanten Regionen der leichten Ketten

3. Welche Aussage beschreibt am besten die Unterschiede in den Reaktionen von Effektor-B-Zellen (Plasmazellen) und cytotoxischen T-Zellen?
 a. B-Zellen sorgen für aktive Immunität, cytotoxische T-Zellen verleihen passive Immunität.
 b. B-Zellen reagieren beim ersten Kontakt mit dem Eindringling, cytotoxische T-Zellen reagieren bei späteren Gelegenheiten.
 c. B-Zellen scheiden Antikörper gegen ein Virus aus, cytotoxische T-Zellen töten virusinfizierte Zellen.
 d. B-Zellen sorgen für die zellvermittelte Immunantwort, cytotoxische T-Zellen sind für die humorale Immunantwort verantwortlich.

Ebene 2: Anwendung und Auswertung

4. Welche der folgenden Aussagen ist nicht wahr?
 a. Ein Antikörper hat mehr als eine Antigenbindungsstelle.
 b. Ein Lymphocyt besitzt Rezeptoren für mehrere verschiedene Antigene.
 c. Ein Antigen kann verschiedene Epitope besitzen.
 d. Eine Leberzelle stellt nur eine Klasse von MHC-Molekülen her.

5. Welche der folgenden Eigenschaften sollte bei einigen Zwillingen identisch sein?
 a. Das Repertoire an produzierten Antikörpern
 b. Das Repertoire an produzierten MHC-Molekülen
 c. Das Repertoire an synthetisierten T-Zell-Rezeptoren
 d. Das Repertoire an autoreaktiven Immunzellen, die eliminiert wurden

Ebene 3: Neues Wissen aufbauen und bewerten

6. Die Impfung erhöht die Anzahl
 a. verschiedener Rezeptoren, die ein bestimmtes Pathogen erkennen.
 b. von Lymphocyt mit Rezeptoren, die an das Pathogen binden können.
 c. von Epitopen, die das Immunsystem erkennen kann.
 d. von MHC-Molekülen, die Antigene präsentieren können.

7. Welche der folgenden Möglichkeiten würde einem Virus nicht helfen, eine adaptive Immunantwort auszulösen?
 a. Häufige Mutationen in Genen, die für Oberflächenproteine codieren
 b. Zellen zu infizieren, die nur sehr wenige MHC-Moleküle produzieren
 c. Proteine zu produzieren, die denen anderer Viren sehr ähnlich sind
 d. Helfer-T-Zellen zu infizieren und abzutöten

8. **ZEICHENÜBUNG** Stellen Sie sich ein bleistiftförmiges Protein mit zwei Epitopen vor: Y am „Radiargummiende“ und Z an der „Spitze“. Y wird vom Antikörper A1 erkannt, Z vom Antikörper A2. Zeichnen und beschriften Sie ein Bild, in dem Antikörper die Proteinmoleküle zu einem Komplex verbinden, der dann einen Makrophagen zur Endocytose anregt.

9. **ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN** Grenzen Sie die klonale Selektion von der Lamarckschen Idee zur Vererbung erworbener Merkmale ab (siehe Abschnitt 22.1).

10. **Verbindung zur Evolution** Beschreiben Sie einen Abwehrmechanismus der wirbellosen Tiere und erläutern Sie, inwiefern es sich dabei um eine entwicklungsgeschichtliche Anpassung handelt, die auch bei Wirbeltieren erhalten geblieben ist.

11. **Wissenschaftliche Fragestellung** Die Gegenwart bakterieller Lipopolysaccharide (LPS) im Blut ist einer der Hauptgründe für den septischen Schock. Nehmen Sie an, Sie hätten gereinigtes LPS und verschiedene Mäusestämme zur Verfügung, jeder mit einer spezifischen Mutation, die zur Inaktivierung des Gens für einen Toll-ähnlichen Rezeptor (TLR) führt. Wie könnten Sie diese Mäuse verwenden, um herauszufinden, ob die Blockierung des TLR-Signalwegs ein geeigneter Weg ist, um den septischen Schock zu behandeln?

Übungsaufgaben an den Kapitelenden sind (gemäß Blooms Lernzieltaxonomie) in drei didaktische Ebenen unterteilt:

- Ebene 1: Wissen und Verständnis
- Ebene 2: Anwendung und Auswertung
- Ebene 3: Neues Wissen aufbauen und bewerten

Zur Vertiefung endet jedes Kapitel mit Fragen aus den Bereichen „**Verbindung zur Evolution**“, „**Wissenschaftliche Fragestellung**“ und „**Skizzieren Sie ein Thema**“. Die letzte Frage bezieht sich jeweils auf den Bereich „**Nutzen Sie Ihr Wissen**“ und fordert Sie auf, das im Kapitel Gelernte zu nutzen, um eine interessante Fragestellung zu bearbeiten.

Zusammenhänge erkennen

Neben der Betonung von Schlüsselthemen hat sich der *Campbell* stets durch einen integrativen Ansatz ausgezeichnet, der unser Buch von einer Biologieenzyklopädie unterscheidet. Denn obgleich das Inhaltsverzeichnis eines Biologielehrbuchs linear aufgebaut sein muss, gleicht die Biologie selbst eher einem Gewebe miteinander vernetzter Konzepte ohne bestimmten Ausgangspunkt oder einen fest vorgeschriebenen Weg. Je nach Abschnitt kann man den Gang durch dieses Netzwerk mit einem Überblick über Moleküle und Zellen beginnen, mit Evolution und der Vielfalt der Organismen oder aber mit einem umfassenden Ansatz, wie ihn die Ökologie bietet. Wir haben das Buch so flexibel gestaltet, dass das Buch diesen unterschiedlichen Lehrplänen gerecht werden kann. Die acht Teile des Buches sind weitgehend eigenständig, und für die meisten Teile gilt, dass die Kapitel in einer anderen Reihenfolge angeordnet werden können, ohne dass der große Zusammenhang verloren geht.

Große „**Zusammenhänge erkennen**“-Abbildungen bringen Inhalte verschiedener Kapitel zusammen und bieten eine anschauliche Darstellung zentraler Zusammenhänge.

Abbildung 18.27

ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN

Genomics, Signalketten und Krebs

Die moderne Medizin verbindet genomweite molekulare Untersuchungen mit der Erforschung von Signalketten und führt zu einem Umdenken in der Behandlung vieler Krankheiten, zu denen auch der Brustkrebs gehört. Mithilfe von Microarray-Analysen (siehe Abbildung 20.13) und anderen Methoden konnten Wissenschaftler die relativen Mengen von mRNA-Transkripten aller Gene in Proben aus vielen Brustkrebs-Patientinnen bestimmen. Damit konnten vier vorherrschende Untergruppen von Brustkrebs unterschieden werden, die hier aufgeführt sind. Sie unterscheiden sich in der Expression von die Genen, die Rezeptoren in Signalketten für Zellwachstum und Zellteilung codieren (siehe Abbildungen 11.8 und 11.9).

- Östrogen-Rezeptor alpha (Era)
- Progesteron-Rezeptor (PR)
- Rezeptor-Tyrosinkinase HER2

Die normalen Konzentrationen dieser Rezeptoren (durch ein + gekennzeichnet) sind in einer normalen Brustzelle hier rechts im Bild dargestellt. Der Verlust (-) oder die Überexpression (+= oder +=+) dieser Rezeptoren kann zu einer Störung der zellulären Signalketten führen, was in einer unkontrollierten Zellteilung münden kann, die zur Krebsentstehung beiträgt (siehe Abbildung 18.24). Die Behandlung von Brustkrebs wird damit zunehmend effizienter, weil sie auf die jeweilige Untergruppe besser abgestimmt werden kann.

Brustkrebs-Untergruppen

Luminal A	Luminal B	HER2	Basal-ähnlich
<ul style="list-style-type: none"> • Era⁺⁺⁺ • PR⁺⁺⁺ • HER2⁻ • 48 % aller Brustkrebs-Fälle • Sehr gute Prognose 	<ul style="list-style-type: none"> • Era⁺⁺ • PR⁺⁺ • HER2⁺ (gelegentlich teilweise HER2⁺⁺) • 15-20 % aller Brustkrebs-Fälle • Schlechtere Prognose als bei der Luminal-A-Untergruppe 	<ul style="list-style-type: none"> • Era⁻ • PR⁻ • HER2⁺⁺⁺ • 10-15 % aller Brustkrebs-Fälle • schlechtere Prognose als bei der Luminal-A-Untergruppe 	<ul style="list-style-type: none"> • Era⁻ • PR⁻ • HER2⁻ • 15-20 % aller Brustkrebs-Fälle • aggressive, schlechtere Prognose als bei den anderen Untergruppen

Beide Luminal-Untergruppen (Lumen = Hohlraum, bezogen auf die Milchkanäle) zeigen eine erhöhte Expression von Era (das stärker in Luminal A als in Luminal B auftritt) und PR, während sie in der Regel HER2 nicht exprimieren. Beide Untergruppen können mit Medikamenten behandelt werden, die Era hemmen (meistens wird hier Tamoxifen eingesetzt). Diese Untergruppen reagieren auch auf die Behandlung mit Medikamenten, die die Östrogen synthetisieren hemmen.

Die HER2-Untergruppe zeigt eine erhöhte Expression von HER2. Da weder Era, noch PR normal exprimiert werden, reagiert diese Untergruppe nicht auf Medikamente, die gegen diese beiden Rezeptoren gerichtet sind. Allerdings können die Patientinnen mit Herceptin behandelt werden, einem spezifischen Antikörper, der die Tyrosinkinase-Aktivität von HER2 hemmt (vgl. Abschnitt 12.3).

Die Basal-ähnliche Untergruppe (ähnlich normalen Zellen bezüglich der Rezeptoren) ist „dreifach-negativ“. Sie exprimiert weder Era, noch PR oder HER2. Oft findet man eine Mutation im Tumorsuppressor-Gen BRCA1 (vgl. Abschnitt 18.5). Behandlungen, die auf die Hemmung der drei genannten Rezeptoren abzielen sind hier wirksamlos und neue Behandlungsmethoden werden derzeit entwickelt. Bisher werden Patientinnen mit Chemotherapie behandelt, die selektiv sich schnell vermehrende Zellen abtöten.

ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN Beim Vergleich der Genexpression in normalen Brustzellen mit derjenigen in Zellen aus Brustkrebs-Gruppen wurden die größten Unterschiede bei den Genen gefunden, die für die hier gezeigten Rezeptoren codieren. Warum unterscheidet sich dieses Ergebnis nicht, wenn Sie bedenken, was Sie in diesem Kapitel und den Kapiteln 11 und 12 gelernt haben?

Zu zahlreichen wichtigen Abbildungen stehen ergänzend online Vertiefungsmaterialien wie Videos oder 3D-Animationen bereit.

Aktives Lernen und vertieftes Verstehen

Die **Abbildungen** in diesem Buch sind keineswegs schmückendes Beiwerk. Die meisten Prozesse der Biologie sind so komplex, dass ihre Visualisierung ein vertieftes Verständnis stets erleichtert, in manchen Fällen überhaupt erst ermöglicht. Achten Sie daher bei der Lektüre auf die mit einem orangenen Pfeil (▶) gekennzeichneten Hinweise auf Abbildungen und beziehen Sie diese in Ihre Lektüre mit ein.

▶ **Abbildung 7.19: Näher betrachtet**
Die **Endocytose** in Tierzellen.

Phagozytose
EXTRAZELLULÄRE FLÜSSIGKEIT
Gelöste Teilchen
Pseudopodium
Nahrungs- oder sonstiges Teilchen
Nahrungsvakuole
CYTOSOL
Bei der **Phagozytose** verfrachtet eine Zelle ein Teilchen ein, indem sie es mit Pseudopodien (Dickschnäbel) umschließt und es schließlich ganz mit seiner Plasmamembran umhüllt. Solche phagozytischen Vesikel bezeichnet man nach ihrer Internalisierung als Nahrungsvakuolen. Das phagozytierte Teilchen wird verdaut, wenn diese Nahrungsvakuole mit einem oder mehreren Lysosomen zu einem Phago lysosom verschmelzen ist.

Pinocytose
Plasma-membran
Hüllprotein (Clathrin)
„coated pit“
Clathrin-vesikel
Bei der **Pinocytose** „verschluckt“ die Zelle Tröpfchen der extrazellulären Flüssigkeit in Form kleiner Vesikel. Es ist nicht die Flüssigkeit selbst, die die Zelle benötigt, sondern die darin gelösten Stoffe. Da alle in der Extrazellulärflüssigkeit gelösten Stoffe dabei von der Zelle aufgenommen werden, ist die Pinocytose bezüglich der aufgenommenen Substanzen ein unselektiver Vorgang.

Rezeptorvermittelte Endocytose
Rezeptor
Die **rezeptorvermittelte Endocytose** versetzt die Zelle in die Lage, größere Mengen spezifischer Stoffe kontrolliert aufzunehmen, nämlich der betreffende Stoff in der extrazellulären Flüssigkeit, vielleicht nur in geringer Konzentration vorliegt. In die Membran sind spezifische, in den extrazellulären Raum gerichtete Rezeptorproteine eingebettet. Diese Rezeptorproteine sind normalerweise in Membranbereichen angereicht, die infolge ihrer Erscheinung auf elektronenmikroskopischen Bildern als coated pit bezeichnet werden. Sie sind auf der cytoplasmatischen Seite der Membran mit einer Schicht aus Hüllproteinen, namentlich Clathrin, besetzt. An die Rezeptoren bindende Stoffe werden als deren Liganden bezeichnet. Kommt es zu einer ausreichenden Ligandenbindung, ist dies ein Signal, das die Abschirmung der coated pits als Clathrinvesikel (coated vesicle) veranlasst. Diese Knospen in das Zellinnere ab. Man beachte, dass im Innern der Vesikel die Konzentration obendauer Ligandenmoleküle (llal) relativ erhöht ist, dass aber auch andere Stoffe darin vorhanden sind (grün). Nach der Freisetzung des aufgenommenen Materials aus den Vesikeln werden die Rezeptoren zur Plasmamembran zurückgeführt und wieder in diese integriert (nicht dargestellt).

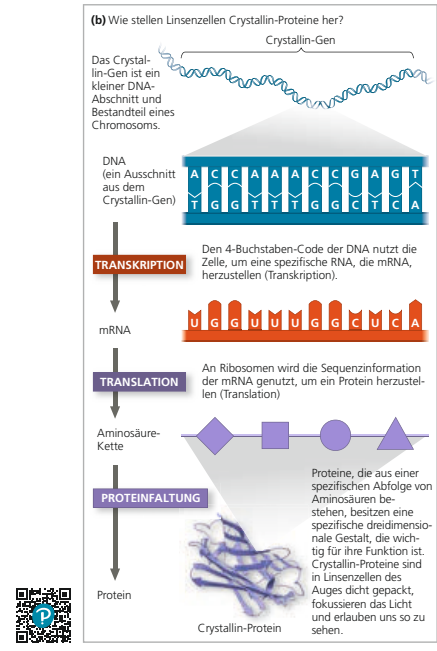
ZEICHENÜBUNG Benutzen Sie die gezeigten Maßstäbe, um die Durchmesser zu bestimmen: (a) der Nahrungsvakuole, die sich um die Bakterienzelle in der linken Mikrofotografie bilden wird; beziehungsweise (b) um die coated vesicle in der Mikrofotografie unten rechts. (c) Welche ist größer und um welchen Faktor?

Abbildung 7.19a: TEM-Aufnahme einer Amöbe, die einen Bakterium in einer Nahrungsvakuole umschließt. Maßstab: 1 µm.

Abbildung 7.19b: TEM-Aufnahme der Bildung eines pinocytotischen Vesikels. Maßstab: 0,25 µm.

Abbildung 7.19c: TEM-Aufnahme eines coated pits. Maßstab: 0,25 µm.

überprüfen. „**Zeichenübungen**“ in jedem Kapitel fordern Sie auf, zu Papier und Stift zu greifen und eine Struktur zu zeichnen, eine Abbildung zu beschriften oder Versuchsdaten grafisch darzustellen.



Die Bedeutung wissenschaftlicher Forschung

Für ein erfolgreiches Biologiestudium müssen Sie mehr tun als nur Fakten auswendig zu lernen – Sie müssen lernen, wie wissenschaftliche Fragestellungen entwickelt und Phänomene untersucht werden.

▶ **Abbildung 1.25: Aus der Forschung**

Habitat	Attrappenart	Zahl der erbeuteten Attrappen (prozent)
Strandhabitat	helle Attrappen	~25
	dunkle Attrappen	~75
Habitat im Landesinneren	helle Attrappen	~75
	dunkle Attrappen	~25

Schützt eine Tarnfärbung die beiden Mauspopulationen davor, von Raubtieren erbeutet zu werden?

Experiment Hopi Hoekstra und ihre Kollegen wollten die Hypothese überprüfen, dass die unterschiedliche Fellfarbe von Mäusen der Art *Peromyscus polionotus*, die am Strand leben (und ein helles Fell besitzen), und solchen, die im Binnenland leben (und ein dunkles Fell besitzen), optimalen Schutz vor dem Angriff durch Raubtiere in ihren jeweiligen Lebensräumen bietet. Die Forscher besprühten Mausattrappen mit hellen oder dunklen Farbmustern, so dass die Attrappen entweder den am Strand bzw. den im Inland lebenden Mäusen ähnelten, und legten die Attrappen in beiden Lebensräumen aus. Am nächsten Morgen zählten sie beschädigte oder fehlende Attrappen.

Ergebnis Für jeden Lebensraum berechneten die Forscher den Prozentsatz angegriffener heller und dunkler Attrappen. In beiden Habitats wurden die Mausattrappen ohne Tarnfärbung jeweils öfter angegriffen oder „erbeutet“.

Schlussfolgerung Die Ergebnisse stimmen mit der Vorhersage der Forscher überein: Mausattrappen mit Tarnfärbung werden seltener als nicht getarnte Mausattrappen angegriffen. Somit unterstützt das Freilandexperiment die Camouflage-Hypothese.

Quelle: S. N. Vignieri, J. G. Larson, and H. E. Hoekstra, The selective advantage of cryptic in mice, *Evolution* 64: 2153–2158 (2010).

WAS WÄRE, WENN? Die Balken in den Diagrammen geben den Prozentsatz der angegriffenen Attrappen an, die entweder hell oder dunkel gefärbt waren. Angenommen, 100 Mausattrappen wurden in jedem Habitat angegriffen. Wie viele helle Attrappen wurden im Strandhabitat angegriffen? Wie viele dunkle Attrappen? Beantworten Sie die gleiche Frage für das Inlandshabitat.

Erklärvideos zu Abbildungen

Neben einigen Abbildungen finden Sie am Rand **QR Codes**. Mit diesen können Sie sich ein kurzes Erklärvideo direkt auf Ihrem Smartphone oder Tablet zu der jeweiligen Abbildung ansehen. Die Videos finden Sie natürlich auch direkt im **MyLab | Biologie**.

Weil Text und Abbildungen gleichermaßen wichtig für das Lernen sind, ist die **Verbindung von Text und Abbildungen** seit der ersten Auflage ein Kennzeichen des *Campbell*. Die „**Näher betrachtet**“-Kästen verkörpern diesen Ansatz besonders deutlich: Jeder dieser Kästen ist die Lerneinheit eines Kernthemas, das aufeinander bezogene Texte und Abbildungen zusammenbringt. Ein weiteres Beispiel sind die **Schritt-für-Schritt-Abbildungen**, in denen Schritt für Schritt durch die Abbildung geleitet wird.

Um **aktives Lesen** zu fördern, enthält der *Campbell* zahlreiche Gelegenheiten innezuhalten und über das Gelesene nachzudenken. So sind immer wieder **Fragen** in den Text eingestreut, die Sie dazu anregen sollen, sich näher mit einem Abschnitt oder einer Abbildung auseinanderzusetzen und Ihr Verständnis zu

In jedem Kapitel finden Sie einen oder mehrere Kästen „**Aus der Forschung**“, die zeigen, wie wissenschaftliche Experimente angelegt werden, wie man sie auswertet und welche Schlüsse man aus den Ergebnissen ziehen kann.

Auswertung bel

Kann man den prozentualen Anteil aller Nucleotide in einem Genom ableiten, wenn man nur den Anteil eines Nucleotides kennt? Schon bevor man die DNA-Struktur kannte, stellten Erwin Chargaff und seine Mitarbeiter fest, dass jeder Organismus eine für ihn typische prozentuale Verteilung der vier verschiedenen Nucleotide aufweist. Er konnte darüber hinaus zeigen, dass die Anzahl der Adenin-Nucleotide ziemlich genau der Anzahl der Thymin-Nucleotide und die Anzahl der Guanin-Nucleotide der Anzahl der Cytosin-Nucleotide entspricht. Jeder Organismus hat dabei eine entsprechende prozentuale Verteilung der beiden Paare (A/T oder G/C), die zwischen den verschiedenen Arten stark variieren kann. Heute wissen wir, dass die 1:1-Verteilung von A/T und G/C in der jeweils spezifischen Basenpaarung zwischen A und T sowie G und C in der DNA-Doppelhelix begründet ist. Die Unterschiede zwischen verschiedenen Arten gehen daher auf die unterschiedlichen Basenfolgen in ihrer DNA zurück. In dieser Übung sollen Sie die Chargaff'schen Regeln verwenden, um die prozentualen Basenverteilungen in den verschiedenen Organismen vorauszusagen.

Durchführung der Experimente In seinen Experimenten extrahierte Chargaff die DNA von verschiedenen Organismen, hydrolysierte sie und bestimmte chemisch die Basenanteile. (Die damaligen Messmethoden erlaubten nur eine ungefähre Bestimmung der Nucleotidmengen. Heutzutage kann man durch die vollständigen Genomsequenzierungen die jeweiligen Basenverteilungen genau ermitteln.)

Experimentelle Daten Tabellen sind sehr hilfreich, um sich einen Überblick über zusammenhängende Datensätze (hier: die prozentualen Verteilungen von A, C, G und T) aus einer größeren Anzahl von Proben (hier: die DNA-Analyse unterschiedlicher Arten) zu verschaffen. Aus den sich ergebenden Mustern der bekannten Ergebnisse lassen sich die nicht bestimmten Werte vorhersagen. In der Tabelle oben rechts sind die prozentualen Anteile aller Basen für Seeigel- und für Lachs-DNA angegeben. Nutzen Sie nun die Chargaff'schen Regeln, um die Werte für die anderen Organismen vorherzusagen.

Herkunft der DNA	Prozentuale Basenanteile			
	Adenin	Guanin	Cytosin	Thymin
Seeigel	32,8	17,7	17,3	32,1
Lachs	29,7	20,0	20,4	29,1
Weizen	28,1	21,8	22,7	
<i>E. coli</i>	24,7	26,0		
Mensch	30,4			30,1
Rind	29,0			

Datenauswertung

- Erklären Sie, weshalb die Ergebnisse für die Seeigel- und die Lachs-DNA die Chargaff'schen Regeln bestätigen.
- Nutzen Sie diese Chargaff'schen Regeln, um die Tabelle zu vervollständigen. Beginnen Sie dabei mit dem Weizen und berechnen Sie dann die Basenverteilungen für *E. coli*, Mensch und Rind. Erklären Sie Ihre Vorgehensweise.
- Wenn die Chargaff'schen Regeln – die Menge an A entspricht der Menge an T, die Menge an G entspricht der Menge an C – universelle Gültigkeit besitzen, könnte man hypothetisch durch die Ergebnisse dieser Tabelle auf das komplette kombinierte Genom aller Arten auf der Erde (sozusagen auf das „Erdbiogenom“) rückschließen. Um zu überprüfen, ob die Ergebnisse der Tabelle diese Voraussage unterstützen, berechnen Sie bitte die durchschnittliche prozentuale Verteilung von jedem der vier Nucleotide in jeder Spalte. Stimmt die Chargaff'sche Regel für die prozentualen Verhältnisse immer noch?

Daten aus: Die Ergebnisse stammen aus verschiedenen Veröffentlichungen von Erwin Chargaff; zum Beispiel aus: E. Chargaff et al., Composition of the desoxyribose nucleic acids of four genera of sea-urchin, *Journal of Biological Chemistry* 195:155–160 (1952).

In den meisten Kapiteln finden Sie Kästen mit „**Wissenschaftlichen Übungen**“, bei denen Sie anhand realer Daten Schritt für Schritt wissenschaftliche Fertigkeiten wie das Auswerten von Daten, das Aufbauen eines Versuchs oder mathematische Methoden verstehen und vertiefen können.

„**Arbeitstechniken**“-Kästen zeigen beispielhaft Experimente und Felduntersuchungen. Jeder dieser Kästen beginnt mit einer wissenschaftlichen Fragestellung, gefolgt von Abschnitten, in denen die Versuchsdurchführung, die Versuchsergebnisse und die daraus resultierende Schlussfolgerung beschrieben werden. In diesen Kästen finden sich auch Angaben zu den Forschungsmethoden, in denen es darum geht, Sie mit den Techniken und Werkzeugen der modernen Biologie vertraut zu machen.

Übung 6. bei stechni

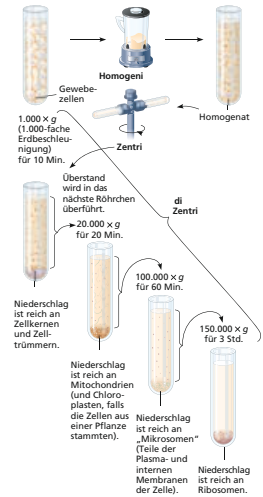
Ziel

Anwendung Die Zellfraktionierung kann Zellkomponenten nach Größe und Dichte trennen („fraktionieren“).

Methode Zuerst werden die Zellen homogenisiert (zum Beispiel in einem Mixer), um sie aufzubrechen. Das so erhaltene Gemisch (das Zellhomogenat) wird in der Folge bei verschiedenen Geschwindigkeiten und für verschiedene Zeiten zentrifugiert, um die Zellbestandteile zu fraktionieren. Bei den Zentrifugationsläufen setzen sich Niederschläge ab („Pellets“), der verbliebene Rest des Homogenats („Überstand“; siehe Abbildung unten rechts) befindet sich darüber und kann abgossen („dekantiert“) werden. Der Überstand wird erneut, jedoch bei einer höheren Umdrehungsgeschwindigkeit zentrifugiert, der neue Überstand dekantiert und so weiter. Diese sogenannte „differentielle Zentrifugation“ liefert eine Reihe von Pellets mit jeweils unterschiedlichen Zellbestandteilen.

Ergebnis In frühen Experimenten benutzten die Forscher Mikroskope, um die in den einzelnen Niederschlägen vorhandenen Organellen zu identifizieren, und biochemische Methoden zur Funktionsanalyse. Derart noch immer allgemein anwendbare Verfahren gestatten die Auswahl definierter Fraktionen, um bestimmte Organellen isolieren und untersuchen zu können.

ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN Welchen Teil aus welcher Fraktion würden Sie nehmen, wenn Sie die Translation von Proteinen aus der mRNA untersuchen wollten (siehe *Abbildung 5.23*)?



MyLab | Biologie

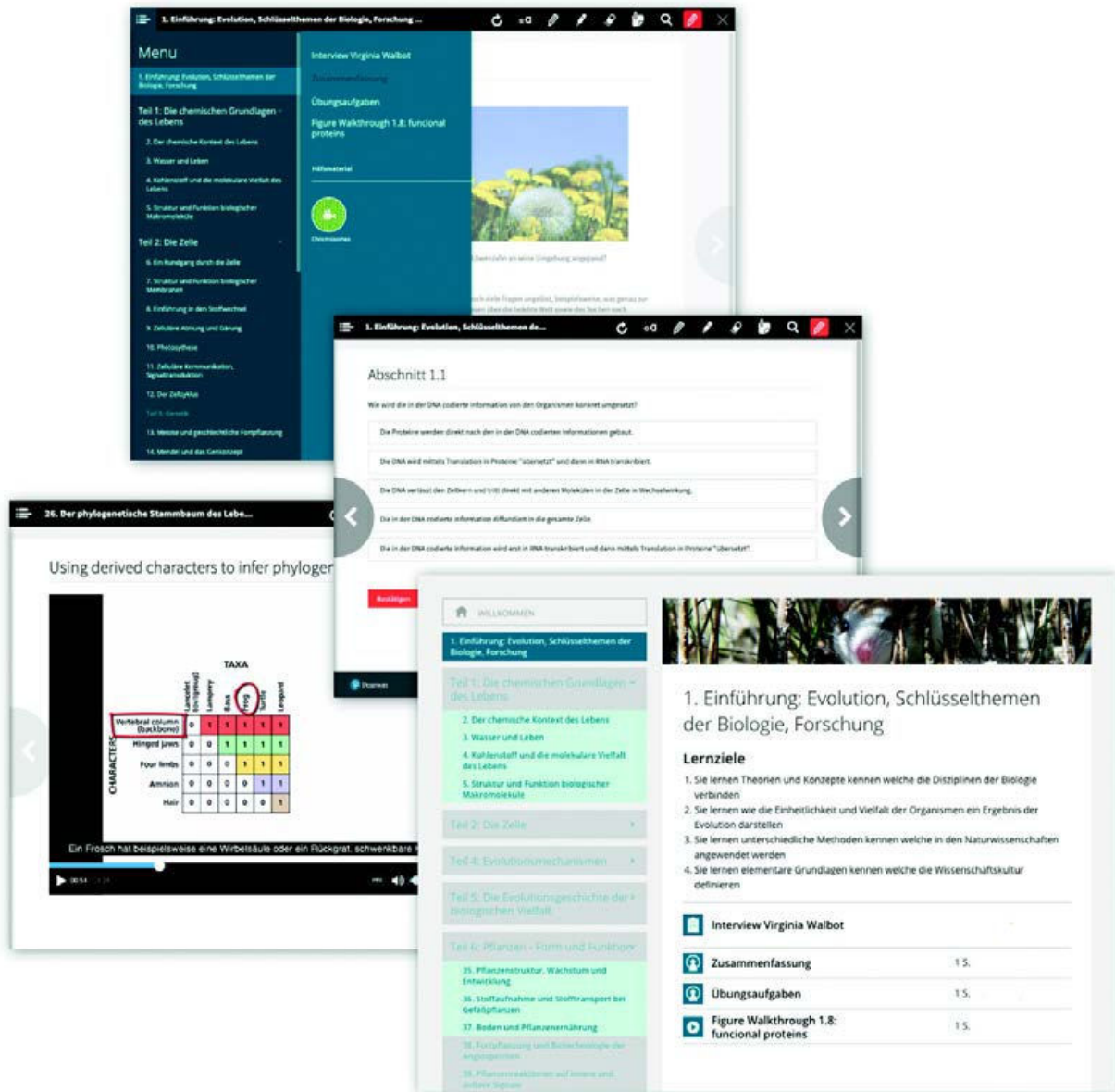
Mithilfe des vorne ins Buch eingedruckten Codes erhalten Sie exklusiven Zugang zur Lernplattform **MyLab | Biologie**, wo Sie umfangreiche ergänzende Online-Materialien finden:

das komplette Lehrbuch online lesen: Der Pearson eText eröffnet Ihnen den einfachen Zugang zum Lehrbuch – ohne das umfangreiche Buch ständig mit sich führen zu müssen. Der Pearson eText kann auf Smartphones, PCs, Macs, iPad- und Android-Tablets genutzt werden und umfasst hilfreiche Werkzeuge wie Markieren, Notizen und Kommentare, das Setzen von Lesezeichen oder die Suche nach Begriffen.

Mediathek: Eine umfangreiche Mediathek mit 3D-Animationen, Videos, Tutorien, interaktiven Übungen usw. unterstützt beim Lernen und fördert das Verständnis auch schwierigerer Themen.

Übungsaufgaben: Zu allen Kapiteln gibt es, je nach Kapitelumfang 20 bis 50 Multiple-Choice-Fragen, mit denen Sie Ihren Wissensstand überprüfen können.

Digitale Lernkarten: Alle Glossar-Begriffe stehen als praktische „Flashcards“ bereit zum Lernen und Einüben von Definitionen – auch mobil auf dem Smartphone nutzbar.



Digitale Beispielaufgaben

Die interaktiven Beispielaufgaben im **MyLab | Biologie** zu den Themen **Fotosynthese** und **Enzymkinetik** bieten adaptive und schrittweise Problemlösungen zu typischen Übungs- sowie Prüfungsaufgaben und wurden eigens für deutschsprachige Studierende von Fachdidaktikerinnen entwickelt. Erforschen Sie zentrale Prozesse oder grundlegende Prinzipien und entwickeln Sie dabei wissenschaftliche Kompetenzen.

Über die Autorinnen



Prof. in Dr. in Kirsten Schlüter

Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Institut für Biologie-didaktik (*Universität zu Köln*)

Forschung: Forschendes Lernen, Inklusiver Biologieunterricht, Gesundheits- und Umweltbildung



Prof. in Dr. in Claudia Nerdel

TUM School of Education, Fachdidaktik Life Sciences (*Technische Universität München*)

Forschung: Digitales Lehren und Lehren im Biologieunterricht und an Hochschulen, Kompetenzen von (angehenden) Lehrkräften für den Biologieunterricht

Exklusive Materialien für Dozent*innen

In Ergänzung zu den Inhalten des Buchs stellen wir zahlreiche, kostenlose Zusatzmaterialien in elektronischer Form zur Verfügung. Zusätzlich zu den vollständigen Studentenmaterialien bekommen Sie als Dozent*in Zugang zum Dozentenbereich des **MyLab | Biologie**. Die dort exklusiv verfügbaren Materialien unterstützen Sie bei der effektiven Vorbereitung und multimedialen Gestaltung Ihrer Vorlesungen, Praktika und Seminare. Verwenden Sie beispielsweise die Abbildungen des Buchs für Ihre Vorlesungsfolien oder binden Sie animierte Grafiken und Videos direkt in Ihre Lehrveranstaltung ein. Darüber hinaus haben Sie die Möglichkeit, das **MyLab | Biologie** zu personalisieren, eigene Skripte und Inhalte hochzuladen und zusammen mit bestehendem Material eine Plattform für Ihre Studierenden zu schaffen.

Um die zusätzlichen Materialien im **MyLab | Biologie** nutzen zu können, müssen Sie sich bei uns als Dozent*in registrieren. Und so funktioniert's:

- Für die Dozent*innenmaterialien benötigen Sie einen Zugangscode. Bitte wenden Sie sich dafür an den für Sie zuständigen Dozent*innenbetreuer*in bei Pearson Studium (Kontakte unter <http://www.pearson-studium.de/dozenten>).
- Gehen Sie anschließend auf <http://deutsch.mylab-pearson.com> und registrieren Sie sich mit Ihrem Zugangscode gemäß der Anleitung auf der Website.
- Nach erfolgter Registrierung erhalten Sie eine Bestätigungs-E-Mail und haben dann Zugriff auf die kompletten Dozent*innenmaterialien des *Campbell*.

Unsere Partnerschaft mit Dozierenden und Studierenden

Ein zentraler Wert, der unserer Arbeit zugrunde liegt, ist der Glaube an die Bedeutung unserer Partnerschaft mit Dozierenden und Studierenden. Die beste Möglichkeit, Student*innen und Dozent*innen zu unterstützen, ist natürlich, ein Lehrwerk abzuliefern, das die Biologie gut vermittelt und mit dem Studierende gut arbeiten können.

Unsere Beziehung zu den Lehrenden ist jedoch keineswegs eine Einbahnstraße. In unserem unablässigen Bemühen, das Buch zu verbessern, profitieren wir außerordentlich von dem Feedback, das uns unsere Leserschaften geben, und zwar nicht nur in den formalen Bewertungen der vielen hundert Gutachter, sondern auch durch informelle Rückmeldungen, sei es direkt, per Telefon oder per E-Mail. Wir freuen uns daher über alle Kommentare, Hinweise und Anmerkungen, die uns von Student*innen oder Dozent*innen erreichen: info@pearson.de.

Einführung: Evolution, Schlüsselthemen der Biologie, Forschung

1.1	Theorien und Konzepte verbinden die Disziplinen der Biologie ...	3
1.2	Einheitlichkeit und Vielfalt der Organismen sind das Ergebnis der Evolution.....	14
1.3	Naturwissenschaftler verwenden unterschiedliche Methoden ..	21
1.4	Wissenschaftskultur	28

1

ABSCHNITTE

Im **MyLab | Biologie** finden Sie:

- **Videos** mit unterschiedlichen Schwerpunkten zu den Inhalten des Kapitels
- Digitale **Lernkarten** und ein **umfangreiches Glossar** zum Nachschlagen und Wiederholen von Definitionen
- Digitale Übungsaufgaben in Form von **Kapiteltests** zur eigenen Lernkontrolle

ELEARNING

▼ **Abbildung 1.1:** Was lernen wir von dieser kleinen Maus (*Peromyscus polionotus*), die sich im Strandhafer versteckt?



Biologie, die Wissenschaft des Lebens

Für eine Maus gibt es nur wenige Verstecke im Strandhafer, der verstreut in den strahlend weißen Sanddünen entlang Floridas Küste zu finden ist. Die dort lebenden, meist nachtaktiven „Oldfield“-Mäuse (*Peromyscus polionotus*) besitzen ein helles, mit Flecken durchsetztes Fell, so dass sie bei Tage in ihrer Umgebung perfekt getarnt sind (► *Abbildung 1.1*).

Mäuse derselben Art bewohnen auch Habitats im nahen Binnenland. Diese Mäuse besitzen eine viel dunklere Fellfarbe und sind so besser getarnt, da Boden und Vegetation um sie herum ebenfalls dunkler sind (kleines Foto). Sowohl für die Mauspopulation am Strand als auch für die Mauspopulation im Landesinneren ist die Anpassung der Fellfarbe an die Umgebung von entscheidender Bedeutung für ihr Überleben, da Falken, Reiher und andere scharfäugige Räuber die Landschaft regelmäßig nach Beute absuchen. Wie kommt es, dass die Fellfarbe jeder Mausgruppe so gut an die lokalen Gegebenheiten angepasst ist?

Derartige Anpassungen (Adaptationen) eines Lebewesens an seine Umwelt sind das Ergebnis der **Evolution** – des Prozesses der Veränderung der Organismen, der das Leben auf der Erde gestaltet und entwickelt hat, beginnend mit seinen frühesten Anfängen bis hin zur Vielfalt der heute lebenden Arten. Wie wir im späteren Verlauf dieses Kapitels noch ausführen werden, ist die Evolution das zentrale und grundlegende Organisationsprinzip in der Biologie und damit ein Hauptthema des gesamten Buches.

Obwohl Biologen heute schon sehr viel über das Leben auf unserer Erde wissen, sind noch viele Fragen ungelöst, beispielsweise, was genau zur Entstehung von Blütenpflanzen geführt hat. Die Formulierung von Fragen und Hypothesen über die belebte Welt sowie das Suchen nach wissenschaftlich fundierten Antworten sind die grundlegenden Ansätze in der **Biologie** – der Wissenschaft vom Leben, seinen Eigenschaften, seinem Ursprung, seinen Erscheinungsformen, seiner Struktur- und Funktionsvielfalt und seiner Entwicklung in Zeit und Raum. Die Fragen, die Biologen stellen, können sehr anspruchsvoll sein. So kann man sich Gedanken darüber machen, wie eine einzelne befruchtete Eizelle zu einem Baum oder einem Hund



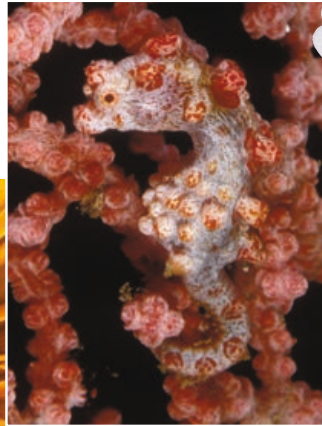
wird, wie der menschliche Verstand funktioniert oder wie die vielen verschiedenen pflanzlichen und tierischen Lebensformen in einem Wald miteinander wechselwirken. Kommen Ihnen einige Fragen über Lebewesen in den Sinn, die Sie interessieren? Wenn das der Fall ist, fangen Sie schon an, biologisch zu denken. Die Biologie ist ein Streben, ein Fortschreiten, immer tieferes Hinterfragen des Wesens des Lebendigen.

Was aber ist „das Leben“? Schon ein Kind weiß, dass ein Hund oder eine Pflanze lebt, ein Stein aber nicht. Dennoch entzieht sich das Phänomen, das wir „Leben“ nennen, einer einfachen, in einem Satz formulierbaren Definition. Wir erkennen das Leben an dem, was Lebewesen tun. Die ► *Abbildung 1.2* beleuchtet schlaglichtartig einige der Eigenschaften und Vorgänge, die wir gemeinhin mit dem Leben, beziehungsweise dem Zustand des Lebendigseins, verbinden.

Eine im Binnenland lebende Maus der Art *Peromyscus polionotus*. Diese Maus besitzt auf ihrem Rücken, am Kopf und an den Körperseiten ein viel dunkleres Fell als Mäuse derselben Spezies, die in den Stranddünen leben.

Obwohl wir uns auf wenige Bilder beschränken müssen, erinnert uns *Abbildung 1.2* daran, dass die belebte Welt von wunderbarer Vielgestaltigkeit ist. Wie können Biologen diese Vielfalt und Komplexität erklären? Dieses Kapitel liefert Ihnen einen Leitfaden zur Beantwortung dieser Frage. Der erste Teil des Kapitels vermittelt einen Überblick über die Breite der Biologie und spricht einige Schlüsselthemen an. Danach wenden wir uns dem alles überspannenden großen Bogen der Evolution zu und geben eine Einführung in die Denkweise, die Charles Darwin und einige seiner Zeitgenossen dazu gebracht hat, die Evolutionstheorie mit ihrer immensen Erklärungskraft zu entwickeln. Abschließend werden wir den wissenschaftlichen Forschungsprozess betrachten, also die Art und Weise, wie Wissenschaftler Fragen über die Natur – die Welt schlechthin – stellen und wie sie vorgehen, um Antworten zu finden.

▼ **Ordnung.** Diese Nahaufnahme des Blütenstandes einer Sonnenblume (*Helianthus annuus*) verdeutlicht den hohen Ordnungsgrad, der kennzeichnend für Leben ist.



▲ **Evolutive Anpassung.** Das Erscheinungsbild dieses Zwergseepferdchens (*Hippocampus bargibanti*) tarnt das Tier in seiner natürlichen Umwelt. Solche Anpassungen entwickeln sich über viele Generationen hinweg durch den reproduktiven Erfolg derjenigen Individuen, deren Erbmerkmale am besten an die jeweiligen Umweltbedingungen angepasst sind.



▲ **Reaktion auf die Umwelt.** Diese Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*) hat ihre Blätter als Reaktion auf einen Umweltreiz, der durch eine landende Libelle in der geöffneten Falle erzeugt wurde, schnell geschlossen.



▲ **Regulation.** Die Regulierung des Blutflusses durch die Blutgefäße in den Ohren dieses Kalifornischen Eselhasen (*Lepus californicus*) helfen dem Tier, über Wärmeaustausch mit der umgebenden Luft eine konstante Körpertemperatur aufrechtzuerhalten.



▲ **Energieumwandlung.** Dieser Kolibri, ein Violettäbelflügler (*Campylopterus hemileucurus*), nimmt aus den Blüten Nahrung in Form von Nektar auf. Der Kolibri wird die in dieser Nahrung gespeicherte chemische Energie für Flugleistungen und andere energieverbrauchende Prozesse einsetzen.

▼ **Wachstum und Entwicklung.** In den Genen niedergelegte Erbinformation steuert den Verlauf von Wachstum und Entwicklung von Lebewesen wie im Falle dieses schlüpfenden Nilkrokodils (*Crocodylus niloticus*).



▲ **Fortpflanzung.** Organismen (Lebewesen) reproduzieren sich auf ihre spezifische Weise. Hier umsorgt ein Kaiserpinguin (*Aptenodytes forsteri*) sein Junges.

Abbildung 1.2: Eine Auswahl von Eigenschaften des Lebendigen.

Theorien und Konzepte verbinden die Disziplinen der Biologie

1.1

Die Biologie ist eine Wissenschaft von enormer Bandbreite, und jeder, der die Nachrichten verfolgt, weiß, dass das biologische Wissen in immer rascherem Tempo zunimmt und unseren Alltag beeinflusst. Wie können Sie über die Sammlung von Fakten hinausgehen und zu einem zusammenhängenden Bild des Lebens und der Biologie als Wissenschaft vom Leben gelangen? Die Konzentration auf einige wenige große,

tief reichende Aspekte wird Ihnen helfen, Ihr Wissen zu ordnen und all den Informationen, die Sie im Biologiestudium vorfinden werden, einen Sinn zu entlocken. Um Ihnen dabei Hilfestellung zu leisten, haben wir fünf allgemeine Prinzipien (Schlüsselthemen) ausgewählt, die Ihnen bei Ihrem Weg durch dieses Buch als Wegweiser dienen mögen:

- Organisation
- Information
- Energie und Materie
- Wechselwirkungen (Interaktionen)
- Evolution

1.1.1 Neue Eigenschaften entstehen auf verschiedenen Organisationsebenen in der biologischen Hierarchie

ORGANISATION Stellen Sie sich vor, Sie nähern sich der Erde aus dem Weltall und betrachten dabei die Biosphäre aus immer kürzerem Abstand. Unser Ziel ist ein Waldgebiet im nordwestdeutschen Tiefland, an der Ems gelegen. Dort werden wir schließlich das Blatt einer Stieleiche (*Quercus robur*) bis auf die molekulare Ebene unter die Lupe nehmen. Die ► *Abbildung 1.3* auf den Folgeseiten fasst diese Reise durch verschiedene hierarchische Ebenen des Lebendigen in Bilder. Die Ziffern geleiten Sie durch die Ebenen der biologischen Organisationsstufen, die auf den Bildern beispielhaft zu sehen sind.

Da die Eigenschaften des Lebendigen aus seiner komplexen Organisationsstruktur erwachsen, sehen sich die Wissenschaftler, die biologische Systeme analysieren und verstehen möchten, einem Dilemma gegenüber. Auf der einen Seite können wir keine Organisationsstufe der biologischen Hierarchie vollständig erklären, wenn wir sie (reduktionistisch) in ihre Einzelteile zerlegen und diese einzelnen Elemente losgelöst untersuchen. Ein seziiertes Tier funktioniert als solches nicht mehr; eine Zelle, reduziert auf ihre chemischen Bestandteile, ist nicht länger eine Zelle. Die Zerlegung eines lebenden Systems in seine Einzelkomponenten verhindert, dass es weiterhin funktionsfähig ist. Auf der anderen Seite kann man etwas Komplexes wie ein Lebewesen oder auch nur eine Zelle nicht analysieren, ohne seine Bestandteile auch isoliert zu untersuchen.

Reduktionismus – ein Ansatz, bei dem komplexe Systeme in einfachere Komponenten zerlegt werden, die sich isoliert besser untersuchen lassen – ist eine sehr leistungsfähige und Erfolg versprechende Strategie, die in der Biologie und auch in anderen wissenschaftlichen Disziplinen vielfach eingesetzt wird. So konnten zum Beispiel die beiden Wissenschaftler James Watson und Francis Crick durch die Untersuchung der Molekülstruktur der DNA (des Erbmaterials), die sie aus Zellen extrahiert hatten, ableiten, wie und warum dieses Molekül als chemische Grundlage der Vererbung dient. Die zentrale Rolle der DNA in Zellen und vielzelligen Organismen wurde noch klarer, als man in der Lage war, die Wechselwirkung der DNA mit anderen Molekülen im Detail zu untersuchen. Es ist also die Aufgabe der Biologie, die Ergebnisse der reduktionistischen Ansätze in einem ganzheitlichen Modell zusammenzufassen und dabei die neu auftretenden, emergenten Eigenschaften zu berücksichtigen. Letztlich soll geklärt werden, wie die Teile von Zellen, Organismen und Artengemeinschaften bis hin zu noch höheren Hierarchieebenen wie Ökosystemen und Ökosystemkomplexen zusammenarbeiten. In dieser Hinsicht spielt heute der methodische Ansatz der **Systembiologie** eine immer wichtigere Rolle.

Emergente Eigenschaften

Wenn wir uns, ausgehend von der molekularen Ebene in *Abbildung 1.3*, in umgekehrter Richtung von einfacheren zu komplexeren Organisationsstufen bewegen, so können wir auf jeder einzelnen jeweils höheren Ebene neue qualitative Eigenschaften entdecken, die auf der vorangegangenen, niedrigeren Hierarchieebene noch nicht existierten. Diese neuen, sogenannten emergenten Eigenschaften (aus dem Lateinischen „*emergere*“ für „sich zeigen“, „auftauchen“) gehen auf Wechselwirkungen der Bestandteile und Strukturen innerhalb der jeweiligen Komplexitätsstufe zurück. Dabei lassen sich die emergenten Eigenschaften der betrachteten Organisationsstufe nicht offensichtlich auf die Eigenschaften der einzelnen Bestandteile zurückführen, die diese isoliert aufweisen. Stellt man zum Beispiel in einem Reagenzglas ein Gemisch aus Chlorophyll und all den anderen Molekülen her, die sich in einem Chloroplasten finden, so kommt es nicht zur Photosynthese. Diese kann nur dann ablaufen, wenn alle notwendigen Moleküle in einer bestimmten Art und Weise angeordnet sind, gerade so, wie es in einem intakten Chloroplasten der Fall ist. Auf einer weitaus höheren Ebene der biologischen Organisationshierarchie – der des Ökosystems – ist der Abbau komplexer organischer Verbindungen zu einfachen anorganischen chemischen Bestandteilen, zum Beispiel Ammonium oder Nitrat, essenziell für die Aufrechterhaltung des Nährstoffkreislaufs im Ökosystem. Dieser Prozess hängt von einem komplizierten Netzwerk von Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Bodenorganismen, organischer toter Substanz, Wasser und Sauerstoff ab.

Emergente Eigenschaften gibt es nicht nur in lebenden (biotischen) Systemen. Die Bedeutung der spezifischen Anordnung von Systemteilen lässt sich auch am Beispiel einer Kiste von Fahrradteilen im Vergleich zu einem funktionstüchtigen Fahrrad verdeutlichen. Und obgleich Graphit und Diamant aus reinem Kohlenstoff bestehen, haben sie sehr verschiedene Eigenschaften, da die Kohlenstoffatome in den beiden Mineralen unterschiedlich angeordnet sind. Im Vergleich zu den unbelebten (abiotischen) Systemen lässt die unübertroffene Komplexität und Mannigfaltigkeit biologischer Systeme emergente Eigenschaften aber als ein besonderes Charakteristikum des Lebendigen erscheinen, dessen Erforschung eine besondere Herausforderung für den Wissenschaftler darstellt.

Ein System ist einfach eine regelhafte Anordnung von Komponenten, die miteinander in Wechselwirkung (Interaktion) stehen und dadurch diesem System besondere Eigenschaften verleihen. Biologen können ein lebendes System auf jeder beliebigen Organisationsstufe untersuchen. Ein System kann eine einzelne Zelle eines Blattes sein, aber ebenso ein Frosch, ein Ameisenhaufen oder das Ökosystem einer Wüste. Um verstehen zu können, wie ein solches System funktioniert, reicht es nicht aus, eine Inventarliste seiner

Bestandteile zu erstellen, selbst dann nicht, wenn diese vollständig wäre. Im Licht dieser Erkenntnis fügen daher heute viele Wissenschaftler dem reduktionistischen Ansatz neue Untersuchungsstrategien hinzu, die auf die Erforschung ganzer Systeme abzielen. Diese sich verändernde Sichtweise entspricht einem Wechsel des Beobachtungsortes: der Wechsel vom Boden an einer Straßenecke in einen Hubschrauber, von dem aus zu erkennen ist, wie zu unterschiedlichen Tageszeiten Baustellen, Verkehrsunfälle und versagende Ampelanlagen den Verkehr in der ganzen Stadt beeinflussen. Gleichzeitig bemerkt man eine Verflachung der Perspektive bei der Analyse aus der Luft; der betrachtete Ausschnitt erscheint im Vergleich zur Bodenperspektive zweidimensional. Erst aus der Kombination beider Perspektiven ergibt sich ein vollständiges Bild.

Das Ziel der Systembiologie ist es, Modelle für das dynamische Verhalten biologischer Teilsysteme oder sogar ganzer biologischer Systeme zu entwerfen. Erfolgreiche Modelle versetzen Biologen in die Lage, vorherzusagen, wie die Änderung einer oder mehrerer Variablen andere Bestandteile des Systems sowie das ganze System beeinflussen wird. Der systemische Ansatz versetzt uns somit auch in die Lage, neue Fragen zu stellen. Wie wirkt sich ein den Blutdruck senkendes Medikament auf die Funktionen anderer Organe im Körper aus? Wie beeinflusst die Verbesserung der Wasserversorgung einer Pflanze die Speicherung von Nährstoffen, die für die menschliche Ernährung wichtig sind? Wie verändert ein allmähliches Ansteigen des Kohlendioxidgehaltes der Atmosphäre ganze Ökosysteme und vielleicht die gesamte Biosphäre? Das Ziel der Systembiologie ist die Beantwortung solcher Fragen.

Die Systembiologie ist für Untersuchungen auf allen Hierarchieebenen der Biologie von Bedeutung. Zu

Beginn des 20. Jahrhunderts begannen die Biologen, die sich damals mit tierphysiologischen Fragestellungen beschäftigten, Daten zu vernetzen, um Vorgänge besser verstehen zu können, die von mehreren Organen koordiniert werden, wie etwa die Regulation des Blutzuckergehaltes. In den 60er-Jahren desselben Jahrhunderts benutzten Ökosystemforscher erstmals mathematische Ansätze, um das Netzwerk der Wechselwirkungen zwischen Organismen und den abiotischen Komponenten eines Ökosystems quantitativ zu modellieren. Derartige Modelle haben sich für die Vorhersage der Reaktion eines Systems auf veränderte Parameter als sehr nützlich erwiesen. In jüngerer Zeit hat der systembiologische Ansatz auch die zelluläre und die molekulare Ebene erreicht. Wir werden darauf an späterer Stelle eingehen, wenn wir das Erbmaterial DNA vorstellen.

Struktur und Funktion

Ein weiteres wichtiges Kennzeichen der Biologie ist, dass es in biologischen Systemen immer um Strukturen und Funktionen geht, was auch aus *Abbildung 1.3* deutlich hervorgeht. Dieses Grundprinzip zeigt sich auf allen Organisationsebenen, von den Molekülen bis zu den Lebensgemeinschaften und Ökosystemen. In der *Abbildung 1.3* sehen wir als Beispiel für dieses Prinzip ein Blatt (anatomische Ebene): Seine dünne, flächige Struktur maximiert die Menge an eingestrahlt Sonnenlicht, das von den Chloroplasten in den Zellen eingefangen werden kann. Die Analyse einer biologischen Struktur gibt uns Hinweise darauf, wofür sie geeignet ist und in welchem Funktionszusammenhang sie steht. Umgekehrt erleichtern die Erkenntnisse über die biologische Funktion das Verständnis für die Strukturen. Auch im Tierreich gibt es zahlreiche Beispiele, die das Struktur-Funktions-Prinzip auf eindrucksvolle Weise illustrieren. Kolibris können ihre Flügel im Schultergelenk rotieren. Sie sind daher die einzigen Vögel, die auf der Stelle oder sogar rückwärts fliegen können (siehe untenstehende Abbildung). Kolibris nutzen den Schwebeflug und ihre fantastische Manövrierfähigkeit, um mit ihrem schlanken Schnabel Nahrung aus Blüten aufzunehmen. Besondere Körperanatomien oder Bauformen entstanden durch einen Prozess, den wir natürliche Selektion nennen und auf den wir in den nächsten Kapiteln eingehen werden.



► **Abbildung 1.3: Näher betrachtet**
Ebenen der biologischen Organisation

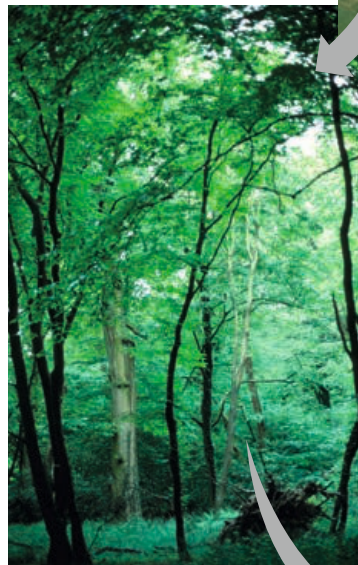
(a) Biosphäre



(b) Ökosystem. Hudelandschaftsmosaik „Borkener Paradies“, eines der eindrucksvollsten Naturschutzgebiete im Emsland bei Meppen mit alten Stieleichen-Wäldern (*Quercus robur*) und offenen Silbergras-Fluren (*Corynephorus canescens*).



Schwarzspecht
 (*Dryocopus martius*)



(c) **Lebensgemeinschaft (Biozönose)**. Hudewald mit dominierender Stieleiche (*Quercus robur*), außerdem mit Hainbuche (*Carpinus betulus*), Feldahorn (*Acer campestre*), Feldulme (*Ulmus minor*) und Schwarzerle (*Alnus glutinosa*); links: einige Beispiele dort vorkommender Tierarten.

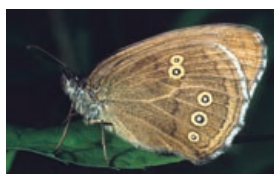


Hirschkäfer
 (*Lucanus cervus*)

(e) **Individuum**. Alte Hudeeiche mit Malen ehemaliger Eichelmast, Laubgewinnung und Weidenutzung (alte kallusförmige Verbissmarken).



Feuersalamander
 (*Salamandra salamandra*)



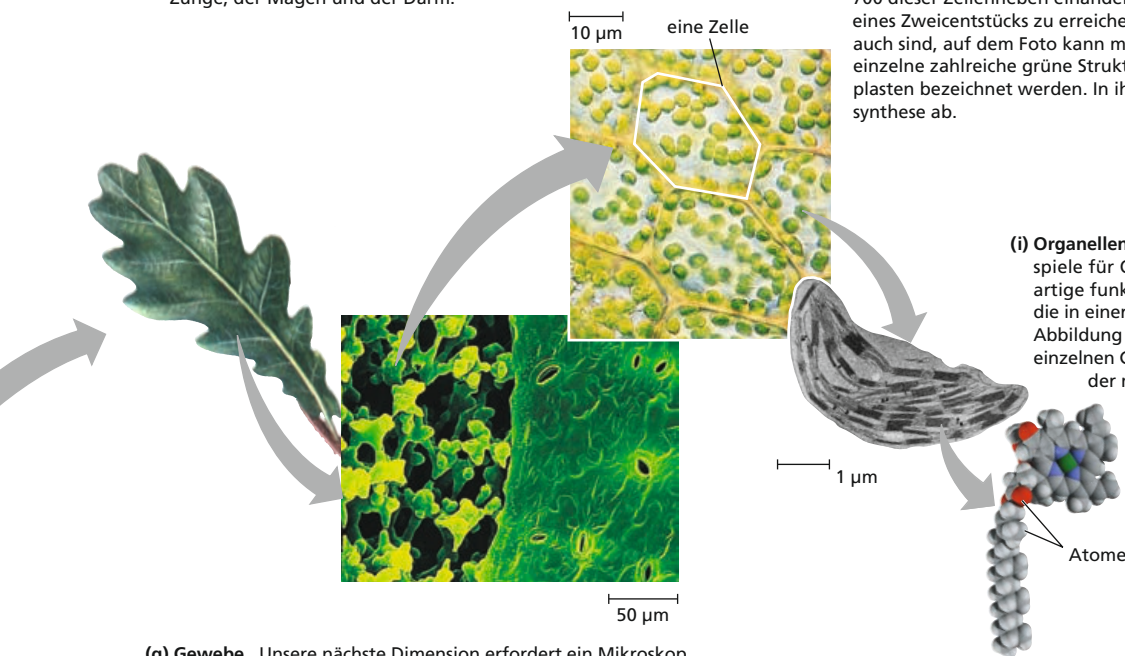
Brauner Waldvogel
 (*Aphantopus hyperantus*)



(d) **Population von Stieleichen**.

(f) Organe und Organsysteme. Die strukturelle Hierarchie des Lebens enthüllt sich weiter, wenn wir die Architektur komplex gebauter Organismen genauer untersuchen. Das Blatt einer Stieleiche ist ein Beispiel für ein Organ, das aus zwei oder mehreren unterschiedlichen Geweben (die wir auf der nächsten niedrigeren Hierarchieebene kennen lernen werden) besteht. Ein Organ hat eine bestimmte Funktion. Sprossachsen und Wurzeln sind weitere wichtige Organe höherer Pflanzen. Beispiele für Organe des Menschen sind das Gehirn, das Herz und die Nieren. Die Organe des Menschen, die von anderen höher entwickelten Tieren und von Höheren Pflanzen sind zu Organsystemen zusammengefasst. Jedes Organsystem stellt eine Gruppe von Organen dar, die eine spezifische Aufgabe zu erfüllen haben. So gehören beispielsweise zum menschlichen Verdauungssystem Organe wie die Zunge, der Magen und der Darm.

(h) Zellen. Die Zelle ist die bauliche und funktionelle Grundeinheit des Lebens. Einige Lebewesen, wie Amöben, Hefen und Bakterien, sind einzeller. Andere Organismen, wie die Höheren Pflanzen und die meisten Tiere, sind vielzellig. Statt alle Lebensfunktionen in einer einzigen Zelle ablaufen zu lassen, zeigt ein vielzelliges Lebewesen eine Arbeitsteilung zwischen unterschiedlich spezialisierten Zellen. Ein menschlicher Körper besteht aus etwa 100 Billionen mikroskopisch kleiner Zellen vieler unterschiedlicher Typen, wie etwa Muskel- und Nervenzellen, die zu verschiedenartigen, spezialisierten Geweben angeordnet sind. Beispielsweise besteht Muskelgewebe aus Bündeln von Muskelzellen. In dem abgebildeten Foto sehen Sie eine stärker vergrößerte Ansicht einiger Zellen aus einem Blattgewebe. Jede dieser Zellen ist nur ca. 25 Mikrometer (μm = tausendstel Millimeter) groß. Man müsste mehr als 700 dieser Zellen nebeneinanderlegen, um den Durchmesser eines Zweicentstücks zu erreichen. So klein wie diese Zellen auch sind, auf dem Foto kann man doch erkennen, dass jede einzelne zahlreiche grüne Strukturen enthält, die als Chloroplasten bezeichnet werden. In ihnen läuft die Photosynthese ab.



(i) Organellen. Chloroplasten sind Beispiele für Organellen, verschiedenartige funktionelle Kompartimente, die in einer Zelle vorliegen. In dieser Abbildung ist ein Schnitt durch einen einzelnen Chloroplasten zu erkennen, der mithilfe eines Elektronenmikroskops sichtbar gemacht wurde.

(g) Gewebe. Unsere nächste Dimension erfordert ein Mikroskop, um zum Beispiel die Gewebe eines Blattes erkennen zu können. Das hier gezeigte Blatt wurde unter einem bestimmten Winkel geschnitten. Das schwammartig erscheinende Gewebe im Blattinneren (linker Teil des Fotos) ist der Hauptort der Photosynthese – demjenigen Vorgang, durch den Lichtenergie in die chemische Energie von Zucker und anderen organischen Molekülen umgewandelt wird. Oben und unten wird das Blatt jeweils durch eine Schicht aus lückenlos miteinander verzahnten Zellen begrenzt, die als Epidermis bezeichnet wird und die „Haut“ an der Oberfläche des Blattes bildet (rechter Teil des Fotos). Die Öffnungen in der Epidermis erlauben den Einstrom von Kohlendioxid – dem Ausgangsstoff für die Zuckersynthese – damit dieses Gas in das photosynthetisch aktive Gewebe im Blattinneren gelangen kann. Bei dieser Vergrößerung können wir außerdem erkennen, dass jedes Gewebe aus Zellen aufgebaut ist.

(j) Moleküle. Unser letzter Maßstab in der Hierarchie führt uns tief in das Innere eines Chloroplasten und ermöglicht es uns, einen Blick auf die molekulare Ebene des Lebens zu werfen. Ein Molekül ist eine chemische Struktur, die aus zwei oder mehreren besonders kleinen chemischen Einheiten, den Atomen, zusammengesetzt ist. In dieser Computergrafik sind die Atome eines Chlorophyllmoleküls als Kugeln dargestellt. Chlorophyll ist der Farbstoff, der die Blätter grün erscheinen lässt. Als eines der wichtigsten Moleküle auf der Erde absorbiert das Chlorophyll Sonnenlicht für den ersten Schritt der Photosynthese. In jedem Chloroplasten liegen Millionen von Chlorophyllmolekülen und anderen Molekülen vor, wohlgeordnet zu einer Maschinerie, die Lichtenergie in chemische Energie umwandelt.

Zellen sind die grundlegenden Struktur- und Funktionseinheiten eines Lebewesens

In der strukturellen Hierarchie des Lebens nimmt die Zelle einen besonderen Platz ein, da sie die unterste Struktur- und Organisationsebene darstellt, die alle charakteristischen Eigenschaften des Lebens aufweist (► *Abbildung 1.4*). Eine Zelle ist die kleinste lebende Einheit, die wir kennen. Darüber hinaus hängen alle Lebensprozesse der Organismen von ihren Aktivitäten ab. Beispielsweise ist die Teilung von Zellen und die Bildung neuer Zellen die Grundlage jeglicher Fortpflanzung, und sie ist ebenso von entscheidender Bedeutung für Wachstum und Zellregeneration bei mehrzelligen Lebewesen (► *Abbildung 1.5*). So werden auch die Bewegungen ihrer Augen, während Sie diesen Text lesen, von der Aktivität von Nerven- und Muskelzellen gesteuert. Selbst ein weltumspannender Prozess wie der Kohlenstoff- und Sauerstoffkreislauf ist das kumulative Produkt der Tätigkeit zahlloser Zellen, einschließlich des Prozesses der Photosynthese, die in den Chloroplasten von Blattzellen abläuft. Das Verständnis der Struktur und Funktion der Zelle ist eines der Hauptanliegen der biologischen Forschung.

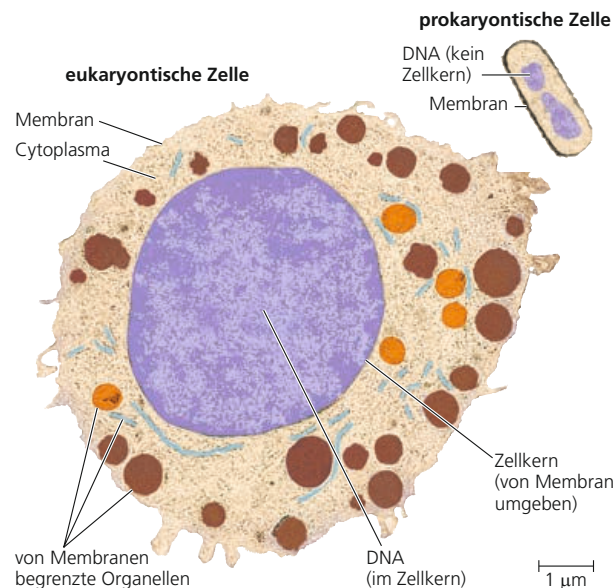


Abbildung 1.4: Gegenüberstellung einer eukaryontischen und einer prokaryontischen Zelle bezüglich Größe und Komplexität.

Alle Zellen besitzen eine Reihe gemeinsamer Merkmale. So ist jede Zelle von einer Membran umgeben, die den Stoffaustausch – aus der Umgebung in die Zelle und umgekehrt – kontrolliert. Jede Zelle enthält auch Desoxyribonucleinsäure (DNA) als Erbgut zur Speicherung der Erbinformationen. Grundsätzlich lassen sich zwei Zelltypen unterscheiden: prokaryontische und eukaryontische Zellen. Die Zellen jedes Lebewesens gehören einem dieser beiden Grundtypen an. Die Zellen der Bakterien und der Archaeen gehören zum prokaryontischen Typ. Alle anderen Organismengruppen – Pflanzen, Tiere und Pilze – setzen sich aus Zellen des eukaryontischen Typs zusammen.

Eine **eukaryontische Zelle** ist durch innere Membranen in verschiedene, als Organellen bezeichnete Reaktionsräume (Kompartimente) untergliedert. Beispiele für Organellen sehen Sie in *Abbildung 1.4* oder in Form der Chloroplasten in *Abbildung 1.3*. In vielen eukaryontischen Zellen ist der Zellkern das größte Organell. Er enthält die Hauptmasse der DNA der Zelle. Die anderen Organellen liegen im Cytoplasma; das ist der gesamte Bereich innerhalb der Außenmembran der Zelle mit Ausnahme des Zellkerns. Wie Sie ebenfalls der *Abbildung 1.4* entnehmen können, sind prokaryontische Zellen viel einfacher gebaut und im Allgemeinen auch deutlich kleiner als eukaryontische. In **prokaryontischen Zellen** ist die DNA nicht in einem von einer Membran umgebenen Zellkern vom Rest der Zelle abgetrennt. Die Prokaryonten besitzen auch keine anderen durch eine begrenzende Membran definierten Organellen, die für die Eukaryonten so charakteristisch sind. Unabhängig davon, ob ein Lebewesen prokaryontische oder eukaryontische Zellen besitzt, hängen seine Strukturen und Funktionen in jedem Fall von Zellen als Grundbausteinen und Basiseinheiten ab.

1.1.2 Die Kontinuität des Lebens beruht auf vererbbarer Information in Form von DNA

INFORMATION In der sich teilenden Zelle von *Abbildung 1.5* erkennen Sie Strukturen, die als Chromosomen bezeichnet werden und die hier mit einem blau leuchtenden Farbstoff angefärbt wurden. Die Chromosomen enthalten fast das gesamte Erbgut der Zelle – ihre DNA (Desoxyribonucleinsäure, engl. *deoxyribonucleic acid*). Die DNA ist die Substanz, aus der Gene (Erbfaktoren) bestehen, welche die Einheiten der Vererbung von Eltern auf ihre Nachkommen darstellen.

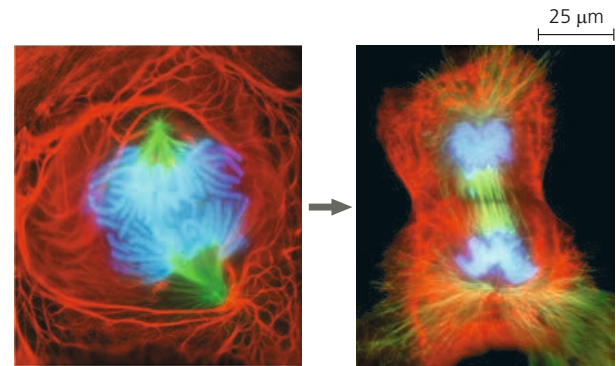


Abbildung 1.5: Eine Lungenzelle eines Molches teilt sich in zwei kleinere Zellen, die heranwachsen und sich später erneut teilen.

DNA, das genetische Material

Jedes Chromosom enthält ein einziges, durchgehendes, sehr langes DNA-Molekül, auf dessen gesamter Länge Hunderte oder sogar Tausende von Genen aufgereiht sind. Die DNA des Chromosoms, das außerdem noch zahlreiche Proteinmoleküle enthält, wird

repliziert (verdoppelt), wenn eine Zelle sich zu teilen beginnt. An jede der beiden sich bildenden Tochterzellen wird ein vollständiger Satz von Genen vererbt.

Ein jeder von uns hat sein Leben als befruchtete Eizelle begonnen, deren DNA wir von unseren Eltern vererbt bekamen. Durch die Replikation der DNA in jeder Zellteilungsrunde sind Billionen von Kopien entstanden, so dass jede unserer Körperzellen eine Kopie besitzt. In jeder einzelnen dieser Zellen (mit wenigen Ausnahmen) liegt die Information zum Aufbau aller Bestandteile der Zelle in Form der entlang der DNA aneinandergereihten Gene codiert vor. Auf diese Weise steuert die DNA den Bau- und Betriebsstoffwechsel des gesamten Organismus und dient als zentraler Datenspeicher (► *Abbildung 1.6*).

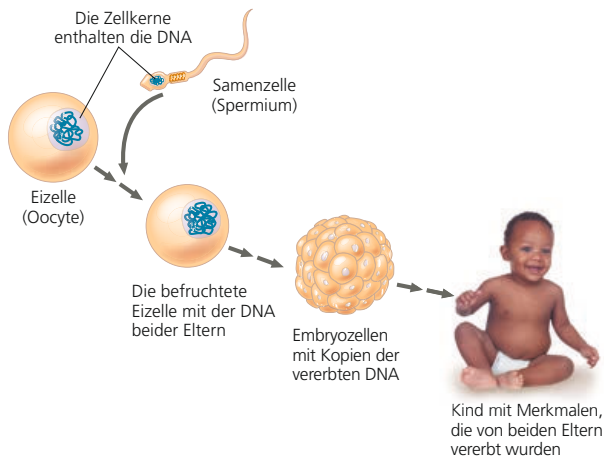
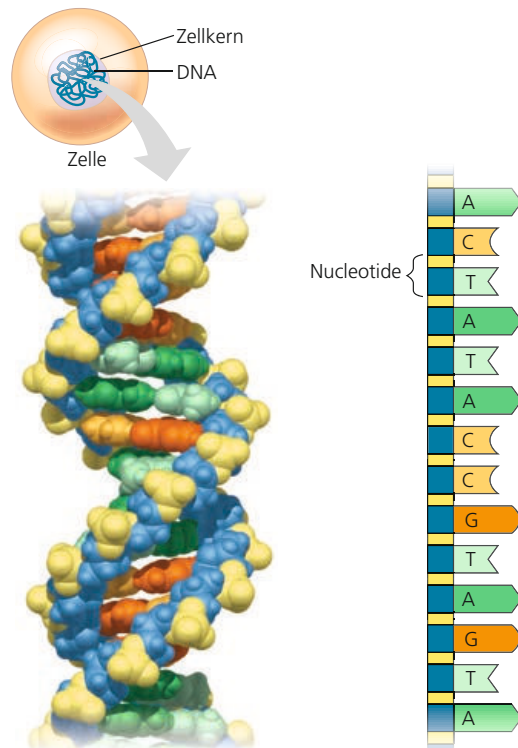


Abbildung 1.6: Die DNA steuert die Entwicklung eines Lebewesens.

Der molekulare Aufbau der DNA erklärt ihre Fähigkeit zur Informationsspeicherung. Jedes DNA-Molekül besteht aus zwei langen Molekülketten, die zu einer umeinander gewundenen Doppelspirale (Doppelhelix) angeordnet sind. Jedes Glied der Molekülketten rekrutiert sich aus einer Auswahl von nur vier verschiedenen Grundbausteinen, die als Nucleotide bezeichnet und mit A, T, C und G abgekürzt werden (► *Abbildung 1.7*). Die Art und Weise, wie in der DNA Informationen codiert sind, kann in unserer Sprache damit verglichen werden, wie die Buchstaben des Alphabets zu Buchstabenfolgen aneinandergereiht werden, die dann eine bestimmte Bedeutung erlangen (Wörter, Sätze ...). Die Wörter *Blau* und *Laub* haben eine unterschiedliche Bedeutung, obgleich sie dieselben Buchstaben in gleicher Anzahl enthalten. Bibliotheken beherbergen Tausende von Büchern mit Informationen, die aus der variierenden, aber sinnvoll aneinandergereihten Folge (Sequenz) von Buchstaben, Wörtern, Sätzen, Absätzen und Kapiteln bestehen. In Analogie dazu kann man sich die Nucleotide der DNA als das Alphabet der biologischen Vererbung vorstellen. Eine bestimmte Reihenfolge der vier chemischen Buchstaben codiert einen bestimmten Informationsgehalt der Gene, die im Regelfall Hunderte oder gar Tausende von Nucleotiden umfassen. Ein bestimmtes Gen

in einer Bakterienzelle kann bedeuten: „*Stelle eine bestimmte Komponente der Zellmembran her*“; ein anderes Gen, etwa des Menschen, hingegen: „*Stelle ein bestimmtes Wachstumshormon her*“.



(a) DNA-Doppelhelix. Dieses Modell zeigt alle Atome eines Abschnitts eines DNA-Moleküls. In den doppelsträngigen DNA-Molekülen bilden deren Bausteine, die Nucleotide, lange Ketten, die zu einer doppelhelikalen räumlichen Gestalt ineinander verwunden sind.

(b) Einzelner DNA-Strang. Diese abstrakten Formen und Buchstaben sind einfache Symbole für die Nucleotide eines Stranges eines DNA-Moleküls. Die Erbinformation ist in spezifischen Sequenzen der vier Typen von Nucleotiden codiert. (Deren Namen werden hier mit A, T, C und G abgekürzt.)

Abbildung 1.7: DNA – das Erbmateriale.

Die Gene in den Zellen geben präzise „Anweisungen“ für die Herstellung großer Moleküle, bei denen es sich meist um Proteine (Eiweißstoffe) handelt. Proteine des Menschen sind etwa an der Muskelkontraktion beteiligt oder gehören zu den als Antikörper bezeichneten Abwehrproteinen. Eine für alle Zellen entscheidende Gruppe von Proteinen sind Enzyme, die als Katalysatoren chemischer Reaktionen dienen. Enzyme beschleunigen mit hoher Präzision jeweils ganz bestimmte chemische Prozesse. Die DNA ist der Bauplan, die Proteine sind die Werkzeuge und vielfach auch wichtige Bausteine, durch die sich die Zellen strukturieren und ihre Funktionsfähigkeit erlangen.

Die Gene auf der DNA sind indirekt für die Proteinproduktion verantwortlich. Dabei kommen mit der DNA eng verwandte Moleküle zum Einsatz – die Ribonukleinsäuren (RNA, engl. *ribonucleic acid*). Sie stellen Zwischenstufen bei der Informationsverarbeitung durch die Zelle dar (► *Abbildung 1.8*).



(a) Mithilfe der Linse können unsere Augen Licht bündeln und Objekte scharf darstellen. Die Linsenzellen sind dicht mit einem transparenten Protein gefüllt, dem Crystallin.

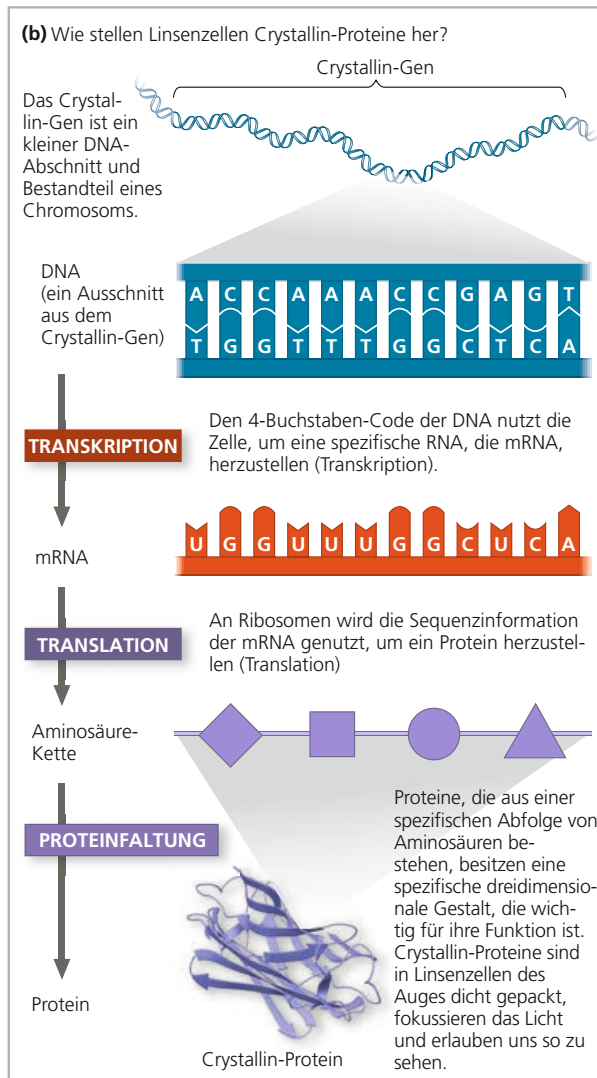
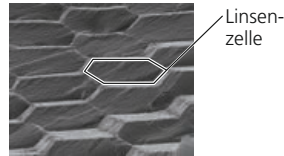


Abbildung 1.8: Genexpression: Die Information eines Gens wird von der Zelle letztlich in funktionsfähige Proteine umgesetzt.

Die Sequenz der Nucleotide in einem Gen wird in eine RNA umgeschrieben (transkribiert). Das Transkript, die mRNA (Boten-RNA, *messenger-RNA*), wird dann in ein Protein übersetzt (translatiert), das jeweils eine charakteristische Form und Funktion aufweist. Bei der Trans-

lation, die man sich als Übersetzung der „genetischen Sprache“ der Nucleinsäuren in die „biochemische Sprache“ der Proteine vorstellen kann, bedienen sich alle Lebewesen im Wesentlichen desselben genetischen Codes, also desselben Übersetzungsschlüssels. Eine bestimmte Nucleotidsequenz eines Organismus hat bei einem ganz anderen Organismus dieselbe Bedeutung. Die Unterschiede zwischen den Organismen spiegeln somit Unterschiede in den Nucleotidabfolgen ihres Erbguts wider.

Aber nicht alle Ribonucleinsäuren einer Zelle werden direkt für die Proteinsynthese genutzt. Schon seit Jahrzehnten ist bekannt, dass bestimmte Typen von RNA (rRNAs) am Aufbau von Ribosomen beteiligt sind, also jener Zellorganellen, die für die Übersetzung von mRNAs in Proteine benötigt werden. Andere RNA-Typen sind an der Translation am Ribosom beteiligt, die sogenannten Transfer-RNAs (tRNAs). Seit einigen Jahren weiß man, dass bestimmte RNA-Typen in der Zelle auch eine andere wichtige Bedeutung haben. Hierzu gehört zum Beispiel die Regulation der Funktion der mRNAs von proteincodierenden Genen. All diese RNA-Typen werden durch Gene codiert, und auch ihre Produktion hängt von der Genexpression ab. Indem die DNA für Proteine und RNAs codiert und vor jeder Zellteilung repliziert wird, sichert sie die exakte Weitergabe der Erbinformation von einer Generation zur nächsten.

Genomik: Hochdurchsatz-Analyse von DNA-Sequenzen

Die gesamte „Bibliothek“ des Erbmaterials eines Organismus bezeichnet man als sein **Genom**. Eine normale menschliche Zelle enthält zwei sehr ähnliche Chromosomensätze von gleicher Größe, die aus jeweils ca. drei Milliarden Nucleotidpaaren zusammengesetzt sind (insgesamt also DNA aus etwa sechs Milliarden Basenpaaren pro Zelle). Würde diese Erbinformation mit den gängigen Ein-Buchstaben-Abkürzungen für die Nucleotide in der gleichen Schriftgröße niedergeschrieben werden wie der Text dieses Buches, würden die drei Milliarden Buchstaben rund 600 Bände füllen! – In dieser „Genom-Bibliothek“ aus Nucleotidsequenzen ist die Information für geschätzte 25.000 Proteine enthalten (die tatsächliche Zahl unterschiedlicher Proteine erhöht sich noch erheblich durch mögliche Splice-Varianten auf Ebene der mRNAs und sekundäre Modifikationen) sowie für eine noch unbekannte Zahl von RNA-Molekülen.

Durch enorme Fortschritte bei Sequenzieretechniken (siehe *Kapitel 20*) ist die Gesamtsequenz der Nucleotide im menschlichen Genom heute ebenso entschlüsselt wie die vollständigen Genomsequenzen zahlreicher Bakterien, Archaeen, Pilz-, Pflanzen- und Tierarten. Um der Flut von Daten aus den zahlreichen Genomsequenzierungsprojekten und dem immer weiter anwachsenden Katalog bekannter Proteine und Proteinfunktionen einen Sinn zu entlocken, verwenden Wissenschaftler zunehmend systemische Ansätze auf den Ebenen der Moleküle und der Zellen. Statt einzelne Gene zu untersuchen, analysieren Forscher hierbei Gengruppen oder



ganze Genome einer oder mehrerer Arten – ein Ansatz, der als „Genomik“ bezeichnet wird. In einem ganz ähnlichen Sinne wird der Begriff „Proteomik“ für die Analyse von Proteingruppen bis zur Gesamtheit aller Proteine einer Zelle (dem sogenannten Proteom) und ihrer Eigenschaften, sowie „Metabolomik“ für alle physiologischen Metabolite, verwendet.

Drei entscheidende methodische Fortschritte machten die Genom- und Proteom-Analysen erst möglich. Einer davon war die Entwicklung von Methoden mit hohem Durchsatz (der sogenannten „High-throughput“-Technologie), die die Analyse vieler biologischer Proben beziehungsweise verschiedener Parameter gleichzeitig in einer biologischen Probe erlauben. Der zweite Durchbruch war die Entwicklung einer neuen Disziplin, der **Bioinformatik**. Dabei werden Hochleistungsrechner eingesetzt, um die riesigen Datenmengen zu speichern, zu ordnen, zu verwalten und schließlich zu analysieren. Der dritte Durchbruch bestand in der Bildung interdisziplinärer Forschergruppen, in denen unterschiedlichste Spezialisten zusammenarbeiten. Solchen Gruppen gehören neben Biologen oft auch Mathematiker, Informatiker, Chemiker, Physiker, Ingenieure und Vertreter anderer Disziplinen an. Das Ziel dieser Forschungsverbände besteht letztlich darin, ein Verständnis dafür zu entwickeln, wie die Funktionen der von der DNA codierten Proteine und nicht-codierenden RNAs in Zellen und Organismen koordiniert werden.

1.1.3 Leben erfordert die Übertragung und Umwandlung von Energie und Materie

ENERGIE UND MATERIE Bewegung, Wachstum, Fortpflanzung und andere Lebensvorgänge erfordern Energie. Der Austausch von Energie zwischen einem Orga-

nismus und seiner Umwelt geht oftmals mit der Umwandlung einer Energieform in eine andere einher. So absorbieren die Blätter eines Baums Licht (Strahlungsenergie) und wandeln die Sonnenenergie während der Photosynthese in chemische Energie um, die wiederum in Form von Zuckermolekülen gespeichert werden kann. Die gespeicherte chemische Energie wird dann von Pflanzen und anderen photosynthetisch aktiven Organismen, den Produzenten, an die Verbraucher weitergegeben. Als Verbraucher werden diejenigen Organismen bezeichnet, die sich von Produzenten oder anderen Verbrauchern ernähren, beispielsweise die Tiere.

Wenn z.B. die Muskelzellen eines Tieres Zuckermoleküle als Treibstoff für ihre Fortbewegung einsetzen, wird die gespeicherte chemische Energie in kinetische Energie (Bewegungsenergie) umgewandelt. Bei allen Energieumwandlungen wird auch immer ein Teil in Wärmeenergie überführt, von der wiederum ein Teil an die Umgebung abgegeben wird. Im Gegensatz zu den chemischen Bausteinen, die in einem Ökosystem einem Kreislauf unterliegen, fließt Energie durch ein Ökosystem hindurch. Dabei strömt sie für gewöhnlich als Strahlungsenergie ein (Licht) und verlässt es in Form von Wärmeenergie (► *Abbildung 1.9*). Chemische Bausteine werden dagegen innerhalb eines Ökosystems wieder nutzbar gemacht. Beispielsweise dienen Moleküle, die von der Pflanze aus der Luft oder dem Erdboden aufgenommen werden, zunächst als Baumaterial, werden dann aber an das Tier, welches diese Pflanze frisst, weitergegeben. Letztlich gelangen diese Moleküle (oder deren Grundbausteine) dank der Aktivität von sogenannten Kompostierern (Bakterien und Pilze, die sich von Abfallprodukten, Blattresten oder toten Tierkörpern ernähren) wieder in die Umwelt und können dann erneut von Pflanzen aufgenommen werden.

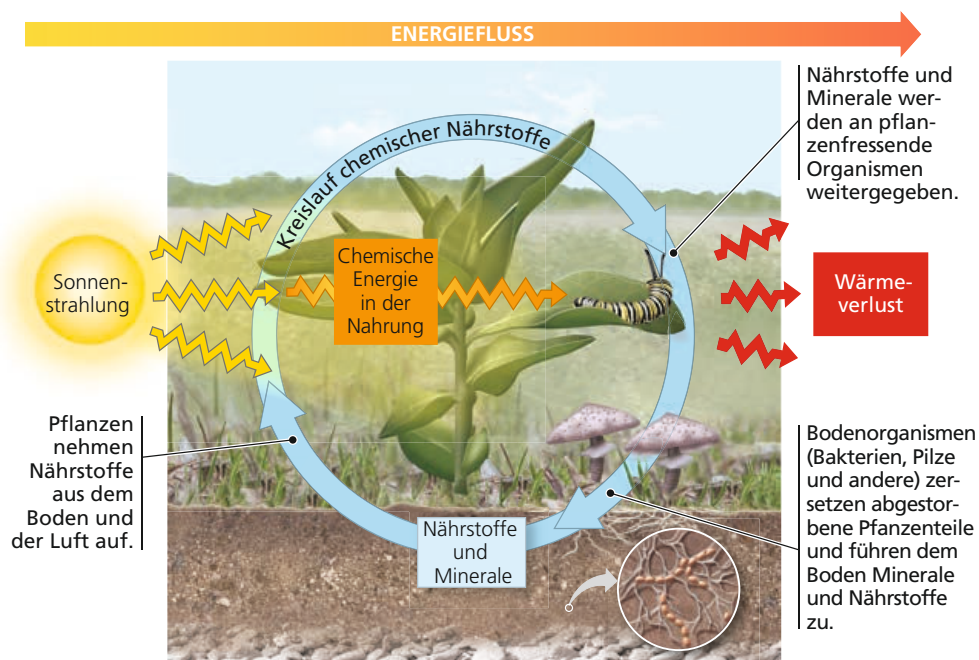


Abbildung 1.9:
Nährstoffkreisläufe und Energiefluss.

1.1.4 Vom Ökosystem zum Molekül – Wechselwirkungen sind wichtig in biologischen Systemen

WECHSELWIRKUNGEN (INTERAKTIONEN) Auf jeder Ebene der biologischen Hierarchie sorgen Wechselwirkungen zwischen den Systemkomponenten für eine reibungslose Integration aller Bestandteile, so dass das System als ein Ganzes funktioniert. Dies gilt gleichermaßen für Moleküle in einer Zelle, aber auch für die Pflanzen, Tiere und abiotischen Faktoren in einem komplexen Ökosystem.

Moleküle: Wechselwirkungen im Organismus

Die Wechselwirkungen zwischen Organen, Geweben, Zellen und Molekülen sind für alle Körperfunktionen lebensnotwendig. Sehen wir uns einmal die Regulation der Zuckerkonzentration im Blut an: Unmittelbar nach einer Mahlzeit steigt die Glucosekonzentration im Blut an (► *Abbildung 1.10*). Eine Erhöhung des Glucosespiegels veranlasst die Bauchspeicheldrüse dazu, Insulin zu produzieren und ins Blut abzugeben. Wenn das Insulin Leber- oder Muskelzellen erreicht, fördert es dort die Speicherung von Glucose in Form von Glykogen (ein stark verzweigtes Polysaccharid, das als Energiespeicher dient). Durch den Einbau in Glykogen wird die Konzentration freier Glucose im Blut wiederum auf ein physiologisch gesundes Maß gesenkt und die Bauchspeicheldrüse wird nicht länger zur Produktion von Insulin angeregt. Unsere Muskelzellen verbrauchen im Übrigen auch erhebliche Mengen an Glucose bei körperlicher Anstrengung und sportlichen Aktivitäten.

Bei den meisten biochemischen Abläufen in einer Zelle wirken als Enzyme bezeichnete Proteine als Katalysatoren und beschleunigen chemische Reaktionen. Enzyme wirken beispielsweise auch beim Abbau von Zuckermolekülen sowie bei ihrer Einlagerung als Speicherstoffe. Jedes Enzym katalysiert nur eine bestimmte chemische Reaktion. Allerdings laufen solche Reaktionen oft in aufeinanderfolgenden Schritten ab, so dass man von Stoffwechselwegen spricht. Jeder

Umwandlungsschritt wird in der Regel durch ein eigenes Enzym katalysiert. Wie koordiniert nun die Zelle all die verschiedenen chemischen Reaktionen und Stoffwechselwege? – In unserem Beispiel des Zuckerstoffwechsels würde die Frage also etwa lauten: Wie passt die Zelle die Bereitstellung der Glucose an ihren Energiebedarf an? Oder: Wie werden die gegenläufigen Reaktionen der Stoffwechselwege für den Zuckerabbau und die Zuckerspeicherung geregelt? Die Antwort liegt in der Möglichkeit zur Selbstkontrolle vieler biologischer Abläufe durch eine sogenannte Rückkopplung, einen auch in der Technik bekannten Mechanismus.

Bei Rückkopplungs-Mechanismen steuert im Allgemeinen das Endprodukt eines Stoffwechsel- oder Signalweges dessen Aktivität. In biologischen Systemen ist die **negative Rückkopplung** die häufigste Form der Regulation. Dabei verlangsamt oder hemmt ein Zuviel eines bestimmten Produktes seine eigene weitere Synthese und hält damit die Menge der vorhandenen Substanz in einem Gleichgewicht. So führt beispielsweise der Zuckerabbau in einer Zelle zur Bildung von ATP (Adenosintri-phosphat), dem wichtigsten Molekül der Energiespeicherung aller Lebewesen. Kommt es zu einem momentanen Energieüberschuss, so hemmt das ATP ein Enzym, das am Anfang des Weges zum Zuckerabbau steht.

Einige biologische Prozesse werden auch durch eine **positive Rückkopplung** gesteuert. Hierbei kommt es zu einer Anhäufung des Endproduktes bis zu einem bestimmten Grenzwert, was erst dann eine Reaktion auslöst. Die Blutgerinnung nach einer Verletzung ist ein Beispiel für eine solche positive Rückkopplung: Kommt es durch eine Verletzung zu einer Beschädigung eines Blutgefäßes, so lagern sich zunächst Blutplättchen (Thrombocyten) an der verletzten Stelle an. Die Blutplättchen setzen dann Stoffe frei, die weitere Thrombocyten anlocken, es kommt also zu einer positiven Rückkopplung. Letztlich gibt die Anhäufung der Thrombocyten das Signal für die komplexen Vorgänge der Blutgerinnung, wodurch die Wunde schließlich mit einem Blutpfropf verschlossen wird.

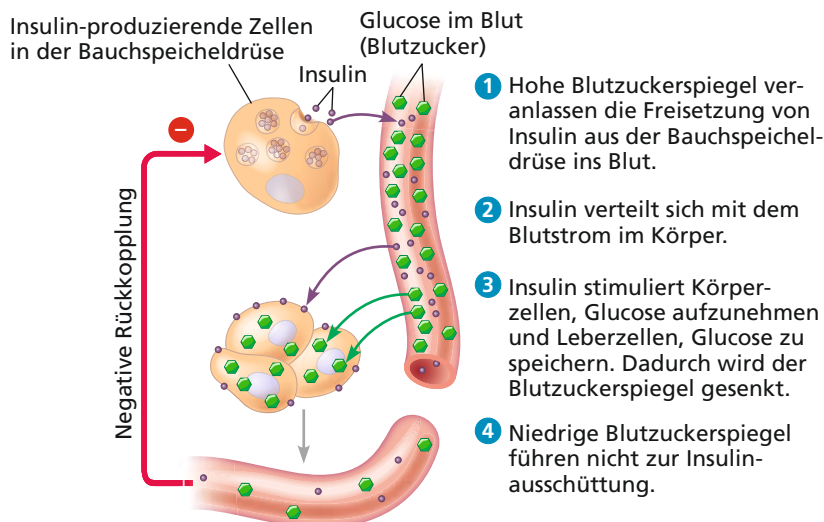


Abbildung 1.10: Regulation durch Rückkopplung. Im menschlichen Körper wird die Menge an freier Glucose, dem zentralen Energieträger in tierischen Organismen, streng reguliert. Die Abbildung illustriert die negative Rückkopplung: Die Antwort (Zellen nehmen Glucose auf) senkt die Konzentration an freier Glucose im Blut und senkt so die Bildung des Auslösers (Stimulus), das heißt die Insulinproduktion aufgrund hoher Glucosekonzentration.

Die Regulation durch Rückkopplung ist ein in der Biologie immer wiederkehrendes Prinzip, das sich auf allen hierarchischen Ebenen findet – von den Molekülen in einer Zelle über Ökosysteme bis hin zur gesamten Biosphäre. Diese Art der Regulation ist ein Beispiel für die Integrationsleistungen, die zu den oben diskutierten emergenten Eigenschaften führen können, durch die belebte Systeme in ihrer Gesamtheit weitaus mehr sind als die Summe ihrer Teile.

Ökosysteme: Wechselwirkungen zwischen Organismen und ihrer Umgebung

In einem Ökosystem steht jeder einzelne Organismus mit vielen anderen in Wechselwirkung. Eine Schirmakazie in der afrikanischen Savanne steht über ihre Wurzeln mit den Mikroorganismen im Boden, mit Insekten, die auf ihren Zweigen leben, und mit den Tieren, die ihre Blätter und Früchte fressen, in Wechselwirkung (► *Abbildung 1.11*). Ein weiteres Beispiel ist die Wechselbeziehung zwischen einer Meeresschildkröte und ihren „Putzerfischen“, die ständig um sie herum schwimmen. Die Fische ernähren sich von den Parasiten, die auf dem Panzer und der Haut der Schildkröte leben. Die Schildkröte profitiert wiederum von ihrer Beziehung mit den Fischen, indem sie von den lästigen Parasiten befreit wird. Den „Putzerfischen“ steht damit eine sichere Nahrungsquelle zur Verfügung und sie sind vor Fressfeinden geschützt, weil sie in der Nähe der Schildkröte leben. Wechselbeziehungen müssen nicht immer von beiderseitigem Vorteil sein, zum Beispiel, wenn ein Löwe ein Zebra tötet und frisst. In anderen Fällen ist die Wechselbeziehung zum Nachteil beider Spezies, etwa, wenn zwei Pflanzen um einen seltenen Nährstoff im Boden konkurrieren. Durch alle diese Variationen von Wechselbeziehungen zwischen Organismen wird letztendlich ein bestehendes Ökosystem aufrechterhalten.

Organismen stehen aber auch mit ihrer unbelebten Umwelt in Wechselwirkung. So absorbieren die Blätter eines Baums Sonnenlicht, nehmen Kohlendioxid aus der Luft auf und geben Sauerstoff in die Atmosphäre ab (siehe *Abbildung 1.11*).

Jeder lebende Organismus beeinflusst auch seine Umwelt. So nehmen die Wurzeln einer Pflanze nicht nur Wasser und Minerale aus dem Boden auf, sondern sie lockern auch den Boden oder bringen durch ihr Wachstum Gestein zum Bersten. Daher leistet jede Pflanze auch einen eigenen kleinen Beitrag zur Bodenbeschaffenheit. Dies kann enorme Auswirkungen haben. So wurde beispielsweise der gesamte Sauerstoff in unserer Erdatmosphäre durch photosynthetische Bakterien und Pflanzen produziert.

Wie alle Organismen tauschen auch wir Menschen uns mit unserer Umwelt aus. Diese Wechselwirkungen haben manchmal schwerwiegende Folgen: Beispielsweise hat der Mensch in den letzten 150 Jahren enorme Mengen an fossilen Energieträgern wie Kohle, Öl und Gas verbrannt. Das freigesetzte Kohlendioxid (CO_2), Methan und andere Gase gelangen in die Atmosphäre und führen zu einer globalen Erderwärmung. Wissenschaftler berechneten, dass sich die Durchschnittstemperatur unseres Planeten durch menschliche Aktivitäten seit 1900 um etwa 1°C erhöht hat. Angesichts der Mengen, mit denen derzeit CO_2 und andere Gase durch menschliche Aktivitäten in die Atmosphäre gelangen, sagen globale Modelle einen zusätzlichen Anstieg um mindestens weitere 3°C bis zum Ende dieses Jahrhunderts vorher.

Die anhaltende globale Erwärmung ist ein wesentlicher Aspekt des durch den Menschen verursachten **Klimawandels**. Aber nicht nur die Temperaturen verändern sich, auch Starkregenereignisse und andere Wetterextreme wie Stürme und Dürren treten immer häufiger auf. Der Klimawandel beeinflusst bereits die

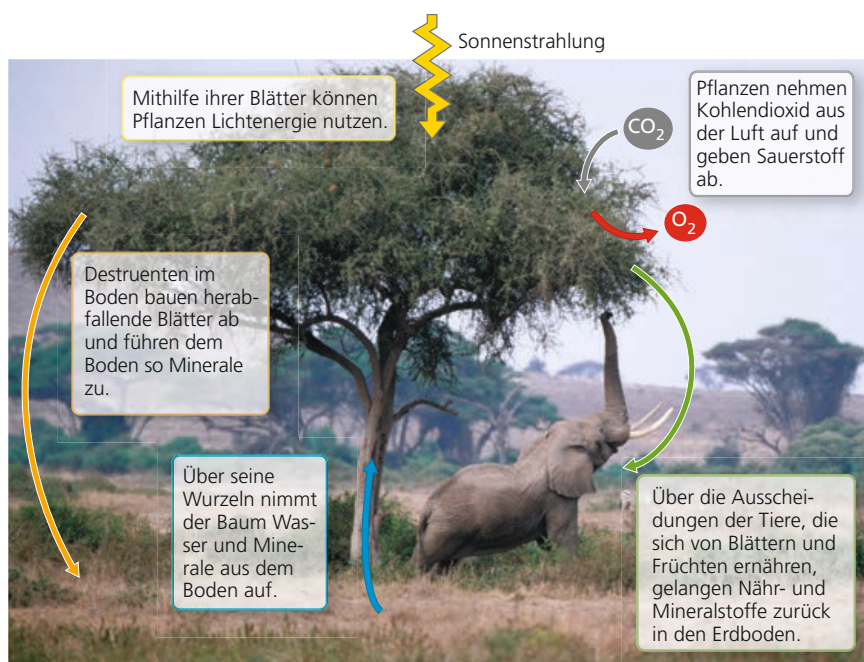


Abbildung 1.11: Wechselbeziehungen einer afrikanischen Schirmakazie mit anderen Organismen und ihrer Umgebung.

Lebensbedingungen zahlreicher Pflanzen und Tiere auf der ganzen Welt. Zum Beispiel verlieren Eisbären durch das Schmelzen des Polareises Teile ihrer Jagdgründe, dies führt zu einer Nahrungsverknappung und einer erhöhten Sterblichkeitsrate. Durch den Klimawandel sind viele Pflanzen- und Tierarten gezwungen, ihren Standorten aufzugeben, um sich an geeigneteren Standorte anzusiedeln – für einige Arten gibt es allerdings keine geeigneten Lebensräume, in die sie ausweichen oder schnell genug einwandern können. Infolgedessen schrumpfen die Bestände vieler Arten dramatisch und einige Arten sterben sogar ganz aus.

Wenn eine Art ausstirbt, bedeutet dies, dass sie unwiederbringlich verloren geht. Ein Prozess, der nicht umkehrbar ist. Wie wir in *Kapitel 55* ausführlicher besprechen werden, können die Folgen solch dramatischer Änderungen für den Menschen und für andere Organismen tief greifend sein.

Nachdem wir nun vier der wichtigsten Themen (Organisation, Information, Energie und Materie, Wechselwirkungen) betrachtet haben, wollen wir uns noch der Evolution zuwenden. Unter Biologen herrscht Einigkeit darüber, dass Evolution das Kernthema der Biologie ist. Wir besprechen dieses Thema im nächsten Abschnitt ausführlich.



Abbildung 1.12: Vom Klimawandel bedroht. In einer zunehmend wärmer werdenden Umgebung verbringen Eidechsen der Gattung *Sceloporus* zum Schutz gegen die Hitze mehr Zeit in ihren Unterschlupfen. Dadurch verkürzt sich aber die für die Nahrungssuche verfügbare Zeit im Freien. Die Tiere nehmen weniger Nahrung auf und pflanzen sich seltener fort. Stichproben zeigen, dass in Mexiko seit 1975 etwa ein Zehntel der 200 bekannten Vertreter dieser Echsenart verschwunden sind. Weitere Beispiele für den Klimawandel diskutieren wir in *Kapitel 55*.

► Wiederholungsfragen 1.1

1. Schreiben Sie für jede der in *Abbildung 1.3* dargestellten biologischen Ebenen einen Satz nieder, der die nächstniedrigere Ebene mit einschließt. Ein Beispiel: „Eine Biozönose besteht aus Populationen verschiedener Pflanzen- und Tierarten, die ein bestimmtes Gebiet besiedeln.“
2. Welche biologischen Prinzipien werden durch (a) die spitzen Stacheln des Stachelschweins, (b) die Entwicklung eines vielzelligen Organismus aus einer einzelnen befruchteten Eizelle und (c) den Verbrauch von Zucker für den Flug des Kolibris exemplarisch angesprochen?
3. **WAS WÄRE, WENN?** Nennen Sie für jedes der in diesem Kapitel vorgestellten biologischen Prinzipien ein Beispiel, das hier im Buch nicht erwähnt worden ist.

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Einheitlichkeit und Vielfalt der Organismen sind das Ergebnis der Evolution

1.2

EVOLUTION Die Evolution ist das zentrale Thema der Biologie – oder, wie es Theodosius Dobzhansky (1900–1975), einer der Gründerväter der modernen Evolutionstheorie, formuliert hat: „*Nichts in der Biologie macht Sinn, wenn man es nicht im Lichte der Evolution betrachtet.*“

Das Leben auf der Erde hat eine mehrere Milliarden Jahre umfassende Evolution durchlaufen, die eine gewaltige Vielfalt ausgestorbener und heute lebender Organismen hervorgebracht hat. Neben der überwältigenden Mannigfaltigkeit finden wir aber auch zahlreiche gemeinsame Merkmale, die immer wieder auftreten. Obgleich der Salamander, das Rotkehlchen, die Zauneidechse und der Igel sehr verschieden aussehen, ähneln sich ihre Skelette in ihrer Architektur.

Die wissenschaftliche Erklärung für diese Gemeinsamkeiten, aber auch für die Vielfalt der an ihre Umwelt angepassten Organismen, liefert die Evolution. Sie beruht auf der Vorstellung, dass die heute auf der Erde lebenden Organismen auf gemeinsame Vorfahren zurückgehen. Anders ausgedrückt, können wir die zwei verschiedenen Organismen gemeinsamen Merkmale nur dadurch erklären, dass beide von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen. Umgekehrt lassen sich die erkennbaren Unterschiede zwischen den beiden Organismen auf erbliche Veränderungen (Mutationen) zurückführen, die in der gemeinsamen Ahnenreihe auftraten. Viele Befunde, zu

denen vergleichende Beobachtungen und experimentelle Ergebnisse zählen, stützen die Evolutionstheorie und die ihr zugrunde liegenden Mechanismen. Wir werden später in diesem Kapitel zur Evolution zurückkehren, nachdem wir die anderen Prinzipien besprochen und uns ein vollständigeres Bild vom breiten Spektrum der Biologie gemacht haben.

1.2.1 Die Eingruppierung von Arten in das hierarchische biologische System

Biologische Diversität ist eines der kennzeichnenden Merkmale des Lebens und der Lebewesen. Bis heute haben Biologen ungefähr 1,8 Millionen Arten von Organismen beschrieben, mit Namen belegt und systematisch eingeordnet. Diese unvorstellbare Vielfalt umfasst momentan mindestens 6300 Arten von Prokaryonten (zumeist mikroskopisch kleine Einzeller, die keinen Zellkern besitzen), rund 100.000 Arten von Pilzen, etwa 290.000 Arten von Pflanzen und weit über eine Million Tierarten. Unter diesen finden sich etwa 52.000 Arten von Wirbeltieren (Vertebraten) und eine Million Insektenarten, die damit mehr als die Hälfte aller bekannten Arten ausmachen. Dazu kommen Zehntausende Arten anderer wirbelloser Tiere und viele weitere Arten, die jedes Jahr neu entdeckt und beschrieben werden. Schätzungen zur Gesamtzahl der Organismenarten auf der Erde schwanken zwischen 10 und über 100 Millionen. Was auch immer die tatsächliche Artenzahl ist, die enorme Vielfalt der verschiedenen Organismen verleiht der Biologie einen sehr weiten Horizont. Die Biologen sehen sich mit ihren Bestrebungen, diese Vielfalt zu erfassen und zu verstehen, einer großen Herausforderung gegenüber.

Die drei Bereiche des Lebens

Biologen haben früh damit begonnen, Pflanzen und Tiere nach ihrer Ähnlichkeit, nach bestimmten Eigenschaften oder Kriterien, zu kategorisieren und einzugruppieren. Wir sprechen von Schmetterlingen und von Nagetieren und wissen gleichzeitig, dass zwar zu jeder dieser Gruppen viele einzelne, unterscheidbare Arten gehören, im Grundbauplan jedoch eine Ähnlichkeit besteht, die sie als Schmetterlinge oder Nagetiere auszeichnet. Wir können dann solche Gruppen in größere Kategorien einordnen: die Schmetterlinge unter die Insekten und die Nagetiere unter die Säugetiere. Die Taxonomie ist das Teilgebiet der Biologie, das sich mit der Klassifikation (Systematik) von Arten befasst, die Nomenklatur hingegen beschäftigt sich mit der Kennzeichnung und Benennung von Arten und höheren Einheiten (Taxa). Dabei ist im Laufe der Zeit ein weitgehend ausgereiftes System mit immer weiteren Kategorien entstanden (► *Abbildung 1.13*). In *Kapitel 26* werden Sie mehr über dieses taxonomische System, seine Grundlagen und Probleme erfahren. An dieser Stelle wollen wir uns auf die Organismenreiche und Domänen beschränken, die die umfassendsten taxonomischen Klassifizierungseinheiten darstellen.

Bis vor etwa 25 Jahren war unter den Biologen ein taxonomisches Grundmodell allgemein akzeptiert, das die belebte Natur in fünf Organismenreiche (Einzahl Regnum, Mehrzahl Regna) – Pflanzen, Tiere, Pilze, einzellige Eukaryonten (Protisten) und Prokaryonten – untergliederte. Seitdem haben neuartige Methoden wie DNA-Sequenzvergleiche (vergleichende Genomik) bei verschiedenen Arten zu einer immer noch andauernden Neubewertung der Zahl der Organismenreiche und deren Abgrenzung zueinander geführt. Wissenschaftler haben dabei Modelle entwickelt, die sechs oder bis zu mehrere Dutzend Organismenreiche unterscheiden. Der fachliche Disput hierüber ist noch nicht abgeschlossen. Über der Ebene der Organismenreiche wurde eine weitere taxonomische Ebene errichtet, auf der die Lebewesen drei Domänen zugeordnet werden. Die Verfechter dieses Systems unterscheiden Bakterien (Bacteria), Archaeen (Archaea) und Eukaryonten (Eukarya, *Abbildung 1.13*).

Die zu den Domänen Bacteria und Archaea gehörenden Organismen sind ausnahmslos Prokaryonten. Die meisten von ihnen sind einzellig und nur unter dem Mikroskop sichtbar. Im System mit fünf Organismenreichen waren die Bakterien und die Archaeen zu einem einzigen Reich zusammengefasst, weil ihnen der prokaryontische Zelltyp gemeinsam ist. Heute liegen zahlreiche Befunde vor, die Bakterien und Archaeen zwei weit voneinander getrennten Zweigen der Prokaryonten zuordnen. Auf welche Weise sich diese Gruppen unterscheiden, erfahren Sie im Detail in *Kapitel 27*. Manche Befunde deuten darauf hin, dass die Archaeen ebenso nah mit den Eukaryonten wie mit den Eubakterien verwandt sind.

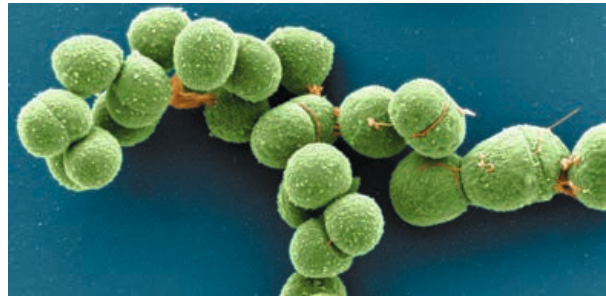
Alle Eukaryonten werden verschiedenen Reichen zugeordnet, und diese werden in der Domäne **Eukarya** zusammengefasst. Im System mit fünf Organismenreichen wurden die meisten einzelligen Eukaryonten (wie etwa die Protozoen oder Urtiere) in ein gemeinsames Reich mit der Bezeichnung Protista eingruppiert. Zahlreiche Systematiker haben dann die Grenzen der Protista erweitert und darunter auch einige wenigzellige marine, benthische (am Meeresgrund festsitzende) Algen gefasst, die mit bestimmten einzelligen Protisten eng verwandt sind. Der Trend der „neueren“ Taxonomie geht dahin, die Protisten (wieder) in diverse eigenständige Organismenreiche aufzuteilen. Zusätzlich zu diesen umfasst die Domäne Eukarya allgemein die Organismenreiche vielzelliger Eukaryonten: das Reich der Pflanzen (Regnum Plantae), das der Tiere (Regnum Animalia) und das der Pilze (Regnum Mycota). Die Vertreter dieser drei Organismenreiche werden zum Teil aufgrund ihrer Ernährungsweise unterschieden. Pflanzen erzeugen durch die Photosynthese selbstständig Kohlenhydrate sowie ihre gesamte Phytomasse. Pilze sind zumeist „Zersetzer“ (Destruenten), die abgestorbene Organismen und andere organische Abfälle (wie gefallenes Laub und Tierexkrementen) abbauen, um daraus Nährstoffe zu entnehmen. Tiere beziehen ihre Nahrung durch Konsumption, das heißt durch Fressen und Verdauen anderer Lebewesen. Das Reich der Tiere ist natürlich das, zu welchem wir Menschen selbst gehören.

(a) **Domäne Bacteria.** Bakterien sind die vielgestaltigsten und am weitesten verbreiteten Prokaryonten. Sie werden heute in mehrere Reiche unterteilt. Jedes der stäbchenförmigen Gebilde auf diesem Foto ist eine Bakterienzelle.



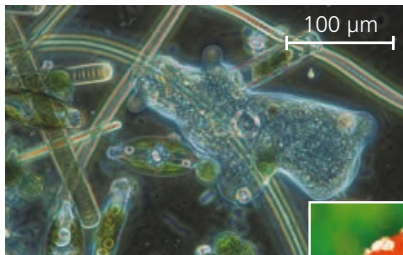
2 μm

(b) **Domäne Archaea.** Viele der als Archaeen bezeichneten Prokaryonten leben in extremen Lebensräumen der Erde, wie Salzseen und kochend heißen Quellen. Die Domäne Archaea umfasst mehrere Reiche. Die Fotografie zeigt eine aus vielen Zellen bestehende Kolonie.



2 μm

(c) **Domäne Eukarya.**



▲ **Protisten** (mehrere Reiche) sind einzellige Eukaryonten sowie mit diesen verwandte, relativ einfach gebaute vielzellige Formen. Abgebildet finden Sie hier eine Ansammlung von Protisten, die in Gewässern leben. Die Biologen debattieren gegenwärtig darüber, wie sich die Protisten Reichen zuordnen lassen, die ihre evolutiven Verwandtschaftsbeziehungen genauer widerspiegeln.



▲ **Das Reich der Pilze** definiert sich zum Teil durch den Ernährungsmodus seiner Arten, zum Beispiel dieses Hutpilzes, die Nährstoffe absorbieren, nachdem sie organisches Material zersetzt haben.



▲ **Das Reich der Pflanzen** setzt sich aus vielzelligen Eukaryonten zusammen, die zur Photosynthese – der Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie – befähigt sind.

▼ **Das Reich der Tiere** besteht aus vielzelligen Eukaryonten, die sich von anderen Organismen ernähren.



Abbildung 1.13: Die drei Domänen der Lebewesen.

Einheitlichkeit in der Vielfalt des Lebens

So vielfältig sich das Leben und so vielgestaltig sich die Organismen darstellen, so zeigt sich doch auch eine bemerkenswerte Einheitlichkeit. Wir haben oben bereits auf die Ähnlichkeit der Skelette verschiedener Wirbeltierarten hingewiesen. Auf der molekularen und zellulären Ebene finden sich noch weitaus mehr Ähnlichkeiten. So ist etwa allen Lebewesen die universelle genetische „Sprache“ der DNA gemeinsam – selbst solchen, die so verschieden wie Bakterien und Tiere sind. Die Einheitlichkeit wird auch in zahlreichen Merkmalen der Zellstruktur deutlich (► *Abbildung 1.14*).

Wie lassen sich die gleichzeitige Einheitlichkeit und Vielfalt erklären? Der Prozess der Evolution, dem wir uns als Nächstes zuwenden werden, erhellt sowohl die Ähnlichkeiten als auch die Unterschiede zwischen den Organismen und fügt unserem Bild von der Biologie eine weitere wichtige Dimension hinzu, die historische Komponente. Die Geschichte des Lebens auf der Erde, wie sie sich in Form von Fossilien (Reste und Spuren vorzeitlicher Pflanzen, Tiere und Mikroorganismen), Gesteinen und Mineralen offenbart, ergibt das Bild einer sich stetig wandelnden, Milliarden Jahre alten Erde mit einer sich ebenfalls ständig verändernden Organismenwelt (► *Abbildung 1.15*).

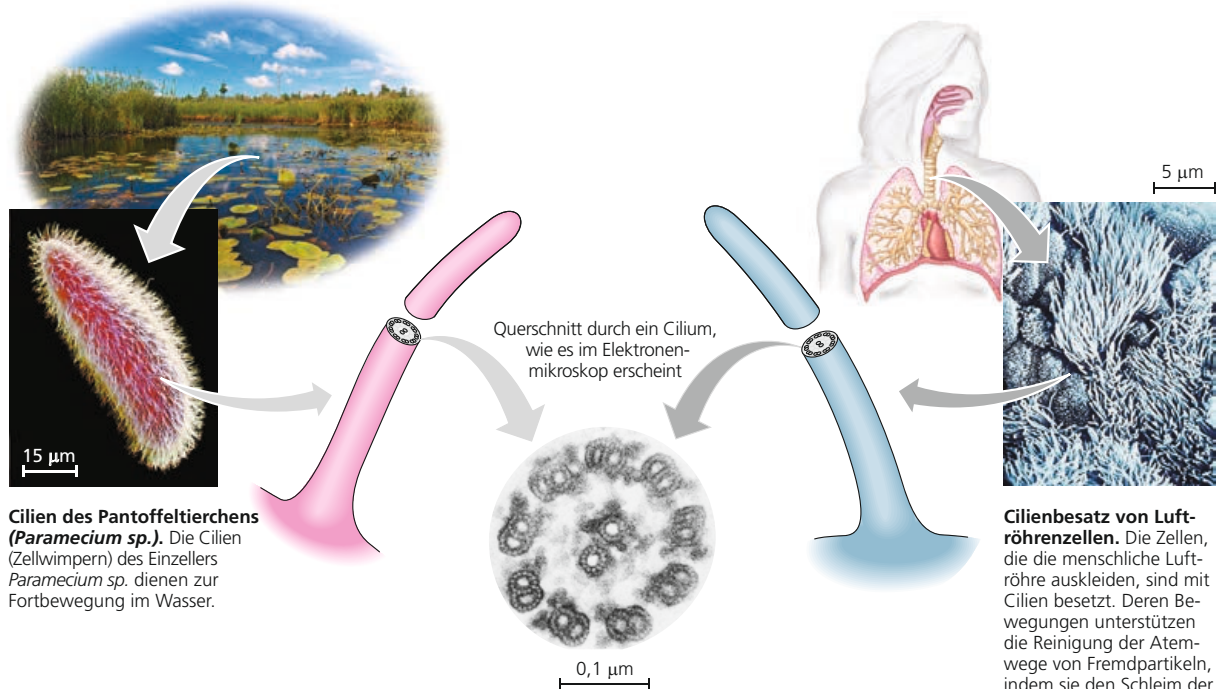


Abbildung 1.14: Ein Beispiel für die Einheitlichkeit, die der Vielfalt des Lebens zugrunde liegt: die Cilienarchitektur bei Eukaryonten. Cilien (wimpernförmige Bewegungsorganellen) sind Zellfortsätze, die zur Bewegung von Flüssigkeiten über die Zelloberfläche oder zur eigenen Fortbewegung dienen. Sie finden sich bei so verschiedenen Eukaryonten wie dem Pantoffeltierchen (*Paramecium*) und dem Menschen. Selbst Organismen, die so unterschiedlich sind, zeigen im Prinzip einen gleichartigen Bau ihrer Cilien. Diese bestehen, wie man im Querschnitt gut erkennen kann, aus neun doppelten peripheren und zwei einfachen zentralen Mikrotubuli. Diese 9+2-Struktur hat sich in der Evolution nahezu aller Eukaryonten erhalten.



Abbildung 1.15: Die „Vergangenheit“ erforschen. Paläontologen legen hier behutsam Beinknochen eines Dinosauriers (*Rapetosaurus krausei*) in Madagaskar frei.

1.2.2 Charles Darwin und die Theorie der natürlichen Selektion

Die evolutionäre Sichtweise der sich im Laufe der Zeit verändernden Organismen trat im November des Jahres 1859 in das allgemeine Bewusstsein, als der Engländer Charles Robert Darwin (1809–1882) eines der bedeutendsten und einflussreichsten naturwissenschaftlichen Bücher veröffentlichte, das jemals geschrieben wurde. Darwins Buch mit dem Titel „Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl“ wurde augenblicklich zu einem Bestseller und ließ den Begriff „Darwinismus“ gleichsam zu einem Synonym für das Konzept der biologischen Evolution werden (► *Abbildung 1.16*).

Zunächst legte Darwin aussagekräftige Beweise vor, die die Vorstellung untermauerten, dass die heute existierenden Arten aus einer kontinuierlichen Generationenfolge von Vorfahren hervorgegangen sind. (Wir werden diese Belege für die Evolution im Detail in *Kapitel 22* vorstellen.) Darwin bezeichnete diese Stammesgeschichte der Arten als „gemeinsame Abstammung mit allmählicher Abwandlung (Modifikation)“. Dies war eine wohlüberlegte Formulierung, da sie den Dualismus zwischen Einheitlichkeit und Vielfalt des Lebendigen gut erfasste – Einheit in der Verwandtschaft der Arten, die sich von gemeinsamen Vorfahren herleiten, und Vielfalt in Gestalt der Merkmale und Anpassungen,

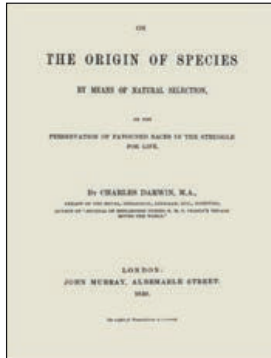


Abbildung 1.16: Charles Darwin. Nach einem Portrait von George Richmond im Jahr 1840, vier Jahre nach der Rückkehr von der Weltumsegelung mit der „HMS Beagle“. Sein berühmtes Buch „On the Origin Of Species“ wurde 1859 veröffentlicht.

die sich im Laufe der Evolution herausgebildet haben (► *Abbildung 1.17*). Darwins zweiter wichtiger Ansatz war, einen Mechanismus zu finden, der diesen Prozess zu erklären vermochte. Er selbst nannte diesen Mechanismus die „natürliche Auslese“ oder „natürliche Selektion“.

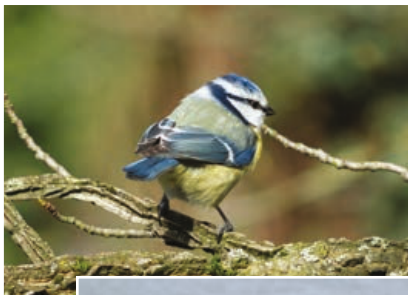
Darwin entwickelte seine Theorie der natürlichen Selektion anhand von Beobachtungen, die für sich genommen weder neu noch grundlegend waren. Auch andere kannten die Teile des Puzzles, doch war es Darwin, der erkannte, wie sie sich zu einem Gesamtbild zusammenfügen lassen. Er ging von Beobachtun-

gen in der Natur, aber auch von Züchtungen durch den Menschen aus (zum Beispiel Taubenrassen): Die Individuen in einer Population unterscheiden sich in ihren Merkmalen, von denen viele erblich zu sein scheinen (also von den Elternorganismen an die Nachkommen weitergegeben werden können). Außerdem produziert eine Population wesentlich mehr Nachkommen, als unter natürlichen Bedingungen überleben können. Da die Anzahl der Nachkommen einer Elterngeneration wesentlich größer ist als der Lebensraum mit all seinen Ressourcen, ist Konkurrenz unvermeidlich. Deshalb können nur diejenigen Individuen innerhalb einer Population überleben und weitere Nachkommen haben, die besser als ihre Konkurrenten an die jeweiligen Umweltbedingungen angepasst sind.

Letztendlich sind auch die einzelnen Arten im Rahmen dieses Prozesses der natürlichen Selektion entstanden und zeigen Anpassungen, die sie im Laufe der Stammesgeschichte „erworben“ haben und die ihnen erst ein Überleben ermöglichen. Beispielsweise sind Vogelarten, die in Regionen leben, wo harte Pflanzensamen eine gute Nahrungsquelle bieten, mit besonders kräftigen Schnäbeln ausgestattet. Dies gilt zum Beispiel für den Kernbeißer (*Coccothraustes coccothraustes*), den größten und schwersten Finkenvogel Mitteleuropas, der mit seinem überaus kräftigen Schnabel sogar Kirschkerne knacken kann.

Darwin zog Schlüsse aus all diesen Beobachtungen, die er unter anderem während einer mehrjährigen Weltumsegelung größtenteils selbst gemacht hatte, und gelangte schließlich zu seiner Theorie der Evolution. Er argumentierte, dass diejenigen Individuen die besten Überlebens- und Fortpflanzungsaussichten haben, die durch ererbte Eigenschaften über einen größtmöglichen Anpassungswert an die jeweiligen lokalen Umweltbe-

▼ Blaumeise



▼ Goldregenpfeifer



◀ Schwarzbrauenalbatros

Abbildung 1.17: Einheitlichkeit und Vielfalt der Vögel. Diese drei Vogelarten zeigen Variationen eines gemeinsamen Grundbauplans. So besitzt jeder Vogel Federn, einen Schnabel und Flügel – allerdings jeweils in einer der Lebensweise angepassten Abwandlung.

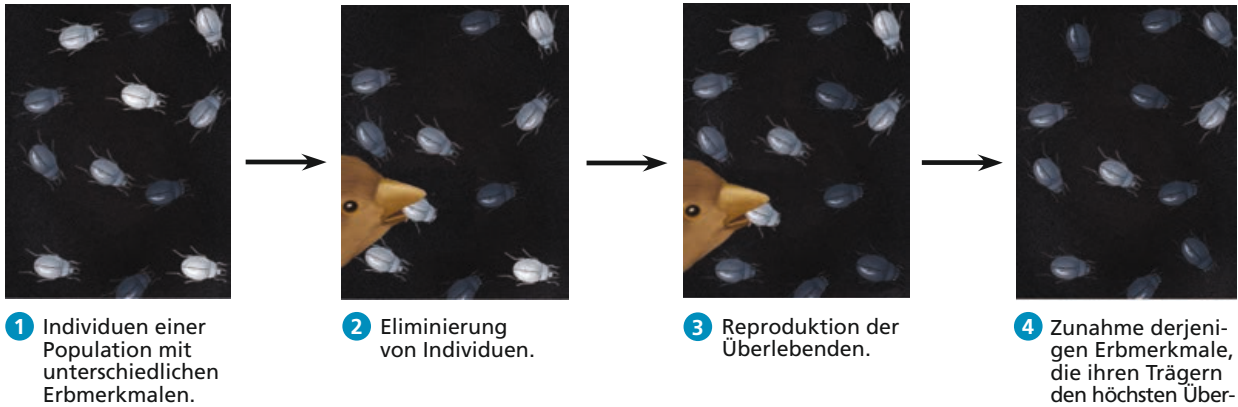


Abbildung 1.18: Die natürliche Selektion. Das hier gezeigte theoretische Beispiel soll den Mechanismus der natürlichen Selektion verdeutlichen. Eine Käferpopulation hat ein Gebiet besiedelt, dessen Untergrund durch einen kürzlichen Waldbrand schwarz geworden ist. Vorher zeichnete sich die Käferpopulation durch ein breites Spektrum genetisch verankerter Farbvarianten aus, von hellgrau bis schwarz. Für Vögel, die sich von den Käfern ernähren, ist es am einfachsten, die Käfer mit der hellsten Körperfärbung als Beute zu erkennen.

dingungen verfügen. Über einen Zeitraum von vielen Generationen kann dadurch dann ein immer höherer Prozentsatz der Individuen vorteilhafte Voraussetzungen für eine Anpassung aufweisen. Die Evolution äußert sich somit auf der Ebene des größeren Fortpflanzungserfolgs von Individuen mit besserer Umwelanpassung. Diese Auffassung stand im Gegensatz zu der damals gängigen Lehrmeinung des französischen Botanikers und Zoologen Jean-Baptiste de Lamarck (1744–1829). Lamarck, der im Übrigen zu dieser Zeit auch den Begriff „Biologie“ prägte, ging davon aus, dass auch erworbene Eigenschaften vererbt werden könnten („Lamarckismus“).

Darwin definierte den Mechanismus der Evolution als „natürliche Selektion“ (natürliche Auslese), weil die in der Natur wirkenden selektiven Kräfte bestimmen, welche Merkmalskombinationen in einer Population an die nächste Generation weitergegeben werden. Das in ►Abbildung 1.18 dargestellte Beispiel illustriert die Wirkung der natürlichen Selektion, wobei die erblichen Farbvarianten von Käfern einen unterschiedlichen Anpassungswert besitzen. Nur die hellen Farbvarianten werden vom Vogel gefressen. Die dunklen Farbvarianten werden hingegen entweder gemieden oder schlichtweg übersehen und können im Laufe der Generationen an Zahl zunehmen, da es sich um ein erbliches Merkmal handelt. Wir sehen die Ergebnisse einer natürlichen Selektion in Form von hochgradig spezifischen Anpassungen der verschiedenen Organismenarten an eine jeweils sehr spezifische Lebensweise und an besondere Umweltbedingungen. Ebenso sind die Flügel einer Fledermaus, die Sie in ►Abbildung 1.19 sehen, ein exzellentes Beispiel für eine Adaptation.

Abbildung 1.19: Anpassungen in der Evolution. Fledertiere (Chiroptera), zu denen die Fledermäuse und die Flughunde gehören, sind die einzigen aktiv flugfähigen Säugetiere. An den Körperseiten bilden Oberhaut und Lederhaut die elastische Flughaut, deren Stützskelett die stark verlängerten Mittelhandknochen und Finger sind. Solche Anpassungen lassen sich nur auf der Basis der Evolutionstheorie über die natürliche Selektion erklären.



1.2.3 Der Stammbaum des Lebens

Werfen wir noch einmal einen Blick auf den Skelettbau der Fledertiere (Abbildung 1.19). Die Vordergliedmaßen dieser Tiere weisen genauso wie bei anderen Säugetieren Knochen, Gelenke, Nerven und Blutgefäße auf, obgleich sie an eine fliegende Fortbewegungsweise angepasst sind. So entsprechen ihre Vordergliedmaßen beispielsweise den Armen des Menschen, den Vorderbeinen von Pferden und den Brustflossen von Walen. Tatsächlich leiten sich sämtliche Bestandteile der Vordergliedmaßen der Säugetiere von einem gemeinsamen Grundbauplan ab. Das Gleiche gilt für die Flügel der Vögel in Abbildung 1.17. Solche Beispiele für verwandtschaftliche Ähnlichkeit verbinden das Konzept der Einheitlichkeit in der Vielfalt mit der Darwin'schen Theorie der „gemeinsamen Abstammung mit allmählicher Abwandlung (Modifikation)“. Nach dieser Theorie spiegelt sich in der Einheitlichkeit des Grundbauplans der Gliedmaßenanatomie der Säugetiere die Vorstellung wider, dass alle Säugetiere auf einen gemeinsamen Vorfahren (eine Ursprungsart) zurückgehen, von dem sich alle übrigen Säugetiere im Laufe der Stammesgeschichte ableiten. Die Vielgestaltigkeit der Vordergliedmaßen von Säugetieren ist das Ergebnis von genetisch bedingten Modifikationen (Adaptationen) und der natürlichen Selektion, die über Jahrmillionen hinweg an zahllosen Generationen unter den unterschiedlichsten Umweltbedingungen gewirkt hat. Fossilfunde und die Ergebnisse vergleichender Untersuchungen an rezenten Organismenarten bestätigen die anatomische Einheitlichkeit und untermauern die Vorstellung der Abstammung der Säugetiere von einem gemeinsamen Vorfahren.

Darwin ging davon aus, dass die natürliche Selektion durch die kumulative Wirkung über lange Zeiträume dazu führen kann, dass aus einer einzigen Ursprungsart allmählich zwei oder mehrere neue Arten hervorgehen. Dies kann zum Beispiel dann geschehen, wenn eine Population in mehrere räumlich getrennte Teilpopulationen zerfällt, die unter verschiedenartigen Umweltbedingungen weiterexistieren. Auf diesen separaten „Büh-

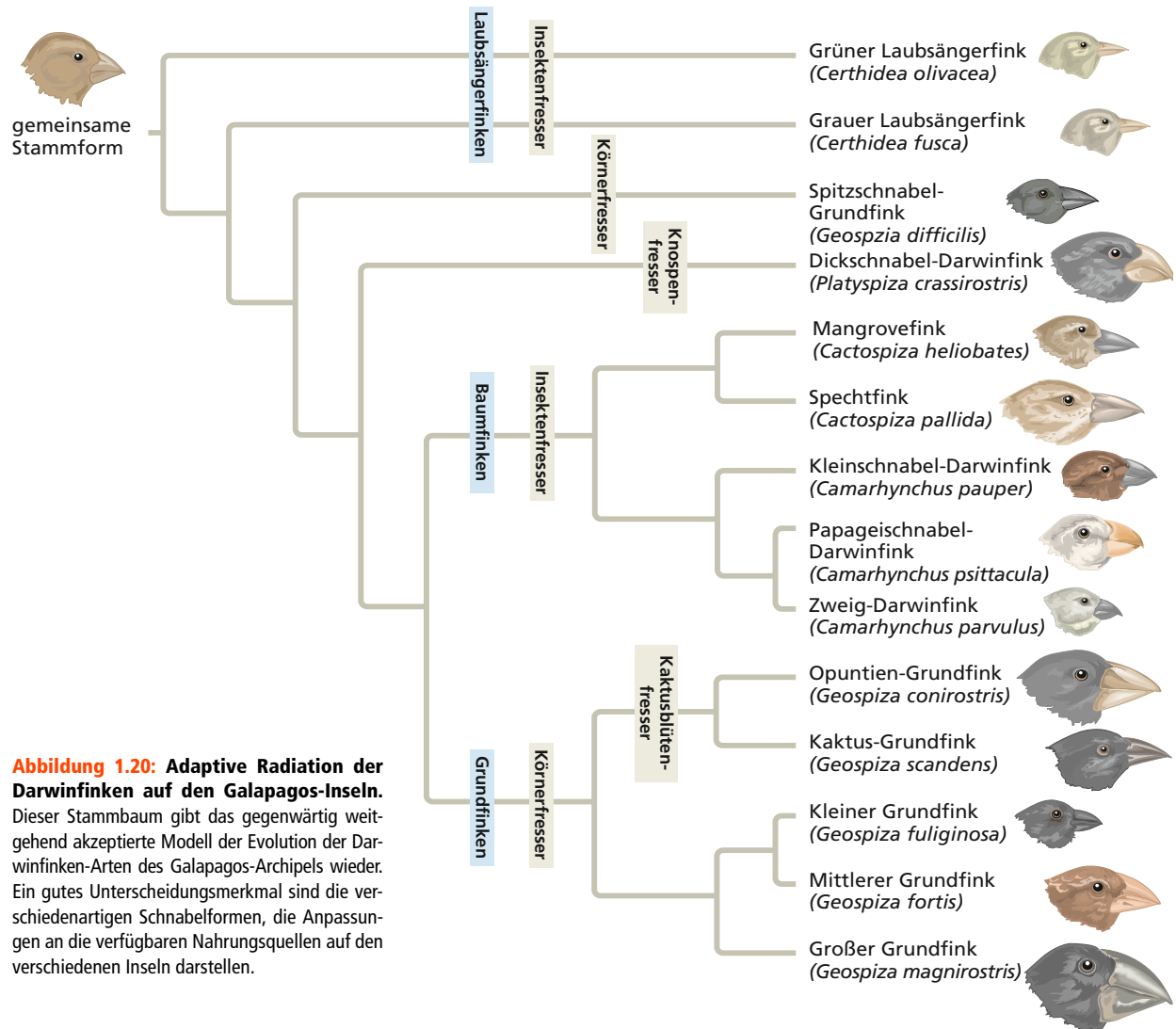


Abbildung 1.20: Adaptive Radiation der Darwinfinken auf den Galapagos-Inseln.

Dieser Stammbaum gibt das gegenwärtig weitgehend akzeptierte Modell der Evolution der Darwinfinken-Arten des Galapagos-Archipels wieder. Ein gutes Unterscheidungsmerkmal sind die verschiedenartigen Schnabelformen, die Anpassungen an die verfügbaren Nahrungsquellen auf den verschiedenen Inseln darstellen.

nen“ könnte die „Regiearbeit“ der natürlichen Selektion schließlich dazu führen, dass die Ursprungsart sich in mehrere Arten aufspaltet, wenn sich die geografisch voneinander getrennten Populationen über Zeiträume von vielen Generationen hinweg an die jeweils herrschenden unterschiedlichen Umweltbedingungen anpassen. Einen solchen Vorgang bezeichnet man in der Evolutionsbiologie als „adaptive Radiation“.

Der Stammbaum der 14 Darwinfinken-Arten (*Geospizinae*) in ►Abbildung 1.20 zeigt ein berühmt gewordenes Beispiel für eine adaptive Radiation neuer Arten ausgehend von einer gemeinsamen Stammform. Darwin selbst sammelte Exemplare dieser Vogelarten, als er auf seiner Weltumsegelung im Jahr 1835 die abgelegenen Galapagos-Inseln im Pazifik besuchte, die auf Äquatorhöhe rund 900 Kilometer vor der südamerikanischen Küste liegen. Diese geologisch jungen Vulkaninseln sind die Heimat vieler Pflanzen- und Tierarten, die nur dort vorkommen (endemische Arten) und dort entstanden sind. Gleichzeitig sind die meisten auf den Galapagos-Inseln vorkommenden Arten nachweislich mit Arten des südamerikanischen Kontinents verwandt. Nachdem die Galapagos-Inselgruppe vor einigen Millionen Jahren

durch Vulkantätigkeit entstand, ist zunächst wahrscheinlich nur eine einzelne Finkenart dort eingewandert. Aus dieser Stammform oder Ursprungsart haben sich dann auf dem Wege der Artbildung (Speziation) in der Folge auf den einzelnen Inseln die heute unterscheidbaren Darwinfinken-Arten (Abbildung 1.20) entwickelt. Nachdem man lange davon ausgegangen war, dass die Stammform von Südamerika aus nach Galapagos gelangt sei, nimmt man heute an, dass sie ursprünglich in der Inselwelt der Karibik beheimatet gewesen ist. Lange nachdem Darwin seine Sammlung der auf Galapagos gefundenen Finken angelegt hatte, begannen andere Wissenschaftler damit, die genauen Verwandtschaftsverhältnisse unter diesen Arten zu erforschen – zunächst durch vergleichende anatomische, morphologische und biogeografische Studien, in jüngerer Zeit auch durch molekulargenetische Vergleiche von DNA-Sequenzen.

Die Diagramme, mit denen die Verwandtschaftsbeziehungen von Arten oder anderen taxonomischen Gruppen (zum Beispiel Unterarten) dargestellt werden, weisen Verzweigungen auf, die an einen Baum erinnern. Man bezeichnet sie deshalb traditionell als Stammbäume, auch wenn sie horizontal angeordnet werden

können, wie der in *Abbildung 1.20* gezeigte. Stammbäume sind eine sinnvolle Darstellungsmethode zur Veranschaulichung stammesgeschichtlicher Verwandtschaftsverhältnisse. Genauso wie jedes einzelne Individuum eine familiäre Herkunft besitzt, die sich als Familienstammbaum nachzeichnen lässt, bildet auch jede heute existierende biologische Art, bleibt man beim Beispiel eines Baums, die Spitze eines Zweiges in einem sich mehr oder minder stark verzweigenden Astwerk. Das Astwerk in Richtung Baumstamm entspricht der in die Vergangenheit orientierten Zeitachse bis hin zu immer entfernter verwandten Arten. Die Arten, die einander morphologisch sehr ähnlich sind, wie die Darwinfinken, gehen auf eine gemeinsame Ahnenform zurück, die sich auf dem Stammbaum an einem nicht weit entfernt liegenden Verzweigungspunkt befindet. Die Finken (Fringillidae) sind als Gruppe mit Sperlingen (Passeridae), Störchen (Ciconiidae), Pinguinen (Spheniscidae) und allen anderen Vogeltaxa – teils enger, teils weitläufiger – verwandt, obwohl die gemeinsame Ahnenform zeitlich viel weiter entfernt liegt. Die Vögel (Aves) wiederum gehen zusammen mit den Säugetieren (Mammalia) und allen anderen Wirbeltieren (Vertebrata) auf eine gemeinsame Ahnenform zurück, die evolutionsgeschichtlich noch wesentlich älter ist. Beweise für eine noch basalere und tiefer reichende Verwandtschaftsbeziehung finden sich in Form von Ähnlichkeiten wie dem gleichförmigen Bau aller eukaryontischen Cilien (siehe *Abbildung 1.14*). Verfolgt man die Spur des Lebens weit genug zurück, so findet man schließlich nur noch Fossilien urtümlicher Prokaryonten, die die Erde vor über 3,5 Milliarden Jahren besiedelt haben. Überreste ihres evolutiven Vermächnisses finden wir noch heute in unseren eigenen Zellen – zum Beispiel in der Universalität des genetischen Codes (Einzelheiten hierzu in den *Kapiteln 16* und *17*). Jegliches Leben auf der Erde ist so über seine lange evolutive Geschichte miteinander verknüpft.

► Wiederholungsfragen 1.2

1. In welcher Hinsicht gleicht eine Postadresse dem hierarchischen System der biologischen Taxonomie?
2. Erklären Sie den Begriff „natürliche Selektion“.
3. **WAS WÄRE, WENN?** Die drei Domänen (*Abschnitt 1.2*) lassen sich im Stammbaum des Lebens durch drei Hauptzweige darstellen. Von der eukaryontischen Linie zweigen drei weitere Äste ab, die die Organismenreiche der Pflanzen, Tiere und Pilze repräsentieren. Gehen Sie davon aus, dass die Pilze und die Tiere näher miteinander verwandt sind als jede dieser Gruppen mit den Pflanzen (was aus jüngeren Forschungen geschlossen wird) und zeichnen Sie ein einfaches Verzweigungsdiagramm auf, das die Verwandtschaftsbeziehungen dieser drei Organismengruppen nach heutigem Kenntnisstand korrekt wiedergibt.

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Naturwissenschaftler verwenden unterschiedliche Methoden

1.3

Ursprung und Antrieb wissenschaftlichen Arbeitens liegen in der Neugier des Menschen und dem Bestreben, etwas über sich selbst und seine Umwelt (zum Beispiel über andere Menschen, die Pflanzen-, Tier- und Mikroorganismenwelt, unseren Planeten und das Weltall) herauszufinden und die Vielfalt der Beobachtungen einzuordnen und zu verstehen. Das Streben nach einem Verständnis der Dinge und des eigenen Daseins ist ein hohes Ziel. Der Kern der Wissenschaft ist die **Forschung** – die Suche nach Informationen und kausalen Erklärungen. Dabei konzentriert sie sich in der Regel auf eng umgrenzte und präzise Fragestellungen. Forscherdrang trieb Darwin dazu, Antworten auf die Frage zu suchen, wie sich die Pflanzen- und Tierarten an ihre Umwelt anpassen und warum sie überhaupt an diese angepasst sind. Heutzutage ist es genau derselbe Forscherdrang, der eine weitere wissenschaftlich vertiefte Analyse, zum Beispiel der funktionellen Bedeutung unterschiedlicher Genome, ermöglicht. Letztlich hilft sie uns zu verstehen, wie sich biologische Einheitlichkeit und Vielfalt auf der molekularen Ebene darstellen. In der Tat ist der neugierige Intellekt der wichtigste Motor für jeglichen Fortschritt in der Biologie.

Es gibt kein einfaches Rezept für Erfolg in der wissenschaftlichen Forschung, ebenso wenig wie eine allgemeingültige Vorschrift, der Wissenschaftler streng folgen müssen. Gemeinsam ist ihnen aber die strikte Anwendung wissenschaftlicher Methoden und einer wissenschaftlichen Denkweise, die bei der Suche nach belegbaren Fakten und Zusammenhängen die Leitschnur für alle wissenschaftliche Arbeit ist. Das jeweilige Vorgehen und die verwendete Methode hängen dabei von der Fragestellung und der Natur des Forschungsgegenstands ab. Sie ändern sich daher je nach Forschungsausrichtung und auch im Laufe der Zeit durch die Entwicklung verbesserter oder gänzlich neuer methodischer Ansätze. Wie alle Vorhaben, bei denen Neuland betreten wird, ist auch die wissenschaftliche Forschung mit vielen Herausforderungen, Zweifeln und Misserfolgen, aber auch mit Erfolgen verbunden. All dies gehört ebenso zum Forscheralltag wie sorgfältige Planung, logisches Denken, Kreativität, Kooperation, Konkurrenz im positiven Sinne, Geduld und Ausdauer. Ein so vielfältiges Repertoire von verschiedenen Einflussgrößen lässt den wissenschaftlichen Forschungsprozess in der Realität viel weniger vorstrukturiert erscheinen, als es sich die meisten Menschen vorstellen. Ungeachtet davon können bestimmte Methoden wissenschaftlichen Arbeitens im Vergleich zu anderen Möglichkeiten, die Natur zu beschreiben und zu erklären, als besonders charakteristisch herausgestellt werden.

Biologen benutzen, wie auch die Forscher in den anderen Naturwissenschaften, bei ihrer Vorgehensweise zwei unterschiedliche Ansätze: den empirischen über Beobachtung und Experiment und den theoretischen über Hypothesen und Modelle. Der empirische Erkenntnisprozess zielt in der Hauptsache darauf, Naturphänomene zu beschreiben, vergleichend zu analysieren und über Experimente kausale Zusammenhänge aufzuzeigen. Der theoretische Ansatz beschäftigt sich dagegen vorrangig mit Erklärungsmodellen (Theorien), die durch experimentelle Befunde und/oder Beobachtungen ermittelt und in ein derzeit bestehendes Wissensgebäude eingeordnet werden oder zu dessen Erweiterung oder Umbau beitragen können. Bei den meisten naturwissenschaftlichen Forschungsvorhaben sind diese beiden komplementären Ansätze eng miteinander verzahnt. In der Biologie arbeiten in der Regel auch oft im Freiland und im Labor tätige Biologen eng mit denen zusammen, die beobachten, Experimente durchführen und theoretische Ansätze verfolgen.

1.3.1 Biologie als empirische Wissenschaft

Die Beobachtung und die experimentelle Erfassung von Messdaten kennzeichnet die empirische Naturwissenschaft. Man beschränkt sich hierbei auf die Untersuchung von Strukturen und Prozessen biologischer Objekte und versucht, diese so exakt und sorgfältig wie möglich zu analysieren. Dieser Analyse liegen oft schon bestimmte Arbeitshypothesen zugrunde. So führte zum Beispiel eine empirische wissenschaftliche Vorgehensweise zur Entdeckung der Zellen, einschließlich ihres strukturellen Aufbaus aus einzelnen Kompartimenten. Auch die immer weiter wachsenden Genomdatenbanken einer großen Zahl von verschiedensten Arten basieren auf einer empirischen Datenerfassung. Nur nachprüfbar, nach logischen Kriterien geordnete Beobachtungen haben einen informativen Wert und können als **Daten** bezeichnet werden. Daten sind Informationseinheiten, auf denen die wissenschaftliche Forschung basiert.

In der Vorstellung vieler Menschen ist der Begriff *Daten* mit Zahlen verknüpft. Manche Daten sind aber auch *qualitativer* Natur, die oftmals in Form komplizierter Beschreibungen statt in numerischer (quantitativer) Form vorliegen. Beispielsweise hat die britische Verhaltensforscherin Jane Goodall Jahrzehnte damit zugebracht, das Verhalten von frei lebenden Schimpansen im ostafrikanischen Urwald des Staates Tansania zu beobachten (► *Abbildung 1.21*). Dabei hat sie ihre Beobachtungen auch durch Fotografien und Filme dokumentiert. Neben diesen qualitativen Daten hat Jane Goodall die Disziplin der Verhaltensforschung auch mit einer Fülle quantitativer Daten in Form von Messwerten bereichert. Wissenschaftler bedienen sich immer zusätzlicher statistischer Verfahren, um zu überprüfen, ob ihre Resultate signifikant sind oder auf zufälligen Fluktuationen beruhen.



Abbildung 1.21: Die britische Primatologin Jane Goodall beim Aufnehmen qualitativer Daten über das Verhalten von Schimpansen. Jane Goodall hat ihre Beobachtungen in einem Notizbuch aufgezeichnet und dabei oft Zeichnungen der Verhaltensweisen einzelner Schimpansen angefertigt.

1.3.2 Induktion und empirische Forschung

Die empirische Wissenschaft kann auf der Grundlage einer bestimmten Methode, die als Induktion oder induktives Folgern bezeichnet wird, zu wichtigen Schlüssen gelangen. Beim induktiven Verfahren kommt man aus einer großen Zahl spezifischer und reproduzierbarer Einzelbeobachtungen zu allgemeinen Schlüssen und Gesetzmäßigkeiten. Man geht dabei von der Annahme aus, dass, wenn sich etwas bei einer Reihe von beobachteten Ereignissen als wahr erweist, es sich bei allen gleichartigen Ereignissen ebenfalls mit größter Wahrscheinlichkeit als wahr erweisen wird. Man folgert also vom Speziellen auf das Allgemeine. Beispiele für eine aus der Induktion erschlossene allgemeine Aussage wären: „Die Sonne beginnt ihren Lauf immer im Osten“ oder „Alle Lebewesen bestehen aus Zellen.“ Letztere Verallgemeinerung stützt sich immerhin auf mehrere Jahrhunderte biologischer Forschung, in denen unzählige Einzelbeobachtungen gemacht worden sind, die in jedem Fall diese allgemeine Aussage nicht widerlegt (falsifiziert) haben. Bisher wurde kein einziges Lebewesen gefunden, auf das diese allgemeine Aussage nicht zutreffen hätte. Das sorgfältige Beobachten und die ebenso gewissenhafte und kritische Datenaufnahme, -gruppierung und -analyse in der empirischen Naturwissenschaft sind zusammen mit den daraus induktiv abgeleiteten Verallgemeinerungen von grundlegender Bedeutung für unser naturwissenschaftliches Verständnis der Welt. Zahlreiche auf diese Weise abgeleitete allgemeine Einsichten sind als **Gesetzmäßigkeiten in der Natur** bekannt. Da sich die Aussagen in der Regel immer nur auf eine be-

stimmte Organismengruppe beziehen, spricht man auch von sogenannten **Allsätzen** (zum Beispiel **alle** Fledermäuse verfügen über die Fähigkeit zur Ultraschall-ortung).

Die Beobachtungen und induktiven Schlüsse der empirischen Naturwissenschaft helfen uns, nach Ursachen und Erklärungen für sie zu suchen. Was ist die Ursache für die Artenbildung der Darwinfinken auf den Galapagos-Inseln? Was verursacht das Wachstum der Wurzeln eines Keimlings in den Boden, wohingegen der Spross mit seinen Blättern zum Licht hin wächst? Wie lässt sich die allgemein anerkannte Beobachtung erklären, dass die Sonne immer im Osten aufgeht? In der Naturwissenschaft sind solche Fragestellungen gewöhnlich mit dem Aufstellen und Überprüfen von Hypothesen (Erklärungsversuchen) verbunden. In der der Wissenschaft zugrunde liegenden Erkenntnistheorie versteht man unter einer **Hypothese** eine vorläufige Antwort („im Voraus“) auf eine präzise formulierte Frage, also einen Erklärungsansatz („auf Probe“). Dabei handelt es sich gewöhnlich nicht um eine „Spekulation“, sondern um eine wohlbegründete Annahme, die sich auf die Kenntnisse und die Erfahrung der jeweiligen Wissenschaftler und die bislang vorliegenden empirisch gewonnenen Daten und Informationen stützt. Eine wissenschaftliche Hypothese muss, um brauchbar zu sein, bestimmte Vorhersagen machen können, die sich anhand von Experimenten oder vergleichenden Beobachtungen überprüfen lassen (Letzteres, weil Experimente in manchen Disziplinen wie der Astronomie, der Geologie, Paläontologie und auch zum Beispiel in der Evolutionsforschung nur bedingt oder gar nicht durchführbar sind).

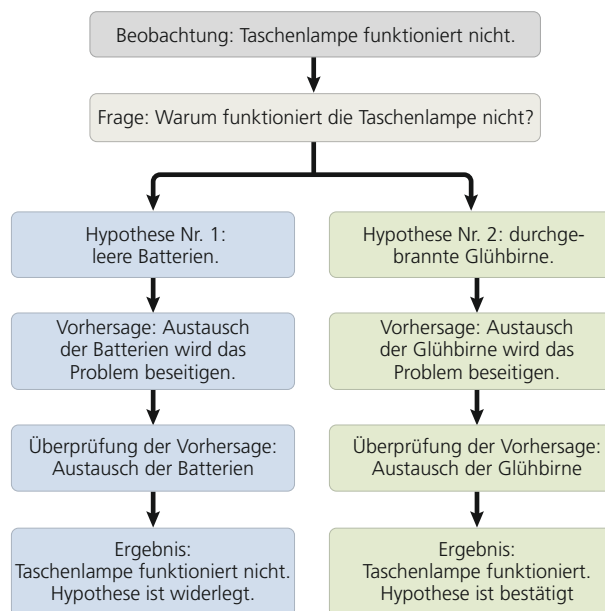


Abbildung 1.22: Eine vereinfachte Sicht einer Hypothesengetriebenen Forschung. In diesem Flussdiagramm ist veranschaulicht, wie in der Wissenschaft durch Aufstellen einer Hypothese, Vorhersage und experimenteller Überprüfung einer Beobachtung, hier eine nicht funktionierende Taschenlampe, Erkenntnisgewinn angestrebt wird.

Wir alle verwenden Hypothesen bei der Bewältigung von Alltagsproblemen. Nehmen wir zum Beispiel an, dass während eines Campingaufenthaltes unsere Taschenlampe versagt. Das ist zunächst eine Beobachtung und Feststellung. Die sich ergebende Frage liegt auf der Hand: „Warum funktioniert die Lampe nicht?“ Zwei aus der Erfahrung ableitbare, vernünftige Hypothesen bieten sich an: (1) Die Batterien der Taschenlampe sind leer oder (2) die Glühbirne bzw. LED ist defekt. Die beiden Hypothesen lassen sich experimentell überprüfen. So führt die erste Hypothese zu der Vorhersage, dass durch einen Austausch der Batterien gegen neue die Funktion wiederhergestellt werden sollte. ► **Abbildung 1.22** fasst das „Campingplatz-Beispiel“ schematisch zusammen. Natürlich gliedern wir unsere Gedankengänge nur selten in dieser Form in wohlformulierte Hypothesen, Vorhersagen und Experimente, wenn wir vor einem konkreten Problem stehen und es lösen möchten. Intuitiv folgen wir aber meist diesem Schema. Die theoretische Seite der Wissenschaft hat ihren Ursprung in der Neigung des Menschen, Problemstellungen durch Experimentieren zu lösen.

Deduktion: Die „Wenn-dann“-Logik

Ein anderer Ansatz als der induktive ist die Deduktion oder das deduktive Folgern. Er wird in der Naturwissenschaft ebenfalls häufig angewandt und ist bei wissenschaftstheoretischen Fragestellungen besonders wichtig. Die **Deduktion** ist gewissermaßen die Umkehrung der Induktion, da hier vom Allgemeinen ausgehend zum Speziellen hin geschlussfolgert wird und aus allgemeinen Aussagen auf den spezifischen Einzelfall hin extrapoliert wird. Dabei wird vorausgesetzt, dass die Verallgemeinerungen zutreffend und für den analysierten speziellen Fall gültig sind. Das folgende Beispiel mag dies erläutern: Wenn alle Lebewesen aus Zellen bestehen (Voraussetzung 1) und Menschen Lebewesen sind (Voraussetzung 2), folgt daraus, dass Menschen aus Zellen bestehen müssen (deduktive Vorhersage für einen spezifischen Fall).

In einem theoretisch ausgerichteten Ansatz nehmen deduktive Schlussfolgerungen gewöhnlich die Form von Voraussagen zum Ausgang von Experimenten oder von Vorhersagen für mögliche Beobachtungen an, die eintreten sollten, falls eine bestimmte Hypothese zutrifft. Man überprüft dann die Hypothese, indem man das dafür geeignete Experiment durchführt. Das Ergebnis zeigt, ob die Vorhersagen der Hypothese zutreffen (die Hypothese erweist sich als nicht widerlegbar) oder nicht (die Hypothese muss verworfen werden). Diese Überprüfungen im Sinne der Deduktion folgen einer „Wenn-dann“-Logik. Auf das Beispiel mit der Taschenlampe bezogen bedeutet dies: *Wenn* die Hypothese der leeren Batterien sich nicht widerlegen lässt, *dann* wird ein Austauschen der Batterien dazu führen, dass die Lampe leuchtet. Die Formulierungen zeigen, dass Hypothesen nicht auf ihren Wahrheitsgehalt überprüft werden, sondern nur auf ihre Falsifizierbarkeit.

1.3.3 Hypothesen in der Naturwissenschaft

Das Beispiel mit der Taschenlampe verdeutlicht zwei wichtige „Qualitäten“ wissenschaftlicher Hypothesen. Erstens muss eine Hypothese zumindest im Grundsatz überprüfbar sein. Es muss also einen Weg geben, wie die Gültigkeit (Validität) der zugrunde liegenden Annahme überprüft werden kann. Zweitens muss eine Hypothese falsifizierbar (widerlegbar) sein. Es muss also möglich sein, sie durch Beobachtung oder Experiment als unrichtig zu entlarven. Anders ausgedrückt: Es müssen (zumindest theoretisch) Bedingungen existieren, die es erlauben nachzuweisen, dass die Hypothese unzutreffend ist. Die Hypothese, dass die Taschenlampe nicht funktioniert, weil die Batterien leer sind, lässt sich falsifizieren, wenn man die alten gegen neue Batterien austauscht (von denen mit einer anderen Lampe gezeigt wurde, dass sie Strom liefern) und die Lampe noch immer kein Licht aussendet. Nicht alle denk- und formulierbaren Hypothesen erfüllen diese Kriterien der Wissenschaftlichkeit. Derartige Hypothesen sind als Arbeitsgrundlage für den Wissenschaftler unbrauchbar. (Versuchen Sie beispielsweise einen Test zu finden, mit dem die Hypothese, dass auf dem Campingplatz umherirrende Geister die Taschenlampe unbrauchbar gemacht haben, falsifiziert werden kann.) An der Forderung der Überprüfbarkeit und Falsifizierbarkeit von Hypothesen zeigt sich eindringlich, dass der empirische und der theoretische Zweig der Naturwissenschaft untrennbar miteinander verbunden sind!

Unser Beispiel mit der Taschenlampe illustriert einen weiteren wichtigen Gesichtspunkt einer auf die Theorie hin orientierten Naturwissenschaft. Im Idealfall können zwei oder mehrere alternative Hypothesen formuliert und entsprechend geeignete Experimente entwickelt werden, mit deren Hilfe mögliche Erklärungsansätze ausgeschlossen werden können. Über die beiden in *Abbildung 1.22* dargestellten Hypothesen hinaus sind viele weitere denkbare Hypothesen möglich, zum Beispiel die, dass sowohl die Glühbirne kaputt als auch die Batterien leer sind. Zu welchen Voraussagen hinsichtlich der in *Abbildung 1.22* dargestellten Experimente und deren Ergebnisse führt diese neue Hypothese? Welches weitere Experiment würden Sie durchführen, um diese Hypothese der mehrfachen Fehlfunktionen zu überprüfen?

Wir können aus unserem Beispiel mit der Taschenlampe noch eine weitere Erkenntnis hinsichtlich eines theoretischen Ansatzes ziehen. Obwohl die Hypothese, dass die Glühbirne durchgebrannt ist, sich als die wahrscheinlichste Erklärung herausstellt, fällt bei näherer Analyse auf, dass die Überprüfung dieser Hypothese durch das Experiment nicht beweist, dass sie zutreffend ist. Sie wird lediglich nicht durch Falsifikation ausgeschlossen. Vielleicht saß die Glühbirne einfach nur lose in der Fassung und die Ersatzbirne wurde dafür fest eingeschraubt! Man könnte versuchen, die Hypothese der defekten Glühbirne in einem weiteren Experiment zu falsifizieren, indem man die

Glühbirne herausnimmt und dann wieder festdreht. Wie auch immer – durch keinen noch so hohen experimentellen Aufwand lässt sich in einem streng logischen Sinn eine Hypothese abschließend beweisen (das heißt, ohne die geringste Spur eines Zweifels an ihrer Richtigkeit), da es unmöglich ist, alle denkbaren alternativen Hypothesen in einer endlichen Zeit zu überprüfen. Eine Hypothese gewinnt dadurch zunehmend an Gewicht, dass sie wiederholte Versuche der Falsifizierung übersteht, während gleichzeitig andere, alternative Hypothesen durch Falsifizierung ausgeschlossen werden.

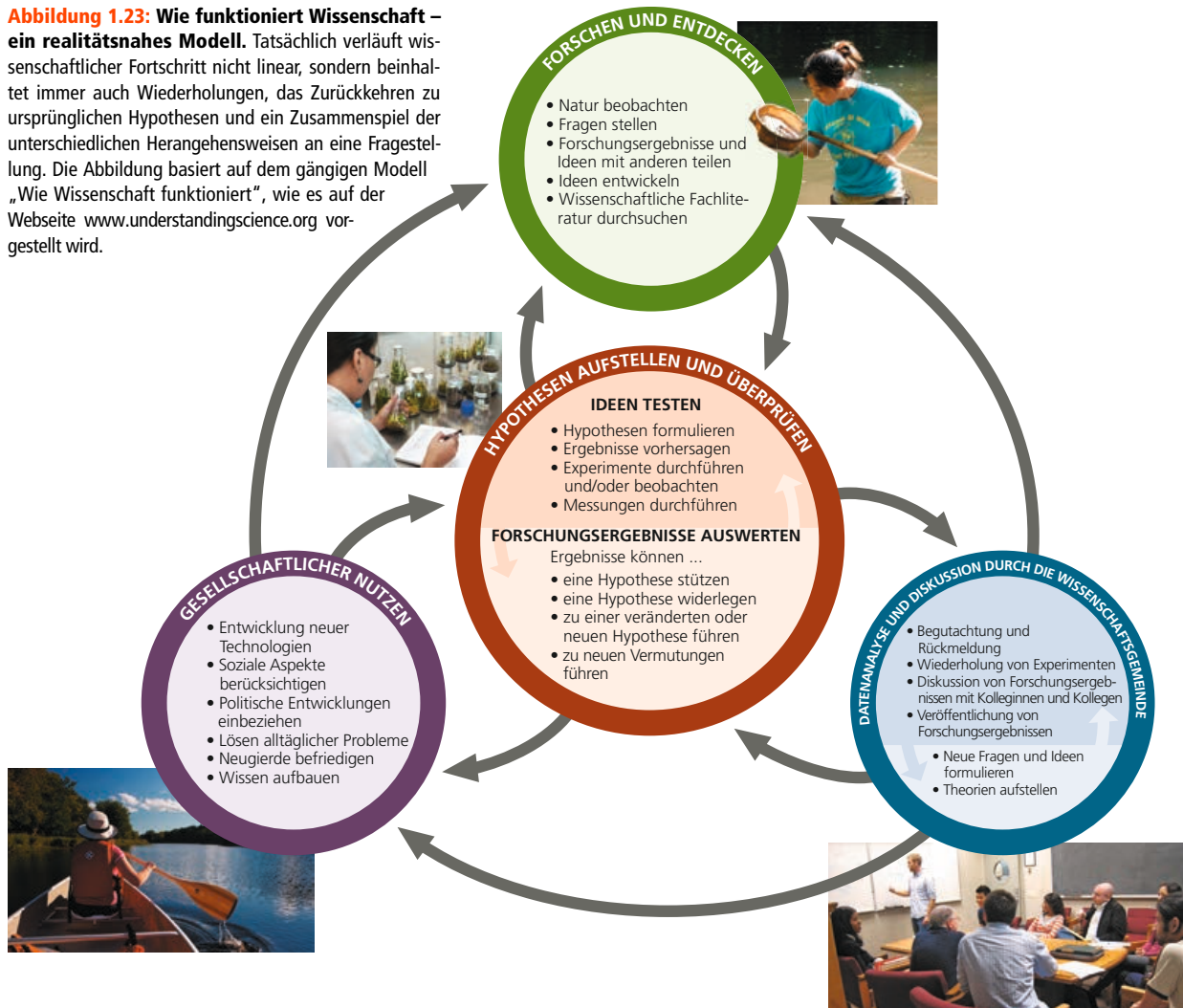
Lesern und Leserinnen, die an einer vertiefenden Darstellung der hier nur abrisssartig dargelegten wissenschaftlichen Erkenntnistheorie interessiert sind, sei das folgende Werk empfohlen: *G. Vollmer (2008): Was können wir wissen? Hirzel, Stuttgart. 2 Bände.*

1.3.4 Naturwissenschaftliche Vorgehensweise

Das Beispiel mit der Taschenlampe aus *Abbildung 1.22* stellt eine stark vereinfachte Vorgehensweise zum Erkenntnisgewinn dar. *Wissenschaftliche Methodenansätze* sind hingegen in der Regel wesentlich komplizierter. Beispiele finden sich in den meisten naturwissenschaftlichen Veröffentlichungen. Nur sehr wenige Forschungsvorhaben halten sich starr an die beschriebene Vorgehensweise. Zum Beispiel kann ein Wissenschaftler damit beginnen, sich ein Experiment zu überlegen, dann aber feststellen, dass weitere Beobachtungen oder Daten notwendig sind, und einen Schritt zurückgehen. In anderen Fällen führen widersprüchliche Beobachtungen oder Versuchsergebnisse nicht unmittelbar zu einfachen und einleuchtenden Antworten, so dass weitere Forschungsergebnisse notwendig werden (vielleicht sogar solche, die zu einer völligen Neubewertung und einer neuen Hypothesenbildung führen, weil die gewonnenen Daten in einem ganz neuen Zusammenhang zu sehen sind). Als Beispiel können die Finken von den Galapagos-Inseln dienen, die Darwin gesammelt hat. Erst Jahre später, nachdem er von seiner Forschungsfahrt zurückgekehrt war, nahm die Hypothese von der natürlichen Selektion Gestalt an. Und noch später begannen dann auch andere Biologen damit, Fragen zur Evolution dieser und anderer Vogeltaxa zu stellen. Im Falle der Galapagos-Schildkröte (*Chelonoidis nigra*) bedauerte es Darwin, dass er nicht genau dokumentiert hatte, auf welchen der Inseln er die einzelnen Unterarten gefunden hatte. Über Rückfragen, unter anderem beim Schiffskoch, versuchte er, die Herkunft im Nachhinein aufzuschlüsseln.

Ein deutlich realistischeres Modell wissenschaftlicher Vorgehensweise ist in *Abbildung 1.23* dargestellt. Kern der Überlegungen ist die Formulierung und Überprüfung einer Hypothese (dargestellt im zentralen Kreis in der *Abbildung*). Dies ist der wichtigste Aspekt wissenschaftlichen Arbeitens und erklärt, warum die Naturwissenschaften so erfolgreich Phänomene unserer

Abbildung 1.23: Wie funktioniert Wissenschaft – ein realitätsnahes Modell. Tatsächlich verläuft wissenschaftlicher Fortschritt nicht linear, sondern beinhaltet immer auch Wiederholungen, das Zurückkehren zu ursprünglichen Hypothesen und ein Zusammenspiel der unterschiedlichen Herangehensweisen an eine Fragestellung. Die Abbildung basiert auf dem gängigen Modell „Wie Wissenschaft funktioniert“, wie es auf der Webseite www.understandingscience.org vorgestellt wird.



Welt erklären können. Natürlich gehört noch einiges mehr zur Wissenschaft als nur Prüfen und Experimentieren. Welche Hypothesen können aufgestellt werden? Wie interpretiere ich die Ergebnisse meiner Experimente und mit welchen Methoden überprüfe ich sie? Und wie entscheide ich, welche Idee weiter verfolgt werden sollte? – Wir wollen dies kurz betrachten:

1. Ideen für neue Hypothesen und ausgefeilte Experimente entstehen oft erst im Zuge der wissenschaftlichen Untersuchungen und nach neuen Entdeckungen (dargestellt im oberen Kreis in *Abbildung 1.23*). 2. Das Überprüfen neuer Hypothesen findet nicht in einem sozialen Vakuum statt; die Diskussion der eigenen Forschungsergebnisse mit anderen Wissenschaftlern und deren Rückmeldung spielen eine wichtige Rolle (dargestellt im unteren rechten Kreis in *Abbildung 1.23*). Manchmal richten Naturwissenschaftler ihre Forschungen auch neu aus, wenn sie zu der Einsicht kommen, dass sie vielleicht die falsche Frage gestellt haben oder die verfügbaren Methoden oder technischen Möglichkeiten nicht ausreichen, um der Lösung eines wissenschaftlichen Problems näherzukommen. 3. Darüber hinaus ist Wissenschaft auch immer mit gesellschaftlichen Aspekten verknüpft (dargestellt im unteren linken Kreis in *Abbil-*

dung 1.23). So ist z.B. der Klimawandel ein drängendes gesellschaftliches Problem, welches viele Wissenschaftler zu neuen Hypothesen und Studien anregt – mit dem Ziel, die Ursachen des Klimawandels verstehen zu lernen und Lösungen für die Gesellschaft aufzuzeigen.

Für jeden angehenden Naturwissenschaftler ist es unerlässlich, sich im Laufe seiner Ausbildung – im besten Fall durch eigene Forschertätigkeit – mit der Leistungsfähigkeit und auch den Grenzen der wissenschaftlichen Methoden vertraut zu machen. Dies geschieht schrittweise durch die zahlreichen Praktika, die Sie während Ihres Studiums absolvieren können. Es ist allerdings wichtig zu bemerken, dass Wissenschaft keinem stereotypen Handeln folgt, das sich sklavisch in ein starres Schema pressen lässt. Die Kriterien der Wissenschaftlichkeit sind jedoch klar definiert und werden bei der Bewertung von Forschungsleistungen in aller Welt in gleicher Weise als Maßstab angelegt. Dies geschieht zum Beispiel durch die Begutachtung von bei Fachzeitschriften eingereichten Manuskripten durch mehrere erfahrene Fachwissenschaftler, ebenso wie durch Wissenschaftsevaluationen an den Universitäten oder bei der Verleihung wissenschaftlicher Preise, wie etwa dem Nobelpreis.

1.3.5 Fallstudie: Zur Fellfärbung bei verschiedenen Mauspopulationen

Nachdem die Kriterien des naturwissenschaftlichen Vorgehens vorgestellt wurden, soll im Folgenden ein konkretes Fallbeispiel biologischer Freilandforschung betrachtet werden, bei dem ein bestimmter naturwissenschaftlich-methodischer Ansatz angewandt wurde.

Unsere Fallstudie beginnt mit einer Reihe von empirischen Beobachtungen und allgemeinen Erkenntnissen. Viele Tiere sind sehr auffallend gefärbt, vielfach besitzen sie eine Musterung, die nicht nur zwischen verschiedenen Arten, sondern oft sogar innerhalb einer Spezies variiert. Worauf beruhen diese Unterschiede? Wie Sie sich vielleicht erinnern, sind die zwei „Oldfield“-Mäuse, die am Anfang dieses Kapitels abgebildet sind, Mitglieder derselben Art (*Peromyscus polionotus*), haben aber unterschiedliche Fellfarben und bewohnen verschiedene Lebensräume. Eine der Populationen kommt entlang der Küste von Florida vor, einem Lebensraum mit zahlreichen weißen Sanddünen, die spärlich mit Strandhafer bewachsen sind. Die zweite Population lebt dagegen im Landesinneren auf dunklerem, fruchtbarerem Boden (► *Abbildung 1.24*). Schon ein kurzer Blick auf die Fotos in *Abbildung 1.24* zeigt eine auffallende Ähnlichkeit der Fellfarbe mit den typischen Farbschattierungen im jeweiligen Lebensraum. Die natürlichen Raubtiere der „Oldfield“-Maus, darunter Falken, Eulen, Füchse und Kojoten, sind Sichtjäger, d.h. sie verwenden ihre Augen, um nach ihrer Beute zu suchen. Francis Bertody Sumner, ein Wissenschaftler, der die Populationen dieser Mausart bereits in den 20er-Jahren des 20. Jahrhunderts untersuchte, stellte die Hypothese auf, dass sich ihre Fellfarben als Anpassungen entwickelt haben, die die Mäuse in ihrer natürlichen Umgebung tarnen und sie vor ihren Fressfeinden schützen.

So offensichtlich diese „Camouflage-Hypothese“ auch sein mag, sie wurde experimentell nie überprüft. Erst 2010 reiste die Biologin Hopi Hoekstra von der Harvard University mit einigen ihrer Studenten nach Florida, um die Vorhersage zu überprüfen, dass „Oldfield“-Mäuse mit einer Fellfärbung, die nicht ihrem Lebensraum entsprach, stärker als die einheimischen, gut angepassten

Mäuse den Jägern zum Opfer fielen. ► *Abbildung 1.25* fasst dieses Feldexperiment zusammen.

Die Forscher bauten Hunderte von Mausattrappen und färbten sie so ein, dass sie entweder mehr den am Strand lebenden oder den Binnenmäusen glichen. Eine identische Anzahl beider Mausattrappen wurde dann zufällig in den beiden Lebensräumen verteilt und über Nacht zurückgelassen. Die Mausattrappen, die den ortsansässigen Mäusen stark ähnelten, stellten die Kontrollgruppe dar (z.B. helle Mausattrappen im Strandhabitat), während die Mausattrappen mit der untypischen Färbung die experimentelle Gruppe darstellten (z.B. dunklere Attrappen im Strandhabitat). Am nächsten Morgen untersuchte das Forscherteam jede einzelne Attrappe, um das Experiment auszuwerten. Attrappen, an denen Biss- und Kratzspuren zu sehen waren, und solche, die vollständig verschwunden waren, wurden als Raubtierangriffe gezählt. Gemessen an diesen Ereignissen und an den in der Umgebung gefundenen Spuren traten Säugetiere (wie Füchse und Kojoten) und Vögel (wie Eulen, Reiher und Falken) gleichermaßen oft als Raubtiere in Erscheinung.

Für jedes Habitat berechneten die Forscher dann den prozentualen Anteil der Raubtierangriffe. Tatsächlich wurden gut getarnte Mausattrappen, die also in ihrer Fellfarbe an die Umgebung angepasst waren, weitaus weniger oft angegriffen. Dies galt sowohl für das Strand- als auch für das Binnenhabitat. Die experimentellen Daten passen somit perfekt zur Tarnhypothese von Francis Bertody Sumner.

1.3.6 Die Planung von Kontrollexperimenten

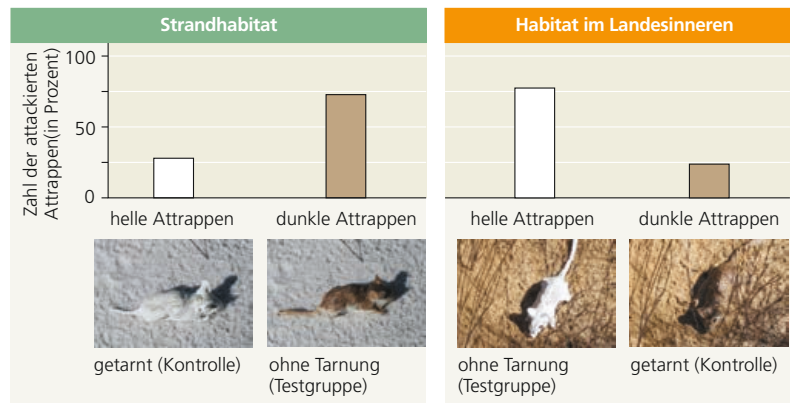
Der Versuch zur Anpassung der Fellfarbe bei Mäusen ist ein Beispiel für ein Experiment mit Kontrollen. Solche Experimente sind so ausgelegt, dass der Ausgang des Versuchs bei einer Versuchsgruppe (in diesem Fall den Attrappen ohne Tarnfärbung) mit dem bei einer Kontrollgruppe (in diesem Fall den Attrappen mit Tarnfärbung) verglichen werden kann. Im günstigsten Fall unterscheidet sich die Kontrollgruppe beziehungsweise der Kontrollansatz bei Laborversuchen nur in



Mäuse, die in den mit Strandhafer dünn bewachsenen Sanddünen entlang der Küste leben, haben ein hell, gesprenkeltes Fell, wodurch sie in ihrer Umgebung sehr gut getarnt sind.

Mäuse derselben Art, die etwa 30 Kilometer im Landesinneren leben, besitzen ein dunkles Fell auf dem Rücken, das sie auf dem dunklen Boden ihres Lebensraums bestens tarnen.

Abbildung 1.24: Unterschiedliche Fellfarben der Strand- und der Binnenlandpopulation von *Peromyscus polionotus*.

► **Abbildung 1.25: Aus der Forschung**

Schützt eine Tarnfärbung die beiden Mauspopulationen davor, von Raubtieren erbeutet zu werden?

Experiment Hopi Hoekstra und ihre Kollegen wollten die Hypothese überprüfen, dass die unterschiedliche Fellfarbe von Mäusen der Art *Peromyscus polionotus*, die am Strand leben (und ein helles Fell besitzen), und solchen, die im Binnenland leben (und ein dunkles Fell besitzen), optimalen Schutz vor dem Angriff durch Raubtiere in ihren jeweiligen Lebensräumen bietet. Die Forscher besprühten Mausattrappen mit hellen oder dunklen Farbmustern, so dass die Attrappen entweder den am Strand bzw. den im Inland lebenden Mäusen ähnelten, und legten die Attrappen in beiden Lebensräumen aus. Am nächsten Morgen zählten sie beschädigte oder fehlende Attrappen.

Ergebnis Für jeden Lebensraum berechneten die Forscher den Prozentsatz angegriffener heller und dunkler Attrappen. In beiden Habitaten wurden die Mausattrappen ohne Tarnfärbung jeweils öfter angegriffen oder „erbeutet“.

Schlussfolgerung Die Ergebnisse stimmen mit der Vorhersage der Forscher überein: Mausattrappen mit Tarnfärbung werden seltener als nicht getarnte Mausattrappen angegriffen. Somit unterstützt das Freilandexperiment die Camouflage-Hypothese.

Quelle: S. N. Vignieri, J. G. Larson, and H. E. Hoekstra, The selective advantage of crypsis in mice, *Evolution* 64: 2153–2158 (2010).

WAS WÄRE, WENN? Die Balken in den Diagrammen geben den Prozentsatz der angegriffenen Attrappen an, die entweder hell oder dunkel gefärbt waren. Angenommen, 100 Mausattrappen wurden in jedem Habitat angegriffen. Wie viele helle Attrappen wurden im Strandhabitat angegriffen? Wie viele dunkle Attrappen? Beantworten Sie die gleiche Frage für das Inlandshabitat.

einem Faktor (einer Variablen) vom Testansatz (in unserem Beispiel die Fellfarbe). Ohne die Einbeziehung einer Kontrollgruppe („Nullprobe“) hätten die Wissenschaftler andere Faktoren nicht ausschließen können, die eventuell für die häufigeren Attacken auf die Mausattrappen ohne Tarnfärbung verantwortlich sein könnten. So könnte beispielsweise eine unterschiedliche Anzahl von Räubern oder eine andere Umgebungstemperatur in den miteinander verglichenen Testgebieten ebenfalls eine Rolle spielen. Der gewählte Versuchsaufbau hat jedoch nur die unterschiedliche Färbung als einzigen Faktor variiert, der die geringere Angriffshäufigkeit auf die Attrappen erklärt. Es war nicht die absolute Anzahl von Attacken auf die Attrappen, die den Ausschlag gab, sondern die Differenz zwischen der Anzahl der Angriffe auf die Mausattrappen mit Tarnfärbung und der Anzahl der Angriffe auf die Mausattrappen ohne Tarnfärbung.

Ein verbreitetes Missverständnis besteht darin, dass bei einem unter kontrollierten Bedingungen durchgeführten Experiment das experimentelle Umfeld bis auf eine einzige der Überprüfung unterliegende Variable konstant gehalten wird. Dies ist zwar wünschenswert,

in der Regel bei Freilandversuchen aber nicht möglich und auch bei Laborversuchen nicht immer zu realisieren. In bestimmten naturwissenschaftlichen Disziplinen und Fragestellungen ist ein solches Vorgehen jedoch durchführbar; daher wird häufig zwischen „harter“ (stringenter) und „weicher“ wissenschaftlicher Analyse, beziehungsweise „harten“ und „weichen“ Ergebnissen, unterschieden. Da unbeabsichtigte Schwankungen oder falsche Ergebnisse prinzipiell nicht auszuschließen sind, müssen immer mehrere Experimente durchgeführt und ein statistischer Mittelwert errechnet werden. Es ist wichtig anzumerken, dass in *jedes* wissenschaftliche Experiment mit einem hohen Aussagewert geeignete Kontrollansätze miteinbezogen werden *müssen*. Fehlen solche Kontrollen, sind die Versuchsergebnisse meist wertlos und werden von Fachkollegen – zum Beispiel nach Einreichung bei einer anspruchsvollen Fachzeitschrift – in der Regel abgelehnt. Kontrollansätze sind daher von *entscheidender Bedeutung* für die Bewertung von Forschungsergebnissen. Es ist also ganz und gar verfehlt, „Kontrollen“ für etwas Nebensächliches oder Unwichtiges zu halten!

1.3.7 Wissenschaftstheorien

Umgangssprachlich verwenden wir den Begriff *Theorie* oft im Sinne spekulativer Aussagen: „Das ist nur Theorie!“ In den Naturwissenschaften kommt dem Begriff *Theorie* eine ganz andere Bedeutung zu. Was genau verstehen Wissenschaftler unter einer Theorie und was unterscheidet eine Theorie von einer Hypothese oder einer reinen Spekulation?

Zunächst einmal umfasst eine Theorie ein weitaus breiteres Spektrum an Aspekten als eine Hypothese. „Eine an die Umgebung angepasste Fellfarbe schützt Mäuse vor Fressfeinden“ ist eine Hypothese. Aber *dies* ist eine Theorie: „Evolutionäre Anpassungen entstehen durch natürliche Selektion“. Die Theorie besagt, dass die natürliche Selektion einen generellen Mechanismus der Evolution darstellt und für die enorme Vielfalt all jener Anpassungen verantwortlich ist, die wir in der Natur vorfinden. Die Fellfarbe der Maus ist nur ein einzelnes Beispiel.

Eine einzelne Theorie kann zahlreiche neue Hypothesen hervorbringen. So wurden Peter und Rosemary Grant, Forscher an der Princeton Universität, durch Darwins Theorie der natürlichen Selektion dazu ermutigt, eine neue Hypothese zur Evolution der Schnabelform der Darwinfinken aufzustellen. Diese Hypothese besagt, dass die Schnabelform eine Anpassung an die auf den einzelnen Inseln des Galapagos-Archipels vorherrschenden Nahrungsbedingungen darstellt. Die Forschungsergebnisse, die diese Hypothese unterstützen, sind in *Kapitel 23* näher beschrieben.

Verglichen mit einer Hypothese wird eine Theorie von einer großen Vielzahl von Belegen gestützt. So wird etwa die Theorie der natürlichen Selektion durch eine nahezu täglich wachsende Zahl von wissenschaftlichen Untersuchungen und deren Ergebnissen bestätigt. Demgegenüber gibt es keinerlei Experimente oder Beobachtungen (wissenschaftliche Befunde), die diese Theorie widerlegen würden. Ähnlich bedeutsame Theorien sind z.B. die Gravitationstheorie und die Theorie, dass die Erde um die Sonne kreist. Alle in den Wissenschaften weithin anerkannten Theorien erklären ein breites Spektrum von Beobachtungen und werden durch zahlreiche Beweise unterstützt. Jede Theorie wird darüber hinaus durch die Überprüfung einzelner Hypothesen, die sich aus dieser Theorie entwickelt haben, immer wieder auf den Prüfstand gestellt.

Tatsächlich müssen Wissenschaftler auch oft ihre Hypothesen oder Theorien verändern oder gar verwerfen. Dies geschieht immer dann, wenn durch neue Forschungsansätze Ergebnisse erzielt werden, die der Hypothese widersprechen oder nicht durch sie erklärt werden können. Beispielsweise konnte aufgrund neuer zell- und molekularbiologischer Befunde die Theorie, dass Bakterien und Archaea gemeinsam das Reich der Prokaryonten bilden, nicht aufrechterhalten werden. Erst durch die Anwendung neuester Analysemethoden konnten einige der bislang gültigen Hypothesen zu Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Organismen geprüft und überarbeitet werden. Die wissenschaftliche Wirklichkeit steht fortwährend auf dem

Prüfstand, denn grundsätzlich gilt, dass Beobachtungen und Experimente reproduzierbar und Hypothesen überprüfbar und falsifizierbar sein müssen.

► Wiederholungsfragen 1.3

1. Stellen Sie die wissenschaftlichen Methoden der Induktion denen der Deduktion gegenüber.
2. Warum spricht man im Zusammenhang mit dem Konzept der natürlichen Selektion von der „Theorie der natürlichen Selektion“?
3. **WAS WÄRE, WENN?** Nehmen Sie an, Sie dehnten das Experiment zur Anpassung der Fellfarbe bei Mäusen auf ein Gebiet des US-Staates Florida aus, in dem keines der beiden im Experiment beschriebenen typischen Habitate vorkommt. Welche Ergebnisse würden Sie für Ihren Freilandversuch vorhersagen?

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Wissenschaftskultur

1.4

In Kinofilmen oder Romanen werden Wissenschaftler gelegentlich als verschrobene Einzelgänger porträtiert, die allein in einem Laboratorium arbeiten. In der Realität ist Wissenschaft eine Tätigkeit, die in einem engen sozialen Umfeld stattfindet. Die meisten in der Forschung tätigen Wissenschaftler sind Mitglieder einer mehr oder weniger großen Gruppe, der oft Personen angehören, die sich in verschiedenen Etappen ihrer Ausbildung oder beruflichen Spezialisierung befinden (Studenten, Doktoranden, technische Assistenten, Tierpfleger, Gärtner, festangestellte Wissenschaftler und Dozenten). Einer von vielen Faktoren, die zum Erfolg in der Forschung beitragen, ist eine ausgeprägte Kommunikationsfähigkeit. Forschungsergebnisse haben keinerlei Einfluss, bevor sie nicht in der Gemeinschaft der Fachwissenschaftler bekannt gegeben wurden und dort Gehör fanden (durch Veröffentlichungen in anerkannten Fachzeitschriften und Fachbüchern – heute oft auch „online“, beispielsweise durch Fachartikel in „Open Access“-Zeitschriften, die für jeden Interessierten weltweit kostenlos einsehbar sind. Oft werden neue Forschungsergebnisse auch durch Vorträge und andere Präsentationsformen auf Tagungen bekannt gemacht).

1.4.1 Auf den Erkenntnissen anderer Wissenschaftler und Vorgänger aufbauen

Dem berühmten Wissenschaftler Isaac Newton werden folgende Aussprüche zugeordnet: „Die Welt zu erklären ist eine zu schwierige Aufgabe für einen einzelnen Menschen oder sogar für eine ganze Generation“, „Es ist

► Wissenschaftliche Übung

Interpretation von Balkendiagrammen

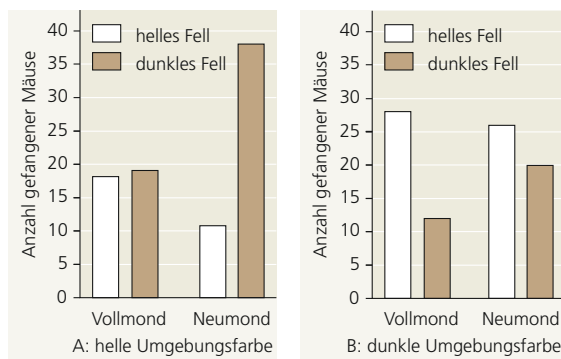
Wie beeinflusst die Fellfarbe der Maus den Jagderfolg von Eulen mit und ohne Mondlicht?

D. W. Kaufman untersuchte den Einfluss einer Tarnfärbung von Mäusen auf den Jagderfolg von Eulen. Er überprüfte experimentell seine Hypothese, nach der der Kontrast zwischen Fellfarbe und Umgebung einen unmittelbaren Einfluss auf den nächtlichen Jagderfolg hat. In dieser Übung sollen Sie seine Ergebnisse analysieren.



Durchführung des Experiments Jeweils zwei Mäuse (*Peromyscus polionotus*) mit unterschiedlichen Fellfarben, hellbraun und dunkelbraun, wurden gleichzeitig in ein Fluggehege mit einer hungrigen Eule gesetzt. Forscher notierten die Fellfarbe der Maus, die zuerst von der Eule erbeutet wurde. Fing die Eule innerhalb von 15 Minuten keine der beiden Mäuse, wurde das Experiment mit „null“ bewertet. Das Experiment wurde oft wiederholt. Darüber hinaus veränderten die Forscher die Umgebungsfarbe (der Boden des Geheges war entweder hell oder dunkel) und die Lichtsituation (Simulation von Mondlicht).

Experimentelle Daten



Datenauswertung

- Zunächst ist es wichtig, den Aufbau der Grafiken zu verstehen. Abbildung A zeigt die Ergebnisse, die bei einem hellen Boden erzielt wurden, Abbildung B die Ergebnisse bei dunkelfarbigem Boden – ansonsten sind die beiden Abbildungen gleich aufgebaut. (a) In den Diagrammen finden Sie mehr als eine unabhängige Variable. Was sind die unabhängigen

Variablen, d.h. die Variablen, die von den Forschern untersucht wurden? Auf welcher Achse im Diagramm finden Sie diese unabhängigen Variablen? (b) Was ist die abhängige Variable in diesem Diagramm, also die „Antwort“ auf die Variablen, die getestet wurden? Welche Achse des Diagramms zeigt die abhängige Variable?

- (a) Wie viele Mäuse mit dunkelbraunem Fell wurden bei Mondlicht und heller Umgebungsfarbe (heller Boden) von der Eule erbeutet? (b) Wie viele Mäuse mit dunkelbraunem Fell wurden bei Mondlicht und dunkler Umgebungsfarbe (dunkler Boden) von der Eule erbeutet? (c) Würde eine Maus mit dunkelbraunem Fell der Eule bei Mondlicht eher auf hellem oder dunklem Boden entkommen? Begründen Sie Ihre Antworten.
- (a) Würde eine Maus mit dunkelbraunem Fell auf dunkler Umgebungsfarbe (dunkler Boden) eher bei Neu- oder bei Vollmond entkommen? (b) Und eine Maus mit hellbraunem Fell auf hellem Boden? Begründen Sie Ihre Antworten.
- (a) Unter welchen Bedingungen würde eine Maus mit dunklem Fell am ehesten der nächtlichen Jagd einer Eule entkommen? (b) Und eine Maus mit hellbraunem Fell?
- (a) Welche Kombination unabhängiger Variablen führt zum besten Jagderfolg der Eule bei hellem Boden? (b) Welche Kombination unabhängiger Variablen führt zum besten Jagderfolg der Eule bei dunklem Boden? (c) Welchen Zusammenhang, wenn überhaupt, sehen Sie zwischen Ihren Antworten auf die Fragen (a) und (b)?
- Welche Umgebungsbedingungen sind sowohl für Mäuse mit hellem als auch mit dunklem Fell am gefährlichsten?
- Kombinieren Sie die Daten aus beiden Diagrammen und bestimmen Sie jeweils die Gesamtzahl der erbeuteten Mäuse mit und ohne Mondlicht. Was sind die optimalen Jagdbedingungen für Eulen? Begründen Sie Ihre Antwort.

Daten aus: D. W. Kaufman, Adaptive coloration in *Peromyscus polionotus*: Experimental selection by owls, *Journal of Mammalogy* 55:271–283 (1974).

deshalb besser, Weniges gewissenhaft zu tun und den Rest denjenigen zu überlassen, die nach uns kommen“. Jeder junge Wissenschaftler, begierig Neues zu entdecken, kann auf eine großartige Bandbreite von Erkenntnissen zurückgreifen, die von zahllosen Vorgängerinnen und Vorgängern zusammengetragen wurden. So profitierten die Experimente von Vignieri, Larson und Hoekstra (Abbildung 1.25) von den in den 70er-Jahren des 20. Jahrhunderts veröffentlichten Arbeiten eines anderen Forschers, D.W. Kaufman. In der **Wissenschaftlichen Übung** lernen Sie die Experimente von Kaufman genauer kennen.

Einzelbeobachtungen können interessant sein, stellen aber keine „Beweise“ im Sinn einer wissenschaftlichen Methode dar. Bei einer wissenschaftlichen Auswertung müssen sie verworfen werden. In der Wissenschaft sind die durch Beobachtungen oder Experimente gewonnenen Ergebnisse nur dann verwertbar, wenn sie auch reproduzierbar sind. Eine Schwierigkeit besteht darin, dafür immer eine überprüfbare und somit potenziell falsifizierbare Hypothese zu formulieren. Ein professioneller Wissenschaftsbetrieb ist gleichermaßen durch Kooperation wie durch Konkurrenz im positiven Sinne gekennzeichnet. Wissenschaftler, die auf dem gleichen Gebiet arbeiten, überprüfen oft die Hypothesen ihrer Kollegen (oder nutzen diese als Grundlage eigener Arbeiten). Sie wiederholen Versuche direkt oder nutzen ähnliche Ansätze, zum Beispiel mit neuen Methoden. Wenn sich mehrere Wissenschaftler der gleichen oder einer sehr ähnlichen Fragestellung zuwenden, nimmt dies häufig den Charakter eines Wettlaufs an. Genau wie im Sport oder in einem politischen Wahlkampf gibt es auch bei der Konkurrenz in der Forschung – insbesondere der sogenannten „Spitzenforschung“ – nur einen oder wenige „Gewinner“. Viele der ebenfalls Angetretenen verlieren bei der Lösung eines bestimmten Problems und bleiben „auf der Strecke“. Genau wie ein Rennfahrer genießt es auch ein Wissenschaftler, mit einer Entdeckung oder einem wichtigen Experiment „Erster“ zu sein, weil damit oft ein beruflicher Aufstieg, mehr Forschungsgelder oder wissenschaftliche Preise verbunden sind.

Kooperation, aber auch Konkurrenz, ergeben sich auch, wenn Wissenschaftler mit den gleichen Organismen arbeiten. In der Forschung werden viele Untersuchungen an (einigen wenigen) Modellorganismen durchgeführt, die stellvertretend für eine ganze Gruppe stehen, wie etwa die Fliegen der Gattung *Drosophila* (Taufliegen) in der Genetik und Entwicklungsbiologie. Untersuchungen an *Drosophila melanogaster* haben zu zahlreichen neuen Einblicken in die Wirkungsweise von Genen, z.B. bei der Differenzierung von Körperabschnitten oder Organen, geführt. Viele dieser Erkenntnisse lassen sich auch auf andere Organismen und z.T. auch auf den Menschen übertragen. Andere wichtige Modellorganismen sind z.B. die Acker-Schmalwand *Arabidopsis thaliana*, der Fadenwurm *Caenorhabditis elegans*, der Zebrafisch *Danio rerio*, die Hausmaus *Mus musculus*, die Bäckerhefe *Saccharomyces cerevisiae* und das Bakterium *Escherichia coli*. Viele der Beiträge in diesem

Buch gehen auf Untersuchungen und Beobachtungen an diesen Modellorganismen zurück.

1.4.2 Naturwissenschaft, Technik und Gesellschaft

Das Verhältnis von Naturwissenschaft und Gesellschaft wird deutlicher, wenn man die Technik mit in das Bild einbezieht. Obgleich Wissenschaft und Technik sich vielfach auf die gleichen oder zumindest ähnliche grundlegende Methoden stützen, unterscheiden sie sich in ihren Zielsetzungen. Das Ziel der Wissenschaft ist ein Verständnis von Naturphänomenen. Im Gegensatz dazu zielt die Technik auf eine Anwendung dieser naturwissenschaftlichen Erkenntnisse für einen speziellen – meistens kommerziellen – Zweck. Man spricht daher auch von „reiner Wissenschaft“ (erkenntnisorientierte Wissenschaft ohne konkrete Anwendungsabsicht, Grundlagenforschung) und von „angewandter Wissenschaft“ (= Technologieforschung, Ingenieurwissenschaften, Forst- und Agrarwissenschaften, Umweltwissenschaften und andere Disziplinen). Biologen und Wissenschaftler anderer Disziplinen sprechen im Rahmen ihrer Arbeit oftmals von „Entdeckungen“, Ingenieure dagegen von „Erfindungen“ oder „Entwicklungen“. Zu den Nutznießern solcher Erfindungen und Entwicklungen gehören auch die Wissenschaftler, die neue Technologien bei ihrer Forschungsarbeit einsetzen. Der Einfluss der Informations- und Computertechnik auf die Systembiologie ist hier nur ein Beispiel. Wissenschaft und Technik sind daher eng verzahnt und wechselseitig voneinander abhängig. Technische Fortschritte ermöglichen neue Erkenntnisse, während neue Erkenntnisse oft zu neuartigen technischen Entwicklungen führen und letztlich wieder zu neuen Herausforderungen.

Eine effiziente Verzahnung von Wissenschaft und Technik hat erhebliche gesellschaftliche Auswirkungen. So war die Entdeckung der DNA als Erbmaterial und die Aufklärung der Struktur von DNA-Molekülen vor über sechzig Jahren ein entscheidender Baustein für die Entwicklung der Gentechnologie, mit deren Einsatz sich viele Ansätze in der Medizin, der Landwirtschaft und der Kriminalistik grundlegend verändert haben. Möglicherweise haben die beiden Wissenschaftler James Watson und Francis Crick, als sie die Molekülstruktur der DNA aufklärten, vorausgesehen, dass ihre Entdeckung eines Tages gewaltige Anwendungsmöglichkeiten eröffnen würde. Allerdings ist es höchst unwahrscheinlich, dass sie deren Umfang und das Ausmaß tatsächlich abschätzen konnten.

Die Richtung des technischen Fortschritts wird weniger vom Wissensdurst bestimmt, der die Grundlagenforschung antreibt, sondern hängt eher von den aktuellen menschlichen Bedürfnissen und Wünschen ab, sowie von den praktischen Herausforderungen, denen sie sich stellen müssen. Auch das jeweilige soziale Umfeld spielt dabei eine Rolle. Debatten um technische Entwicklungen drehen sich mehr um das „Sollte man das tun?“ als um „Ist es möglich, das zu

tun?“ Der technische Fortschritt erfordert oft schwierige und verantwortungsvolle Entscheidungen. Unter welchen Umständen ist es erlaubt, die DNA-Analysetechnik einzusetzen, um herauszufinden, ob ein bestimmter Mensch genetische Anlagen für bestimmte Erbkrankheiten in sich trägt? Sollten solche Tests grundsätzlich freiwillig sein oder gibt es Umstände, unter denen sie verpflichtend sein sollten? Sollten Versicherungskonzerne oder Arbeitgeber Zugang zu solchen Informationen haben, wie es bereits für viele andere Arten von gesundheitsrelevanten Daten der Fall ist?



Abbildung 1.26: DNA-Technologie und Forensik. Nachdem Michael Morton fast 25 Jahre für den brutalen Mord an seiner Frau im Gefängnis verbracht hatte, bewies 2011 eine forensische Analyse von DNA-Proben vom Tatort seine Unschuld. Die DNA-Analyse überführte einen anderen Verdächtigen, der bereits in einem zweiten Mordfall angeklagt wurde. Nachdem seine Verurteilung aufgehoben wurde, konnte Michael Morton aus der Haft entlassen und von seiner Familie empfangen werden. Die Details der forensischen Analyse werden in *Kapitel 19* beschrieben.

Derartige ethische Fragen haben ebenso viel mit Politik, Ökonomie und kulturellen Wertvorstellungen zu tun wie mit Wissenschaft und Technologie. Alle Bürger eines Landes – nicht nur die Wissenschaftler – haben die Pflicht, sich darüber zu informieren, nach welchen Grundsätzen die Wissenschaft arbeitet und worin der potenzielle Nutzen und die Risiken neuer Technologien bestehen. Dies ist infolge der rasanten Geschwindigkeit des technischen Fortschritts und der Komplexität der zugrunde liegenden Prinzipien oft nicht einfach! Die Beziehung zwischen Wissenschaft, Technik und Gesellschaft steigert vor diesem Hintergrund die Bedeutung und den Wert eines Biologiestudiums.

1.4.3 Die Bedeutung unterschiedlicher Standpunkte in der Wissenschaft

Viele der für die menschliche Gesellschaft besonders bedeutsamen Entdeckungen und Erfindungen hatten ihren Ursprung an Orten entlang der großen Handelsrouten, dort wo viele unterschiedliche Kulturen aufeinandertrafen und zu neuen Ideen führten. So wurde z.B. die Kunst des Buchdrucks in Deutschland

um 1440 von Johannes Gutenberg entwickelt. Sein Buchdruckverfahren gründete sich auf alte chinesische Erfindungen, u.a. die Tinte und das Papier. Papier gelangte über Handelsrouten von China nach Bagdad, wo seine Massenherstellung gelang. Letztlich erreichte das Wissen um die Papierherstellung und auch eine mit Wasser hergestellte Tinte Mitteleuropa. Gutenberg entwickelte hieraus seine für den Buchdruck verwendete ölbasierte Drucktinte. Einflüsse unterschiedlicher Kulturen führten nicht nur zur Erfindung des Buchdrucks, sondern auch zu zahlreichen anderen wichtigen Entdeckungen mit erheblichen gesellschaftlichen Konsequenzen.

Die Gemeinschaft der Biologen ist Teil der Gesellschaft im Allgemeinen und damit in das kulturelle Milieu ihrer Zeit eingebettet. So hatten Frauen in der Vergangenheit oft Benachteiligungen und andere Schwierigkeiten hinzunehmen, wenn sie eine wissenschaftliche Karriere anstrebten. In den Industrienationen führte in den letzten Jahrzehnten eine Veränderung der Rolle der Frau zu einer drastischen Erhöhung des Frauenanteils in der Biologie (einschließlich der höherrangigen Positionen). Auch finanzielle, kulturelle oder religiöse Aspekte können dazu führen, dass bestimmte Minoritäten kaum oder gar keinen Zugang zum universitären Ausbildungssystem erhalten. Dies führt letztendlich zu einer verengten Sichtweise bei der Bearbeitung wissenschaftlicher Fragestellungen, da innovative Ansätze oft z.B. auf den diversen kulturellen Hintergründen der beteiligten Forscher beruhen. Je mehr Stimmen gehört werden, umso robuster, wertvoller und produktiver wird der wissenschaftliche Austausch sein. Die Autoren und Bearbeiter dieses Buchs heißen alle neuen Studierenden in der Biologie willkommen und wünschen Ihnen viel Spaß und Erfolg in diesem aufregenden Zweig der Naturwissenschaften.

► Wiederholungsfragen 1.4

1. Wie unterscheidet sich Wissenschaft von Technik?
2. **ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN** Sichelzellanämie wird durch eine Genmutation hervorgerufen, die weitaus häufiger bei den Bewohnern von südlich der Sahara gelegenen Regionen auftritt als z.B. bei Amerikanern mit afrikanischen Wurzeln in ihrer Familie. Merkmalsträger, die die Mutation nur von einem Elternteil geerbt haben, erkranken weniger häufig an Malaria, einer Krankheit, die in den Staaten südlich der Sahara weit verbreitet ist. Gibt es evolutionsbiologische Prozesse, die die unterschiedliche Häufigkeit des Sichelzellenanämie-Gens in den verschiedenen Populationen erklären könnten?

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

ZUSAMMENFASSUNG KAPITEL 1

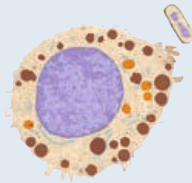
Abschnitt 1.1

Theorien und Konzepte verbinden die Disziplinen der Biologie

■ **Auf jeder Ebene der biologischen Hierarchie treten für sie typische emergente Eigenschaften auf.** Die Hierarchie des Lebens stellt sich wie folgt dar: Biosphäre > Ökosystem > Lebensgemeinschaft > Population > Individuum > Organsystem > Organ > Gewebe > Zelle > Organell > Molekülverband > Molekül > Atom. Vom Atom ausgehend, treten auf jeder höheren Hierarchieebene neue, spezifische emergente Eigenschaften in Erscheinung, die sich aus Wechselwirkungen zwischen den Komponenten dieser bestimmten Ebene ableiten. Sie unterscheiden sich von denen der nächstniedrigeren und nächsthöheren Ebene. Bei einem reduktionistischen Ansatz wird ein komplexes System in seine einfacheren und leichter zu untersuchenden Bestandteile zerlegt. In der Systembiologie erstellt der Wissenschaftler Modelle komplexer biologischer Systeme.



■ **Zellen sind die strukturellen und funktionellen Grundeinheiten des Lebens.** Die Zelle ist die unterste Ebene, auf der alle biologischen Aktivitäten ablaufen können, die notwendig sind, um einen Organismus am Leben zu erhalten. Eine Zelle ist entweder vom prokaryontischen oder vom eukaryontischen Typ. Eukaryontische Zellen enthalten Organellen, die von einer Membran umgeben sind, zum Beispiel den Zellkern, der die Hauptmasse des Erbguts (DNA) enthält. Prokaryontischen Zellen fehlen derartige, von einer Membran begrenzte Organellen.

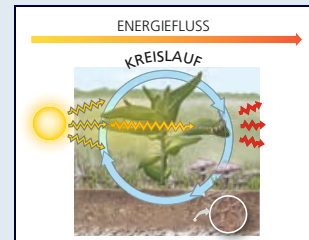


■ **Die Kontinuität des Lebens beruht auf vererbbarer Information in Form der DNA.** Genetische Information (Erbinformation) ist in den Nucleotidsequenzen von DNA-Molekülen codiert. Es ist die DNA, die als Erbinformation von den Eltern auf ihre Nachkommen übertragen wird. DNA-Nucleotidsequenzen steuern die Proteinproduktion einer Zelle durch Transkription in Ribonucleinsäuren (RNA), die dann in Polypeptidsequenzen übersetzt (translatiert) werden. Diverse RNA-Typen, die nicht in Proteine übersetzt werden, üben weitere wichtige Funktionen in der Zelle aus.

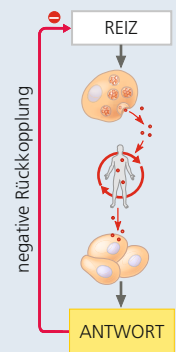


■ **Die Organismen stehen mit ihrer Umwelt in Wechselwirkung und tauschen dabei Materie und Energie aus.** Die Umwelt eines Individuums innerhalb eines bestimmten Lebensraums umfasst alle ande-

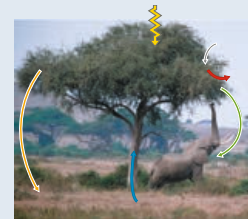
ren Organismen (biotische Umwelt) ebenso wie die unbelebte Umwelt (abiotische Umwelt). Während die chemischen Bestandteile (zum Beispiel die Nährstoffe und Elemente) in einem Ökosystem über Kreisläufe erhalten bleiben, geht ein steter Energiefluss durch das System. Alle Organismen müssen Arbeit verrichten; dazu ist Energie notwendig. Der Energiefluss geht in der Regel von der Sonne aus und fließt durch die verschiedenen Trophiestufen von den Primärproduzenten über die verschiedenen Konsumentenebenen. Auf jeder dieser Ebenen wird Wärmeenergie freigesetzt.



■ **Biologische Systeme werden über Rückkopplungen reguliert.** Im Fall einer negativen Rückkopplung wird bei einem Zuviel eines produzierten Stoffes die weitere Produktion verlangsamt oder ganz gehemmt, um die Menge der vorhandenen Substanz in einem bestimmten Gleichgewicht zu halten. Im Fall einer positiven Rückkopplung stimuliert ein Endprodukt den Prozess seiner eigenen weiteren Herstellung bis zu einem bestimmten Grenzwert, ab dem andere Regulationsmechanismen greifen. Solche Rückkopplungsprozesse stellen Regulationsmechanismen dar, die auf allen Ebenen der biologischen Hierarchie anzutreffen sind – von der biochemischen Ebene der Moleküle bis zur Ebene von Ökosystemen. Sie sind aber auch in abiotischen technischen Systemen zu finden.



■ **Die Evolution ist der alles umspannende Bogen der Biologie.** Die Evolutionstheorie erklärt sowohl die Einheitlichkeit als auch die Vielfalt des Lebens durch die individuellen Unterschiede und die Anpassung der Lebewesen an ihre Umwelt.

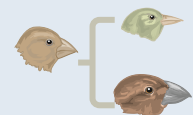


? Warum wird Evolution als das Kernthema der Biologie betrachtet?

Abschnitt 1.2

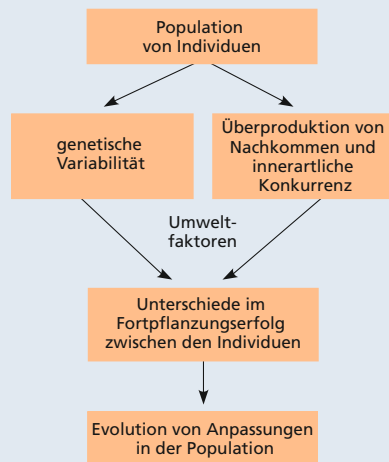
Einheitlichkeit und Vielfalt der Organismen sind das Ergebnis der Evolution

■ **Die Eingruppierung von Arten in das hierarchische biologische System.** Biologen ordnen definierte Arten in ein hierarchisches System mit immer weiter aufgefä-



cherten Organismengruppen. Die Domänen Bacteria und Archaea bestehen aus Prokaryonten. Die Domäne Eukarya umfasst eine Reihe von Protisten sowie das Reich der Pflanzen (Plantae), das Reich der Tiere (Animalia) und das Reich der Pilze (Mycota). So vieltalig das Leben erscheint, besteht doch eine bemerkenswerte Einheitlichkeit, die sich in den Ähnlichkeiten zwischen den verschiedenen Lebensformen offenbart.

- **Charles Darwin und die Theorie der natürlichen Selektion.** Charles Darwin entwickelte das Konzept der natürlichen Selektion, die in einem lang andauernden Prozess zu Veränderungen durch Anpassungen (Evolution) und zur Entstehung aller Organismengruppen geführt hat.



- **Der Stammbaum des Lebens.** Jede Art steht am Ende eines Zweiges eines stark verzweigten Stammbaums, der in der Zeit zurückreicht und zu immer ursprünglicheren Arten in der Frühzeit der Erdentwicklung führt. Alle Lebewesen auf der Erde sind durch eine lange evolutive Geschichte miteinander verbunden.

Abschnitt 1.3

Naturwissenschaftler verwenden unterschiedliche Methoden

- **Die Biologie als empirische Naturwissenschaft.** Bei einer empirischen Vorgehensweise beobachten und beschreiben Wissenschaftler Naturphänomene und versuchen über experimentelle Ansätze auf Kausalzusammenhänge zu schließen. Dabei setzen sie in der Regel die Methode der Induktion ein, um zu verallgemeinernden Schlüssen und zu Gesetzmäßigkeiten zu gelangen.
- **Die Biologie als theoretische Naturwissenschaft.** Auf der Grundlage gesicherter Erkenntnisse entwickeln die Naturwissenschaftler Hypothesen, die zu Vorhersagen (Annahmen, abgeleiteten Prämissen) führen, die dann experimentell überprüft werden können. Sie versuchen herauszufinden, ob die Vorhersagen der Hypothese zutreffend sind. Bei der Formulierung und Überprüfung von Hypothesen

kommt die Methode der Deduktion zum Einsatz: Falls eine Hypothese nicht widerlegt (falsifiziert) werden kann, und sie auch im Experiment überprüft wird, kann man einen bestimmten, von der Hypothese vorausgesagten Ausgang des Experiments annehmen. Wissenschaftliche Hypothesen müssen überprüfbar und falsifizierbar sein.

- **Fallstudie: Anpassung der Fellfarbe bei Mäusen an ihren Lebensraum.** Experimente müssen so angelegt sein, dass der Einfluss oder die Wirkung einer einzelnen Variablen durch den Vergleich der Versuchsgruppe mit einer oder mehreren Kontrollgruppen nachgewiesen werden kann. Kontrollgruppe und Versuchsgruppe sollten sich, soweit möglich, nur in dieser einen veränderlichen Stellgröße unterscheiden.
- **Grenzen der Naturwissenschaft.** Grundsätzlich sind mit wissenschaftlichen Methoden eine Vielzahl denkbarer Fragestellungen zu bearbeiten. Die naturwissenschaftliche Beweisführung ist jedoch von vernünftigen, reproduzierbaren, jederzeit nachprüfbar und damit auch widerlegbaren Hypothesen abhängig. Unvernünftige, weil unüberprüfbar Hypothesen können zwar leicht aufgestellt werden, sind jedoch ohne jeden erkenntnistheoretischen (wissenschaftlichen) Wert.
- **Die Theorie in der Naturwissenschaft.** Eine wissenschaftliche Theorie ist ein breit angelegtes und in der Regel sehr komplexes Erklärungsmodell für ein bestimmtes Naturphänomen. Sie erzeugt gleichzeitig immer neue (überprüfbar) Hypothesen und wird von einer großen Zahl empirischer Beweise gestützt. Sie steht im Einklang mit anderen akzeptierten Theorien und Hypothesen aller naturwissenschaftlichen Disziplinen.

? Nach welchen Regeln werden wissenschaftliche Daten gesammelt und ausgewertet?

Abschnitt 1.4

Wissenschaftskultur

- **Modelle in der Naturwissenschaft.** Modelle sind vereinfachte Darstellungen oder Analogien komplizierter naturwissenschaftlicher Sachverhalte. Sie erleichtern die Analyse und machen wissenschaftliche Zusammenhänge besser verständlich. Modelle haben in der Regel einen hypothetischen Charakter und erlauben es auch, weitere Hypothesen zu formulieren.
- **Wissenschaft, Technik und Gesellschaft.** In der Technik und in vielen Technologiebereichen kommen wissenschaftliche Erkenntnisse zum Nutzen der Gesellschaft und der Menschheit zur Anwendung und wirken sich umgekehrt auf den wissenschaftlichen Fortschritt aus.

? Begründen Sie, warum verschiedene experimentelle Ansätze und die Zusammensetzung eines Forscherteams aus Wissenschaftlern unterschiedlicher Fachdisziplinen für die Lösung einer wissenschaftlichen Frage hilfreich sind.

ÜBUNGSAUFGABEN



Das MyLab | Biologie™ bietet zusätzliche Videos, Animationen, Kontrollfragen und Übungen zum Selbststudium.

Ebene 1: Wissen und Verständnis

1. Alle Organismen in der Nähe ihres Universitätsgebäudes bilden
 - a. ein Ökosystem
 - b. eine Lebensgemeinschaft
 - c. eine Population
 - d. eine taxonomische Einheit
2. Welche Begriffsfolge stellt eine korrekte Abfolge biologischer Hierarchieebenen dar, ausgehend von einem einzelnen Tier und in absteigender Folge?
 - a. Gehirn, Organsystem, Nervenzelle, Nervengewebe
 - b. Organsystem, Nervengewebe, Gehirn
 - c. Organismus, Organsystem, Gewebe, Zelle, Organ
 - d. Nervensystem, Gehirn, Nervengewebe, Nervenzelle
3. Welche der folgenden Aussagen beruht auf keiner Beobachtung oder Schlussfolgerung, die mit Darwins Theorie der natürlichen Selektion in Einklang gebracht werden kann?
 - a. Schlecht angepasste Individuen bringen niemals Nachkommen hervor.
 - b. Zwischen Individuen gibt es erblich bedingte Unterschiede.
 - c. Aufgrund des Überschusses an Nachkommen kommt es zur Konkurrenz um begrenzte Ressourcen.
 - d. Eine Population kann sich an ihre Umwelt anpassen.
4. Die Systembiologie beschäftigt sich im Wesentlichen damit,
 - a. die systemimmanenten Prozesse auf allen Ebenen der biologischen Organisation von den Molekülen bis hin zur Biosphäre aufzuschlüsseln.
 - b. komplexe Systeme zu vereinfachen, indem sie in kleinere, weniger komplexe Einheiten zerlegt werden.
 - c. Modelle vollständiger biologischer Systeme zu konstruieren.
 - d. eine „High-throughput“-Technologie für die schnelle Verarbeitung biologisch relevanter Daten aufzubauen.
5. Protisten und Bakterien werden unterschiedlichen Domänen zugeordnet, weil
 - a. Protisten Bakterien fressen.
 - b. Bakterien nicht aus Zellen bestehen.

- c. Protisten einen von einer Membran umgebenen Zellkern besitzen, der den Bakterien fehlt.
- d. Protisten zur Photosynthese befähigt sind.

6. Welche der folgenden Aussagen beruht auf einer qualitativen Datenerhebung?
 - a. Eine Temperaturzunahme von 20 °C auf 25 °C.
 - b. Die Wuchshöhe einer Pflanze beträgt 25 cm.
 - c. Der Fischschwarm bewegt sich in einer Zickzackbewegung vorwärts.
 - d. Der Mageninhalt wird alle 20 Sekunden umgewälzt.
7. Welche der folgenden Aussagen beschreibt die Logik einer auf Hypothesen beruhenden Wissenschaft?
 - a. Wenn ich eine überprüfbare Hypothese formuliere, werden Beobachtungen und Experimente diese stützen.
 - b. Wenn meine Vorhersage zutrifft, wird sie zu einer überprüfbaren Hypothese führen.
 - c. Wenn meine Hypothese zutrifft, kann ich erwarten, dass sich bestimmte Versuchsergebnisse einstellen werden.
 - d. Wenn mein experimenteller Ansatz gut gewählt ist, wird er zu einer überprüfbaren Hypothese führen.

Ebene 2: Anwendung und Auswertung

8. Ein Experiment mit Kontrollgruppen ist dadurch charakterisiert, dass es
 - a. langsam genug abläuft, um dem Wissenschaftler eine präzise Aufzeichnung der Ergebnisse zu ermöglichen.
 - b. experimentelle und Kontrollansätze einbezieht, die parallel den Bedingungen des Experimentes unterworfen werden.
 - c. oft wiederholt wird, um sicherzustellen, dass die Ergebnisse korrekt sind.
 - d. alle Umweltvariablen konstant hält.
9. Welche der folgenden Aussagen ist am besten dazu geeignet, eine empirische Naturwissenschaft von einer theoretischen abzugrenzen?
 - a. Theorien sind bewiesene Hypothesen.
 - b. Hypothesen sind Spekulationen, Theorien sind zutreffende Antworten.
 - c. Hypothesen sind für gewöhnlich eng begrenzt, Theorien besitzen eine weiter reichende Erklärungskraft.
 - d. Theorien sind für alle denkbaren Fälle als zutreffend bewiesen. Hypothesen werden für gewöhnlich durch Überprüfung falsifiziert.

10. ZEICHENÜBUNG Zeichnen Sie in groben Umrissen verschiedene biologische Hierarchieebenen, die der von *Abbildung 1.3* ähnlich sind, aber ein Korallenriff als Ökosystem, eine Fischart als Organismus, den Magen als Organ und die DNA als Molekültyp umfassen. Beziehen Sie dabei alle Ebenen der Hierarchie mit ein.

Ebene 3: Neues Wissen aufbauen und bewerten

11. Verbindung zur Evolution Eine typische prokaryontische Zelle enthält in ihrer DNA ungefähr 3200 Gene – eine menschliche Zelle dagegen etwa 25.000. Ungefähr 1000 dieser Gene finden sich in beiden Zelltypen. Versuchen Sie mit Ihrem erworbenen evolutionsbiologischen Wissen zu erklären, warum diese beiden doch so verschiedenen Organismen eine gemeinsame Gruppe von Genen enthalten. Welche Funktionen könnten diese gemeinsamen Gene erfüllen?

12. Wissenschaftliche Fragestellung Schlagen Sie auf der Grundlage der experimentellen Ergebnisse zur Anpassung der Fellfarbe bei Mäusen eine weitere Hypothese vor, die geeignet sein könnte, die Forschungen zu dieser Fragestellung weiterzuführen.

13. Wissenschaft, Technik und Gesellschaft Die Früchte wilder Tomatenpflanzen sind im Vergleich zu den riesigen Gemüsetomaten der heutigen Zeit winzig. Dieser Unterschied in der Fruchtgröße geht fast vollständig auf eine größere Anzahl von Zellen in den Früchten der gezüchteten Tomatenpflanzen zurück. Mit molekularbiologischen Methoden arbeitende Botaniker haben jüngst Gene gefunden, die die Zellteilung von Tomatenpflanzen steuern. Welche Bedeutung könnte diese Entdeckung für die Produktion anderer Kulturpflanzen, die zu unserer Ernährung dienen, haben? Welche Bedeutung haben solche Ergebnisse für die Entwicklung des Menschen oder bei Krankheiten? In welchem Umfang tragen sie zu unserem grundlegenden biologischen Verständnis bei?

14. NUTZEN SIE IHR WISSEN Sehen Sie den Gecko (Blattschwanzgecko, *Uroplatus* sp.) auf dem moosbewachsenen Baumstamm? Ist das Aussehen des Geckos ein Vorteil? Erklären Sie anhand dessen, was Sie bisher über Evolution, natürliche Selektion und Genetik gelernt haben, wie die Färbung des Geckos entstanden sein könnte.

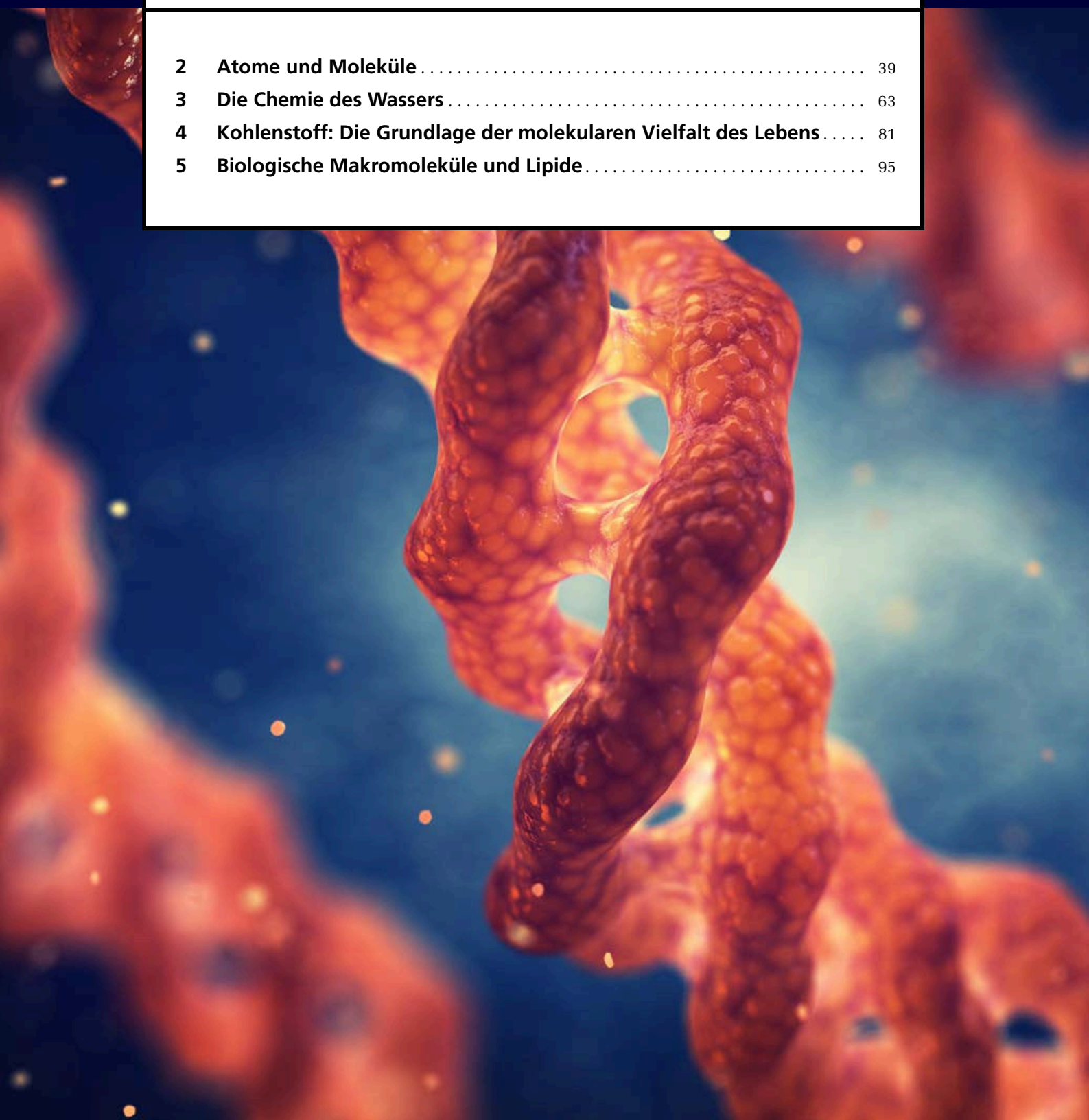


Zu den Lösungen (Anhang A) gelangen Sie über den QR Code und über das [MyLab | Biologie](#). Im MyLab Biologie finden Sie zudem weitere Übungen und vertiefende Materialien.

TEIL I

Die chemischen Grundlagen des Lebens

2	Atome und Moleküle	39
3	Die Chemie des Wassers	63
4	Kohlenstoff: Die Grundlage der molekularen Vielfalt des Lebens	81
5	Biologische Makromoleküle und Lipide	95



Atome und Moleküle

2

2.1	Materie besteht aus chemischen Elementen in reiner Form und Kombinationen daraus, den sogenannten Verbindungen ..	40
2.2	Die Eigenschaften eines Elements werden durch die Struktur seiner Atome bestimmt.	42
2.3	Die Bildung und die Funktion von Molekülen hängen von den chemischen Bindungen zwischen den Atomen ab.	50
2.4	Bindungen werden im Verlauf chemischer Reaktionen gebildet und gebrochen	56

ABSCHNITTE

Im MyLab | Biologie finden Sie:

- Videos mit unterschiedlichen Schwerpunkten zu den Inhalten des Kapitels
- Digitale Lernkarten und ein umfangreiches Glossar zum Nachschlagen und Wiederholen von Definitionen
- Digitale Übungsaufgaben in Form von Kapiteltests zur eigenen Lernkontrolle

ELEARNING

▼ **Abbildung 2.1:** Mit welcher Waffe verteidigen sich diese Holzameisen?



Die Verwandtschaft zwischen Chemie und Biologie

Wie viele andere Tiere haben Ameisen ausgeklügelte Verfahren entwickelt, um sich vor Angriffen zu schützen. Holzameisen leben in Kolonien zu Hunderten oder Tausenden, und jede Kolonie in ihrer Gesamtheit verfügt über besonders wirksame Verteidigungsmechanismen. Bei einer Bedrohung schießen sie Salven aus Ameisensäure aus ihren Hinterleibern in die Luft, so dass ein saurer Regen auf die potenziellen Angreifer niedergeht (► *Abbildung 2.1*).



Ameisensäure wird von vielen Ameisenarten produziert, und der wissenschaftliche Name *Formiat* (für die deprotonierte Form) ist aus dem lateinischen Wort für Ameise, *formica*, abgeleitet. Eine Reihe von Ameisenarten verspritzt die Säure nicht zur Verteidigung, sondern nutzt sie vermutlich als Desinfektionsmittel gegen mikrobielle Parasiten.

Darüber hinaus ist seit Langem bekannt, dass bestimmten Chemikalien eine wichtige Funktion bei der Insektenkommunikation zukommt, beispielsweise beim Anlocken von Paarungspartnern oder zur Verteidigung gegen Fressfeinde.

Forschungsergebnisse, die mit Ameisen und anderen Insekten erarbeitet wurden, illustrieren die Bedeutung der Chemie für das Verständnis lebender Systeme. Anders als an einer Hochschule ist die Natur nicht in klar voneinander getrennte Disziplinen wie Biologie, Chemie oder Physik unterteilt. Biologinnen und Biologen sind auf die Untersuchung des Phänomens Leben in allen seinen Ausprägungen spezialisiert, doch gelten für Organismen und ihre Umgebungen selbstverständlich auch die Gesetze der Chemie und Physik. Biologie ist damit multidisziplinär.

Die *Kapitel 2–5* führen in einige grundlegende Sachverhalte der allgemeinen Chemie ein, die für das Studium und Verständnis lebender Systeme unerlässlich sind. Die Darstellung beschränkt sich notgedrungen auf die wesentlichsten Aspekte, viele Zusammenhänge sind vereinfacht. Die Lektüre dieser Kapitel kann daher nicht die ausführlichen Abhandlungen in entsprechenden Fachbüchern ersetzen.

Beim Übergang von Molekülen zu Zellen überschreiten wir die nicht scharf abgegrenzte Linie zwischen der unbelebten und der belebten Welt. Im vorliegenden Kapitel konzentrieren wir uns auf die chemischen Bestandteile jeglicher Materie.

Materie besteht aus chemischen Elementen in reiner Form und Kombinationen daraus, den sogenannten Verbindungen 2.1

Lebewesen bestehen aus **Materie**, die Raum beansprucht und eine Masse¹ besitzt. Materie kommt in nahezu endlos vielen Formen vor, als Felsen, Metall, Öl, Gas oder eben als lebende Organismen.

2.1.1 Elemente und Verbindungen

Materie besteht aus Elementarteilchen, die zu chemischen Elementen zusammengefügt sind. Ein **chemisches Element** ist ein Stoff, der durch chemische Umsetzungen nicht weiter in andere Stoffe zerlegt werden kann, wenngleich, wie wir noch sehen werden, **subatomare Teilchen** wie **Protonen** und **Elektronen** bei chemischen Reaktionen eine große Rolle spielen. Es gibt auf der Erde 92 natürlich vorkommende Elemente sowie etwa 20 weitere, nur künstlich herstellbare. Natürliche Elemente sind zum Beispiel Gold, Kupfer, Kohlenstoff oder Sauerstoff. Jedes chemische Element wird in chemischen Formeln durch ein Symbol dargestellt, meist der erste oder die beiden ersten Buchstaben des Elementnamens. So ist das Elementsymbol für das Metall Natrium (engl. *sodium*) Na. Einige Symbole leiten sich aus dem Lateinischen ab, zum Beispiel hat das Gas Sauerstoff das Symbol O, abgeleitet vom lateinischen *oxygenium*, der Wasserstoff das Symbol H (lat. *hydrogenium*) und Stickstoff das Symbol N (lat. *nitrogenium*).

Eine **chemische Verbindung** ist ein reiner, chemisch einheitlicher Stoff aus zwei oder mehr Elementen in einem festen Massenverhältnis. Kochsalz etwa ist die Verbindung Natriumchlorid (NaCl) aus dem Metall Natrium mit dem Gas Chlor im Teilchenverhältnis 1:1. Elementares Natrium ist ein weiches, hochreaktives, unedles Leichtmetall, Chlor ein stark giftiges und ätzendes Gas. Die chemische Verbindung Kochsalz ist bekanntlich ein kristalliner, in Wasser gut löslicher, essbarer Feststoff (► *Abbildung 2.2*). Dieser dramatische Wechsel der Eigenschaften wird verständlich, wenn man die signifikanten Veränderungen der beiden beteiligten Elemente auf der atomaren Ebene berücksichtigt: Natrium gibt ein Elektron ab, Chlor gewinnt eines hinzu, es resultiert im festen Zustand eine starke elektrostatische Anziehung zweier ungleich geladener Ionen. Auch die Eigenschaften des Wassers (H₂O), das zwischen 0 und 100 °C bekanntlich *flüssig* ist, werden erst durch die Kenntnis der Veränderungen, die die be-

1 Die Masse ist die Materiemenge eines Objekts. Sein Gewicht gibt an, wie stark seine Masse durch Gravitation angezogen wird. Im umgangssprachlichen Gebrauch werden die beiden Begriffe oft ausgetauscht, obwohl sie nicht das Gleiche bedeuten. So beträgt das Gewicht eines Astronauten auf dem Mond nur etwa ein Sechstel seines Gewichts auf der Erde, seine Masse ist dagegen in beiden Fällen gleich.

teiligten Atome beim Zusammenschluss zur Verbindung erfahren, vorhersagbar. Es handelt sich um eine chemische Verbindung aus den *gasförmigen* Elementen Wasserstoff (H) und Sauerstoff (O) im Teilchenverhältnis 2:1. Die Hintergründe dieser Feststellungen werden in den Folgeabschnitten und in *Kapitel 3* noch genauer erläutert.



Abbildung 2.2: Neue Eigenschaften einer Verbindung, die ihre atomaren Bestandteile nicht haben. Das Metall Natrium reagiert mit dem giftigen Gas Chlor zur essbaren Verbindung Natriumchlorid (Kochsalz).

Lebewesen weisen dagegen Charakteristika auf, die sich nicht mehr ohne Weiteres aus dem Zusammenschluss ihrer konstituierenden Teile herleiten lassen („emergente Eigenschaften“). Dieser Aspekt soll in *Abschnitt 7.8* erneut aufgegriffen werden.

2.1.2 Elemente in lebenden Organismen

Gesunde, sich vermehrende Organismen benötigen bis zu einem Viertel der 92 natürlich vorkommenden Elemente. Diese **essenziellen Elemente** ähneln sich zwar im Vergleich verschiedener Organismen, variieren jedoch in ihrer Anzahl. So benötigt der Mensch 25 davon, Pflanzen dagegen nur 17.

Nur vier Elemente – Kohlenstoff (C), Sauerstoff (O), Stickstoff (N) und Wasserstoff (H) – machen dabei durchschnittlich 96 Prozent der belebten Materie aus. Phosphor (P), Schwefel (S), Calcium (Ca), Kalium (K) und einige weitere Elemente machen den Großteil der verbleibenden vier Prozent der Masse eines Lebewesens aus. **Spurenelemente** werden von einem Lebewesen nur in sehr geringen Mengen benötigt. Dazu gehört Eisen (Fe) bei allen Lebensformen, andere Spurenelemente findet man dagegen nur in bestimmten Organismen. Das Element Iod (I; lat. *iodium*) ist bei Wirbeltieren unverzichtbarer Bestandteil der Schilddrüsenhormone. Eine Tagesdosis von nur 150 Mikrogramm (μg) Iod reicht für die normale Funktion menschlicher Schilddrüsen aus. Iodmangel führt jedoch zum Anwachsen der Schilddrüse auf eine abnorme Größe, es bildet sich ein Kropf. Die Häufigkeit der Kropfbildung geht durch den Verzehr von Meeresfrüchten oder jodiertem Salz stark zurück. Die für den menschlichen Körper unabdingbaren chemischen Elemente sind in **► Tabelle 2.1** aufgelistet.

Einige natürlich vorkommende Elemente können aber auch für bestimmte Organismen giftig sein. Arsen ist bei Menschen für viele Krankheiten verantwortlich,

in hoher Dosis wirkt es tödlich. In manchen Gegenden kommt es natürlicherweise vor und gelangt bis ins Grundwasser. Wasser aus Bohrlöchern in Südasien hat inzwischen Millionen von Menschen mit Arsen kontaminiert. Es wird noch daran gearbeitet, den Arsengehalt des Wassers dort zu senken.

Tabelle 2.1

Elemente im menschlichen Körper

Prozent der Körpermasse eines Menschen (mit Wasser)

Diese Elemente machen 96,3 % der Körpermasse eines Menschen aus:

Symbol	Element	Prozent
O	Sauerstoff	65,0
C	Kohlenstoff	18,5
H	Wasserstoff	9,5
N	Stickstoff	3,3

Diese Elemente machen 3,7 % der Körpermasse eines Menschen aus:

Ca	Calcium	1,5
P	Phosphor	1,0
K	Kalium	0,4
S	Schwefel	0,3
Na	Natrium	0,2
Cl	Chlor	0,2
Mg	Magnesium	0,1

Diese Elemente machen weniger als 0,01 % der Körpermasse eines Menschen aus:

Bor (B), Chrom (Cr), Cobalt (Co), Eisen (Fe), Fluor (F), Iod (I), Kupfer (Cu), Mangan (Mn), Molybdän (Mo), Selen (Se), Silicium (Si), Vanadium (V), Zink (Zn), Zinn (Sn).

? Angesichts Ihrer Kenntnis des menschlichen Körpers – warum ist Sauerstoff mit 65 % das häufigste Element?



Abbildung 2.3: Eine Pflanzengemeinschaft auf giftigem Untergrund. Diese Pflanzen wachsen auf Serpentin, das giftige Elemente enthält. Die Ausschnittvergrößerungen zeigen das Mineral und eine der Pflanzen, die Lilie *Calochortus tiburonensis*. Diese speziell angepasste Spezies findet sich nur auf dem gezeigten Hügel in Tiburon, einer Halbinsel in der Bucht von San Francisco, nördlich der Stadt.

2.1.3 Fallstudie: Toleranzbildung bei toxischen Elementen

EVOLUTION Einige Arten haben sich an Umgebungen angepasst, die natürlicherweise giftige Elemente enthalten. Serpentin-Pflanzengemeinschaften sind dafür ein Beispiel. Dieses Mineral enthält erhöhte Konzentrationen an Chrom, Nickel und Cobalt. Die meisten Pflanzen können auf solchen Untergründen nicht überleben, einige wenige Arten haben sich jedoch daran angepasst (► *Abbildung 2.3*). Vermutlich haben sich die heutigen Varianten durch natürliche Selektion aus nicht an Serpentinböden angepassten Vorfahren entwickelt. Gegenwärtig wird untersucht, inwieweit diese Pflanzen giftige Schwermetalle in kontaminierten Bereichen aufnehmen und anreichern können, was eine sicherere Lagerung erlauben würde.

► Wiederholungsfragen 2.1

- ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN** Erklären Sie die deutlichen Unterschiede von den reinen Elementen verschiedenen Eigenschaften der Verbindung Kochsalz.
- Ist ein Spurenelement essenziell? Erläutern Sie Ihre Antwort.
- WAS WÄRE, WENN?** Beim Menschen ist das Element Kalium an der Regulation des Säure-Base-Gleichgewichts im Blut und Gewebe beteiligt. Außerdem nimmt es eine Schlüsselstellung bei der Weiterleitung von Nervenimpulsen ein, so ist es an der Kontraktion der Skelett- und der glatten Muskulatur beteiligt. Wie würde sich ein Kaliummangel wohl bemerkbar machen?
- ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN** Erklären Sie, wie die natürliche Selektion bei der Evolution von Serpentin-toleranten Arten eine Rolle gespielt haben könnte.

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Die Eigenschaften eines Elements werden durch die Struktur seiner Atome bestimmt

2.2

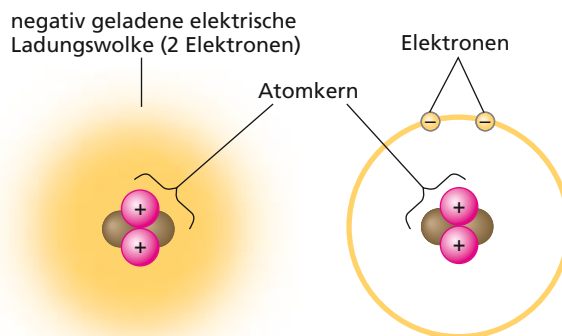
Jedes chemische Element besteht aus einer bestimmten „Atomsorte“, die sich von den Atomen aller anderen Elemente unterscheidet. Ein **Atom** ist die kleinste Einheit der Materie, die die makroskopischen (Ensemble-)Eigenschaften des jeweiligen Elementes hervorbringt. Atome sind so winzig, dass mehr als eine Million aufgereiht werden müssten, um dem Durchmesser des Punktes am Satzende zu entsprechen. Atome werden in Formeln und chemischen Gleichungen mit den bereits

eingeführten Elementensymbolen dargestellt. Ein „C“ kann in der (Bio-)Chemie daher sowohl für das Element Kohlenstoff als auch für ein einzelnes Kohlenstoffatom (ggf. im Rahmen einer Verbindung) stehen.

2.2.1 Subatomare Teilchen

Atome bestehen ungeachtet ihrer Winzigkeit aus noch kleineren sogenannten Elementar- oder *subatomaren Teilchen*. Durch hochenergetische Zusammenstöße haben Physiker Hunderte von physikalisch unterscheidbaren Elementarteilchen in Atomen nachgewiesen, aber für die Biologie sind davon nur drei relevant: **Protonen**, **Elektronen** und **Neutronen**. Protonen und Elektronen sind elektrisch geladen. Jedes Proton besitzt eine positive elektrische Ladung, jedes Elektron eine negative. Das Neutron ist, worauf der Name bereits hindeutet, elektrisch neutral, also ungeladen.

Protonen und Neutronen lagern sich im Atom zu einem dichten, massereichen Verband, dem Atomkern, zusammen. Die Protonen sind für die positive elektrische Ladung des Atomkerns verantwortlich. Die Elektronen halten sich mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit in bestimmten Abständen vom Atomkern auf. Dieser Bereich wird als „Elektronen-Wolke“ aus negativer elektrischer Ladung beschrieben, die den positiven Atomkern umgibt. Die Anziehung zwischen ungleichnamigen Ladungen (elektrostatische Anziehung) hält die Elektronen in der Umgebung des Atomkerns fest. ► *Abbildung 2.4* zeigt zwei oft benutzte Modelle des Heliumatoms als Beispiele.



(a) Dieses Atommodell stellt die Elektronen als diffuse Wolke negativer elektrischer Ladung dar.

(b) In diesem weiter vereinfachten Modell sind die Elektronen als zwei kleine gelbe Kreise dargestellt, die sich auf einer Kreisbahn um den Atomkern bewegen.

Abbildung 2.4: Vereinfachte Modelle eines Heliumatoms (He). Der Heliumatomkern besteht aus zwei Neutronen (braun) und zwei Protonen (pink). Zwei Elektronen (gelb) befinden sich außerhalb des Atomkerns. Die beiden Modelle sind nicht maßstabsgetreu, da sie den Atomkern im Vergleich zur Elektronenhülle viel zu groß darstellen.

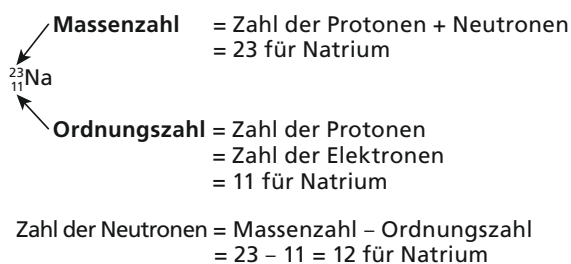
Das Neutron und das Proton besitzen sehr ähnliche Massen von jeweils etwas weniger als $1,7 \times 10^{-24}$ Gramm (g). Das Gramm und andere Masseinheiten

unseres Alltags sind für die Beschreibung winziger Objekte sperrige Größen. Für Atome und Moleküle hat sich daher eine eigene Masseneinheit, die *unified atomic mass unit* [u] bzw. das **Dalton [Da]**, eingebürgert (nach John Dalton, einem britischen Naturforscher, 1766–1844). Ein Dalton ist definiert als 1/12 der gleich 12,00000 gesetzten Masse des Kohlenstoffnuklids ^{12}C . Es entspricht $1,660538921 \times 10^{-27}$ kg. Das Kohlenstoffnuklid ^{12}C ist eine von mehreren „Atomsorten“ des Kohlenstoffs. Dieses Nuklid enthält sechs Protonen und sechs Neutronen im Kern. Weitere wichtige, wenngleich seltenere Kohlenstoffnuklide sind ^{13}C und ^{14}C , die sich vom ^{12}C jeweils in der Zahl der Neutronen unterscheiden (also 7 beim ^{13}C und 8 Neutronen beim ^{14}C). Da die Masse eines Elektrons nur etwa 1/2000 der eines Neutrons oder Protons beträgt, kann man den Beitrag der Elektronen bei der Berechnung von Atommassen in der Regel vernachlässigen.

2.2.2 Ordnungszahl und Massenzahl

Die Atome der verschiedenen Elemente unterscheiden sich in der Anzahl der subatomaren Teilchen, aus denen sie bestehen. Alle Atome eines gegebenen Elements weisen in ihren Kernen die gleiche Anzahl Protonen auf. Die Zahl der Protonen, die für ein Element charakteristisch ist, wird als dessen **Ordnungszahl** oder auch als **Kernladungszahl** bezeichnet. Sie wird unten links an das Elementsymbol geschrieben (siehe Periodensystem der Elemente). Die Symbolschreibung ${}^2\text{He}$ besagt daher, dass ein Atom des Elements Helium in seinem Atomkern zwei Protonen enthält. Ein einzelnes Atom ist immer elektrisch neutral. Die positiven Ladungen der Protonen im Atomkern werden folglich durch eine gleiche Anzahl negativer Ladungen von Elektronen in der Hülle ausgeglichen. Die Ordnungszahl gibt daher neben der Anzahl der Protonen im Atomkern gleichzeitig auch die Anzahl der Elektronen in der Hülle des elektrisch neutralen Atoms an.

Die Anzahl der Neutronen lässt sich aus einer zweiten Kenngröße, der **Massenzahl**, ableiten. Darunter versteht man die Summe der Anzahl an Protonen plus Neutronen im Atomkern. Die Massenzahl wird oben links an das Elementsymbol geschrieben. Ein typisches Heliumatom lässt sich daher folgendermaßen formelmäßig darstellen: ${}^4_2\text{He}$ (gelesen 4-2-Helium). Da die Ordnungszahl angibt, wie viele Protonen das Atom enthält, ergibt sich die Zahl der Neutronen aus der Differenz von Massenzahl und Ordnungszahl (also für ${}^4_2\text{He}$ $4 - 2 = 2$).



Das einfachste Atom ist das Wasserstoffatom ${}^1_1\text{H}$ mit einem Atomkern ganz ohne Neutronen. Folglich besteht der Wasserstoffatomkern aus nur einem einzigen Proton und die Hülle aus einem einzelnen Elektron.

Da die Massenbeiträge der Elektronen zur Atommasse vernachlässigbar sind, ist fast die gesamte Masse eines Atoms in dessen Kern konzentriert. Die Massen des Protons und des Neutrons liegen nahe einem Dalton. Daher ist die **Massenzahl** eines Atoms praktisch gleich der Atommasse. Meist reicht es aus, mit diesen Näherungswerten zu rechnen. Somit beträgt die Masse eines Natriumatoms etwa 23 Da. Der genaue Wert ist 22,9898 Da. Die Differenz geht allerdings nicht nur auf die Nichtberücksichtigung der Elektronenmasse zurück, sondern auf einen weiteren, den Atomkern betreffenden Umstand, der sich bei vielen Elementen findet und nachfolgend erklärt wird.

2.2.3 Isotope

Atome ein und desselben Elementes sind durch ihre Anzahl von Protonen definiert. Die Zahl ihrer Neutronen im Atomkern ist jedoch variabel, und daher können selbst Atome ein und desselben Elements unterschiedliche Massen haben. Diese sich in ihrer Masse unterscheidenden Atome eines Elements nennt man **Isotope**, weil sie im Periodensystem am selben Platz stehen (griech. *iso*, gleich + *topos*, Ort). Dem übergeordnet ist der Begriff **Nuklid**. Eine „Atomsorte“ mit definierter Neutronenzahl heißt Nuklid; Isotope sind also Nuklide mit der gleichen Anzahl von Protonen. Die meisten chemischen Elemente sind Gemische aus stabilen Isotopen. Zwanzig Elemente sind dagegen isopenrein oder auch mononuklidisch, sie bestehen aus nur einem einzigen Nuklid. Beispiele dafür sind Natrium [Na], Aluminium (Al), Phosphor (P), Mangan (Mn) oder Cobalt (Co). Das Element Kohlenstoff bildet zwei stabile Isotope mit der Ordnungszahl 6 und mehrere instabile Isotope. Das weitaus häufigste Kohlenstoffisotop ist Kohlenstoff-12 ($^{12}_6\text{C}$) mit sechs Neutronen im Atomkern. Es macht 98,9 Prozent aller natürlich vorkommenden stabilen C-Atome aus. ^{13}C (gelesen „C 13“) enthält sieben Neutronen bei einer Häufigkeit von 1,1 Prozent. Neben den stabilen gibt es dreizehn instabile, das heißt radioaktiv zerfallende Kohlenstoffisotope. Das langlebigste unter ihnen ist das $^{14}_6\text{C}$ mit acht Neutronen und einer Halbwertszeit von 5730 Jahren. Alle Kohlenstoffnuklide enthalten jeweils sechs Protonen, sonst wären es keine Kohlenstoffatome. Trotz der unterschiedlichen Massen verhalten sich die Isotope eines Elements bei chemischen Reaktionen fast immer völlig identisch. Die in Tabellenwerken angegebenen genauen Atommassen, wie die von 12,011 für Kohlenstoff, sind gewichtete Werte, in denen die prozentualen Anteile der verschiedenen Isotope eines Elements, so wie sie in einer natürlichen Probe vorliegen, berücksichtigt sind.

Sowohl ^{12}C als auch ^{13}C sind stabile Isotope, deren Atomkerne nicht (radioaktiv) zerfallen. Das Isotop ^{14}C ist instabil, es zerfällt radioaktiv – der Grund für seine Seltenheit. Die Atomkerne (instabiler) **radioaktiver**

Isotope zerfallen spontan. Dabei werden subatomare Teilchen und Energie freigesetzt. Wenn ein derartiger Zerfall zu einer Änderung der Protonenzahl führt, wird das betreffende Atom in ein anderes Element transformiert; so wandelt sich ^{14}C in das stabile Stickstoffisotop ^{14}N um.

Radioaktive "Tracer"

Radioaktive Isotope sind in Biologie und Medizin bei vielen Fragestellungen sehr nützlich. Beispielsweise können damit Verbindungen im Stoffwechsel eines Lebewesens verfolgt werden, da Zellen radioaktive genauso wie nichtradioaktive Nuklide desselben Elements verwerten. Die radioaktiven Atome sind anhand ihrer Strahlung leicht nachweisbar. Radioaktive Markierungen sind in manchen Bereichen der Medizin wichtige diagnostische Hilfsmittel. Dies gilt beispielsweise bei bestimmten Nierenkrankheiten, bei denen nach Injektion kleiner Mengen eines Radioisotops in das Blut die mit dem Harn ausgeschiedene Menge an markierter Substanz gemessen wird. Radioaktive Markierungen werden auch in Verbindung mit empfindlichen bildgebenden Verfahren verwendet. Mit PET-Scannern können zum Beispiel chemische Umsetzungen im Körper verfolgt und bildlich dargestellt werden. Damit lassen sich abnorme physiologische Vorgänge, wie das Wachstum und der Stoffwechsel einer Krebserkrankung, nachweisen (► *Abbildung 2.5*).



Abbildung 2.5: Medizinische Anwendung radioaktiver Isotope: ein PET-Scan. PET steht für Positronenemissionstomografie. Damit können Orte mit intensiver chemischer Aktivität im Körper lokalisiert werden. Der hellgelbe Fleck zeigt einen Bereich erhöhter Konzentration an radioaktiv markierter Glucose, was seinerseits auf hohe Stoffwechselaktivität hindeutet, das Kennzeichen für Krebsgewebe.

Obwohl radioaktive Isotope sehr nützlich in der biologischen Forschung und der medizinischen Anwendung sind, stellt die von den zerfallenden Atomen ausgehende Strahlung durch ihre schädigende Wirkung auf zahlreiche zelluläre Moleküle gleichzeitig

eine Gefahr für das Leben dar. Der Schweregrad einer solchen Schädigung hängt vom Typ und der Menge an Strahlung ab, der der Organismus ausgesetzt ist. Eine große Umweltgefahr ist der radioaktive Niederschlag, der nach Nuklearunfällen und Atombombentests auf die Umwelt niedergeht. Die in der medizinischen Diagnostik eingesetzten Dosen sind dagegen verhältnismäßig harmlos. Sowohl bei medizinischen Untersuchungen als auch in der Forschung ist dennoch eine Minimierung der Strahlenexposition essenziell.

Radiometrische Datierungen

EVOLUTION Der radioaktive Zerfall bestimmter Bestandteile von Fossilien kann zu ihrer Altersbestimmung herangezogen werden. Fossilien geben viele Hinweise auf die Evolution, indem sie die Unterschiede zwischen ausgestorbenen und noch lebenden Organismen dokumentieren und uns Erkenntnisse über Arten erlauben, die längst ausgestorben sind. Die Schichtung von Fossilien korreliert zwar mit ihrem Alter (jüngere liegen weiter oben), aber das tatsächliche Alter einer jeden Schicht lässt sich nicht aus seiner Lage ablesen. Hier erweisen sich radioaktive Isotope als nützlich.

Instabile Isotope zerfallen mit einer definierten Geschwindigkeit in die Zerfallsprodukte. Die Zeit, in der die Hälfte eines Ausgangsisotops zerfällt, heißt Halbwertszeit. Diese Zeit ist für jedes Isotop charakteristisch und wird nicht durch Umgebungsvariablen wie Temperatur oder Druck beeinflusst. Bei der **radiometrischen Datierung** wird das Verhältnis verschiedener Isotope gemessen. Daraus lässt sich dann errechnen, wie viele Halbwertszeiten in Jahren vergangen sind, seitdem das Fossil oder ein Fels entstanden ist. Die Halbwertszeiten bewegen sich vom (Sub)Nanosekundenbereich bis hin zu 4,5 Milliarden Jahren beim Uran-238. Verschiedene Isotope können somit für die Zuordnung verschiedener Altersbereiche verwendet werden. ^{238}U zum Beispiel für altes Mondgestein, das ähnlich alt ist wie die Erde. In der **Wissenschaftlichen Übung** werten Sie die Daten eines Experimentes aus, bei dem mittels ^{14}C das Alter eines wichtigen Fossils bestimmt wurde. In *Kapitel 25* werden Sie noch mehr darüber erfahren.

2.2.4 Die Energieniveaus von Elektronen

Das vereinfachte Modell des Atoms in *Abbildung 2.4* übertreibt die Größe des Atomkerns im Verhältnis zum Volumen des gesamten Atoms sehr stark. Falls ein Heliumatom die Größe eines Olympiastadions hätte, wäre der Atomkern kaum größer als ein in der Stadionmitte liegender Radiergummi. Die Elektronen wären zwei winzige Mücken, die im Stadion herumsummen. Der größte Teil von Atomen ist leerer Raum mit allerdings starken Kraftfeldern. Wenn sich zwei Atome bei einer chemischen Reaktion einander annähern, kommen ihre Atomkerne sich nie nahe genug, um in Wechselwirkung zu treten. Von den drei Sorten subatomarer Teilchen, die wir vorgestellt haben, sind an chemischen Reaktionen nur die Elektronen direkt beteiligt.

► Wissenschaftliche Übung

Abgleichen der Standardzerfallskurve eines radioaktiven Isotops und Dateninterpretation

Wie lange könnten die Neandertaler mit den Vorfahren des heutigen Menschen *Homo sapiens* gemeinsam gelebt haben? *Homo neanderthalensis* lebte vor etwa 350.000 Jahren in Europa, womöglich für Hunderte oder Tausende von Jahren gleichzeitig mit frühen *Homo sapiens* in Teilen Eurasiens. Die Dauer der Überlappung sollte eingrenzbar sein, wenn man den Zeitpunkt des Aussterbens der Neandertaler genauer bestimmte. Dazu verwendete man Fossilien aus der obersten, also jüngsten archäologischen Schicht mit Knochen der Neandertaler und die Radiocarbon-(^{14}C)-Methode. In der vorliegenden Übung gleichen Sie eine Standard- ^{14}C -Zerfallskurve ab und verwenden sie dann zur Altersbestimmung des Fossils. Mit dem so ermittelten Alter kann der letzte Zeitpunkt abgeschätzt werden, zu dem beide Spezies am Fundort des Fossils noch koexistierten.

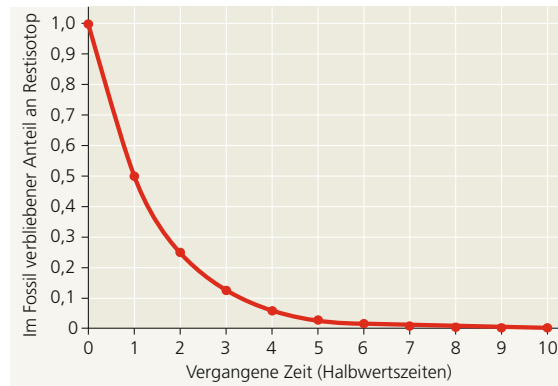
Fossilien eines Neandertalers



Durchführung des Experiments ^{14}C ist ein radioaktives Kohlenstoffisotop, das mit konstanter Geschwindigkeit zu ^{14}N zerfällt. ^{14}C ist in der Atmosphäre in geringen Mengen und in einem festen Verhältnis zu ^{13}C und ^{12}C vorhanden. Wenn Kohlenstoff für die Photosynthese von einer Pflanze aus der Atmosphäre aufgenommen wird, gelangen die drei Isotope in genau dem Verhältnis in die Pflanze, in dem sie auch in der Atmosphäre vorhanden sind. Dieses Verhältnis ändert sich im Gewebe eines Tieres, das die Pflanze verzehrt hat, nicht. Im lebendigen Organismus zerfällt das ^{14}C zwar dauernd in ^{14}N , wird aber laufend durch Kohlenstoff aus der Umgebung ersetzt. Nach dem Tod des Organismus stoppt die ^{14}C -Zufuhr, nicht aber der Zerfall des vorhandenen ^{14}C . Dagegen bleibt der ^{12}C -Gehalt gleich, da ^{12}C nicht zerfällt. Man kann daher berechnen, wie lange das ursprünglich in der Probe vorhandene ^{14}C zerfallen ist, indem man das Verhältnis $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ bestimmt und es mit dem Verhältnis in der Atmosphäre vergleicht. Der Rest an ^{14}C im Fossil kann dann in Jahre umgerechnet werden, da die Halbwertszeit von ^{14}C bekannt ist: alle 5730 Jahre ist jeweils die Hälfte des ursprünglich vorhandenen ^{14}C zerfallen.

Experimentelle Daten Die Forscher fanden heraus, dass das Neandertal-Fossil nur noch 0,0078-mal wissenschaftlichen Notation also $7,8 \times 10^{-3}$. Im folgenden Abschnitt wird gezeigt, wie man aus diesem Verhältnis das Alter des Fossils erhält.

Datenauswertung



- In der Grafik ist die Kurve eines radioaktiven Zerfalls gezeigt. Der Anteil an Restisotop (y-Achse) ist gegen die Zeit (x-Achse) in Einheiten der Halbwertszeit aufgetragen. Die Halbwertszeit ist die Zeitspanne, in der die Hälfte des radioaktiven Isotops zerfällt. Korrelieren Sie jeden Datenpunkt mit den zugehörigen Werten auf den beiden Achsen. Welche Gesetzmäßigkeit können Sie aus den Werten für die Halbwertszeiten von 0, 1, 2 und 3 ableiten? Berechnen Sie jetzt die numerischen y-Achsenwerte für alle markierten Punkte auf der x-Achse und zeichnen Sie die Zahlenwerte in den Graphen ein. Runden Sie die Dezimalzahlen auf maximal drei signifikante Stellen (Nullen am Anfang zählen nicht dazu). Schreiben Sie diese Zahlen auch in der wissenschaftlichen Notation.
- ^{14}C hat eine Halbwertszeit von 5730 Jahren. Skalieren Sie die x-Achse entsprechend um, indem Sie die Anzahl an Jahren unter die Anzahl an Halbwertszeiten schreiben. Alternativ können Sie eine Tabelle mit den berechneten Werten erstellen.
- Die Forscher fanden heraus, dass die untersuchten Neandertal-Fossilien nur noch etwa 0,0078-mal so viel ^{14}C enthielten, wie in der Atmosphäre vorhanden ist. (a) Bestimmen Sie anhand Ihrer Wertetabelle, wie viele Halbwertszeiten seit dem Tod des Neandertalers vergangen sind. (b) Wie groß ist das ungefähre Alter des Fossils in Jahren (verwenden Sie Ihre umskalierte x-Achse oder die Wertetabelle und runden Sie auf das nächste Tausend)? (c) Wann starben die Ne-

andertaler gemäß dieser Studie aus? (d) Andere Befunde ergaben, dass *Homo sapiens* in der gleichen Gegend vor 39.000–42.000 Jahren zu siedeln begann. Was folgt daraus bezüglich der Zeit der Überlappung, in der sowohl Neandertaler als auch moderne Menschen gelebt haben könnten?

4. ^{14}C -Datierungen sind auf Fossilien anwendbar, die bis zu 75.000 Jahre alt sind. Ältere Proben enthalten ^{14}C in sehr geringen Mengen unterhalb der Nachweisgrenze. (a) Welche Nachweisgrenze folgt daraus? Die meisten Dinosaurier

starben vor 65,5 Millionen Jahren aus. (b) Kann die ^{14}C -Methode zur Datierung von Dinosaurierknochen benutzt werden? (c) Radioaktives Uran-235 hat eine Halbwertszeit von 704 Millionen Jahren. Könnte ^{235}U zur Datierung benutzt werden, wenn es in die Dinosaurierknochen eingelagert worden wäre? Begründen Sie Ihre Antwort.

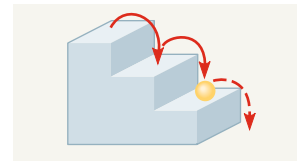
Daten aus: R. Pinhard et al., Revised age of late Neanderthal occupation and the end of the Middle Paleolithic in the northern Caucasus, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 147:8611–8616 (2011). doi 10.1073/pnas.1018938108.

Die Elektronen eines Atoms unterscheiden sich hinsichtlich ihres Energiegehalts. **Energie** kann als die Fähigkeit interpretiert werden, Veränderungen herbeizuführen. Dies ist stets mit Arbeit verbunden, und Energie kann insofern als „Arbeitspotenzial“ angesehen werden. Energie ist nicht in einem materiellen Gegenstand greifbar versteckt. Sie tritt in verschiedenen Formen auf, die an bestimmte Umstände gebunden sind. Zum Beispiel stellt die Lage eines Körpers im Raum relativ zu anderen materiellen Gegenständen eine Energieform dar. Als **potenzielle Energie** oder **Energie der Lage** wird die Energieform bezeichnet, die Materie aufgrund ihrer Lage im Raum oder als Folge ihrer Struktur hat: Wasser in einem hoch gelegenen Reservoir wie einem Stausee besitzt – vom Tal aus betrachtet! – aufgrund der Höhenlage potenzielle Energie. Wenn die Schleusentore des Damms geöffnet werden und das Wasser talwärts strömt, kann diese potenzielle Energie zur Verrichtung von Arbeit genutzt werden, zum Beispiel zum Antrieb der Turbinen eines Wasserkraftwerks. Damit ist dann die potenzielle Energie des Wassers im hoch gelegenen Stausee in **kinetische Energie**, also Bewegungsenergie, umgewandelt worden. Die Turbinen versetzen ihrerseits einen Generator in Drehbewegung und produzieren so elektrische Energie. Es ist wichtig, sich darüber im Klaren zu sein, dass Energie niemals „aus dem Nichts“ *erzeugt*, sondern *immer* nur ineinander *umgewandelt* werden kann. Materie tendiert immer dazu, ihre potenzielle Energie zu minimieren: Wasser strömt „freiwillig“ bergab. Um dem Wasser im Tal erneut die potenzielle Energie des Wassers im Stausee zu verleihen, ist Arbeit erforderlich, da es gegen die Schwerkraft wieder bergauf gepumpt werden müsste.

Auch die Elektronen eines Atoms besitzen aufgrund ihrer Anordnung im Umfeld des Atomkerns mit seinem elektrischen Feld potenzielle Energie (► **Abbildung 2.6**). Die negativ geladenen Elektronen werden vom positiv geladenen Atomkern angezogen und umgekehrt. Um ein Elektron weiter vom Atomkern wegzubewegen, muss Arbeit verrichtet und damit Energie aufgewendet werden. Je weiter entfernt sich das Elektron vom Atomkern aufhält, desto höher

ist seine potenzielle Energie (bei gegebener Feldstärke, die von der Ladung des Atomkerns abhängt). Anders als beim kontinuierlichen, talwärts gerichteten Strom des Wassers im Beispiel oben kann die potenzielle Energie der Elektronen in einem Atom oder Molekül nur bestimmte, genau festgelegte („diskrete“) Werte annehmen. Änderungen der potenziellen Energie eines Elektrons können daher ebenfalls nur in festgelegten Stufen oder Sprüngen erfolgen. Ein solches gebundenes Elektron mit seinen festgelegten Energiestufen kann mit einem Ball auf einer Treppe verglichen werden.

- (a) Ein Ball, der eine Treppe herunterhüpft, veranschaulicht die Energieniveaus von Elektronen, weil der Ball zwar auf jeder Stufe zur Ruhe kommen kann, nicht aber zwischen zwei Stufen.



dritte Schale (zweites angehobenes Energieniveau)

zweite Schale (erstes angehobenes Energieniveau)

erste Schale (Grundzustand)

Atomkern

absorbierte Energie

abgegebene Energie

- (b) Ein Elektron kann nur von einer Schale zur nächsten übergehen, wenn die Energie, die es gewinnt oder verliert, genau der Differenz der Energieniveaus entspricht. Die Pfeile zeigen einige mögliche stufenweise Änderungen in der potenziellen Energie an.

Abbildung 2.6: Energieniveaus der Elektronen in einem Atom. Elektronen belegen in Atomen festgelegte Niveaus an potenzieller Energie, die sogenannten Elektronenschalen.



Das Energieniveau eines Elektrons korreliert mit seiner durchschnittlichen Entfernung vom Atomkern. Bei Atomen mit mehreren Elektronen sind diese in unterschiedlichen **Elektronenschalen** angeordnet, die jeweils eine charakteristische mittlere Entfernung vom Atomkern aufweisen. In schematischen Querschnitten eines Atoms haben die Hauptenergieniveaus die Form von Kreisen (► *Abbildung 2.6b*). Die erste Elektronenschale (K-Schale) ist dem Atomkern am nächsten, die Elektronen dieser Schale (K-Elektronen) besitzen die geringste potenzielle Energie. Die Elektronen der zweiten Schale (L-Schale) besitzen erwartungsgemäß mehr Energie, die Elektronen der dritten (M-Schale) noch mehr und so weiter. Ein Elektron kann nur dann von einer Schale in eine andere überwechseln, wenn es die der Energiedifferenz zwischen beiden Zuständen entsprechende Energiemenge aufnimmt oder abgibt (in Form von Strahlung). Wenn ein Elektron Energie absorbiert, springt es in eine Schale, die sich weiter weg vom Atomkern befindet (d.h. einen größeren Radius aufweist). So kann etwa sichtbares Licht ein Elektron auf einem bestimmten Energieniveau dazu anregen, auf ein höheres Energieniveau überzuwechseln. Dies ist von biologischer Bedeutung, weil es der erste Schritt in der Photosynthese ist, mit der Pflanzen die Energie des Sonnenlichts zur Synthese von Kohlenhydraten aus Kohlendioxid und Wasser ausnutzen (mehr dazu in *Kapitel 10*). Wenn ein Elektron Energie verliert, fällt es in eine

näher beim Atomkern befindliche Schale zurück. Die überschüssige Energie wird als elektromagnetische Strahlung abgegeben (ultraviolettes oder sichtbares Licht). Die Elektronenübergänge zwischen verschiedenen Energieniveaus sind die Ursache für die Farbe vieler Substanzen, das Leuchten von Glühbirnen und Leuchtstoffröhren und das Aufheizen von Oberflächen. Wenn Sonnenlicht die Elektronen in der Oberfläche eines Autos auf höhere Energieniveaus anhebt, geben diese Elektronen bei der Rückkehr auf das ursprüngliche Niveau die Energiedifferenz ab und heizen so die Wagenoberfläche auf. Diese thermische Energie kann in die Umgebungsluft übergehen oder in eine Hand, die den Wagen berührt.

2.2.5 Elektronenverteilung und chemische Eigenschaften

Das chemische Verhalten eines Atoms wird von der Verteilung der Elektronen in ihren Elektronenschalen bestimmt. Ausgehend vom Wasserstoffnuklid ${}^1_1\text{H}$, dem einfachsten Atom überhaupt, können wir die Atome der übrigen Elemente konstruieren, wenn wir jeweils ein Proton und ein Elektron hinzufügen (zusammen mit einer geeigneten Anzahl von Neutronen). ► *Abbildung 2.7* zeigt einen Ausschnitt des *Periodensystems der Elemente* mit der Anordnung der Elektronen für die ersten



















erste Schale	<div style="display: flex; justify-content: space-between; align-items: center;"> <div style="text-align: center;"> <p>Wasserstoff ${}^1_1\text{H}$</p>  </div> <div style="text-align: center;"> <p>Helium ${}^2_2\text{He}$</p>  </div> </div> <div style="margin-top: 10px;"> <p>2 — Ordnungszahl</p> <p>He — Elementsymbol</p> <p>Elektronenschalendiagramm</p> </div>							
zweite Schale	<p>Lithium ${}^3_3\text{Li}$</p> 	<p>Beryllium ${}^4_4\text{Be}$</p> 	<p>Bor ${}^5_5\text{B}$</p> 	<p>Kohlenstoff ${}^6_6\text{C}$</p> 	<p>Stickstoff ${}^7_7\text{N}$</p> 	<p>Sauerstoff ${}^8_8\text{O}$</p> 	<p>Fluor ${}^9_9\text{F}$</p> 	<p>Neon ${}^{10}_{10}\text{Ne}$</p> 
dritte Schale	<p>Natrium ${}^{11}_{11}\text{Na}$</p> 	<p>Magnesium ${}^{12}_{12}\text{Mg}$</p> 	<p>Aluminium ${}^{13}_{13}\text{Al}$</p> 	<p>Silicium ${}^{14}_{14}\text{Si}$</p> 	<p>Phosphor ${}^{15}_{15}\text{P}$</p> 	<p>Schwefel ${}^{16}_{16}\text{S}$</p> 	<p>Chlor ${}^{17}_{17}\text{Cl}$</p> 	<p>Argon ${}^{18}_{18}\text{Ar}$</p> 

Abbildung 2.7: Die Elektronenverteilung der ersten 18 Elemente des Periodensystems. Zu jedem chemischen Element sind bestimmte Informationen aufgeführt, wie im Ausschnitt am Beispiel des Heliums gezeigt. Elektronen werden durch gelbe Punkte symbolisiert und Elektronenschalen durch konzentrische Ringe. Diese vereinfachten Darstellungen zeigen schematisch die Elektronenverteilung der Atome eines Elements, aber sie geben nicht die Form der Aufenthaltsräume der Elektronen und die tatsächlichen Größenverhältnisse im Atom wieder. Die Elemente sind in Reihen („Perioden“) angeordnet, in denen von links nach rechts eine Elektronenschale aufgefüllt wird. Neu hinzukommende Elektronen besetzen jeweils die verfügbaren Zustände mit der niedrigsten Energie.

? Welchen Wert hat die Ordnungszahl von Magnesium? Wie viele Protonen und Elektronen enthält ein Magnesiumatom? Wie viele Elektronenschalen? Wie viele Valenzelektronen?

18 Elemente (Ordnungszahl 1–18) von Wasserstoff (${}^1\text{H}$) bis Argon (${}^{18}\text{Ar}$). Die Elemente sind in drei Reihen – den *Perioden* – angeordnet. Die Periode gibt die Zahl der Elektronenschalen (Hauptenergieniveaus) in den Atomen wieder, die die betreffende Periode bevölkern. Die Abfolge der Elemente in einer Periode entspricht von links nach rechts jeweils der Hinzufügung eines Protons und eines Elektrons (plus ein oder mehr Neutronen). Ein vollständiges Periodensystem finden Sie in *Anhang B*.

Das einzige Elektron des Wasserstoffatoms und die zwei Elektronen des Heliumatoms belegen im Grundzustand die erste Schale (K-Schale). Wie alle Materie, streben auch Elektronen einen Zustand geringstmöglicher potenzieller Energie an. In einem Atom mit ein oder zwei Elektronen ist dies die erste Elektronenschale, die durch maximal zwei Elektronen belegt werden kann. Wasserstoff und Helium sind deshalb die beiden einzigen Elemente der ersten Periode. Ein Atom mit mehr als zwei Elektronen muss eine weitere Elektronenschale ausbilden, weil die erste bereits voll besetzt ist. Das dritte Element ist das Metall Lithium mit drei Elektronen. Zwei davon besetzen die energiearme erste Schale, das verbleibende besetzt die nächsthöhere L-Schale. Diese kann ein Maximum von acht Elektronen aufnehmen. Das Edelgas Neon am Ende dieser Periode enthält in der zweiten Schale acht Elektronen, die damit vollständig gefüllt ist. Neon hat somit insgesamt zehn Elektronen.

Das chemische Verhalten eines Atoms hängt in erster Linie von der Zahl der Elektronen in der *äußersten* besetzten Elektronenschale ab. Diese Schale wird **Valenzschale** genannt, die in ihr befindlichen Elektronen **Valenzelektronen**. Im Fall des Lithiums ist die L-Schale die Valenzschale mit nur einem einzigen „einsamen“ Valenzelektron. Atome mit der gleichen Anzahl von Valenzelektronen verhalten sich in chemischen Reaktionen ähnlich. So haben etwa das Fluor (${}^9\text{F}$) und das Chlor (${}^{17}\text{Cl}$) jeweils sieben Valenzelektronen, und beide bilden bei der Reaktion mit Elementen wie Natrium (*Abbildung 2.2*) oder Lithium ähnliche, als Salze bezeichnete Verbindungen. Ein Atom mit einer voll besetzten Valenzschale ist unreaktiv, es neigt nicht dazu, Reaktionen mit anderen Atomen einzugehen. Ganz rechts im Periodensystem befinden sich Helium, Neon und Argon mit jeweils vollständig besetzten Valenzschalen (siehe *Abbildung 2.7*). Diese Elemente heißen Edelgase. Die Bezeichnung „edel“ deutet an, dass sie reaktionsträge sind. Alle anderen in *Abbildung 2.7* aufgeführten Atome sind mehr oder weniger reaktiv, weil sie unvollständige Valenzschalen mit Elektronenlücken haben.

2.2.6 Atomorbitale

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurden die Elektronenschalen eines Atoms als in Form konzentrischer Bahnen der um den Atomkern kreisenden Elektronen verstanden, ähnlich den Planeten auf ihren Umlauf-

bahnen (*Bohr'sches Atommodell* nach Niels Bohr, dänischer Physiker, 1885–1962, Nobelpreis für Physik 1922). Diese Sichtweise ist in *Abbildung 2.7* dargestellt und es ist weiterhin sinnvoll, dieses Modell zur Erklärung einiger Eigenschaften von Atomen heranzuziehen. Allerdings stellen die Kreisbahnen Abstraktionen dar, die einen festen mittleren Abstand der Elektronen voneinander und vom Atomkern suggerieren, was so keinesfalls stimmt. Es ist prinzipiell unmöglich, die Energie und den *genauen* Aufenthaltsort eines extrem kleinen Teilchens wie eines Elektrons mit beliebiger Genauigkeit zu kennen (*Heisenberg'sche Unschärferelation* nach Werner Heisenberg, deutscher Physiker und Begründer der Quantenmechanik, 1901–1976, Nobelpreis für Physik 1932). Vereinfacht gesagt liegt das daran, dass die Ortsbestimmung eines derartigen Teilchens diesem einen Impuls in eine nicht vorhersehbare Richtung verleiht, man also immer nur weiß, wo das Elektron *war*, aber niemals, wo es gerade *ist*. Selbst die Sichtweise eines Elektrons als „Teilchen“ ist streng genommen nicht haltbar, da Elektronen (und andere Elementarteilchen) in vielerlei Hinsicht eher (stehenden) Wellen gleichen (der sogenannte *Welle-Teilchen-Dualismus*). Man kann daher lediglich einen Raum angeben, in dem das Elektron mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit anzutreffen ist. Die Räume, in denen sich ein Elektron mit einer definierten, hohen Wahrscheinlichkeit aufhält (üblicherweise 90, 95 oder 99 Prozent), heißen **Orbitale**.

Hier zeigt sich ein wichtiges Prinzip in der Biologie und den anderen Naturwissenschaften. Modelle sind wichtig, um sich Zusammenhänge klar zu machen, aber nicht vollkommen richtig. Je nach Fragestellung und neuen Erkenntnissen muss das Modell angepasst werden. Für Atome heißt das, dass es sich nicht um feste Körper mit einer definierten Oberfläche handelt, wenngleich diese Vorstellung dabei hilft, die räumlich komplementäre Wechselwirkung zwischen Molekülen mit ihrer ihnen eigenen „Gestalt“ zu verstehen. Im heute gültigen Modell hat jede Elektronenschale eines Atoms ein bestimmtes Energieniveau mit einer festen Anzahl von Orbitalen unterschiedlicher Form und Ausrichtung im Raum. Das festgelegte Energieniveau einer „Schale“ darf jedoch nicht im Sinne einer Umlaufbahn mit definiertem Radius um einen Zentralkörper interpretiert werden. Die Anzahl der verschiedenen Orbitale jeder Elektronenschale hängt von deren Energiegehalt (der Hauptquantenzahl) ab. Man kann sich die Orbitale als Komponenten einer Elektronenschale vorstellen. In *Abbildung 2.8* sind die Orbitale eines Neonatoms dargestellt. Die erste, innerste Elektronenschale umfasst nur ein einziges, sphärisches Orbital, das als $1s$ -Orbital bezeichnet wird. Die zweite Schale umfasst vier Orbitale: ein größeres sphärisches $2s$ -Orbital sowie drei hantelförmige $2p$ -Orbitale, die entlang der drei Raumachsen angeordnet sind. Die dritte und alle weiteren Elektronenschalen enthalten neben jeweils einem s - und drei p -Orbitalen zusätzliche Orbitale mit noch komplizierterer Geometrie.

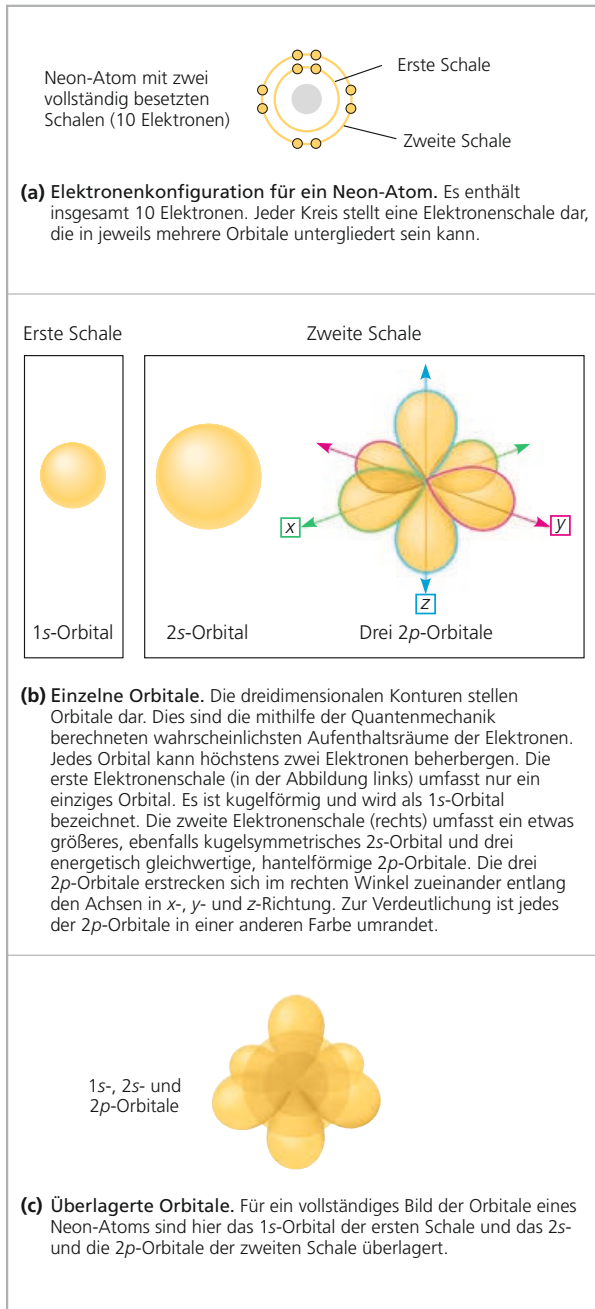


Abbildung 2.8: Atomorbitale.

Ein einzelnes Orbital kann aus quantenmechanischen Gründen in jedem Fall höchstens zwei Elektronen beherbergen. Die erste Elektronenschale kann daher nur maximal zwei Elektronen in ihrem einzelnen 1s-Orbital aufnehmen. Das einzelne Elektron eines Wasserstoffatoms besetzt im Grundzustand dieses 1s-Orbital, das Gleiche trifft für die beiden Elektronen des Heliumatoms zu. Die vier Orbitale der zweiten Schale können maximal acht Elektronen aufnehmen, zwei im 2s-Orbital und 3 mal 2 in den drei 2p-Orbitalen. Die Elektronen in den Orbitalen einer Schale (eines Hauptenergieniveaus) besitzen sehr ähnliche Energien, die p-Orbitale (und die hier nicht besprochenen d- und f-Orbitale) sind energetisch sogar identisch („energetisch entartet“). Orbitale gleicher Energie weisen lediglich in andere Raumrichtungen oder unterscheiden sich in ihrer Form. So ist die maximale Besetzungszahl von sechs für die drei 2p-Orbitale durch je zwei Elektronen im 2p_x, 2p_y und 2p_z-Orbital erklärbar, wobei die Indizes x, y und z die drei Raumrichtungen angeben.

Die Reaktivität eines Atoms beruht auf dem Vorhandensein ungepaarter Elektronen in einem oder mehreren Orbitalen seiner Valenzschale. Wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden, reagieren Atome miteinander, indem sie ihre Valenzschalen möglichst ganz aufüllen. Dabei sind meistens ihre *ungepaarten* Elektronen beteiligt.

► Wiederholungsfragen 2.2

1. Ein Lithiumatom enthält drei Protonen und vier Neutronen. Wie groß ist seine Massenzahl?
2. Ein Wasserstoffatom enthält nur ein einziges Proton im Kern und – für das häufigste Isotop – gar keine Neutronen. Es gibt jedoch zwei weitere Wasserstoffisotope, das Deuterium mit einem Neutron im Atomkern, und das radioaktive Tritium mit zwei Neutronen im Kern. Schreiben Sie die drei Isotope mit ihren Atom- und Massenzahlen als hoch- bzw. tiefgestellte Ziffer. (Das Elementsymbol ist in jedem Fall „H“.)
3. Wie viele Elektronen besitzt ein Fluoratom? Wie viele Elektronenschalen? Geben Sie die besetzten Orbitale an. Wie viele Elektronen wären nötig, um die Valenzschale aufzufüllen?
4. **WAS WÄRE, WENN?** Was haben zwei oder mehr Elemente, die in *Abbildung 2.7* in derselben *Reihe* liegen, gemeinsam? Was, wenn sie in der gleichen *Spalte* stehen?

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Die Bildung und die Funktion von Molekülen hängen von den chemischen Bindungen zwischen den Atomen ab 2.3

Nachdem wir uns mit der Atomstruktur ein wenig vertrauter gemacht haben, wechseln wir in der Hierarchie der Strukturbildung eine Stufe nach oben, um zu sehen, wie Atome miteinander reagieren und Moleküle oder ionische Verbindungen bilden. Atome mit unvollständigen Valenzschalen können mit bestimmten anderen Atomen derart wechselwirken, dass jeder Partner seine Valenzschale vervollständigt. Dabei teilen sich die Atome ihre Elektronen oder übertragen sie. Die Wechselwirkungen führen dazu, dass die Atome eng beieinander bleiben und dabei von Anziehungskräften zusammengehalten werden, die man als **chemische Bindung(en)** bezeichnet. Die beiden stärksten Formen der chemischen Bindung sind die kovalente Bindung und – in Feststoffen – die Ionenbindung. Bindungen in wässrigen oder wasserhaltigen Lösungen, die ebenfalls auf elektrostatischen Wechselwirkungen beruhen, sind deutlich schwächer. Auf diesen Bindungstyp, der in biologischen Systemen eine herausragende Bedeutung hat, kommen wir noch zurück.

2.3.1 Die kovalente Bindung

Unter einer **kovalenten Bindung** versteht man die gemeinschaftliche Nutzung eines Valenzelektronenpaares durch zwei Atome. Betrachten wir als Beispiel die Annäherung zweier Wasserstoffatome. Wir erinnern uns, dass in einem Wasserstoffatom die einzige (erste) Elektronenschale von einem einzigen (Valenz-) Elektron besetzt ist. Diese Schale kann höchstens zwei Elektronen aufnehmen und ist dann voll besetzt. Wenn zwei Wasserstoffatome sich nahe genug kommen, so dass es zu einer Überlappung der beiden $1s$ -Orbitale kommt, können die beiden Elektronen der zwei Atome „gemeinschaftlich genutzt“ werden (► *Abbildung 2.9*) (was nicht bedeutet, dass sie räumlich gepaart um die beiden Atomkerne herumkreisen!). Jedes H-Atom verfügt nunmehr weitgehend über zwei Elektronen in der Umgebung seines Atomkerns und damit über eine abgeschlossene (gefüllte) Valenzschale. Zwei oder mehr Atome, die durch kovalente Bindungen zusammengehalten werden, bezeichnet man als ein **Molekül**. In unserem Beispiel entsteht ein Wasserstoffmolekül (H_2).

Die gemeinsame Nutzung von Elektronen lässt sich übersichtlich mit den Elementensymbolen darstellen. Die um das Elementsymbol gruppierten Punkte symbolisieren die Elektronen der Valenzschale. Derartige Formelbilder werden nach ihrem Urheber Lewis-Formeln genannt. Die *Lewis-Formel* eines Wasserstoffmoleküls ist „H:H“ (► *Abbildung 2.10a*). Eine alternative Darstellung ist „H-H“, diesen Formeltyp nennt man

Valenzstrichformel. Der Strich symbolisiert das bindende Elektronenpaar (= die **Einfachbindung**) zwischen den beiden Wasserstoffatomen. Eine dritte, noch weiter verdichtete Formelschreibung gibt das Wasserstoffmolekül als H_2 wieder. Diese Darstellungsweise wird **Summenformel** genannt. Summenformeln geben die atommengenmäßige (stöchiometrische) Zusammensetzung einer chemischen Verbindung an, sagen aber nichts über das Bindungsmuster der beteiligten Atome aus. Der tatsächlichen Gestalt eines Moleküls kommen die raumfüllenden Modelle am nächsten. Vielleicht kennen Sie auch schon die sogenannten Kugel-Stab-Modelle in ► *Abbildung 2.15*.

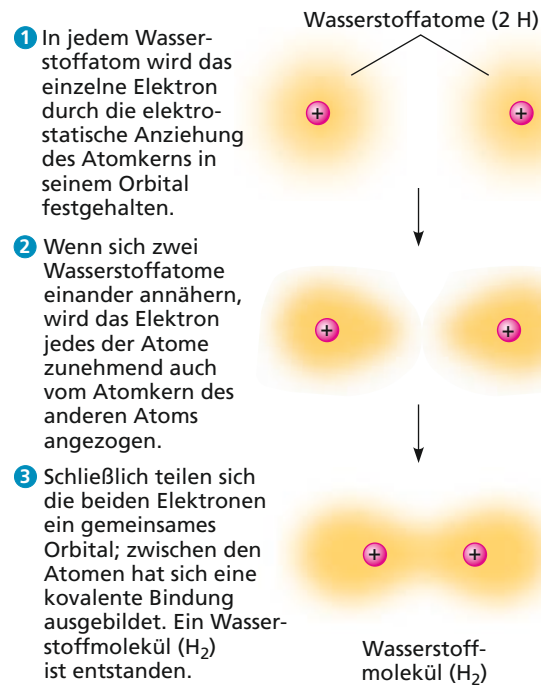


Abbildung 2.9: Ausbildung einer kovalenten Bindung.

Sauerstoffatome enthalten in ihrer zweiten Elektronenschale (L-Schale) insgesamt sechs Elektronen. Um diese Valenzschale zu füllen, fehlen mithin noch zwei Elektronen. „Elementarer Sauerstoff“ liegt als O_2 -Molekül vor, in dem die beiden Atome gegenseitig ihre Valenzelektronenlücken ergänzen. Allerdings sind die Bindungsverhältnisse im Sauerstoffmolekül komplizierter, als es zunächst scheinen mag. Wir hatten erwähnt, dass jedes Orbital maximal zwei Elektronen aufnehmen kann. Diese beiden Elektronen müssen sich in einer weiteren Eigenschaft voneinander unterscheiden, dem sogenannten *Spin*. Das ist eine quantenmechanische Eigenschaft, die sich klassisch noch am ehesten als eine Art Drehimpuls verstehen lässt. In Anbetracht der „Drehrichtung“ gibt es also genau zwei Arten *spin*, die in voll besetzten Orbitalen jeweils kombiniert werden. Die drei *p*-Orbitale werden nun jeweils so aufgefüllt, dass jedes zunächst mit nur einem Elektron besetzt wird (dies gilt für die Elemente ${}_5B$, ${}_6C$ und ${}_7N$) und erst dann die Vollbesetzung erfolgt. Somit hat Sauerstoff (${}_8O$) ein voll besetztes p_x -Orbital und die beiden

mit nur je einem Elektron besetzten p_y - und p_z -Orbitale. Im O_2 -Molekül führt dies dazu, dass zwei Bindungselektronen ungepaart bleiben, das Sauerstoffmolekül befindet sich im sogenannten *Triplett-Zustand*. Dies bedingt eine Art Zwischenstellung der Bindung(en) im Sauerstoffmolekül: Einerseits haben sie Doppelbindungs-Charakter ($\overline{O}=\overline{O}$), der jedoch durch besetzte, sogenannte antibindende (Molekül)orbitale gemindert wird $\overline{O}-\overline{O}$. Andererseits bringen die beiden ungepaarten Elektronen eine gewisse Reaktionsfreudigkeit mit sich, die üblicherweise für sogenannte *Radikale* charakteristisch ist. Dem trägt die folgende „Zwitterdarstellung“ noch am ehesten Rechnung $\overline{O}\div\overline{O}$ (► *Abbildung 2.10b*).

Name und Summenformel	Elektronenschalen-diagramm	Lewis- und Valenzstrichformeln	raumfüllende Modelle (Kalottenmodelle)
(a) Wasserstoff (H_2). Zwei Wasserstoffatome bilden eine Einfachbindung.		$H:H$ $H-H$	
(b) Sauerstoff (O_2). Zwei Sauerstoffatome teilen sich zwei Elektronenpaare und bilden eine Doppelbindung aus.		$\ddot{O}::\ddot{O}$ $\overline{O}\div\overline{O}$	
(c) Wasser (H_2O). Zwei Wasserstoffatome und ein Sauerstoffatom sind durch kovalente Einfachbindungen zu einem gewinkelten Wassermolekül miteinander verbunden.		$\ddot{O}:H$ H $\overline{O}-H$ H	
(d) Methan (CH_4). Vier Wasserstoffatome sättigen die Valenzen eines Kohlenstoffatoms ab; dabei wird ein Methanmolekül gebildet.		H $H:C:H$ H H $H-C-H$ H	

Abbildung 2.10: Vier unterschiedliche Moleküle mit kovalenten Bindungen. Eine Kovalenzbindung besteht aus einem Paar gemeinsam genutzter Elektronen. Die Zahl der Elektronen, die notwendig sind, um die Valenzschale eines Atoms zu vervollständigen, legt oft fest, wie viele Bindungen das Atom ausbilden wird. Vier verschiedene Darstellungsarten der kovalenten Bindungen werden vorgestellt. Das raumfüllende Kalottenmodell kommt der tatsächlichen Form und Größe der Moleküle am nächsten (siehe auch *Abbildung 2.15*). Die Striche oben und neben den Sauerstoffatomen deuten in Valenzstrichformeln die Existenz freier Elektronenpaare an.

Vereinfacht gesagt entspricht die Zahl der verfügbaren Valenzelektronen beziehungsweise der zum Erreichen einer vollständig gefüllten Valenzschale erforderlichen Elektronen der Bindungsfähigkeit, das heißt der Zahl der kovalenten Bindungen, die ein Atom ausbilden

kann. Man spricht von der **Bindigkeit** des Atoms. Durch die Ausbildung von chemischen Bindungen erlangen die beteiligten Atome also in vielen Fällen eine vollständig besetzte Valenzschale. Die kovalente Bindigkeit eines Sauerstoffatoms ist 2, da dem Sauerstoffatom zwei Valenzelektronen „fehlen“. Versuchen Sie, die Bindigkeiten von Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Kohlenstoff zu ermitteln, indem Sie die Elektronenverteilungsdiagramme der *Abbildung 2.7* betrachten. Offenbar ist die Bindigkeit des Wasserstoffs 1, die des Sauerstoffs 2, die des Stickstoffs 3 und die des Kohlenstoffs 4. Man sagt auch, der Kohlenstoff habe vier „Valenzen“, „Bindungsplätze“, „ist vierwertig“ o.Ä. (für die anderen Elemente entsprechend). Die Verhältnisse sind jedoch in vielen Fällen (vor allem bei Elementen der dritten und nachfolgenden Perioden) komplizierter – so etwa beim Phosphor (${}_{15}P$), der in biologischen Systemen eine wichtige Rolle spielt. Phosphor tritt häufig mit drei Bindungen auf, wie man es aus der Zahl von drei ungepaarten Elektronen in seiner Valenzschale erwarten würde. In biologisch wichtigen Molekülen kann Phosphor jedoch außer den drei Einfachbindungen auch noch eine Doppelbindung und dann insgesamt fünf Bindungen ausbilden.

Die Moleküle H_2 , O_2 oder auch N_2 sind homoatomare Verbindungen, also Verbindungen des reinen Elements mit sich selbst. Sie stellen die gewöhnlichen Erscheinungsformen dieser Elemente dar. Wasser mit seiner bekannten Formel H_2O ist dagegen eine Verbindung aus Atomen zweier unterschiedlicher Elemente. Zwei Wasserstoffatome sättigen die Valenzen (Bindungsstellen) eines einzelnen Sauerstoffatoms ab. ► *Abbildung 2.10c* zeigt die Struktur des Wassermoleküls. Wasser ist für lebende Systeme so bedeutungsvoll, dass das gesamte *Kapitel 3* seinem Aufbau und seinem Verhalten gewidmet ist.

Eine weitere heteroatomare Verbindung ist das Methan, der Hauptbestandteil von Erdgas. Seine Summenformel ist CH_4 (► *Abbildung 2.10d*). Vier einwertige Wasserstoffatome sind notwendig, um die vier Valenzen des Kohlenstoffatoms abzusättigen. Aufgrund der Tatsache, dass der Kohlenstoff vier Bindungen eingehen kann, hat er eine Sonderstellung unter allen Elementen: Die Anzahl an Kohlenstoffatomen in einem Molekül, die C-C-Bindungen eingehen, ist nahezu unbegrenzt und jedenfalls sehr viel größer als bei allen anderen Atomen (bis auf Silizium). Dies ist die Grundlage der Existenz von biologisch unverzichtbaren Makromolekülen mit Tausenden Atomen pro Molekül. In *Kapitel 4* werden wir viele weitere Verbindungen des Kohlenstoffs kennenlernen.

Das Bestreben eines Atoms, in einer kovalenten Bindung Elektronen in den Bereich seines Atomkerns zu ziehen, wird dessen **Elektronegativität** genannt. Je elektronegativer ein Atom ist, desto stärker zieht es die Bindungselektronen zu sich hin. Bei einer Kovalenzbindung zwischen gleichartigen Atomen (zwei Atomen desselben Elements) ist der Zug auf die Elektronen natürlich gleich groß, da beide Atome die gleiche Elektronegativität haben. Eine Bindung, in der eine solche gleichmäßige Verteilung beziehungsweise

Nutzung der Elektronen stattfindet, stellt eine **unpolare Kovalenzbindung** dar. Die kovalenten Bindungen homoatomarer Moleküle wie H_2 oder O_2 sind Beispiele für unpolare Bindungen. In Verbindungen mit Atomen sehr unterschiedlicher Elektronegativität kommt es zu einer Ungleichverteilung der Bindungselektronen. Dieser Typ der chemischen Bindung heißt **polare Kovalenzbindung**. Das Ausmaß der Polarität kann abhängig von den Elektronegativitäten der beteiligten Atome erheblich schwanken. So sind etwa die Bindungen zwischen dem Sauerstoff- und den beiden Wasserstoffatomen im Wassermolekül stark polar (► *Abbildung 2.11*).

Da Sauerstoff (O) elektronegativer als Wasserstoff (H) ist, sind die Bindungselektronen zum Sauerstoffatom hin verschoben (die Bindung ist polarisiert). Dies führt zu einer negativen Teilladung am Sauerstoffatom und positiven Teilladungen an den Wasserstoffatomen.

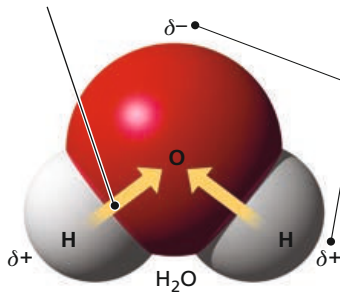


Abbildung 2.11: Polare Kovalenzbindungen in einem Wassermolekül.

Sauerstoff ist nach Fluor das zweitstärkste elektronegative Element und zieht deshalb Elektronen viel mehr zu sich hin als Wasserstoff. In einer kovalenten Bindung zwischen einem Sauerstoff- und einem Wasserstoffatom halten sich die Bindungselektronen im zeitlichen Mittel also mehr in der Nähe des Sauerstoffatomkerns auf als in der des Wasserstoffatomkerns. Da die Elektronen negative elektrische Ladungen tragen, führt diese Ungleichverteilung dazu, dass das Wassermolekül polarisiert ist. Das Sauerstoffatom trägt eine negative Teilladung (symbolisiert durch den griechischen Buchstaben Delta, gesprochen „delta minus“: δ^-), die beiden Wasserstoffatome tragen positive Teilladungen (δ^+). Das Wassermolekül ist ein sogenannter **Dipol**. Diese strukturelle Besonderheit hat eine Reihe

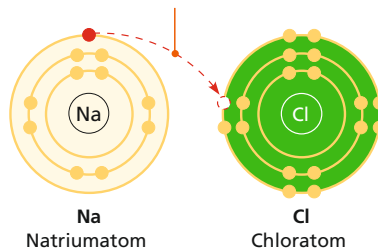
von physikalisch-chemischen Eigenschaften zur Folge, die Wasser für alle Lebensformen, wie wir sie kennen, zu einem absolut unverzichtbaren Bestandteil macht. Daher ist das gesamte nächste Kapitel dem Wasser gewidmet. Im Gegensatz dazu sind die C-H-Bindungen im Methanmolekül (CH_4) nur sehr wenig polarisiert, weil der Elektronegativitätsunterschied der C-H-Bindung viel geringer ist als der einer O-H-Bindung.

2.3.2 Die Ionenbindung

In manchen Fällen ist der Unterschied in der Elektronenanziehung so groß, dass das elektronegativere Atom ein oder mehrere Elektronen vollständig von seinem Reaktionspartner abzieht und zwei entgegengesetzt geladene Teilchen entstehen. Ein solches Atom oder Molekül mit einer oder mehreren Nettoladungen (Überschussladungen) heißt **Ion**. Wenn die Überschussladung positiv ist, spricht man von einem **Kation**, negativ geladene Ionen heißen **Anionen**. Aufgrund ihrer entgegengesetzten elektrischen Ladungen ziehen sich Kationen und Anionen wechselseitig an, es entsteht eine Ionenbindung oder elektrostatische Bindung. Die reine Übertragung eines Elektrons an sich stellt noch keine Bindungsbildung dar, die ergibt sich erst durch die (*Coulomb*-)Wechselwirkung der elektrischen Felder der Ionen. Auch ist die gegenseitige Übertragung von Elektronen keine Voraussetzung für die Bindungsbildung. Zwei oder mehr beliebige Ionen entgegengesetzter Ladung können eine Ionenbindung ausbilden (soweit ihre räumlichen Verhältnisse dies zulassen).

Unter Umständen kann die Bindungsbildung sogar noch durch das Bestreben eines Reaktionspartners, Elektronen abzugeben, anstatt aufzunehmen, erleichtert werden. Betrachten wir die Reaktion eines Natriumatoms (${}_{11}Na$) mit einem Chloratom (${}_{17}Cl$; ► *Abbildung 2.12*). Ein Natriumatom besitzt insgesamt elf Elektronen, ein einzelnes Valenzelektron bevölkert die dritte Elektronenschale (M-Schale). Ein Chloratom besitzt 17 Elektronen, sieben davon in seiner Valenzschale. Wenn diese beiden Atome zusammenkommen, geht das einsame Valenzelektron des Natriums auf das Chloratom über, und die resultierenden Ionen gehen mit abgeschlossenen (= vollständig besetzten) Valenzschalen aus der

1 Das einzelne Valenzelektron eines Natriumatoms wird auf das Chloratom übertragen und ergänzt dort dessen 7 Valenzelektronen zu einer komplett gefüllten Schale.



2 Beide Ionen weisen nun eine abgeschlossene Valenzschale auf. Zwischen den entgegengesetzt geladenen Ionen kann sich eine Ionenbindung ausbilden.

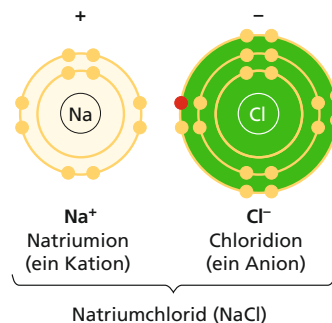


Abbildung 2.12: Elektronenübertragung und Ionenbindung. Eine Ionenbindung wird durch die Anziehung zwischen entgegengesetzt geladenen Ionen (Kationen (+), Anionen (-)) bewirkt. Sie kann sich auch dann ausbilden, wenn die Ionen nicht zuvor durch eine direkte Elektronenübertragung entstanden sind, sondern Elektronen an andere Partner abgegeben haben.

Reaktion hervor (die zweite Schale wird zur Valenzschale des Natriumions, da die dritte Schale jetzt leer ist). Die Elektronenübertragung zwischen den beiden Atomen verschiebt eine negative elektrische Ladung von Natrium zum Chlor. Das Natriumatom mit elf Protonen, aber nur noch zehn Elektronen, trägt eine positive Überschussladung (Nettoladung +1), es ist durch die Reaktion zum Natrium-Kation geworden. Das Chloratom hat bei der Reaktion ein Elektron hinzugezogen. Seinen 17 Protonen stehen nunmehr 18 Elektronen gegenüber, was eine elektrische Nettoladung von -1 für das Chlorid-Anion ergibt.

Aus Ionen aufgebaute chemische Verbindungen bezeichnet man als Salze. Die aus Ionen bestehende Verbindung Natriumchlorid (Na^+Cl^-) ist das allgemein bekannte Koch- oder Speisesalz (► *Abbildung 2.13*). Salze finden sich in der Natur oft als kristalline Feststoffe verschiedener Form und Größe. Jeder Salzkristall ist ein Aggregat aus einer riesigen Zahl von Kationen und Anionen, die durch ihre elektrische Anziehung in einem regelmäßigen Raumbgitter, dem Kristallgitter, zusammengehalten werden. Anders als kovalente Verbindungen, die aus Molekülen definierter Größe und Anzahl sie konstituierender Atome bestehen, ist ein Salzkristall ein einziges, in seiner Größe nicht prinzipiell beschränktes Riesemolekül. Die Summenformel einer ionischen Verbindung wie NaCl gibt nur das stöchiometrische Verhältnis der Elemente im Kristall an. „ NaCl “ selbst ist aber kein isolierbares Molekül.

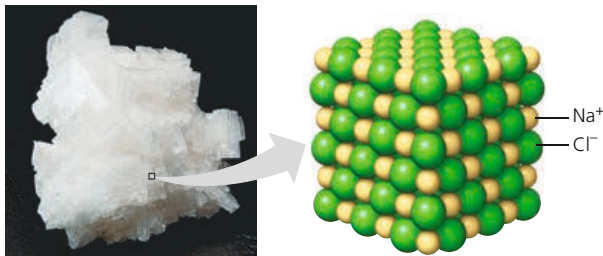


Abbildung 2.13: Ein Kochsalzkristall. Das Natrium-Kation (Na^+) und das Chlorid-Anion (Cl^-) werden durch ionische Wechselwirkungen (Ionenbindung) zusammengehalten. Die Summenformel NaCl gibt an, dass das Teilchenverhältnis von Na^+ zu Cl^- 1:1 ist.

Nicht alle Salze weisen gleiche Anzahlen von Kationen und Anionen auf. Das ebenfalls aus Ionen bestehende Magnesiumchlorid beispielsweise besitzt die Summenformel MgCl_2 – auf ein Magnesiumion kommen hier zwei Chloridionen. Ein Magnesiumatom ($_{12}\text{Mg}$) muss seine beiden Außenelektronen abgeben, um eine abgeschlossene Valenzschale („Edelgaskonfiguration“) zu erreichen. Es ist daher bestrebt, zweifach positiv geladene Ionen (zweiwertige Kationen) zu bilden (Mg^{2+}). Ein Magnesiumion kann folglich die Ladungen zweier einfach geladener Chloridionen (Cl^-) kompensieren. Das Ionenverhältnis im nach außen elektrisch neutralen Magnesiumchlorid-Kristall beträgt 1:2.

Der Begriff Ion wird auf Moleküle mit elektrischen Überschussladungen ebenso angewendet wie auf Atome. In dem Salz Ammoniumchlorid (NH_4Cl) ist das Anion das uns schon bekannte Chloridion, das

Kation dagegen ein zusammengesetztes Teilchen namens Ammoniumion, NH_4^+ . Es besteht, wie die Formel zeigt, aus einem zentralen Stickstoffatom, an das vier Wasserstoffatome gebunden sind (vergleichen Sie dies mit dem oben erwähnten Methan!). Das Ammoniumion als Ganzes trägt eine positive Gesamtladung (+1), da ein Elektron fehlt, um alle Kernladungen zu kompensieren.

Die chemische Umgebung beeinflusst die Stärke von Ionenbindungen. In einem trockenen Kochsalzkristall sind diese Bindungen so stark, dass man mit einem Hammer auf den Kristall schlagen muss, um Stücke abzusprennen. Wird derselbe Salzkristall in Wasser aufgelöst, nimmt die Wechselwirkung zwischen den Ionen so stark ab, dass gar kein regelmäßiger Verband mehr bestehen bleibt. Dies ist darauf zurückzuführen, dass die sich zwischen die Ionen drängenden Wassermoleküle die elektrischen Ladungen so weit abschirmen, dass die Anziehung nicht mehr ausreicht, einen starren Festkörper zu bilden. Die meisten Medikamentenwirkstoffe werden als Salze hergestellt, weil sie dann im getrockneten Zustand ziemlich stabil sind, sich aber verhältnismäßig leicht in Wasser auflösen. Im nächsten Kapitel werden Sie erfahren, was bei der Auflösung von Salzen in Wasser im Detail geschieht.

2.3.3 Schwache, nichtkovalente Bindungstypen

In lebenden Organismen sind die meisten starken chemischen Bindungen, durch die Atome zu den Molekülen einer Zelle verknüpft sind, kovalente Bindungen. Darüber hinaus sind schwache Wechselwirkungen (nichtkovalente Bindungen) innerhalb von Molekülen (intramolekular) und zwischen ihnen (intermolekular) entscheidend. Die wichtigsten biologischen Großmoleküle werden durch schwache, nichtkovalente Bindungen in ihrer Form gehalten. Außerdem können zwei oder mehr Moleküle, die in einer Zelle in Kontakt miteinander treten, durch solche schwachen, leicht wieder lösbaren Bindungen zeitweilig aneinander „kleben“. Die Umkehrbarkeit der schwachen Wechselwirkungen kann von Vorteil sein: Zwei Moleküle können zusammenkommen, in irgendeiner Weise auf die Anwesenheit des anderen reagieren und sich dann wieder trennen (*transiente Wechselwirkungen*). Schließlich können zahlreiche schwache Wechselwirkungen, die gleichzeitig zusammenwirken, in der Summe einen ebenso großen strukturegebenden Beitrag leisten wie eine geringere Anzahl von Kovalenz- oder Ionenbindungen.

Bestimmte Formen schwacher, nichtkovalenter Bindungen sind für Lebewesen von besonderer Bedeutung. Eine beruht auf abgeschwächten Coulomb-Wechselwirkungen zwischen in Wasser gelösten Ionen, wie wir soeben dargelegt haben. Weitere schwache Bindungen sind die Wasserstoffbrückenbindung und Van-der-Waals-Wechselwirkungen. Beide sind von entscheidender Bedeutung für viele Lebensvorgänge und sollen deshalb kurz erläutert werden.

Wasserstoffbrückenbindungen

Unter den verschiedenen Formen der schwachen Bindungen ist die Wasserstoffbrückenbindung von solcher Wichtigkeit für die Chemie der Lebensvorgänge, dass sie eine gesonderte Betrachtung rechtfertigt. Eine **Wasserstoffbrückenbindung** kommt dadurch zustande, dass ein kovalent an ein deutlich elektronegativeres Atom gebundenes Wasserstoffatom eine positive Teilladung ausbildet und dann von einem weiteren stark elektronegativen Atom in der Nähe angezogen wird. In der lebenden Zelle sind diese elektronegativen Partneratome meist Sauerstoff- oder Stickstoffatome. ► *Abbildung 2.14* zeigt das Beispiel einer Wasserstoffbrückenbindung zwischen Wasser (H_2O) und Ammoniak (NH_3). Wie wir noch in *Kapitel 5* sehen werden, beruht die Struktur und Funktion des Erbmaterials, der DNA-Moleküle, ganz wesentlich auf der Ausbildung von Wasserstoffbrücken.

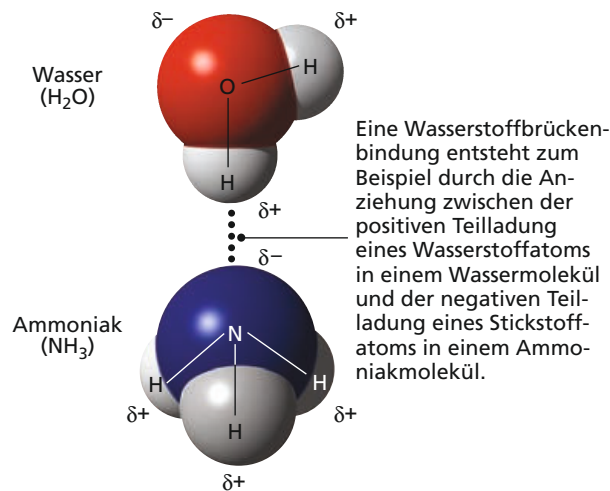


Abbildung 2.14: Eine Wasserstoffbrückenbindung.

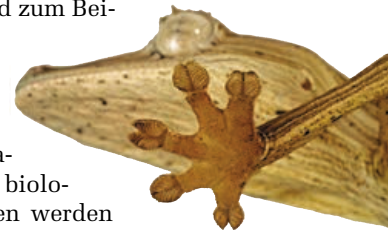
ZEICHENÜBUNG Zeichnen Sie Strukturformeln von fünf Wassermolekülen, eines in der Mitte, die vier anderen außen und so orientiert, dass sie Wasserstoffbrückenbindungen miteinander eingehen können (das Wassermolekül ist gewinkelt!). Zeichnen Sie die Partialladungen mit den entsprechenden Symbolen ein. Die Wasserstoffbrückenbindungen werden durch Punkte dargestellt.

Van-der-Waals-Wechselwirkungen

Selbst ein Molekül ohne polare Kovalenzbindungen kann vorübergehend Bereiche mit positivem und negativem Ladungsüberschuss aufweisen. Die Elektronen von Atomen und Molekülen sind in Bewegung und in einem Molekül nicht immer homogen verteilt. In jedem Moment können sie sich zufällig in einem Bereich eines Moleküls stärker anhäufen und so zu einer zeitweiligen Ladungsverschiebung führen (*Dipolbildung*). Das Ergebnis sind sich beständig ändernde Bereiche positiver und negativer Ladung; die daraus resultierenden dynamischen Wechselwirkungen führen nach Synchronisation zu einer Anziehung zwi-

schen allen Atomen und Molekülen. Diese fluktuierenden Wechselwirkungen sind sehr schwach (das heißt, sie haben eine geringe Energie) und werden nach ihrem Entdecker **Van-der-Waals-Wechselwirkungen** genannt (Johannes van der Waals, holländischer Physiker, 1837–1923). Sie treten nur dann auf, wenn Atome beziehungsweise Moleküle sich sehr nahekommen. Trotz des sehr geringen Energiebeitrags jeder einzelnen Van-der-Waals-Wechselwirkung können sie immer dann, wenn viele dieser Wechselwirkungen gleichzeitig auftreten, in der Summe relativ starke Bindungen ausbilden. Van-der-Waals-Wechselwirkungen erlauben einem Gecko (unten rechts im Bild), an einer Wand hinaufzukriechen. An den Zehenspitzen besitzt jeder Gecko Hunderttausende winziger Härchen, die an ihren Spitzen ihrerseits in mehreren, noch feineren Ausläufern enden. Dies erhöht die wirksame Oberfläche enorm. Offenbar sind Van-der-Waals-Wechselwirkungen zwischen den Molekülen an diesen Haarspitzen und den Molekülen des Untergrunds, ungeachtet der Schwäche der Einzelwechselwirkung, in ihrer Summe ausreichend, um das Gewicht des Gecko-Körpers zu halten, wenn dieser aufrecht an einer Wand oder einem Baum „klebt“.

Van-der-Waals-Wechselwirkungen, Wasserstoffbrückenbindungen, elektrostatische Anziehungen von Ionen in Lösung und andere Formen schwacher Bindungen können sich nicht nur zwischen verschiedenen Molekülen, sondern auch zwischen unterschiedlichen Bereichen eines einzigen Riesemoleküls ausbilden. Solche Makromoleküle sind zum Beispiel die Proteine. Obwohl jede einzelne dieser Wechselwirkungen schwach ist, summieren sie sich so, dass sie die Raumstruktur eines sehr großen Moleküls stabilisieren (Synergismus). Über die biologische Rolle schwacher Bindungen werden Sie in *Kapitel 5* mehr erfahren.

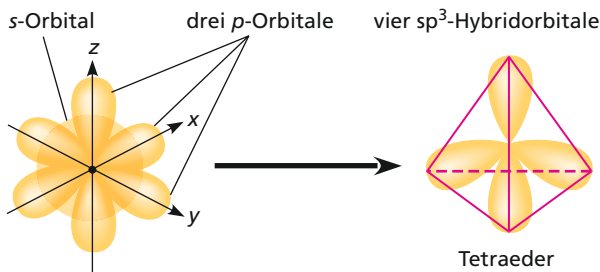


2.3.4 Molekülform und -funktion

Ein Molekül hat eine charakteristische Größe und Form, die für seine Funktion in der lebenden Zelle von ausschlaggebender Bedeutung ist. Ein aus zwei Atomen bestehendes Molekül wie H_2 oder O_2 ist notwendigerweise linear, aber die meisten Moleküle mit mehr als zwei Atomen besitzen kompliziertere Strukturen. Die Molekülstruktur wird von der Ausrichtung der an der Bindungsbildung beteiligten Atomorbitale und weiteren Faktoren bestimmt (*Abbildung 2.15*). Wenn ein Atom kovalente Bindungen ausbildet, ordnen sich in bestimmten Fällen die Orbitale der Valenzschale neu. $2s$ - und $2p$ -Orbitale unterscheiden sich zwar durch ihre Form, aber nicht sehr stark in ihren Energieniveaus. Bei Atomen mit Valenzelektronen in s - und p -Orbitalen (*Abbildung 2.8*) können das eine s - und

ein, zwei oder auch alle drei p -Orbitale in energetisch gleichwertige Hybridorbitale übergehen. Im Fall der Hybridisierung von einem s - und allen drei p -Orbitalen (sp^3) entstehen vier tropfenförmige Hybridorbitale, die in die Ecken eines regelmäßigen Tetraeders weisen (► *Abbildung 2.15a*).

Im Fall des Wassermoleküls (H_2O) bilden zwei der vier sogenannten sp^3 -Hybridorbitale in der Valenzschale des Sauerstoffatoms Bindungen zu Wasserstoffatomen aus (► *Abbildung 2.15b*). Die beiden verbleibenden Hybridorbitale sind mit je einem Elektronenpaar („freie“ oder „einsame“ Elektronenpaare) besetzt. Das Ergebnis ist ein V-förmiges Molekül, dessen Bindungswinkel im Mittel $104,5^\circ$ beträgt.



(a) **Hybridisierung von Orbitalen bei kovalenten Bindungen.** Das einzelne s - und die drei p -Orbitale in der Valenzschale eines Atoms verschmelzen zu vier „tropfenförmigen“ sp^3 -Hybridorbitalen. Diese Hybridorbitale weisen in die vier Ecken eines regelmäßigen Tetraeders (roter Umriss).

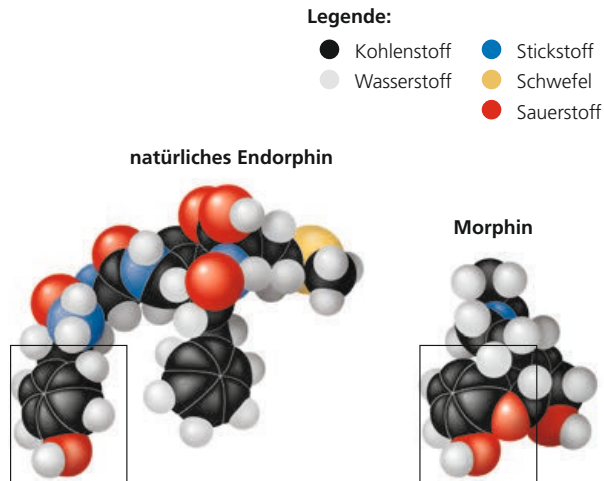
Kalottenmodell	Kugel-Stab-Modell	Hybridorbitalmodell (mit überlagertem Kugel-Stab-Modell)
Wasser (H_2O)		
Methan (CH_4)		

(b) **Molekülstrukturmodelle.** Dargestellt sind drei Modelle, welche die molekularen Umrisse von Wasser und Methan wiedergeben. Der Umriss eines Moleküls wird durch die Orientierung der Hybridorbitale bestimmt.

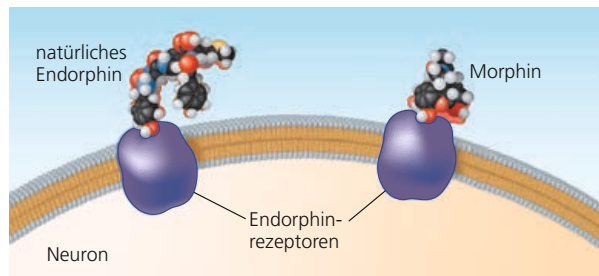
Abbildung 2.15: Molekülstrukturen als Folge der Orbitalhybridisierung.

Das Methanmolekül (CH_4) besitzt die Form eines regelmäßigen Tetraeders, weil alle vier Hybridorbitale des Kohlenstoffatoms Bindungen zu Wasserstoffatomen ausgebildet haben (► *Abbildung 2.17b*). Der Kern des C-Atoms liegt in der Mitte des Tetraeders, die vier kovalenten Bindungen mit den H-Atomen weisen in seine Ecken. Größere Moleküle mit mehreren Kohlenstoffatomen – mit Abstand die meisten am Aufbau lebender Materie beteiligten Moleküle – haben komplexere Strukturen. Die tetraedrische Konfiguration des Kohlenstoffatoms ist jedoch in diesen Molekülen ein vielfach wiederkehrendes Motiv.

Die Molekülgestalt ist von entscheidender Bedeutung für biochemische Vorgänge, weil sie darüber bestimmt, wie biologische Moleküle sich gegenseitig erkennen und spezifisch miteinander reagieren. Nur Moleküle mit komplementären Strukturen können schwache Wechselwirkungen miteinander eingehen. Diese Spezifität lässt sich an der Wirkung von Opiaten, das sind aus den Inhaltsstoffen des Opiums hergeleitete Wirkstoffe, ablesen. Die narkotisierende Wirkung des Opiums ist seit alters her bekannt. Anfang des 19. Jahrhunderts wurde von dem deutschen Apotheker Sertürner in Paderborn aus Opium das Alkaloid Morphin als wirksames Prinzip isoliert. Daraus wurde später durch chemische Behandlungen das Heroin hergestellt. Die äußerst effektiven Opiate wirken stark schmerzlindernd, verändern gleichzeitig aber auch das Bewusstsein. Sie binden an bestimmte Proteine in der Zellmembran mancher Neurone im Zentralnervensystem, die entsprechend als Opiatrezeptoren bezeichnet werden. Warum enthalten Gehirnzellen Rezeptoren für Opiate, also für Moleküle, die der Körper selbst gar nicht herstellt? Die Entdeckung der Endorphine im Jahr 1975 lieferte eine Antwort auf diese Frage. Endorphine sind Signalmoleküle, die von der Hirnanhangdrüse (Hypophyse) gebildet werden und an Opiatrezeptoren binden. Sie wirken ebenfalls schmerzmildernd und können bei bestimmten Formen von Stress, wie auch bei intensiver körperlicher Anstrengung, euphorisierend wirken. Opiatmoleküle enthalten Bereiche, die Endorphinen ähneln und ihre Wirkung durch Bindung an die gleichen Rezeptoren im Gehirn nachahmen, so dass Opiate und Endorphine ähnliche Effekte hervorrufen (► *Abbildung 2.16*). Allerdings ist die Passform der Opiumalkaloide oder ihrer biochemischen Abbauprodukte nicht mit der dreidimensionalen Struktur der Endorphine identisch. Dies bedingt einerseits eine stärkere Wirkung, andererseits aber auch eine schlechtere Regulation. Aus der Kombination beider resultiert die gefährliche Suchtwirkung. Die Bedeutung der Molekülgestalt für biochemische Reaktionen illustriert die Abhängigkeit von Struktur und Funktion, einem zentralen Aspekt der molekularen Biologie.



(a) Die Strukturen von Endorphin und Morphin. Der umrandete Teil des Endorphinmoleküls (links) bindet an Rezeptormoleküle auf Zielzellen im Gehirn. Der umrandete Teil des Morphinmoleküls (rechts) sieht sehr ähnlich aus.



(b) Bindung an Endorphinrezeptoren. Sowohl das Endorphin als auch das Morphin können an Endorphinrezeptoren (Opiatrezeptoren) in der Zellmembran von Neuronen im zentralen Nervensystem binden.

Abbildung 2.16: Molekulare Mimikry. Morphin wechselwirkt mit Schmerzrezeptoren und beeinflusst Gefühlszustände durch seine Gestalt, die den im Gehirn natürlich vorkommenden Endorphinen ähnelt.

► Wiederholungsfragen 2.3

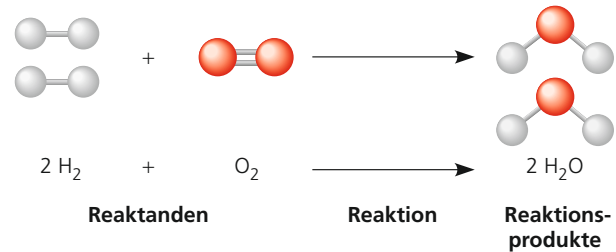
1. Was ist an der folgenden Strukturformel falsch: H-C=C-H ?
2. Welche Bindung ist polarer, die O-H-Bindung im Wasser- oder die C-H-Bindung im Methanmolekül?
3. **WAS WÄRE, WENN?** Warum ist die pharmazeutische Forschung an der Aufklärung von Raumstrukturen natürlich vorkommender Signalmoleküle interessiert?

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Bindungen werden im Verlauf chemischer Reaktionen gebildet und gebrochen

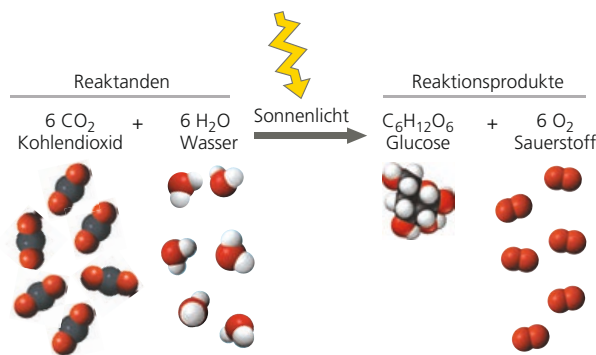
2.4

Chemische Reaktionen sind die Ausbildung und Auflösung chemischer Bindungen, die mit einer Veränderung der Zusammensetzung oder des Zustandes von Materie einhergehen. Ein einfaches Beispiel für eine chemische Reaktion ist die Umsetzung von Wasserstoff mit Sauerstoff zu Wasser:



Diese Reaktion geht mit der Auflösung der kovalenten Bindungen von H_2 und O_2 einher und führt zur Bildung neuer kovalenter Bindungen – denen des H_2O -Moleküls. Wenn man die Gleichung einer chemischen Reaktion niederschreibt, gibt ein Pfeil an, in welcher Richtung sie verläuft, oder – anders ausgedrückt – welches die Ausgangsstoffe (**Reaktanden**) und welches die **Reaktionsprodukte** (kurz Produkte) sind. Die stöchiometrischen Koeffizienten geben an, wie viele Teilchen jeweils an der Umsetzung beteiligt sind. Die Zahl 2 vor dem chemischen Symbol des Wasserstoffmoleküls (H_2) in der obigen Formel zeigt, dass zwei Moleküle Wasserstoff im Rahmen der beschriebenen Reaktion umgesetzt werden. Man könnte auch von einem Molekül H_2 ausgehen, aber dann müsste man formal $\frac{1}{2} \text{O}_2$ in die Gleichung schreiben, damit die Bilanz stimmt, obwohl Sauerstoff auch als Element stets in Form des zweiatomigen Moleküls vorliegt. Beachten Sie, dass alle Atome der Ausgangsstoffe in den Produkten wieder auftauchen müssen. Materie wird bei chemischen Reaktionen zwar umgewandelt, bleibt aber in ihrer Masse vollständig erhalten: Chemische Reaktionen können Materie nicht erschaffen oder vernichten, sondern nur in eine andere stoffliche Form überführen.

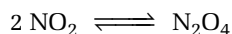
Die Photosynthese, die in grünen Pflanzenzellen abläuft, ist ein besonders wichtiges Beispiel dafür, wie chemische Reaktionen zu einer Umordnung von Materie führen. Der Mensch und andere Tiere hängen letztlich für die Bereitstellung von Nahrung und Sauerstoff von der Photosynthese ab, die damit die Grundlage nahezu aller Ökosysteme bildet. Die folgende chemische Bruttogleichung gibt stark verkürzt den Vorgang der Photosynthese wieder:



Die Ausgangsmaterialien für die Photosynthese sind das Gas Kohlendioxid (CO₂), das aus der Luft aufgenommen wird, und Wasser (H₂O), das aus dem Boden gesaugt wird. In den Pflanzenzellen ermöglicht Licht (in der freien Natur Sonnenlicht) die Umwandlung dieser Stoffe in Traubenzucker (Glucose, C₆H₁₂O₆) und Sauerstoff (O₂), der als „Abfallprodukt“ der Reaktionen von den Pflanzen an die Umgebung abgegeben wird (► *Abbildung 2.17*). Obwohl die Photosynthese in Wirklichkeit eine ganze Reihe vieler verschiedener chemischer Reaktionen umfasst, kommt man in der Summe auf die gleiche Anzahl gleichartiger Atome wie zu Beginn der Reaktionskette. Die Materie ist durch den Energieeintrag des Lichts nur neu „geordnet“ worden.

Streng genommen sind alle chemischen Reaktionen prinzipiell reversibel, das heißt in ihrem Verlauf umkehrbar, also sogenannte Gleichgewichtsreaktionen. Das bedeutet, dass nach Erreichen des Gleichgewichts die Geschwindigkeiten von Hin- und Rückreaktion gleich groß sind, die Reaktion selbst auf molekularer Ebene weiterläuft, jedoch die Mengenverhältnisse von Reaktanden zu Produkten nicht mehr verändert.

Das oder die Produkt(e) der Reaktion in einer Richtung können also zu Ausgangsstoffen der in umgekehrter Richtung ablaufenden (Rück-)Reaktion werden. So reagieren beispielsweise in der sogenannten Stickoxid-Gleichgewichtsreaktion die Moleküle des Stickstoffdioxids NO₂ zu Distickstofftetraoxid N₂O₄ und umgekehrt:



Die beiden gegenläufigen, einspitzigen Pfeile sind das Symbol für eine (reversible) Gleichgewichtsreaktion. In diesem Fall ist die Gleichgewichtslage stark temperaturabhängig; bei unter 10 °C liegt fast nur N₂O₄ vor, bei +140 °C nur noch NO₂.

Einer der Faktoren, die die *Geschwindigkeit* einer Reaktion beeinflussen (aber *nicht* ihre Gleichgewichtslage!), ist die Teilchendichte im Reaktionsansatz, anders gesagt die (Reaktanden-) **Konzentration**. „Konzentrationen“ bezeichnen in der (Bio-)Chemie Teilchenzahlen bezogen auf ein bestimmtes Volumen. Je höher die Konzentration der reagierenden Stoffe, desto öfter kommt es zu Zusammenstößen zwischen ihnen und damit zu Gelegenheiten für eine chemische Reaktion. Das Gleiche gilt für die Produkte: Wenn sie sich im Reaktions-

gefäß ansammeln, steigt die Häufigkeit von Zusammenstößen, die zur Rückreaktion führen können. Schließlich laufen Hin- und Rückreaktion mit gleicher Geschwindigkeit ab, dann ändern sich die Konzentrationen von Produkten und Edukten nicht mehr, und das **chemische Gleichgewicht ist erreicht**. Dieses Gleichgewicht ist dynamisch, denn die Reaktion läuft noch immer ab, aber ohne dass dies noch zu Änderungen der Gleichgewichtskonzentrationen führen würde. Gleichgewicht, und das ist wichtig, heißt nicht, dass es gleiche Mengen an Reaktanden und Produkten gibt, sondern lediglich, dass sich das Konzentrationsverhältnis bei einem bestimmten *festen* Wert, der durch die Reaktionsteilnehmer vorgegeben ist, eingependelt hat. Dies nennt man ein **Fließgleichgewicht** (engl. *steady state*). Die Stickoxidreaktion erreicht ihr Gleichgewicht, wenn NO₂ und N₂O₄ ebenso schnell wieder zerfallen, wie sie sich bilden. Bei manchen chemischen Reaktionen liegt das Gleichgewicht so weit auf Seiten der Produkte, dass die Reaktion praktisch vollständig (quantitativ) verläuft. Das heißt, das Ausmaß der Rückreaktion ist vernachlässigbar gering, und praktisch alle Reaktanden werden in Produkte überführt. Dies trifft zum Beispiel für die Reaktionen zu, bei denen durch die Produktbildung (Hinreaktion) viel Energie freigesetzt wird. Bei Reaktionen im biologischen Kontext ist das aber eher selten der Fall, Ausnahmen sind die Photosynthese und die mitochondriale Atmung.

Jede chemische Reaktion zeichnet sich nach Erreichen ihres Gleichgewichtszustands durch ein konstantes Verhältnis der Konzentrationen der Reaktionsprodukte relativ zu den Konzentrationen der Reaktanden aus. Diese Beziehung ist auch als **Massenwirkungsgesetz** bekannt und hat für eine allgemeine chemische Reaktion die Form

$$m\text{A} + n\text{B} + \dots \rightleftharpoons x\text{M} + y\text{N} + \dots$$

$$K_{\text{CG}} = [\text{M}]^x [\text{N}]^y \times \dots / ([\text{A}]^m [\text{B}]^n \times \dots)$$

K ist die sogenannte Gleichgewichtskonstante, die Zahlen in eckigen Klammern geben die Konzentration des jeweiligen Reaktionspartners in mol/l *nach Erreichen des Gleichgewichtszustands* an. Das sogenannte „Mol“ ist die Stoffmenge in Gramm, die der Formelmasse in Dalton entspricht. Ein Beispiel: Wasser hat die Formel H₂O. Wasserstoff (H) hat gerundet die Masse 1 Dalton, Sauerstoff 16 Dalton. Damit ergibt sich für ein Wassermolekül eine Masse von 18 Dalton, ein *Mol* Wasser wiegt demnach 18 *Gramm*. Die Angabe mol/l ist eine Konzentrationsangabe, denn sie gibt die Anzahl von Teilchen bezogen auf ein Volumen von einem Liter an. Die Einheit mol/l wird auch durch den Großbuchstaben „M“ abgekürzt und „Molarität“ genannt. Wie hoch ist die Molarität von reinem Wasser? Zur Berechnung benötigen wir die Umrechnung eines Volumens (V) in seine Masse (m). Diese ist durch die sogenannte Dichte gegeben, die als der Quotient von Masse und Volumen definiert ist: $d = m/V$. Die Dichte wird in der Chemie meist in Gramm/Kubikzentimeter (g/cm³) oder auch in Kilogramm/Liter (kg/l) angegeben. Da ein Kubikzenti-

meter seinerseits einem Tausendstel Liter (Milliliter, ml) entspricht, auch in g/ml. Die Dichte von Wasser ist genau 1 g/ml, anders gesagt, 1 l Wasser wiegt 1 kg. Jetzt können wir ausrechnen, welche Konzentration („wie viel molar“) reines Wasser hat, am einfachsten mit dem sogenannten Dreisatz (auch proportionale Zuordnung genannt): 1 mol Wasser wiegt 18 g – wie viele Mole wiegen 1000 g? – $(1000/18) \times 1 = 55,55555\dots$

Es ist unerlässlich, diese Zusammenhänge, Bestandteile der sogenannten Stöchiometrie, der Lehre von den mengenmäßigen Verhältnissen in der Chemie, zu beherrschen. Beachten Sie zudem, dass „Molaritäten“ (also Konzentrationen) *nicht* beliebig groß werden können: Es kann kein Wasser mit einer Konzentration von 56 mol/l geben!

Wir werden auf das Thema chemische Reaktionen noch einmal zurückkommen, nachdem wir die verschiedenen für die Lebensvorgänge wichtigen Moleküle eingehender betrachtet haben. Auch stöchiometrische Berechnungen werden erneut in den *Abschnitten 3.2.4* und *4.1* behandelt. Im nächsten Kapitel konzentrieren wir uns auf das Wasser – die Substanz, in der alle chemischen Vorgänge eines Lebewesens stattfinden.

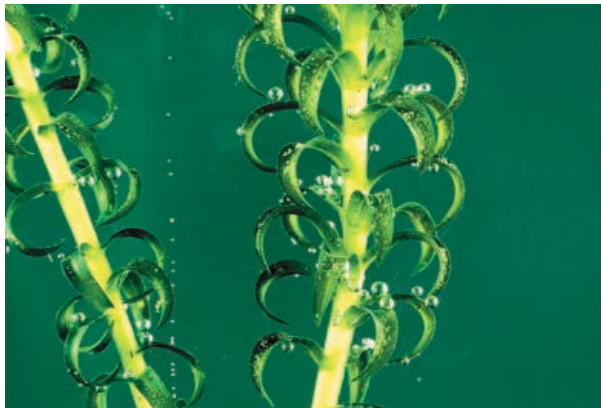


Abbildung 2.17: Photosynthese: die lichtgetriebene Umwandlung von Materie. *Elodea sp.* (Wasserpest) ist eine in der Aquaristik beliebte Süßwasserpflanze. Sie erzeugt Zucker, indem sie Kohlendioxid- und Wasser-Moleküle durch die lichtgetriebene Photosynthese umwandelt. Ein großer Teil des so erzeugten Zuckers kann dann in andere Bestandteile der Pflanze überführt werden. Gasförmiger Sauerstoff (O_2) ist ein Abfallprodukt der Photosynthesereaktion. Auf dem Foto sind die aufsteigenden Blasen des aus den Blättern austretenden Sauerstoffs gut zu erkennen.

? Erläutern Sie, in welcher Beziehung diese Aufnahme zu den Reaktanden und Produkten der weiter oben im Text genannten Bruttogleichung der Photosynthese steht. (In *Kapitel 10* werden Sie mehr über die Photosynthese erfahren.)

► Wiederholungsfragen 2.4

- ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN** Zeichnen Sie mit Lewis-Formeln (vgl. *Abbildung 2.10*) die Reaktionsgleichung für die am Anfang dieses Abschnitts dargestellte Reaktion zwischen Sauerstoff und Wasserstoff.
- Welche Reaktion läuft nach Erreichen des Gleichgewichts schneller ab: die Bildung von Produkten aus Reaktanden oder die Bildung von Reaktanden aus Produkten?
- Schreiben Sie eine Reaktionsgleichung mit den Produkten der Photosynthese als Reaktanden und den Reaktanden als Produkte. Fügen Sie Energie als weiteres „Reaktionsprodukt“ hinzu. Diese neue Gleichung beschreibt einen Vorgang, der in Ihren eigenen Körperzellen abläuft. Beschreiben Sie diese Gleichung in Worten. In welcher Beziehung steht diese Gleichung zur Atmung?
- Aus der Tatsache, dass ein Mol eines Stoffes seiner Formelmasse in Gramm entspricht, folgt auch, dass ein Mol jedes beliebigen Stoffes immer die gleiche Anzahl an Teilchen enthalten muss – bei Elementen ist dies die Anzahl an Atomen, bei Verbindungen die Anzahl an Molekülen. Diese Anzahl, auch bekannt als Avogadro'sche Zahl hat den Wert $6,022 \times 10^{23}$. Warum ist das so? (*Hinweis:* Betrachten Sie die Massen der Elementarteilchen (*Abschnitt 2.2.1*) und den Aufbau von Atomen beziehungsweise Molekülen als Vielfache des Wasserstoffs.)

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

ZUSAMMENFASSUNG KAPITEL 2

Abschnitt 2.1

Materie besteht aus chemischen Elementen in reiner Form und Kombinationen daraus, den sogenannten Verbindungen

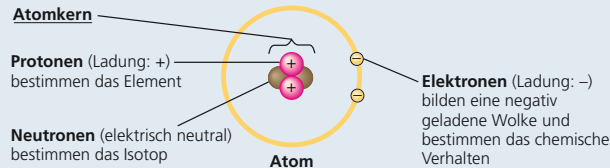
- **Elemente und Verbindungen.** Chemische Elemente können durch chemische Verfahren nicht weiter in andere Stoffe zerlegt werden. Eine chemische Verbindung enthält zwei oder mehr unterschiedliche Elemente in einem festgelegten stöchiometrischen Verhältnis.
- **Essenzielle chemische Elemente des Lebens.** Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff und Stickstoff machen ungefähr 96 Prozent der lebenden Materie aus.

? Inwiefern unterscheidet sich Ihr Bedarf an Iod oder Eisen von dem nach Calcium oder Phosphor?

Abschnitt 2.2

Die Eigenschaften eines Elements werden durch die Struktur seiner Atome bestimmt

- **Subatomare Teilchen.** Ein Atom, die kleinste Einheit eines chemischen Elements, besteht aus den folgenden Komponenten:



- **Ordnungszahl und Massenzahl.** Ein Atom ist elektrisch neutral und besitzt daher die gleiche Anzahl von Protonen und Elektronen. Die Zahl der Protonen gibt die Ordnungszahl (= Kernladungszahl) des Elements an. Die Atommasse wird in Atommasseeinheiten (Dalton) angegeben und ist in erster Näherung gleich der Summe der Massen aller Kernteilchen (Protonen plus Neutronen).
- **Isotope.** Die Isotope eines Elements unterscheiden sich voneinander in der Zahl der Neutronen und somit in ihren Atommassen. Instabile Isotope geben beim radioaktiven Zerfall Teilchen und Energie ab. Eine Atomart mit einer genau definierten Zahl an Kernteilchen heißt Nuklid.
- **Die Energieniveaus von Elektronen.** In einem Atom besetzen die Elektronen definierte, diskrete Energiezustände, die Elektronenschalen des Atoms.
- **Elektronenverteilung und chemische Eigenschaften.** Die Elektronenverteilung in den Schalen bestimmt das chemische Verhalten eines Atoms. Ein Atom mit einer unvollständig besetzten Valenzschale verhält sich reaktiv.
- **Atomorbitale.** Die bevorzugten Aufenthaltsräume von Elektronen heißen Orbitale. Orbitale sind Raum-

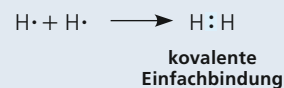
elemente mit spezifischer Gestalt, die Bestandteile von Elektronenschalen sind.

ZEICHENÜBUNG Zeichnen Sie die Elektronenverteilungsdiagramme für Neon ($_{10}\text{Ne}$) und Argon ($_{18}\text{Ar}$). Begründen Sie anhand dieser Diagramme, warum diese Elemente chemisch inert sind, weswegen sie auch Edelgase genannt werden.

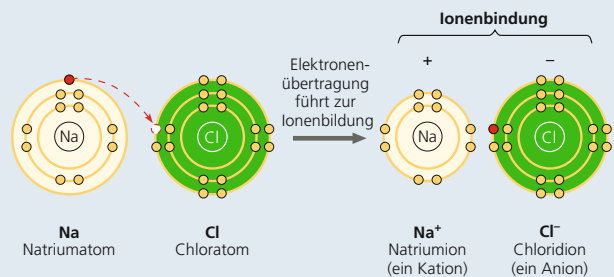
Abschnitt 2.3

Die Bildung und die Funktion von Molekülen hängen von den chemischen Bindungen zwischen den Atomen ab

- **Kovalenzbindungen.** Chemische Bindungen werden gebildet, wenn Atome miteinander wechselwirken und ihre Valenzschale absättigen. Kovalente Bindungen bilden sich aus, wenn Elektronen gemeinsam genutzt werden.



- **Moleküle** bestehen aus zwei oder mehr kovalent gebundenen Atomen. Die Anziehung, die ein Atom auf die Elektronen einer kovalenten Bindung ausübt, ist die **Elektronegativität**. Die Elektronen einer **polar** Kovalenzbindung sind stärker zum elektronegativeren Bindungspartner hin verschoben. Falls beide Atome gleich sind, gibt es keinen Elektronegativitätsunterschied und die kovalente Bindung ist **apolar**.
- **Ionenbindung.** Ein Ion bildet sich, wenn ein Atom oder Molekül Elektronen aufnimmt oder abgibt und dann geladen ist. Eine Ionenbindung ist die Anziehung zwischen den entgegengesetzt geladenen Ionen.



- **Schwache, nichtkovalente Bindungen.** Eine **Wasserstoffbrückenbindung** kommt durch die Anziehung eines kovalent gebundenen Wasserstoffatoms mit positiver Teilladung (δ^+) durch ein stark elektronegatives Atom (δ^-) zustande. **Van-der-Waals-Wechselwirkungen** entstehen aus der transienten Polarisation von Atomen oder Molekülen. Schwache Bindungen stabilisieren große Moleküle strukturell und unterstützen das Aneinanderhaften von Molekülen.

- **Molekülstruktur und -funktion.** Die Gestalt (Konfiguration) eines Moleküls wird im Wesentlichen durch die Ausrichtung der Valenzorbitale seiner Atome bestimmt. An der Bildung kovalenter Bindungen sind oft Hybridorbitale beteiligt. Diese sind zum Beispiel für die Molekülgestalten von Wasser, Methan und vielen komplex gebauten biochemischen Molekülen verantwortlich. Die Molekülgestalt ist normalerweise die Grundlage für die Erkennung eines biologischen Moleküls durch ein anderes.

? Vergleichen Sie apolare und polare Kovalenzbindungen sowie die Bildung von Ionen bezüglich der Aufteilung von Elektronen zwischen den Atomen.


Abschnitt 2.4

Bindungen werden im Verlauf chemischer Reaktionen gebildet und gebrochen

- **Chemische Reaktionen wandeln Reaktanden in Produkte um.** Dabei bleibt die Masse erhalten. Alle chemischen Umwandlungen sind theoretisch umkehrbar. Das **chemische Gleichgewicht** ist erreicht, wenn Hin- und Rückreaktion mit gleicher Geschwindigkeit ablaufen. Dann hat sich ein festes, für die betreffende Reaktion charakteristisches und unabänderliches Verhältnis von Produkt- zu Reaktanden-Konzentrationen eingestellt (Massenwirkungsgesetz).

? Was würde mit den Produktkonzentrationen einer chemischen Reaktion geschehen, wenn mehr Reaktanden zugefügt werden, nachdem sich die Reaktion im Gleichgewicht befindet? Wie würde die Hinzufügung das Gleichgewicht beeinflussen?

ÜBUNGSAUFGABEN

 **Das MyLab | Biologie™ bietet zusätzliche Videos, Animationen, Kontrollfragen und Übungen zum Selbststudium.**

Ebene 1: Wissen und Verständnis

1. Im Begriff Spurenelement bedeutet „Spuren“ so viel wie:
 - a. Das Element wird in sehr geringer Menge benötigt.
 - b. Das Element kann eingesetzt werden, um Atome für den Durchgang durch den Stoffwechsel zu markieren.
 - c. Das Element ist auf der Erde sehr selten.
 - d. Das Element fördert die Gesundheit, ist aber für das Überleben auf lange Sicht nicht erforderlich.
2. Im Vergleich zum stabilen Isotop ^{31}P besitzt das radioaktive Isotop ^{32}P
 - a. eine abweichende Ordnungszahl.
 - b. ein zusätzliches Proton.
 - c. ein zusätzliches Elektron.
 - d. ein zusätzliches Neutron.
3. Die Reaktivität eines Atoms resultiert aus
 - a. der mittleren Distanz der äußersten Elektronenschale vom Atomkern.
 - b. dem Vorliegen ungepaarter Elektronen in der Valenzschale.
 - c. der Summe der potenziellen Energien aller Elektronenschalen.
 - d. der potenziellen Energie der Valenzschale.
4. Welche Aussage trifft für alle Anionen zu?
 - a. Das Ion hat mehr Elektronen als Protonen.
 - b. Das Ion hat mehr Protonen als Elektronen.

- c. Das Ion besitzt weniger Protonen als ein neutrales Atom desselben Elements.
- d. Das Ion hat mehr Neutronen als Protonen.

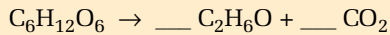
5. Welche der folgenden Aussagen beschreibt zutreffend eine beliebige chemische Reaktion im Gleichgewicht?
 - a. Die Konzentrationen von Edukten und Produkten sind gleich.
 - b. Die Reaktion ist jetzt irreversibel.
 - c. Hin- und Rückreaktion sind zum Erliegen gekommen.
 - d. Die Geschwindigkeit von Hin- und Rückreaktion sind gleich.

Ebene 2: Anwendung und Auswertung

6. Atome können durch eine Auflistung der Anzahl der Protonen, Neutronen und Elektronen dargestellt werden; zum Beispiel: $2p^+$, $2n^0$, $2e^-$ für Helium. Welche der folgenden Auflistungen gibt das Isotop ^{18}O des Sauerstoffs korrekt wieder?
 - a. $7p^+$, $2n^0$, $9e^-$
 - b. $8p^+$, $10n^0$, $8e^-$
 - c. $9p^+$, $9n^0$, $9e^-$
 - d. $10p^+$, $8n^0$, $9e^-$
7. Die Ordnungszahl von Schwefel ist 16. Schwefel verbindet sich mit Wasserstoff zu einer kovalenten Verbindung, dem Schwefelwasserstoff. Sagen Sie anhand der Zahl der Valenzelektronen des Schwefelatoms die Summenformel für Schwefelwasserstoff voraus.

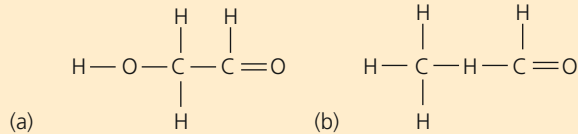
a. HS	c. H ₂ S
b. HS ₂	d. H ₄ S

8. Welche Koeffizienten müssen in die nachfolgenden Leerstellen eingetragen werden, damit die stöchiometrische Bilanz der Reaktion aufgeht?



- a. 2, 1
b. 3, 1
c. 1, 3
d. 2, 2

ZEICHENÜBUNG Zeichnen Sie die Lewis-Formeln der unten gezeigten Moleküle. Geben Sie dabei für alle Atome sämtliche Valenzelektronen an. Ermitteln Sie, welches der Moleküle nach Ihrem jetzigen chemischen Wissensstand sinnvoll wäre, weil jedes der Atome eine abgeschlossene Valenzschale besitzt und jede Bindung die „korrekte“ Anzahl von Elektronen aufweist. Geben Sie eine Erklärung dafür, warum für Sie das andere Molekül keinen Sinn ergibt. Stützen Sie sich auf Ihr Wissen über die Anzahl von Bindungen, die jede Atomsorte eingehen kann.



Ebene 3: Neues Wissen aufbauen und bewerten

9. **Verbindung zur Evolution** Einige Spezies haben sich an extreme Umgebungen angepasst. Inwiefern könnten derart speziell adaptierte Spezies zum Wohle der Menschheit eingesetzt werden? Begründen Sie Ihre Antwort mit einem passenden Beispiel.
10. **Wissenschaftliche Fragestellung** Weibliche Nachtfalter (*Attias luna*) locken Männchen durch einen flüchtigen Duftstoff an, der sich durch die Luft verbreitet. Ein mehrere Hundert Meter entferntes Männchen kann diese Moleküle in großer Verdünnung wahrnehmen und sich auf die Suche nach der Quelle machen. Die Sinnesorgane, mit deren Hilfe diese Signale aufgefangen werden, sind kammartige Antennen, wie auf dem Foto oben rechts zu sehen. Jedes Filament der Antennen ist mit Tausenden von Sinneszellen besetzt, die den Sexuallockstoff wahrnehmen können. Schlagen Sie auf der Grundlage dessen, was Sie in diesem Kapitel gelernt haben, eine Hypothese vor, um die Fähigkeit des männlichen Falters, eine spezifische Substanz in Gegenwart vieler anderer in der Luft zu erkennen, zu erklären. Welche Vorhersagen lassen sich aus Ihrer Hypothese ableiten? Entwerfen Sie ein Experiment, um eine dieser Vorhersagen zu überprüfen.



11. **Skizzieren Sie ein Thema: Organisation** Beim Warten an einem Flughafen hat unser Autor Neil Campbell einmal diese Behauptung aufgeschnappt: „Es ist paranoid oder zeugt von Unwissenheit, sich darüber aufzuregen, dass Industrie und Landwirtschaft die Umwelt mit ihren chemischen Abfällen kontaminieren. Schließlich besteht das Zeug ja aus den gleichen Atomen, die vorher schon in der Umwelt vorhanden waren.“ Wie würden Sie dieser Behauptung begegnen? Schreiben Sie dazu einen kurzen Aufsatz (in 100–150 Worten) und bringen Sie Ihr Wissen um die Elektronenverteilung, chemische Bindung und synergistische Effekte ein (siehe *Abschnitt 1.1*).

12. **NUTZEN SIE IHR WISSEN** Der gezeigte Bombardierkäfer versprüht eine siedend heiße Flüssigkeit mit ätzenden Chemikalien als Verteidigung gegen Feinde. Der Käfer lagert zwei Chemikalien in seinen Drüsen. Nutzen Sie Ihre neu gewonnenen Chemiekennntnisse aus diesem Kapitel und schlagen Sie eine Erklärung dafür vor, warum der Käfer nicht selbst durch die Chemikalien geschädigt wird und wodurch ihre explosive Freisetzung bewirkt werden könnte.



Zu den Lösungen (Anhang A) gelangen Sie über den QR Code und über das [MyLab | Biologie](#). Im MyLab Biologie finden Sie zudem weitere Übungen und vertiefende Materialien.

Die Chemie des Wassers

3

ABSCHNITT

3.1	Wasserstoffbrückenbindungen werden durch polare kovalente Bindungen im Wassermolekül ermöglicht.	64
3.2	Vier spezielle Eigenschaften des Wassers schaffen Bedingungen für das Leben auf der Erde	65
3.3	Lebende Organismen sind auf bestimmte Säure/Base-Bedingungen angewiesen	72

Im MyLab | Biologie finden Sie:

- Videos mit unterschiedlichen Schwerpunkten zu den Inhalten des Kapitels
- Digitale **Lernkarten** und ein **umfangreiches Glossar** zum Nachschlagen und Wiederholen von Definitionen
- Digitale Übungsaufgaben in Form von **Kapiteltests** zur eigenen Lernkontrolle

ELEARNING

▼ **Abbildung 3.1:** Wie hängt das Leben auf der Erde von der Chemie des Wassers ab?

Ohne Wasser kein Leben

Das Leben auf der Erde begann im Wasser und entwickelte sich dort für drei Milliarden Jahre, bevor es sich auf das Festland ausbreitete. Die uns vertrauten Lebensformen sind durch die Existenz von Wasser überhaupt erst möglich. Alle uns bekannten Organismen bestehen größtenteils aus Wasser und leben in einer von Wasser dominierten Umgebung. Wasser ist *das* biologische Medium hier auf der Erde und möglicherweise auch auf anderen Planeten.



Gryllteisten (*Cephus grylle*) sind durch den Klimawandel bedroht.

Drei Viertel der Erdoberfläche liegen unter Wasser. Meist liegt es in flüssiger Form vor, aber teilweise auch als Eis oder Dampf. Wasser ist die einzige verbreitete chemische Verbindung, die in der Natur in allen drei Aggregatzuständen – fest, flüssig und gasförmig – vorkommt. Zudem schwimmt Eis auf flüssigem Wasser, da das nahezu vollständige Netz aus Wasserstoff-

brückenbindungen im Eis dieses strukturell „aufweitet“ und Eis daher weniger dicht ist als flüssiges Wasser (siehe *Abschnitt 3.1*).

Während sich die Erdoberfläche infolge des Klimawandels erwärmt (siehe *Abschnitt 1.1*), ändert sich das Verhältnis von Eis zu flüssigem Wasser. Das Schmelzen des arktischen Eises und der Gletscher wirkt sich auf das Leben auf und unter ihnen aus, ebenso wie auf ihre Umgebung. In der Arktis führen wärmeres Wasser und geringere Packeisausdehnung zu Phytoplanktonblüten, die selbst aus dem All als Eintrübungen sichtbar sind (siehe *► Abbildung 3.1*, Phytoplankton besteht aus wasserlebenden photosynthetischen Mikroorganismen). Andererseits leiden Lebewesen, die auf das arktische Eis angewiesen sind, unter diesen Bedingungen. So nimmt die Population der Gryllteisten (*Cephus grylle*), in Alaska lebender Vögel, infolge der Erwärmung und der damit einhergehenden Abnahme der Eisfläche ab.

In diesem Kapitel werden Sie lernen, wie die Struktur des Wassermoleküls Wechselwirkungen mit anderen Molekülen ermöglicht. Diese Fähigkeit ist für die Entwicklung und den Erhalt lebender Organismen auf der Erde unerlässlich.

Wasserstoffbrückenbindungen werden durch polare kovalente Bindungen im Wassermolekül ermöglicht

3.1

Wasser ist so verbreitet, dass man seine vielen ungewöhnlichen Eigenschaften leicht übersieht. Sie erge-

ben sich aus seiner Struktur und den dadurch bedingten Wechselwirkungen zwischen Wassermolekülen.

Für sich genommen ist das Wassermolekül täuschend einfach aufgebaut. Es hat eine V-förmige Gestalt, und die beiden Wasserstoffatome sind durch kovalente Einfachbindungen mit dem zentralen Sauerstoffatom verbunden. Da Sauerstoff deutlich elektronegativer als Wasserstoff ist, verbringen die Elektronen der Kovalenzbindungen mehr Zeit in der Nähe des Sauerstoffatoms als bei den Wasserstoffatomen. Anders ausgedrückt: Es handelt sich um **polare kovalente Bindungen** (siehe *Abbildung 2.11*). Die ungleichförmige Elektronenverteilung und die gewinkelte Struktur machen das Wassermolekül zu einem **polaren Molekül und Dipol**. Die Ladungen sind im Molekül ungleich verteilt, das heißt es gibt zwei Bereiche mit unterschiedlicher elektrischer Ladung. Das Sauerstoffatom trägt eine negative Teilladung (δ^-) und die beiden Wasserstoffatome jeweils eine positive (δ^+).

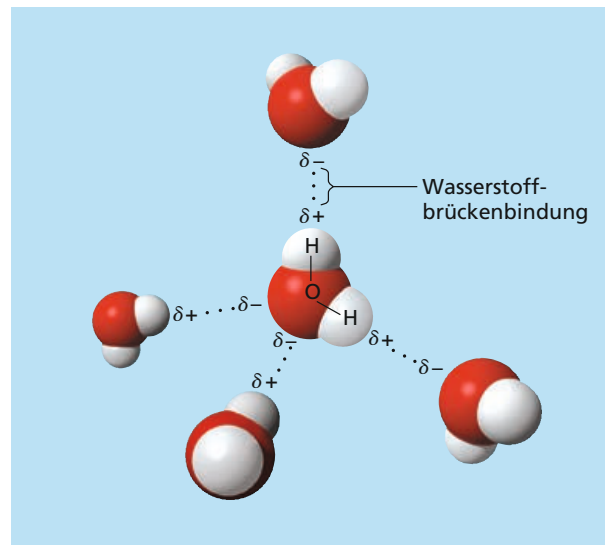


Abbildung 3.2: Wasserstoffbrückenbindungen zwischen Wassermolekülen.

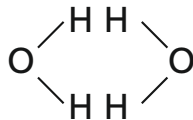
ZEICHENÜBUNG Zeichnen Sie die Teilladungen in das Wassermolekül ganz links ein und dazu drei weitere Wassermoleküle, die über Wasserstoffbrückenbindungen daran binden.

Die besonderen Eigenschaften des Wassers beruhen auf ausgeprägten Wechselwirkungen zwischen den polaren Molekülen: Die positiv polarisierten Wasserstoffatome werden von den negativ polarisierten Sauerstoffatomen anderer Wassermoleküle angezogen, so dass sich zwischen den Wassermolekülen sogenannte **Wasserstoffbrückenbindungen** ausbilden (*► Abbildung 3.2*). In flüssigem Wasser sind diese Bindungen sehr schwach, mit nur etwa fünf Prozent der Festigkeit einer kovalenten Bindung. Wasserstoffbrückenbindungen entstehen und lösen sich sehr schnell. Jede einzelne hat eine Halbwertszeit von nur wenigen Billionstel Sekunden (Picosekunden), aber die Moleküle bilden sofort neue Wasserstoffbrückenbindungen mit einer endlosen Abfolge neuer Partner. Im zeitlichen Mittel sind daher die meis-

ten Wassermoleküle durch Wasserstoffbrücken miteinander verbunden, was insgesamt einen gewissen Grad an struktureller Organisation zur Folge hat. Im Eis sind dagegen Wasserstoffbrückenbindungen nahezu perfekt und vollständig ausgebildet. Diese Struktur erfordert mehr Platz als der flüssige Zustand und daher dehnt sich Wasser beim Gefrieren aus. Eis ist leichter als flüssiges Wasser und schwimmt daher oben.

► Wiederholungsfragen 3.1

- ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN** Was versteht man unter Elektronegativität, und wie beeinflusst sie die Wechselwirkungen zwischen Wassermolekülen (siehe *Abbildung 2.11*)?
- Betrachten Sie *Abbildung 3.2* und erklären Sie, warum das Wassermolekül in der Mitte Wasserstoffbrückenbindungen zu genau vier anderen Wassermolekülen ausbildet, nicht zu drei oder fünf.
- Warum ist die folgende Anordnung zweier benachbarter Wassermoleküle unwahrscheinlich?



- WAS WÄRE, WENN?** Welche Auswirkungen hätten gleich große Elektronegativitäten von Sauerstoff und Wasserstoff auf die Eigenschaften des Wassers?

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Vier spezielle Eigenschaften des Wassers schaffen Bedingungen für das Leben auf der Erde

3.2

Wir betrachten vier Eigenschaften des Wassers, die wesentlich für die Eignung des Planeten Erde als Umgebung lebender Organismen sind: der innere Zusammenhalt, das Temperatur-Ausgleichsvermögen, die Ausdehnung beim Gefrieren und die Vielseitigkeit als Lösungsmittel.

3.2.1 Kohäsion und Adhäsion

Wassermoleküle bleiben aufgrund der Wasserstoffbrückenbindungen nahe beieinander. Obwohl sich die Anordnung der Moleküle im flüssigen Wasser ständig ändert, sind in jedem Moment die meisten Moleküle untereinander durch zahlreiche Wasserstoffbrückenbindungen verknüpft. Dies bewirkt eine deutlichere

Strukturierung als bei den meisten anderen Flüssigkeiten. In ihrer Gesamtheit halten die Wasserstoffbrückenbindungen die Substanz zusammen – ein Phänomen, das man **Kohäsion** nennt. Auch die **Adhäsion**, allgemein das Aneinanderhaften zweier Stoffe, ist bei Wasser wesentlich durch seine hohe Kapazität, Wasserstoffbrückenbindungen einzugehen, bedingt.

Die durch Wasserstoffbrückenbindungen bedingte Kohäsion trägt in Pflanzen zum Transport von Wasser und darin gelösten Nährstoffen gegen die Schwerkraft bei. Von den Wurzeln aufsteigendes Wasser erreicht die Blätter über ein Netzwerk aus wasserleitenden Zellen (*►Abbildung 3.3*). Wenn Wasser aus den Blättern verdunstet, üben die Wasserstoffbrückenbindungen zwischen den Wassermolekülen in den Blattadern einen Sog auf weiter unten befindliche Moleküle aus. Der nach oben gerichtete Sog setzt sich durch die wasserleitenden Bahnen bis in die Wurzeln fort. Die Adhäsion von Wassermolekülen an die Zellwände hilft zusätzlich bei der Überwindung des durch die Schwerkraft ausgeübten Zuges nach unten.

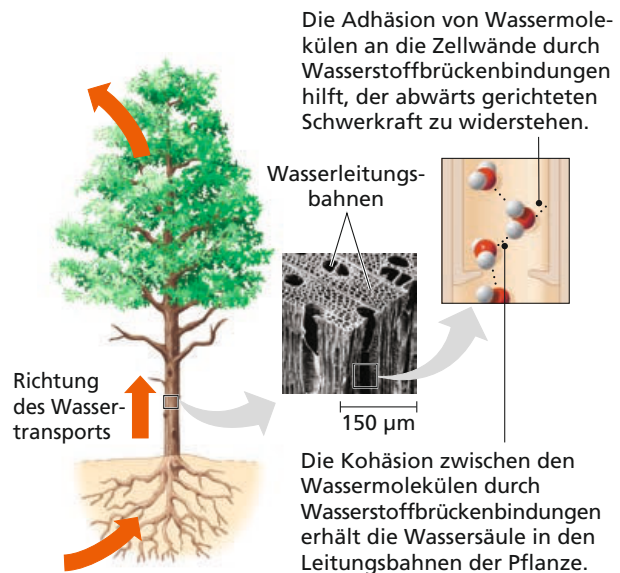


Abbildung 3.3: Wassertransport in Pflanzen. Die Verdunstung über die Blätter zieht von den Wurzeln aus Wasser durch spezielle Leitbahnen nach oben. Durch Kohäsion und Adhäsion können die höchsten Bäume Wasser mehr als 100 Meter nach oben transportieren, was immerhin knapp zwei Drittel der Höhe des Kölner Doms entspricht.

Im Zusammenhang mit der Kohäsion steht die **Oberflächenspannung**, ein Maß dafür, wie stark die Oberfläche einer Flüssigkeit gedehnt werden kann und wann sie reißt. Wasser hat eine höhere Oberflächenspannung als die meisten anderen Flüssigkeiten. An der Grenzfläche zwischen Wasser und Luft befindet sich eine ziemlich regelmäßige Anordnung von Wassermolekülen, die durch Wasserstoffbrückenbindungen miteinander und mit den darunter befindlichen Wasserschichten verbunden sind. Das führt dazu, dass sich das Wasser so verhält, als sei es mit einem widerstandsfähigen, aber unsichtbaren Film überzogen. Man kann die Oberflächenspannung des Wassers

unmittelbar beobachten, wenn man ein Trinkglas vorsichtig bis über den Rand hinaus füllt. Einige Tiere, wie die Spinne in ► **Abbildung 3.4**, können auf dem Wasser sitzen oder sogar laufen, ohne dabei die Oberfläche zu durchbrechen.

Abbildung 3.4: Laufen auf dem Wasser. Die hohe Oberflächenspannung des Wassers ist eine Folge des synergistischen Effekts der Gesamtheit aller Wasserstoffbrückenbindungen und erlaubt der Jagdspinne *Dolomedes fimbriatus* auf einer Teichoberfläche zu laufen.



3.2.2 Ausgleich von Temperaturunterschieden

Wasser gleicht Temperaturunterschiede der Luft aus, indem es Wärme aus wärmerer Luft absorbiert, vorübergehend speichert, und an kältere Luft abgibt. Es kann relativ große Mengen an Wärme aufnehmen oder abgeben, ohne seine eigene Temperatur dabei groß zu ändern. Zum besseren Verständnis dieser Vorgänge wollen wir zunächst den Unterschied zwischen Temperatur und Wärme betrachten.

Temperatur und Wärme

Alles, was sich bewegt, besitzt **kinetische Energie**, also Bewegungsenergie. Atome und Moleküle besitzen kinetische Energie, weil sie in ständiger Bewegung sind, wenn auch nicht in eine bestimmte Richtung. Je schneller sich ein gegebenes Molekül oder Atom bewegt, desto höher ist seine kinetische Energie. Diese regellose Bewegung macht sich makroskopisch als thermische Energie bemerkbar, eine Erscheinungsform kinetischer Energie. Bei einer gegebenen Materiemenge ist der Gehalt an thermischer Energie ein Maß für die Gesamtmenge der kinetischen Energie ihrer Bestandteile. Trotz ihrer Verwandtschaft sind thermische Energie und Temperatur aber nicht das Gleiche. Die **Temperatur** ist ein Maß für die *mittlere* kinetische Energie der Teilchen makroskopischer Materie und unabhängig von der betrachteten Stoffmenge. Wenn man Wasser in einer Kaffeemaschine erhitzt, nimmt die mittlere kinetische Energie der Moleküle zu. An einem Thermometer ist dies als Temperaturanstieg ablesbar. Die Menge an thermischer Energie nimmt dabei volumenabhängig zu. Man mache sich jedoch klar, dass das sehr viel größere Volumen eines Schwimmbeckens bei 20 °C eine viel größere Menge thermischer Energie enthält als ein kleiner, heißer Espresso.

Wenn man zwei Objekte unterschiedlicher Temperatur zusammenbringt, geht thermische Energie vom wärmeren auf das kältere Objekt über, bis die Temperaturen beider Körper schließlich gleich sind. Man sagt, sie befinden sich im thermischen Gleichgewicht. Die Teilchen (Moleküle, Atome) in dem kälteren Körper wer-

den auf Kosten der kinetischen Energie der Teilchen in dem wärmeren beschleunigt. Ein Eiswürfel kühlt also ein Getränk nicht ab, weil er ihm Kälte zuführt, sondern weil er ihm thermische Energie entzieht, die schließlich dazu führt, dass der Eiswürfel schmilzt. Die Übertragung thermischer Energie von einem Körper auf einen anderen ist als **Wärme** definiert.

Die Standardeinheit der Wärmemenge ist das Joule (J). Ein Joule entspricht einer Kraft von einem Newton¹ über eine Distanz von einem Meter: 1 J = 1 Nm = 1 Ws (Watt · Sekunde). Die früher verwendete Einheit der Kalorie (die Wärmemenge, die benötigt wird um 1 g Wasser von 14,5 °C auf 15,5 °C zu bringen) lässt sich durch eine einfache Formel in Joule umrechnen: 1 cal ≈ 4,184 J. Üblicherweise werden Kilojoule angegeben, also das Tausendfache von einem Joule: 1000 J = 1 kJ. Bei Nährwertangaben auf Lebensmitteln wird mitunter das „k“, also der Faktor 1000, weggelassen, was die Werte zumindest zahlenmäßig verschlankt.

Die hohe spezifische Wärmekapazität des Wassers

Die Fähigkeit des Wassers, die Temperatur verhältnismäßig stabil zu halten, beruht auf seiner hohen **spezifischen Wärmekapazität**. Das ist diejenige Wärmemenge, die zu- oder abgeführt werden muss, um 1 g einer Substanz um 1 K zu erwärmen oder abzukühlen. Damit ergibt sich die Einheit der spezifischen Wärmekapazität zu $\text{J} \times \text{K}^{-1} \times \text{kg}^{-1}$ (Joule pro Kelvin und Kilogramm). Man beachte, dass die spezifische Wärmekapazität keine Konstante, sondern eine Funktion der Temperatur ist. Näherungsweise beträgt die spezifische Wärmekapazität von Wasser bei 20 °C (≈293K) $4184 \text{ J} \times \text{K}^{-1} \times \text{kg}^{-1}$, ein im Vergleich zu vielen anderen Stoffen auffallend hoher Wert. So hat etwa Ethanol eine Wärmekapazität von nur $2,5 \text{ kJ} \times \text{K}^{-1} \times \text{kg}^{-1}$. Man muss also nur 60 Prozent der Menge an Wärmeenergie aufwenden, um 1 kg Alkohol um den gleichen Betrag zu erwärmen wie 1 kg Wasser.

Aufgrund dieser hohen spezifischen Wärmekapazität ändert Wasser seine Temperatur nur wenig, wenn es Wärme aufnimmt oder abgibt. Dass man sich die Finger an einem Kochtopf auf dem Herd verbrennen kann, in dem das darin befindliche Wasser gerade erst lauwarm ist, liegt an der ungefähr zehnmal größeren spezifischen Wärmekapazität von Wasser im Vergleich zu Metall. Eine zugeführte Energiemenge führt daher beim Metall zu einer wesentlich stärkeren Temperaturerhöhung als bei der gleichen Menge Wasser. Anschaulich, aber nicht quantitativ, kann man sich die spezifische Wärmekapazität als den Widerstand vorstellen, den ein Stoff einer Temperaturerhöhung entgegensetzt, wenn ihm Wärme zugeführt wird. Wasser reagiert auf Wärmezufuhr nur träge mit einer Temperaturveränderung. Bevor es seine Temperatur merklich ändert, absorbiert es eine relativ große Wärmemenge (oder gibt sie ab).

1 $1 \text{ N} = 1 \text{ kg} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-2}$, anders gesagt ist ein Newton die Größe der Kraft, die man aufbringen muss, um einen bewegungslosen Körper mit einer Masse von einem Kilogramm innerhalb von einer Sekunde auf eine Geschwindigkeit von einem Meter pro Sekunde zu beschleunigen.

Die hohe spezifische Wärmekapazität lässt sich – wie viele andere Eigenschaften des Wassers – auf die Ausbildung von Wasserstoffbrückenbindungen zurückführen. Um Wasserstoffbrücken dauerhaft aufzulösen, muss Wärme zugeführt und vom Wasser absorbiert werden. Bei der Ausbildung der Wasserstoffbrückenbindungen wird Wärme freigesetzt. Ein Joule Wärme ruft eine vergleichsweise geringe Temperaturerhöhung hervor, weil ein großer Teil dieser Wärme notwendig ist, um die Wasserstoffbrückenbindungen aufzulösen, bevor die mittlere Translationsenergie der Wassermoleküle und damit die Temperatur ansteigen kann. Und wenn umgekehrt die Temperatur des Wassers leicht absinkt, bilden sich viele zusätzliche Wasserstoffbrücken aus, wobei eine beträchtliche Menge an Energie in Form von Wärme freigesetzt wird.

Welche Bedeutung hat die hohe spezifische Wärmekapazität des Wassers für das Leben? Eine große Menge Wasser kann eine sehr große Wärmemenge absorbieren und speichern – zum Beispiel Sonnenwärme des Tages – und sich dabei nur um wenige Grade erwärmen. Während der Nacht und im Winter kann das sich dann abkühlende Wasser die darüberliegende Luft langsam erwärmen. Aus diesem Grund haben Küstengebiete im Allgemeinen ein mildereres Klima als landeinwärts gelegene Regionen (► *Abbildung 3.5*). Die hohe spezifische Wärmekapazität des Wassers führt außerdem zu einer Stabilisierung der Meerestemperaturen und schafft so günstige Bedingungen für marines Leben. Aufgrund seiner hohen spezifischen Wärmekapazität hält das den größten Teil der Erde bedeckende Wasser Temperaturschwankungen, innerhalb derer Leben möglich ist, generell in Grenzen. Da Lebewesen selbst viel Wasser enthalten, können sie Schwankungen der eigenen Temperatur besser ausgleichen, als das mit einer Flüssigkeit mit geringerer spezifischer Wärmekapazität möglich wäre.

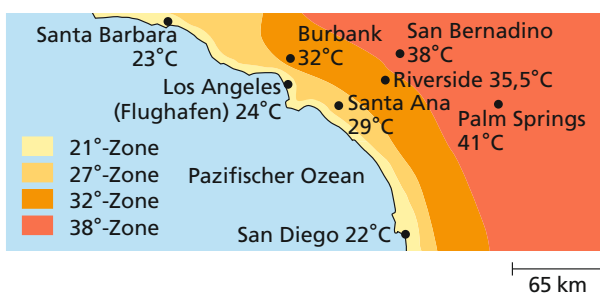


Abbildung 3.5: Die Wirkung einer großen Wassermenge auf das lokale Klima: Ozeane mäßigen das Küstenklima. Tageshöchsttemperaturen für einen Augusttag in Südkalifornien (USA).

? Erklären Sie das in der Abbildung gezeigte Temperaturprofil.

Abkühlung durch Verdunstung

Solange nicht genügend Energie zur Verfügung steht, bleiben die Moleküle einer Flüssigkeit infolge ihrer gegenseitigen Anziehung eng beieinander. Moleküle, die sich schnell genug bewegen (also genügend kinetische Energie besitzen), um diese Anziehungskräfte zu

überwinden, können aus der Flüssigkeit in die Gasphase übertreten. Der Übergang von der flüssigen in die gasförmige Phase wird Verdunstung oder Verdampfung genannt. Rufen wir uns in Erinnerung, dass die Translationsgeschwindigkeit von Atomen und Molekülen einer statistischen Verteilung unterliegt und die Temperatur einer makroskopischen Menge die mittlere kinetische Energie der darin enthaltenen Teilchen widerspiegelt. Selbst bei niedrigen Temperaturen können die schnellsten Teilchen in die Gasphase übergehen (Dampfdruck der Flüssigkeit). Bei jeder Temperatur, außer am absoluten Nullpunkt, tritt ein gewisses Maß an Verdampfung ein. Ein Glas Wasser wird bei Zimmertemperatur letztlich vollständig verdampfen, wenn die Luft nicht mit Wasserdampf gesättigt ist. Falls eine Flüssigkeit erhitzt wird, nimmt die mittlere Translationsenergie der Teilchen zu und die Flüssigkeit verdampft rascher.

Die **Verdampfungswärme** ist diejenige Wärmemenge, die einer Flüssigkeit zugeführt werden muss, um sie in die Gasphase zu überführen. Genau wie seine hohe spezifische Wärmekapazität hat Wasser auch eine im Vergleich zu anderen Flüssigkeiten hohe Verdampfungswärme. Um 1 g Wasser bei 25 °C zu verdampfen, ist eine Energiemenge von 2430 J notwendig. Das ist beinahe doppelt so viel wie für die Verdampfung eines Gramms Ethanol oder Ammoniak. Die hohe Verdampfungswärme des Wassers ist eine weitere Eigenschaft, die auf die zwischenmolekularen Wasserstoffbrückenbindungen zurückgeht. Damit Moleküle aus der Flüssigkeit entweichen können, müssen diese Bindungen erst einmal gelöst werden.

Die große Energiemenge, die notwendig ist, um Wasser zu verdampfen, hat weitreichende Folgen. Auf der globalen Ebene hilft dies beispielsweise bei der Mäßigung des Erdklimas. Ein beträchtlicher Teil der von den Tropenmeeren absorbierten Sonnenstrahlung wird durch die Verdunstung von Oberflächenwasser beansprucht. Wenn dann die feuchten tropischen Luftmassen polwärts ziehen, wird die enthaltene Wärmemenge bei der Umkehrung der Verdampfung, also der Kondensation zu Regentropfen, als Kondensationswärme wieder frei. Bei Lebewesen ist die große Verdampfungswärme des Wassers der Grund für Verbrühungen durch heißen Dampf. Der kondensiert nämlich auf der Haut zu flüssigem Wasser und überträgt dabei seinen Wärmehalt auf das Gewebe. In der Küche macht man sich beim Dünsten von Lebensmitteln diese physikalischen Gegebenheiten zunutze.

Wenn eine Flüssigkeit verdampft, kühlt der verbleibende, noch nicht verdampfte Anteil der Flüssigkeit ab. Diese **Verdunstungskälte** kommt dadurch zustande, dass die „schnellsten“ Moleküle mit der größten kinetischen Energie am wahrscheinlichsten in die Gasphase übertreten und dabei einen Großteil ihrer Energie mitnehmen. Deshalb kühlen auch zu heiße Getränke beim Pusten etwas ab.

Die Verdunstungskälte des Wassers trägt zur Temperaturstabilisierung in Seen und Teichen bei und verhindert das Überhitzen landlebender Organismen. Die Verdunstung von Wasser aus den Blättern einer Pflanze

sorgt dafür, dass sich der Pflanzenkörper in der Sonnenhitze nicht zu stark erwärmt. Die Verdunstung von Schweiß auf der menschlichen Haut dissipiert (zerstreut) Körperwärme und hilft, an heißen Tagen eine Überhitzung zu vermeiden, wenn die Wärmeproduktion zu hoch ist. Die hohe Luftfeuchtigkeit an warmen Tagen oder in feuchtwarmen Gebieten der Erde ist deswegen besonders belastend, weil der hohe Feuchtigkeitsgehalt der Luft die effektive Verdunstung von Wasser an der Körperoberfläche behindert.

3.2.3 Schwimmendes Eis als Garant für den Lebensraum Wasser

Wasser ist eine der wenigen Substanzen, die im festen Zustand weniger dicht sind als im flüssigen. Daher schwimmt Eis auf flüssigem Wasser und geht nicht darin unter. Während andere Stoffe sich in aller Regel bei der Verfestigung zusammenziehen, dehnt sich Wasser aus. Die Ursache für dieses ungewöhnliche Verhalten sind (wie oben bereits erwähnt) wiederum die Wasserstoffbrückenbindungen. Bei Temperaturen über 4 °C verhält sich Wasser wie andere Flüssigkeiten: Es dehnt sich beim Erwärmen aus und zieht sich bei Abkühlung zusammen. Das Wasser beginnt wie andere Stoffe zu gefrieren, wenn die einzelnen Moleküle sich nicht mehr heftig genug bewegen, um die Wasserstoffbrücken dabei aufzulösen. Bei 0 °C erstarrt die Anordnung der Wassermoleküle zu einem Kristallgitter, in dem jedes Wassermolekül an seinem Gitterplatz durch Wasserstoffbrücken mit vier weiteren Wassermolekülen in Kontakt steht (► *Abbildung 3.6*). Die Wasserstoffbrücken halten die Moleküle auf „Armeslänge“ voneinan-

der entfernt – weit genug, damit Eis eine ca. zehn Prozent geringere Dichte hat als flüssiges Wasser bei 4 °C (bei dieser Temperatur hat Wasser seine größte Dichte). Wenn Eis genügend Energie absorbiert, um die Temperatur über 0 °C ansteigen zu lassen, werden die dauerhaften Wasserstoffbrücken zwischen den Molekülen gelöst. Der Kristall fällt in sich zusammen, das Eis schmilzt und die Moleküle rücken näher zusammen. Ab 4 °C dehnt sich Wasser langsam aus, da die Bewegungen der Moleküle zunehmen. Rufen Sie sich jedoch in Erinnerung, dass auch in flüssigem Wasser die meisten Moleküle noch Wasserstoffbrückenbindungen zu Nachbarmolekülen unterhalten, nur sind diese Bindungen sehr kurzlebig, das heißt, sie lösen sich dauernd auf und bilden sich blitzschnell neu. Nur im Gaszustand, also als Wasserdampf, ist die Anzahl der vorhandenen Wasserstoffbrückenbindungen vernachlässigbar, da bei Gasen die Molekularbewegungen so schnell sind, dass sich Bindungen zwischen den Molekülen kaum ausbilden können.

Die Fähigkeit von Eis, aufgrund seiner geringeren Dichte beim Schmelzen auf dem Wasser zu treiben, ist ein bedeutender Umweltfaktor für die Entwicklung von Leben. Falls Eis schwerer wäre und zu Boden sank, würden schließlich alle Teiche, Seen und sogar die Meere vollständig durchfrieren und das Leben, so wie wir es kennen, auf der Erde unmöglich machen. Während des Sommers würden nur die obersten Zentimeter eines Gewässers auftauen. Tatsächlich aber isoliert das treibende Eis das flüssige Wasser darunter. Dieser Umstand und die Konvektion im flüssigen Wasser bewahren es innerhalb gewisser Grenzen vor dem Gefrieren und erlauben Organismen, unter der gefrorenen Oberfläche zu leben, wie auf dem Foto der

Abbildung 3.6: Eis – Kristallstruktur und schwimmende Barriere. Im Eis ist jedes Molekül durch Wasserstoffbrückenbindungen mit vier Nachbarmolekülen zu einem Kristallgitter verbunden. Da die kristalline Anordnung mehr Raum beansprucht, enthält Eis weniger Moleküle als ein gleich großes Volumen flüssigen Wassers, es ist also weniger dicht. Schwimmendes Eis ist eine Barriere, die das flüssige Wasser darunter von der kälteren Luft isoliert. Der hier gezeigte Meeresbewohner gehört zu den als Krill bezeichneten Garnelen. Das Foto entstand unmittelbar unterhalb des antarktischen Eisanspanzers.



WAS WÄRE, WENN? Angenommen, Wasser könnte keine Wasserstoffbrückenbindungen ausbilden. Wie würde sich das auf den Lebensraum der Garnele auswirken?

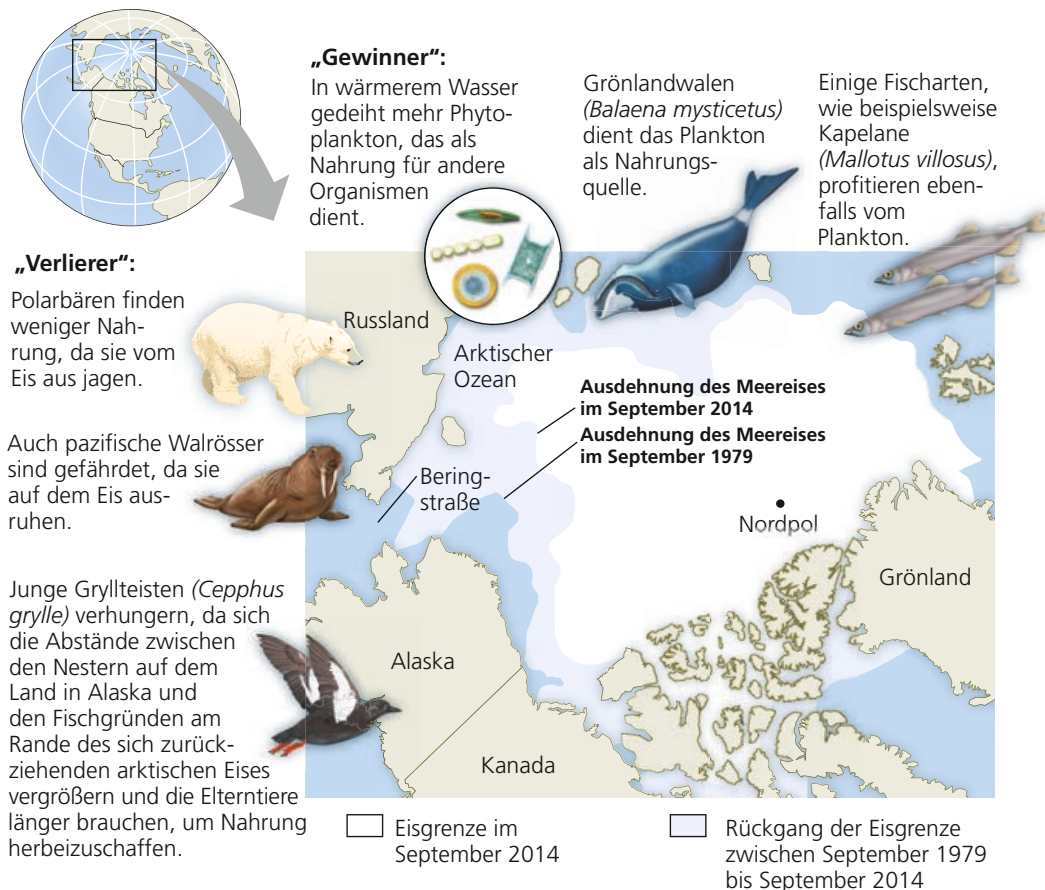


Abbildung 3.7: Auswirkungen des Klimawandels auf die Arktis. Durch die wärmeren Temperaturen schmilzt in der Arktis mehr Eis im Sommer – mit Vorteilen für einige Arten und Nachteilen für andere.

Abbildung 3.6 zu sehen ist. Neben seiner Isolationswirkung bildet Eis außerdem noch eine im Wortsinn feste Lebensgrundlage für bestimmte Tiere wie Eisbären und Seehunde.

Viele Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftler sind besorgt, dass die polaren Eiskappen schmelzen könnten. Kohlendioxid und andere Treibhausgase in der Atmosphäre (siehe *Abbildung 55.21*) bewirken eine globale Erwärmung mit gravierenden Folgen für alle Eismassen auf der Erde. In der Arktis sind die Durchschnittstemperaturen in der kurzen Zeitspanne seit 1961 um 2,2 °C gestiegen. Der Anstieg beeinflusst die saisonale Balance zwischen dem arktischen Eis und flüssigem Wasser: Das Eis bildet sich später, schmilzt früher und hat insgesamt eine kleinere Ausdehnung. Das Tempo, mit dem Gletscher und Polareis verschwinden, stellt eine extreme Herausforderung für die Tierarten dar, die für ihr Überleben auf Eis angewiesen sind (► *Abbildung 3.7*).

3.2.4 Des Lebens Lösungsmittel

Ein in ein Glas Wasser geworfener Zuckerwürfel wird sich auch ohne Umrühren allmählich auflösen. Das Glas enthält am Ende eine homogene Lösung aus Zucker und Wasser, in der die Konzentration (siehe

Abschnitt 2.4) von gelöstem Zucker überall gleich ist. Eine flüssige homogene Mischung aus zwei oder mehr Stoffen ist eine **Lösung**. Die lösende Komponente ist das **Lösungsmittel**, die andere Komponente ist die **gelöste Substanz**. Bei einer **wässrigen Lösung** ist Wasser das Lösungsmittel.

Wasser ist aufgrund seiner Polarität ein sehr vielseitiges Lösungsmittel. Aus genau diesem Grund ist es für unpolare Stoffe wie Fette oder Lipide aber nicht geeignet: Zellen mit ihrer Zellmembran aus Lipiden sind in wässriger Umgebung beständig.

Was passiert, wenn wir einen Löffel voll Kochsalz (Natriumchlorid) in Wasser geben (► *Abbildung 3.8*)? An der Oberfläche jedes Salzkörnchens kommen einzelne Natrium- und Chloridionen des Kristalls in Kontakt mit dem Lösungsmittel. Die Ionen des Salzes und Wassermoleküle ziehen sich infolge elektrostatischer Wechselwirkungen gegenseitig an. Die Sauerstoffatome der Wassermoleküle sind negativ polarisiert und werden von den Natriumkationen angezogen. Die Wasserstoffatome der Wassermoleküle sind positiv polarisiert und werden von den Chloridanionen angezogen. Als Folge dieser Wechselwirkungen ist jedes Ion von Wassermolekülen umgeben, die die Ionen voneinander abschirmen. Die Hülle aus Wassermolekülen, die jedes gelöste Ion umgibt, wird dessen **Hydrathülle** genannt. Von der Oberfläche eines jeden Salzkristalls ausgehend, löst das

Wasser schließlich sämtliche Ionen aus dem Kristallverband. Das Ergebnis ist eine Lösung mit zwei gelösten Teilchenarten: positiv geladenen Natriumionen und negativ geladenen Chloridionen, die homogen mit dem Lösungsmittel Wasser vermischt sind. Ionische Verbindungen lösen sich meist recht gut in Wasser. Meerwasser enthält beispielsweise viele verschiedene gelöste Ionen, genau wie lebende Zellen.

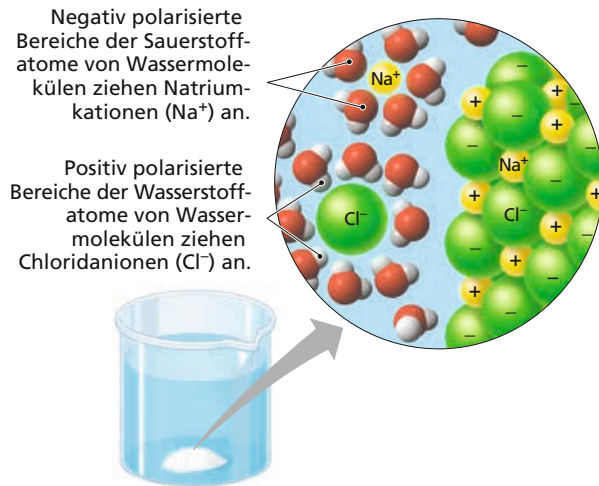


Abbildung 3.8: Die Auflösung von Kochsalz in Wasser. Eine Hülle aus Wassermolekülen, die sogenannte Hydrathülle, umgibt jedes gelöste Ion.

WAS WÄRE, WENN? Was würde passieren, wenn man diese Lösung längere Zeit erhitzte?

Eine wasserlösliche Verbindung muss aber nicht unbedingt ionisch sein. Viele Verbindungen aus polaren, aber nichtionischen Molekülen, wie etwa Zucker, sind ebenfalls gut wasserlöslich, weil ihre Moleküle Wasser-

stoffbrückenbindungen mit den Wassermolekülen eingehen. Selbst Makromoleküle wie Proteine sind wasserlöslich, wenn sie ionisierbare und/oder polare Bereiche auf der Oberfläche haben (► *Abbildung 3.9*). Viele verschiedene Arten polarer Verbindungen sind neben zahlreichen Ionen in physiologischen Flüssigkeiten wie Blut, dem Saft von Pflanzen oder dem Cytosol gelöst. Wasser ist tatsächlich *das* „Lösungsmittel des Lebens“.

Hydrophile und hydrophobe Stoffe

Alle Stoffe mit einer Affinität für Wasser heißen **hydrophil** (griech. *hydro*, Wasser + *philos*, liebend). Eine Substanz kann hydrophil sein, ohne sich aufzulösen. Manche Moleküle von Zellen sind so groß, dass sie sich nicht in Wasser auflösen, sondern in der wässrigen Zellflüssigkeit kolloidal suspendiert werden. Darunter versteht man eine Phase mit stabil feinst verteilten hochmolekularen Teilchen (Makromolekülen oder winzigsten Feststoffteilchen). Man nennt dies eine **kolloid-disperse Phase**; das Medium, in dem die Teilchen dispergiert vorliegen, heißt **Dispersionsmedium** und entspricht dem Lösungsmittel bei einer klassischen Lösung. Baumwolle ist beispielsweise eine hydrophile Substanz, die sich nicht auflöst. Sie besteht aus den Riesennmolekülen der Cellulose, einem Polysaccharid mit zahlreichen polaren Gruppen und positiven und negativen Partialladungen, so dass Wasserstoffbrückenbindungen ausgebildet werden können. Wasser lagert sich an die Cellulosefasern an. Deshalb ist ein Baumwollhandtuch zwar sehr gut zum Abtrocknen geeignet, löst sich aber in der Waschmaschine nicht auf. Cellulosemoleküle finden sich in allen pflanzlichen Zellwänden, so auch denen der wasserleitenden Zellen. Wir wissen bereits, wie die Adhäsion von Wasser an hydrophile Zellwände den Wassertransport unterstützt.

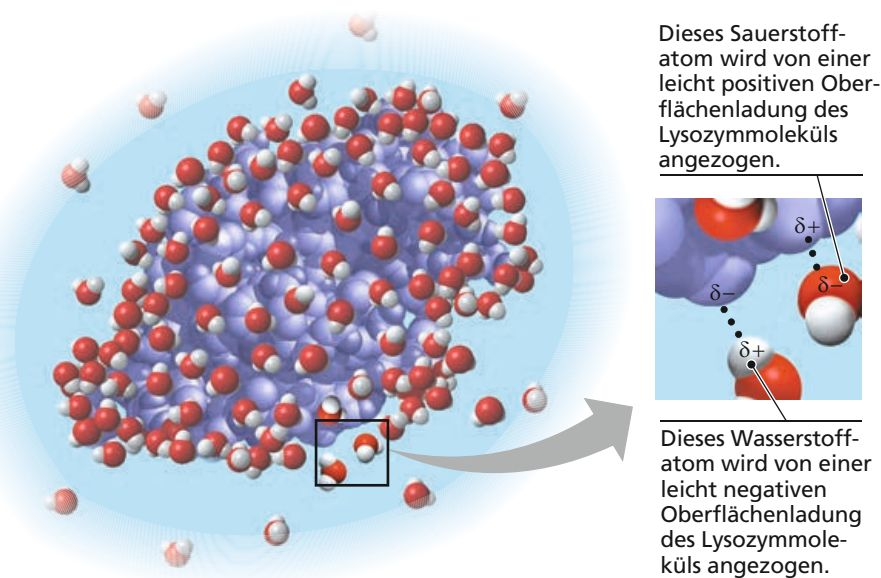


Abbildung 3.9: Ein wasserlösliches Protein. Menschliches Lysozym ist ein antibakteriell wirksames Protein in der Tränenflüssigkeit und im Speichel. Das Modell zeigt ein Lysozymmolekül (violett) in wässriger Umgebung. Ionische und polare Oberflächenbereiche binden Wassermoleküle infolge ihrer Polarität.

Es gibt natürlich auch Stoffe, die gar keine Affinität für Wasser haben, da sie ungeladen, nichtionisch oder unpolar sind und keine Wasserstoffbrücken ausbilden können. Derartige sogenannte **hydrophobe** Stoffe (griech. *phobos*, Furcht) lösen sich nicht in Wasser. Zwar werden auf Einzelmolekülebene einzelne hydrophobe Moleküle sehr wohl von Wassermolekülen angezogen (und umgekehrt) – dafür sind die sehr schwachen Van-der-Waals-Wechselwirkungen verantwortlich – aber da sich die Wassermoleküle untereinander sehr viel stärker durch die Wasserstoffbrückenbindungen anziehen, werden die hydrophoben Moleküle verdrängt. Ein Beispiel für eine hydrophobe Substanz aus der heimischen Küche ist Salatöl, das sich bekanntlich nicht dauerhaft mit Wasser oder wasserlöslichen Substanzen wie Essig vermischen lässt. Die Hydrophobie der Öltröpfchen beruht auf dem weitgehenden Fehlen polarer Bindungen in den Molekülen. Öle sind im weitesten Sinne Kohlenwasserstoffverbindungen. Bindungen zwischen Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen sind apolar, da sich die Elektronen ziemlich gleichmäßig zwischen den Atomen verteilen. Die Hauptbestandteile von Zellmembranen sind den Ölen chemisch verwandte, hydrophobe Moleküle. Was bliebe von einer Zelle übrig, wenn sich ihre Membran auflösen würde?

Konzentrationen wässriger Lösungen

Die meisten chemischen Reaktionen in Organismen laufen zwischen in Wasser gelösten Stoffen ab. Um derartige Reaktionen verstehen zu können, muss man, wie bei jeder chemischen Reaktion, wissen, wie viele Atome und/oder Moleküle daran teilnehmen, und man muss in der Lage sein, die Konzentration (die in einem Bezugsvolumen vorliegende Stoffmenge) der in der Lösung vorliegenden Stoffe zu berechnen und zu messen (siehe *Abschnitt 2.4*).

Bei der Durchführung von Experimenten verwendet man für Berechnungen die **Molmassen** der betreffenden Stoffe, diese setzen Teilchenmassen in Beziehung zur Teilchenanzahl. Da die Massen der Atome bekannt sind, lassen sich daraus **Molekülmassen** leicht errechnen, denn die Masse eines Moleküls (früher „Molekulargewicht“, siehe die *Abschnitte 2.1, 2.2.1 und 2.4*) ist schlicht die Summe aller Atommassen der Verbindung, gegebenenfalls multipliziert mit den jeweiligen **stöchiometrischen Koeffizienten**. Wir wollen als Beispiel die Molekülmasse von Rohrzucker (Saccharose) mit der Summenformel $C_{12}H_{22}O_{11}$ berechnen. Für unsere Zwecke ist es genau genug, mit gerundeten Atommassen zu rechnen. Die Masse des Kohlenstoffatoms beträgt zwölf Dalton, die des Wasserstoffatoms ein Dalton und die des Sauerstoffatoms 16 Dalton. Damit ergibt sich die Molmasse des Rohrzuckers zu $(12 \times 12) + (22 \times 1) + (11 \times 16) = 342$ Dalton. Das Abwiegen kleiner Molekülmengen ist weder praktikabel noch nützlich. In der Chemie wird daher eine Stoffmenge namens **Mol** verwendet. So wie ein Dutzend immer „zwölf Stück“ von etwas bezeichnet, entspricht ein Mol immer $6,022 \times 10^{23}$ Teilchen. Diese zunächst willkürlich erscheinende Zahl wird als **Avogadro-Zahl** (früher auch Loschmidt'sche Zahl)

bezeichnet. Sie ergibt sich aus den Massen der Elementarteilchen und gibt die Anzahl der Teilchen an, deren Masse in der Einheit „Gramm“ der Atom- oder Molekülmasse in der Einheit „Dalton“ entspricht. $6,022 \times 10^{23}$ Kohlenstoffatome entsprechen „1 Mol C-Atome“ mit einer Masse von etwa zwölf Dalton, die daher gerade zwölf Gramm wiegen (Abweichungen vom gerundeten Wert ergeben sich aus der Isotopenverteilung, vergleiche *Abschnitt 2.2*). Diese Beziehung ist von größter praktischer Bedeutung. Kennt man die Molmasse einer Verbindung, so lässt sich daraus sofort die in einer gewissen Masse des Stoffes vorhandene Molekülanzahl berechnen. Unser Rohrzucker mit seiner Molmasse von 342 Dalton sagt uns, dass 342 g Rohrzucker $6,022 \times 10^{23}$ Rohrzuckermoleküle enthalten. Benötigt man im Labor $3,011 \times 10^{22}$ Moleküle Rohrzucker (entsprechend 0,05 mol), wiegt man einfach 17,1 g (= $342 \text{ g} \times 0,05$) ab.

Der praktische Vorzug der Mengenbestimmung in Mol beruht darauf, dass ein Mol einer beliebigen Substanz immer genau die gleiche Anzahl von Teilchen enthält, unabhängig von deren chemischer Beschaffenheit, Struktur usw. Falls die Molmasse einer Substanz A 342 Dalton beträgt, und die einer Substanz B 10 Dalton, so sind in 342 g A ebenso viele Teilchen enthalten wie in 10 g B. Ein Mol Ethanol (C_2H_5OH) enthält natürlich ebenfalls $6,022 \times 10^{23}$ Ethanolmoleküle, die Masse dieser Stoffmenge (die Molmasse des Ethylalkohols) beträgt 46 g/mol. Das Rechnen mit molaren Mengen ist für Chemiker und Biologen äußerst praktisch, da auf diese Weise sichergestellt ist, dass Stoffe in klar festgelegten Teilchenzahlverhältnissen miteinander reagieren. Man spricht dann von **stöchiometrischen** Verhältnissen beziehungsweise stöchiometrischen Stoffmengen. (Einige Aspekte der Stöchiometrie haben wir bereits in den *Abschnitten 2.1, 2.2.1 und 2.4* kennengelernt, weitere folgen in *Abschnitt 4.1*.)

Wie würden wir vorgehen, um einen Liter (l) einer Lösung herzustellen, die 1 mol Rohrzucker in Wasser enthält? Man würde 342 g Rohrzucker abwiegen und dann unter Rühren Wasser zugeben, bis sich der Zucker vollständig aufgelöst hat. Dann füllt man das Volumen genau bis zur Ein-Liter-Marke in einem kalibrierten Gefäß auf. Damit hätten wir eine Rohrzuckerlösung der Konzentration 1 mol/l. Man sagt auch, die Lösung sei „einmolar“ an Rohrzucker ($1 M = 1 \text{ mol/l}$). Die **Molarität** einer Lösung gibt an, wie viele Mol in einem Liter Lösung (aber nicht einem Liter Lösungsmittel!) vorliegen. Molaritäten sind die am häufigsten verwendeten Konzentrationsangaben. In Fällen, in denen die Molmasse entweder nicht bekannt ist oder nicht verwendet werden kann (zum Beispiel bei Gemischen), wird oft auf **prozentuale Angaben** ausgewichen. Diese Vorgehensweise ist auf fest/flüssige und auf flüssig/flüssige Gemische anwendbar: 10 % (w/v) bedeuten 10 g einer Substanz in 100 ml Lösung (w steht für engl. *weight*; v für *volume*), 10 % (v/v) entsprechen 10 ml Flüssigkeit in 100 ml Lösung. Insbesondere bei Proteinen wird oft die Konzentration in mg/ml angegeben. Wenn nur ein einziges Protein in

der Lösung vorliegt und seine Molmasse bekannt ist, kann man die mg/ml-Angabe in mol/l umrechnen. Bei Gemischen verschiedener Proteine in unbekanntem Mengenverhältnissen geht das natürlich nicht und daraus erklärt sich auch die Verwendung der Einheit [mg/ml].

3.2.5 Leben auf anderen Planeten

Die besonderen Eigenschaften des Wassers erlauben seine Verwendung als breit einsetzbares Lösungsmittel und machen es somit zum idealen Medium für das Leben auf der Erde. Die Suche nach möglichen Lebensformen im Universum (Astrobiologie) beinhaltet daher die Suche nach Planeten mit Wasser auf ihrer Oberfläche.

EVOLUTION Außerhalb unseres Sonnensystems sind bislang mehr als 3000 Planeten (Stand April 2019) entdeckt worden und ein paar davon zeigen Anzeichen für die Existenz von Wasserdampf. In unserem eigenen Sonnensystem steht der Planet Mars im Zentrum des Interesses. Er hat genau wie die Erde Polkappen aus Eis. Bilder von Raumfahrzeugen zeigen, dass Eis unter der Marsoberfläche vorhanden ist und auch genügend Wasserdampf in der Atmosphäre, um Raureif zu bilden. 2015 fanden sich Hinweise auf fließendes Wasser auf dem Mars (► *Abbildung 3.10*) und weitere Studien deuten auf Umgebungsbedingungen hin, in denen sich Mikroorganismen entwickelt haben könnten. Oberflächenbohrungen sind der nächste Schritt bei der Suche nach Leben auf dem Mars. Die Sonde „Insight“ wurde zu diesem Zweck im November 2018 erfolgreich auf dem Mars abgesetzt. Der Fund anderer Lebensformen oder Fossilien würde aus einer völlig neuen Perspektive Licht auf evolutionäre Prozesse werfen.

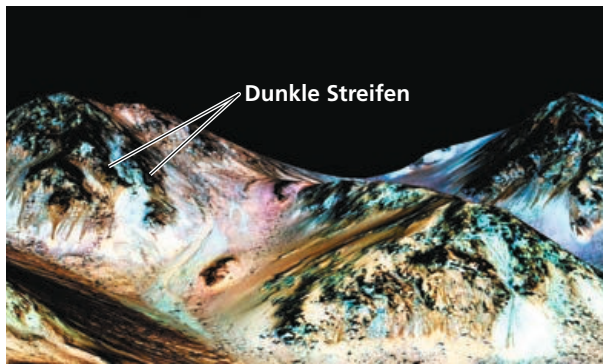


Abbildung 3.10: Hinweise auf flüssiges Wasser auf dem Mars. Die dunklen Streifen an einigen Stellen des Fotos könnten durch Ströme abwärts fließenden Wassers im Marssommer entstanden sein. Man fand außerdem Hinweise auf hydratisierte Salze und damit die Anwesenheit von Wasser. (Die digital nachbearbeitete Aufnahme stammt vom Mars-Erkundungssatelliten.)

► Wiederholungsfragen 3.2

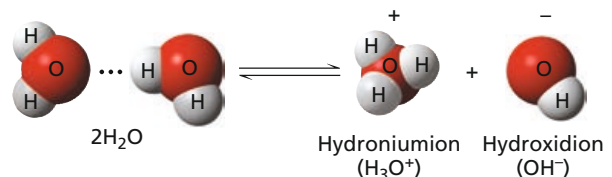
1. Beschreiben Sie, wie die Eigenschaften des Wassers zur Aufwärtsbewegung von Wasser innerhalb eines Baumes beitragen.
2. Erläutern Sie den volkstümlichen Ausspruch: „Es ist nicht die Hitze, es ist die Feuchtigkeit!“
3. Wie kann das Gefrieren von Wasser Steine sprengen?
4. **WAS WÄRE, WENN?** Geschirrspülmittel enthalten Moleküle mit einem hydrophilen und einem hydrophoben Ende. Wieso hilft dies beim Reinigen fettigen Geschirrs? Wie würden „Seifen“ ohne diese hydrophoben Eigenschaften wirken?
5. **DATENAUSWERTUNG** Die Konzentration des Appetit-regulierenden Hormons Ghrelin im Blut einer fastenden Person ist ca. $1,3 \times 10^{-10}$ mol/l. Wie viele Ghrelinmoleküle enthält ein Liter Blut?

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Lebende Organismen sind auf bestimmte Säure/Base-Bedingungen angewiesen

3.3

Bei der Wechselwirkung von Wassermolekülen kommt es gelegentlich vor, dass ein Wasserstoffatom eines Wassermoleküls auf ein anderes übergeht. Dies entspricht einer chemischen Reaktion zweier Wassermoleküle, bei der Ionen entstehen (Dissoziation). Ein **Wasserstoffion** (H^+), also ein Wasserstoffatomkern (Proton, unter Vernachlässigung der Wasserstoff-Nuklide), wird von einem Wassermolekül abgespalten und an ein anderes gebunden. Das Wassermolekül, welches das Wasserstoffion abgespalten hat, ist nun ein einfach negativ geladenes **Hydroxidion** (OH^-). Das Wassermolekül, welches das Proton aufgenommen hat, ist ein einfach positiv geladenes **Hydroniumkation** (H_3O^+). Die Reaktion ist eine sogenannte Protolyse mit der folgenden chemischen Reaktionsgleichung:



Vereinfachend ist es üblich, in Reaktionsgleichungen oft statt „ H_3O^+ “ nur „ H^+ “ zu schreiben, obwohl es sich in wässrigen Lösungen immer um das Hydroniumion H_3O^+ handelt, streng genommen sogar um das noch weitergehender hydratisierte H_9O_4^+ . Freie Protonen kommen in wässrigen Lösungen nicht vor. Dies im Auge behaltend, folgen wir der üblichen Praxis und schreiben trotzdem meist nur „ H^+ “.

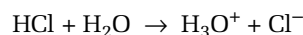
Wie der Gleichgewichtsdoppelpfeil andeutet, handelt es sich um eine reversible Reaktion, die einen dynamischen Gleichgewichtszustand genau dann erreicht, wenn die Dissoziationsgeschwindigkeit der Wassermoleküle gleich der Neubildungsrate aus $\text{H}^+ + \text{OH}^-$ ist. Im Gleichgewicht überwiegt die Konzentration der Wassermoleküle die der H^+ - und OH^- -Ionen sehr stark, das Gleichgewicht liegt also weit auf der linken Seite der obigen Gleichung. In reinem Wasser ist bei Zimmertemperatur nur ein Molekül aus 554 Millionen dissoziiert. Die Konzentration von H^+ bzw. OH^- in reinem Wasser beträgt bei 25 °C jeweils 10^{-7} mol/l. In einem Liter reinen Wassers liegt also nur ein Zehntelmillionstel Mol an Hydroxidionen vor sowie eine gleich große Menge an Hydroniumionen. Die tatsächlichen Anzahlen sind mit $6,022 \times 10^{16}$ trotzdem beträchtlich und verleihen selbst reinstem Wasser eine – wenn auch extrem geringe – Leitfähigkeit, da die Bindungen in einem Wasserstoffbrückennetzwerk wie beim Domino-Effekt umklappen können. So können Wasserstoffionen (also Protonen) an einer Stelle in das Netzwerk eintreten und unter Umständen an einer weit entfernten Stelle wieder austreten.

Obwohl die Dissoziation des Wassers reversibel und statistisch gesehen außerordentlich selten ist, ist sie für die Chemie lebender Organismen enorm wichtig. H^+ und OH^- sind sehr reaktiv. Eine Veränderung ihrer Konzentrationen kann Proteine und andere komplexe Verbindungen in einer Zelle dramatisch beeinflussen. Wie wir gesehen haben, sind die Konzentrationen von H^+ und OH^- in reinem Wasser gleich groß. Der Zusatz bestimmter, als Säuren und Basen bezeichneter Stoffe, ändert jedoch dieses Konzentrationsverhältnis. Für die Angabe, wie basisch oder wie sauer eine wässrige Lösung ist, wird die sogenannte pH-Skala benutzt. **Basisch** (oder auch **alkalisch**) ist das genaue Gegenteil von **sauer**. Der Rest des Kapitels wird sich mit Säuren, Basen und dem pH-Wert befassen sowie mit der Frage, warum Veränderungen des pH-Wertes Lebewesen in Mitleidenschaft ziehen können.

3.3.1 Säuren und Basen

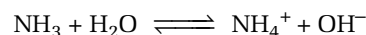
Welche Faktoren führen zu einem Ungleichgewicht zwischen H^+ - und OH^- -Ionen in wässrigen Lösungen? Wenn eine Säure in Wasser gelöst wird, dissoziiert sie teilweise oder ganz und gibt dabei H^+ -Ionen in die Lösung ab, die dort Hydroniumionen bilden. Eine **Säure** ist ein **Wasserstoffionendonator**, also ein Stoff, der zu einer Erhöhung der Hydroniumionenkonzentration führt. Gibt man beispielsweise Chlorwasserstoff (HCl) in Wasser, so dissoziieren Wasserstoffionen

ab. Zurück bleiben Chloridionen. Die Lösung von HCl in Wasser heißt Salzsäure:

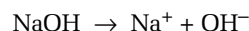


Diese H^+ -Ionenquelle bewirkt eine Ansäuerung der Lösung, die saure Lösung enthält mehr H^+ - als OH^- -Ionen.

Ein Stoff, der durch die entgegengesetzte Protolysereaktion die Hydroniumionenkonzentration der Lösung senkt, wird **Base** genannt. Basen sind Wasserstoffionenakzeptoren. Ammoniak (NH_3) beispielsweise wirkt als Base, weil das freie Elektronenpaar am Stickstoffatom mit einem Wasserstoffion reagieren kann, dabei bildet sich das Ammoniumion (NH_4^+) und das Hydroxidion (OH^-):



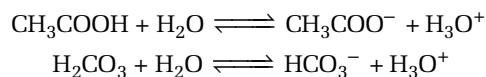
Andere Basen reduzieren die H^+ -Ionenkonzentration direkt, indem sie sofort in Hydroxidionen dissoziieren, die als starke Basen wirken und mit H^+ -Ionen zu H_2O reagieren. Ein Beispiel dafür ist das Natriumhydroxid (NaOH), dessen wässrige Lösung Natronlauge heißt und stark ätzend wirkt:



In jedem Fall bewirkt eine Base eine Verminderung der H^+ -Ionenkonzentration. Lösungen, deren Gehalt an OH^- -Ionen höher ist als ihr Gehalt an H^+ -Ionen, werden Basen oder Laugen genannt. Eine Lösung mit gleichen Konzentrationen an H^+ - und OH^- -Ionen ist **neutral**, sie reagiert weder sauer noch basisch (alkalisch).

Man beachte, dass bei der Reaktion von Chlorwasserstoff beziehungsweise Natriumhydroxid mit Wasser statt des Doppelpfeils herkömmliche Pfeilsymbole in den Reaktionsgleichungen verwendet wurden. Dies aus guten Gründen: Die Gleichgewichtslage der beiden Reaktionen liegt so weit rechts aufseiten der Dissoziationsprodukte, dass man in guter Näherung von einer vollständigen Dissoziation ausgehen und die Reaktion als quantitativ ansehen kann (jedenfalls in hinreichend verdünnten Lösungen). Verbindungen, die bei der Protolyse in Wasser ihr H^+ vollständig abdissoziieren, sind starke Säuren. Chlorwasserstoff ist dafür ein Beispiel. Natriumhydroxid ist analog eine starke Base. Im Vergleich dazu ist Ammoniak eine schwächere Base. Der Gleichgewichtspfeil zeigt an, dass im Gleichgewichtszustand immer noch deutliche Mengen sowohl an unprotoniertem als auch protoniertem Ammoniak vorliegen. Das Gleichgewicht liegt also nicht vollständig auf nur einer Seite der Reaktionsgleichung.

Auch schwache Säuren dissoziieren nicht vollständig, sondern nur teilweise und reversibel. Beispiele dafür sind die Essigsäure (CH_3COOH) oder auch die noch weniger dissoziierende Kohlensäure (H_2CO_3), die beispielsweise in Mineralwasser vorkommt und auf die wir weiter unten noch zurückkommen:



3.3.2 Die pH-Skala

In wässrigen Lösungen beträgt das Produkt der Konzentrationen von Hydronium- und Hydroxidionen 10^{-14} :

$$[\text{H}^+] [\text{OH}^-] = 10^{-14} \text{ mol}^2/\text{l}^2$$

Die eckigen Klammern bedeuten definitionsgemäß die molare Konzentration des in der Klammer stehenden Stoffes (mol/l).

In einer neutralen Lösung bei Standardtemperatur ist $[\text{H}^+] = [\text{OH}^-] = 10^{-7} \text{ mol/l}$. Setzt man so viel Säure zu, dass $[\text{H}^+]$ auf 10^{-5} mol/l ansteigt, so sinkt $[\text{OH}^-]$ folglich auf 10^{-9} mol/l , da das Produkt von beiden immer $10^{-14} \text{ mol}^2/\text{l}^2$ ist. Dieses konstante Konzentrationsverhältnis beschreibt das Verhalten von starken Säuren und Basen in verdünnten wässrigen Lösungen. Die von der Säure freigesetzten H^+ -Ionen verbinden sich vorzugsweise mit den OH^- -Ionen zu neutralen Wassermolekülen, wodurch die Konzentration an freiem OH^- absinkt. Eine Base (Lauge) hat den gegenteiligen Effekt und bewirkt durch ihre Funktion als H^+ -Ionen-Akzeptor eine Erhöhung der OH^- -Ionenkonzentration. Setzt man genügend Lauge zu, um die OH^- -Konzentration auf 10^{-4} mol/l zu erhöhen, sinkt die H^+ -Ionenkonzentration auf 10^{-10} mol/l . Wenn man die Konzentration entweder der H^+ - oder der OH^- -Ionen in einer wässrigen Lösung kennt, kann man die Konzentration der jeweils anderen Ionensorte aus der obigen Beziehung leicht berechnen. Man beachte, dass das chemische Gleichgewicht temperaturabhängig ist. Weicht die Temperatur stark von den Normbedingungen ab, muss gegebenenfalls eine Korrektur durch Berücksichtigung veränderter Dissoziationsgrade durchgeführt werden. Weiterhin gelten die aufgeführten Bedingungen streng genommen nur für ideale, das sind hinreichend verdünnte Lösungen, in denen Wechselwirkungen zwischen den gelösten Teilchen infolge der Verdünnung selten und daher vernachlässigbar sind. Nur dann kann von „idealem Verhalten“ der Teilchen ausgegangen werden.

Da die H^+ - und die OH^- -Ionenkonzentrationen einer Lösung über einen Bereich von vielen Zehnerpotenzen variieren können, hat man eine spezielle Skala entwickelt, um diese chemisch wichtigen Konzentrationsverhältnisse in übersichtlicher Form ausdrücken zu können. Dies ist die sogenannte **pH-Skala** (► *Abbildung 3.11*). Der pH-Wert einer Lösung ist als der negative dekadische Logarithmus (Logarithmus zur Basis 10) der Wasserstoffionenkonzentration definiert:

$$\text{pH} := -\log_{10} [\text{H}^+]$$

In reinem Wasser oder einer neutralen wässrigen Lösung ist $[\text{H}^+] = 10^{-7} \text{ mol/l}$. Daher gilt:

$$-\log 10^{-7} = -(-7) = +7$$

Beachten Sie, dass der pH-Wert *sinkt*, wenn die H^+ -Ionenkonzentration *steigt*. Zwar gibt die pH-Skala die H^+ -Ionenkonzentration an, aber dies impliziert auch die OH^- -Ionenkonzentration. Bei pH 10 ist die H^+ -Ionen-

konzentration 10^{-10} mol/l und daher die OH^- -Ionenkonzentration 10^{-4} mol/l . Der pH-Wert ist für Protolysereaktionen in wässrigen Lösungen *definiert* und daher nicht ohne Weiteres auf andere Lösungsmittel übertragbar. Außerdem sollte beachtet werden, dass der pH-Wert nur für Konzentrationsbereiche von $10^0 (= 1)$ bis 10^{-14} gilt.

Der pH-Wert einer neutralen Lösung bei 25 °C beträgt 7 und liegt in der Mitte der Skala. Ein pH-Wert unter 7 bezeichnet eine saure Lösung. Je niedriger der pH-Wert, desto stärker sauer reagiert die Lösung. Die pH-Werte basischer Lösungen liegen oberhalb von 7. Die meisten biologischen Flüssigkeiten haben pH-Werte zwischen 6 und 8. Es gibt jedoch einige Ausnahmen, wie den stark sauren Magensaft des Menschen, der einen pH-Wert von etwa 2 hat.

Machen Sie sich klar, dass eine Veränderung um eine pH-Einheit infolge der logarithmischen Beziehung eine tatsächliche Änderung der H^+ - und der OH^- -Ionenkonzentration um das Zehnfache bedeutet. Diese mathematische Eigenschaft macht die pH-Skala so „handlich“. Eine Lösung mit einem pH-Wert von 3 ist nicht etwa doppelt so sauer wie eine mit einem pH-Wert von 6, sondern $(10 \times 10 \times 10) = 1000$ -mal (drei Zehnerpotenzen). Eine nur leichte Änderung des pH-Wertes einer Lösung entspricht also erheblichen Veränderungen der H^+ - und OH^- -Ionenkonzentrationen.

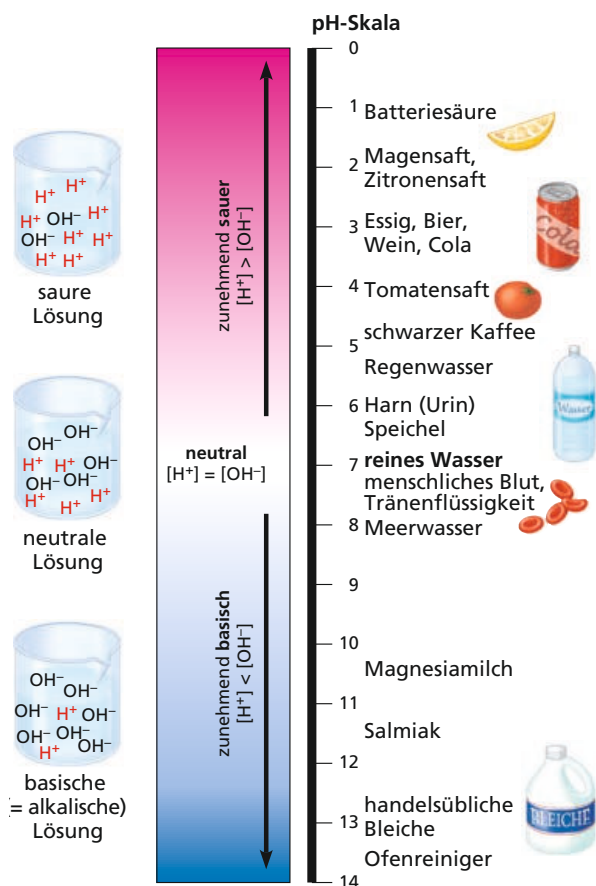


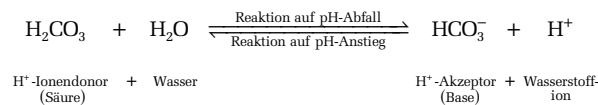
Abbildung 3.11: Die pH-Skala und pH-Werte einiger wässriger Lösungen.

3.3.3 Puffer

Der pH-Wert im Inneren der meisten Zellen liegt nahe 7. Selbst kleine Änderungen im pH-Wert können schädlich sein, da die chemischen Vorgänge in einer Zelle sehr empfindlich auf die Konzentrationen der Hydronium- und Hydroxidionen reagieren.

Der pH-Wert des menschlichen Bluts ist etwa 7,4 – also im leicht basischen Bereich. Fällt der Blut-pH-Wert auf 7,0 ab oder steigt er auf 7,8 an, so droht der Tod schon nach wenigen Minuten. Daher existiert im Blut ein chemisches Ausgleichssystem, das den pH-Wert stabil hält und Schwankungen ausgleicht. Setzt man einem Liter reinen Wassers 0,01 mol einer starken Säure zu, fällt der pH-Wert von 7 auf 2 ab (die H^+ -Ionenkonzentration verändert sich um das 100.000-Fache). Setzt man die gleiche Säuremenge einem Liter Blut zu, sinkt der pH-Wert nur von 7,4 auf 7,3 (ein Abfall um das knapp 1,3-Fache). Warum hat der Säurezusatz eine so viel geringere Wirkung auf den pH-Wert des Blutes als auf den von Wasser?

Für den verhältnismäßig gleichbleibenden pH-Wert physiologischer Flüssigkeiten selbst bei Zugabe geringer Mengen von Säuren oder Basen sind sogenannte **Puffer** verantwortlich. Sie wirken der Veränderung des pH-Wertes von Lösungen – also der Änderung der Konzentrationen von H^+ - und OH^- -Ionen – entgegen, indem sie Wasserstoffionen aus der Lösung abfangen, wenn deren Konzentration sich erhöht, oder Wasserstoffionen freigeben, wenn ihre Konzentration fällt. Puffer bestehen aus einer schwachen Säure (HA) und ihrer konjugierten Base (A^-). Im Blut und in anderen biogenen Lösungen gibt es mehrere Puffersysteme, die zur Aufrechterhaltung des physiologischen pH-Werts beitragen. Eines dieser Puffersysteme ist der Hydrogencarbonatpuffer, der sich formal von der zweibasigen Kohlensäure (H_2CO_3) ableitet, die wir weiter oben bereits erwähnt haben. Diese bildet sich durch die Reaktion von Kohlendioxid mit Wasser (zum Beispiel im Blutplasma). Kohlensäure ist instabil und dissoziiert sofort protolytisch zu Hydrogencarbonaten (HCO_3^-) und H^+ :



Das chemische Gleichgewicht zwischen der Kohlensäure und dem Hydrogencarbonat wirkt pH-regulierend: Wenn der Lösung Wasserstoffionen entzogen werden, dissoziiert mehr Kohlensäure; wenn durch H^+ -Zugabe angesäuert wird, bildet sich Kohlensäure. Die Gleichgewichtslage insgesamt, also das Verhältnis von Produkt- zu Reaktandenkonzentrationen gemäß Massenwirkungsgesetz (*Abschnitt 2.4*), bleibt natürlich unverändert, denn genau darauf beruht die Pufferwirkung. Das $H_2O/CO_2/H_2CO_3/HCO_3^-$ -System stabilisiert den Blut-pH-Wert innerhalb enger Grenzen, er wird gepuffert. Neu gebildetes H_2CO_3 zerfällt sofort in H_2O und CO_2 . Letzteres kann durch die Atmung innerhalb gewisser Grenzen entsorgt werden. Das Kohlensäure/

Hydrogencarbonat-Puffersystem besteht aus einer schwachen Säure und einer ebenfalls schwachen Base, die im Gleichgewicht miteinander stehen. Die meisten anderen Puffersysteme bestehen ebenfalls aus Säure/Base-Paaren. Wir haben oben bereits die Essigsäure und ihre Base, das Acetatanion, kennengelernt. Das quantitative Verhalten gepufferter Systeme wird durch die **Henderson-Hasselbalch-Gleichung** beschrieben, die letztlich nur die logarithmierte Form des Massenwirkungsgesetzes für Säuren ist:

$$\begin{aligned}
 HA &\rightleftharpoons H^+ + A^- \\
 K_{\text{Gleichgewicht}} &= ([H^+] \cdot [A^-])/[HA] \\
 -\log_{10}K_{\text{Gleichgewicht}} &= -\log_{10}[H^+] + -\log_{10}([A^-]/[HA]) \\
 \text{pH} &= \text{pK} + \log_{10}([A^-]/[HA])
 \end{aligned}$$

Darin ist **pK** der negative dekadische Logarithmus der Gleichgewichtskonstanten, $[A^-]$ die Konzentration der konjugierten Base (zum Beispiel HCO_3^- oder CH_3COO^-) und $[HA]$ die Konzentration der zugehörigen Säure (Kohlensäure oder Essigsäure). Welchen pH-Wert stabilisieren derartige schwache Säure/Base-Paare am besten? Anders gesagt, bei welchem pH-Wert ist ihre Pufferwirkung am größten? Die Antwort folgt aus der Gleichung oben: Wenn die Säure zur Hälfte dissoziiert ist, liegen gleiche Konzentrationen von HA und A^- vor. Dann entfällt der logarithmische Term, da der Bruch 1 wird und somit $\log_{10}1 = 0$ (denn $10^0 = 1$). Die Wirkung eines Puffers ist also bei $\text{pH} = \text{pK}$ am besten. Der pK der Kohlensäure liegt bei 6,5, Essigsäure hat einen pK von 4,76. Es gibt keinen biologisch relevanten Puffer mit einem pK von genau 7,4. Der pK-Wert gibt mithin an, bei welchem pH-Wert ein 1:1-Verhältnis vorliegt und erlaubt insofern Abschätzungen von Gleichgewichtslagen bei gegebenem pH.

3.3.4 Gefährdungen der Wasserqualität auf der Erde

Führt man sich die Abhängigkeit allen Lebens vom Wasser vor Augen, so stellt die Kontamination von Flüssen, Seen, Meeren und dem Regen ein schwerwiegendes Umweltproblem dar. Viele Veränderungen der Wasserqualität sind Folgen menschlicher Aktivitäten, wie zum Beispiel die Verbrennung fossiler Brennstoffe (Kohle, Erdöl, Erdgas). Seit ihrem Beginn im Rahmen der industriellen Revolution Anfang des 19. Jahrhunderts nehmen diese stetig zu und setzen verschiedene Gase frei, allen voran Kohlendioxid. Die chemische Reaktion von CO_2 und anderen Verbindungen mit Wasser führt zu einer Störung der empfindlichen Balance der für das Leben auf der Erde relevanten Umweltbedingungen. Insbesondere sinkt der pH-Wert des Wassers, da etwa 25 Prozent des anthropogenen CO_2 durch Ozeane absorbiert wird, eine nicht zu vernachlässigende Menge selbst angesichts des großen Volumens der Meere. Außerdem ändert sich die Oberflächentemperatur der Erde durch den Treibhauseffekt (siehe *Abschnitt 55.5.4*).

Das Verbrennen fossiler Brennstoffe ist auch die Hauptquelle für Schwefeldioxid und Stickstoffoxide („Stickoxide“). Diese Verbindungen reagieren mit Wasserdampf in der Luft zum Teil unter Bildung starker Säuren wie Schwefel- und Salpetersäure, die mit Regen oder Schnee auf die Erdoberfläche fallen. **Saure Niederschläge** in Form von Regen, Schnee oder Nebel mit pH-Werten von unter 5,2 wurden vielerorts beobachtet. Auch nicht kontaminierter Regen reagiert sauer und besitzt einen pH-Wert von ca. 5,6, der auf die Bildung und Dissoziation von Kohlensäure durch die Reaktion mit dem Kohlendioxid der Luft zurückzuführen ist. Kohlekraftwerke produzieren und setzen mehr von diesen Oxiden frei als jede andere Quelle. Der Wind trägt die Schadstoffe fort, so dass es Hunderte von Kilometern von industriellen Ballungszentren entfernt zu saurem Regen kommen kann, beispielsweise in den deutschen Mittelgebirgen, die westlich und südlich der Industriekomplexe des Ruhrgebietes liegen. Saure Niederschläge sind aus vielen Gegenden der Erde bekannt. Alle Industrieländer sind mehr oder weniger stark davon betroffen. In den 80er-Jahren des 20. Jahrhunderts gab es eine breite öffentliche Diskussion der Problematik, als es in Teilen Europas, wahrscheinlich auch infolge des sauren Regens, zu einem drastischen und daher nicht mehr zu übersehenden Waldsterben kam.

Das als Hauptprodukt der Verbrennung fossiler Brennstoffe anfallende Kohlendioxid ist auch aus anderen Gründen problematisch. Seine Konzentration in der Atmosphäre soll sich nach einigen Voraussagen im Vergleich zum Jahr 1880 bis zum Jahr 2065 verdoppelt haben. Etwa die Hälfte des Kohlendioxids verbleibt in der Luft und verhindert wie eine „Schutzdecke“ die Abgabe von Wärmestrahlung in den Weltraum („Treibhauseffekt“). Diese Wirkung und ihre Folgen werden in *Kapitel 56* erörtert.

Wenn sich CO_2 im Meerwasser löst, reagiert ein kleiner Teil mit Wasser zu Kohlensäure (H_2CO_3 , siehe oben), die den pH-Wert senkt. Dies wird als **Meeresansäuerung** bezeichnet (► *Abbildung 3.12*). Messungen haben ergeben, dass der pH-Wert der Ozeane heute um 0,1 Einheiten niedriger ist als zu irgendeiner Zeit in den vergangenen 420.000 Jahren und bis zum Ende des 21. Jahrhunderts um weitere 0,3 bis 0,5 Einheiten fallen könnte. Die Kohlensäure dissoziiert zum Teil zu Hydrogencarbonat. HCO_3^- enthält ein weiteres dissoziierbares Wasserstoffion und ist insofern eine Säure, die in einer zweiten Protolysestufe geringe Mengen von Carbonationen (CO_3^{2-}) erzeugt. Wenn das Meerwasser durch den CO_2 -Eintrag angesäuert wird, verschiebt sich die ohnehin stark aufseiten des Hydrogencarbonats liegende Reaktion noch mehr in diese Richtung. Das Carbonatanion reagiert stark basisch und kommt nur bei sehr hohen pH-Werten in bedeutenden Mengen vor. Die biologische Kalzifizierung, das heißt das Aus-

fällen von Calciumcarbonat (CaCO_3) durch Korallen und andere Organismen, wird von der Carbonatkonzentration des Meerwassers direkt beeinflusst. Jede Verringerung der ohnehin geringen Carbonatienmenge ist daher Grund zur ökologischen Besorgnis, da die Kalzifizierung, ein Beispiel für Biomineralisation, die Grundlage für die Bildung von Korallenriffen in Tropenmeeren ist. Die **Wissenschaftliche Übung** bietet Ihnen die Gelegenheit, die Daten eines Experiments auszuwerten, in dem die Auswirkungen der Carbonatienkonzentration auf Korallenriffe untersucht wurden. Korallenriffe sind empfindliche Ökosysteme mit vielen unterschiedlichen marinen Organismen. Ihr Verschwinden wäre ein tragischer Verlust biologischer Diversität.

Falls es einen Grund für Optimismus hinsichtlich der künftigen Wasserqualität auf unserem Planeten gibt, so ergibt er sich aus den Fortschritten in unserem Verständnis der empfindlichen chemischen Fließgleichgewichte in den Meeren und Gewässern. Anhaltender Fortschritt erfordert Menschen, die sich um ihre Umwelt sorgen. Ein Verständnis der Bedeutung des Wassers für das Fortbestehen des Lebens auf der Erde ist dabei ein unerlässlicher Aspekt.

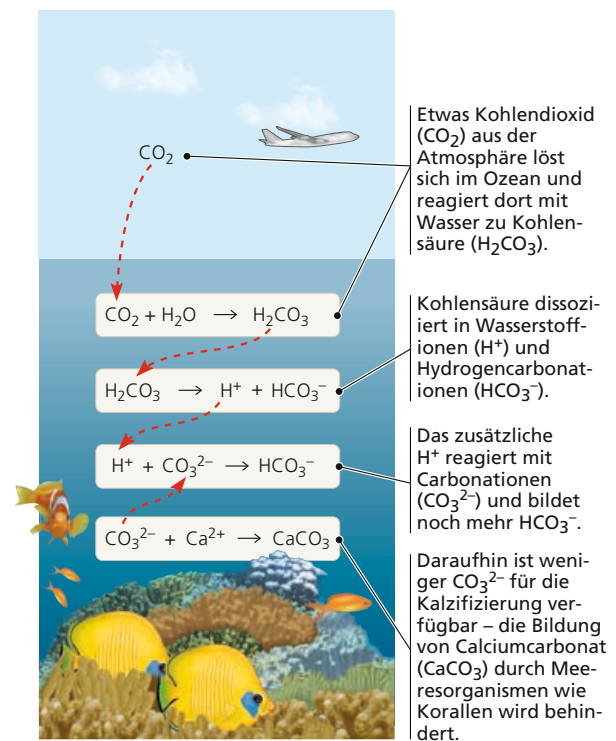


Abbildung 3.12: Anthropogenes CO_2 in der Atmosphäre und sein Schicksal im Ozean.

ZEICHENÜBUNG Betrachten Sie die oben dargestellten chemischen Gleichungen. Fassen Sie dann in einer Gleichung zusammen, welche Auswirkung zusätzliches Kohlendioxid in den Ozeanen auf die Kalzifizierung hat.

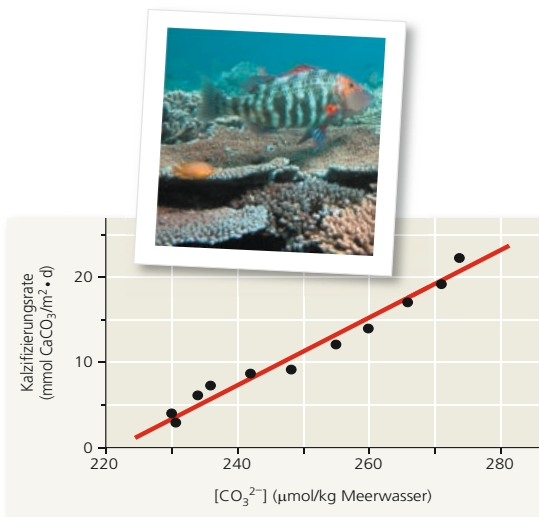
► Wissenschaftliche Übung

Interpretation eines Streudiagramms mit einer Regressionsgeraden

Wie beeinflusst die Carbonationenkonzentration von Meerwasser die Biomineralisation von Korallenriffen? Die Ansäuerung der Meere infolge der gestiegenen atmosphärischen Kohlendioxidkonzentrationen wird die Konzentration gelöster Carbonationen senken. Lebende Korallen nutzen gelöstes Carbonat, um die aus Calciumcarbonat bestehenden Riffe aufzubauen. In der Übung analysieren Sie Daten eines kontrollierten Experiments, mit dem die Auswirkungen der Carbonatkonzentration $[\text{CO}_3^{2-}]$ auf die Calciumcarbonatablagerung (die sogenannte Kalzifizierung) untersucht wurden.

Durchführung des Experiments Das Aquarium „Biosphäre 2“ im US-Bundesstaat Arizona enthält ein großes Korallenriffsystem, ähnlich den Systemen in freier Natur. Über mehrere Jahre hinweg hat man die Kalzifizierungsgeschwindigkeit durch die Rifforganismen in Abhängigkeit von $[\text{CO}_3^{2-}]$ gemessen.

Experimentelle Daten Die schwarzen Datenpunkte des Graphen bilden ein Streudiagramm. Die rote Linie, bekannt als lineare Regressionsgerade, ist die am besten passende Gerade durch die Datenpunkte.



Datenauswertung

- Angesichts eines Graphen mit experimentellen Daten ist der erste Schritt jeweils die Ermittlung der Bedeutung der beiden Achsen. (a) Erklären Sie in Ihren Worten, was die x -Achse (die Abszisse) zeigt, mitsamt der Einheit. (b) Was zeigt die y -Achse (die Ordinate) in welcher Einheit? (c) Welche Variable ist unabhängig (diese Variable wurde experimentell vorgegeben)? (d) Was ist die abhängige Variable, die auf die vorgegebenen experimentellen Bedingungen reagierte und gemessen wurde? Zusätzliche Informationen zur Erstellung von Graphen und ihrer Auswertung finden Sie in *Anhang F*.
- Beschreiben Sie in eigenen Worten die im Graphen dargestellte Beziehung von Kalzifizierungsrate und Carbonatkonzentration.
- (a) Wie groß ist die ungefähre Geschwindigkeit der Kalzifizierung bei einer Carbonatkonzentration von $270 \mu\text{mol/kg}$? Wie viele Tage würde ein Quadratmeter Riff benötigen, um 30 mmol Calciumcarbonat (CaCO_3) anzuhäufen? (b) Welche entsprechenden Werte ergeben sich für $250 \mu\text{mol/kg}$? (c) Wie ändert sich die Kalzifizierungsrate bei abnehmender Carbonationenkonzentration? Wie beeinflusst dies die Wachstumszeit der Korallen?
- (a) Verwenden Sie die Gleichungen aus *Abbildung 3.12* und erläutern Sie, welcher Schritt des dort dargestellten Prozesses im vorliegenden Experiment gemessen wurde. (b) Stehen die experimentellen Befunde in Einklang mit der Annahme, dass die atmosphärische CO_2 -Konzentration das Korallenriffwachstum verlangsamt? Warum oder warum nicht?

Daten aus: C. Langdon et al., Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef, *Global Biogeochemical Cycles* 14:639–654 (2000).

► Wiederholungsfragen 3.3

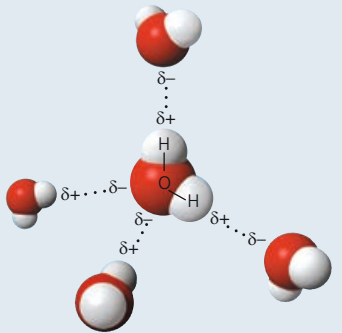
1. Im Vergleich zu einer basischen Lösung mit pH 9 enthält das gleiche Volumen einer sauren Lösung mit pH 4 ___-mal so viele Wasserstoffionen (H^+).
 2. Ist der pH-Wert einer 0,01 mol/l HCl-Lösung der gleiche wie der einer 0,001 mol/l-Lösung? Begründen Sie Ihre Antwort.
 3. Essigsäure (CH_3COOH) kann zusammen mit einem ihrer Salze als Puffer eingesetzt werden (Acetatpuffer). Wieso? Schreiben Sie die Dissoziationsreaktion auf und benennen Sie Säure, Base, H^+ -Akzeptor und H^+ -Donor. Wie würden Sie hinsichtlich ihres pK-Wertes die Trichloroessigsäure (TCA, CCl_3COOH) einschätzen (siehe Abschnitt 2.3)?
 4. **WAS WÄRE, WENN?** Was würde mit einer Essigsäurelösung geschehen, wenn Sie eine starke Base wie NaOH hinzufügten? Verwenden Sie die Reaktion aus der Antwort auf Frage 3, um das Ergebnis zu erklären.
- Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.*

ZUSAMMENFASSUNG KAPITEL 3

Abschnitt 3.1

Wasserstoffbrückenbindungen werden durch polare kovalente Bindungen im Wassermolekül ermöglicht

- Wasser ist ein **polares Molekül**. Wasserstoffbrückenbindungen bilden sich aus, wenn sich das negativ polarisierte Sauerstoffatom eines Wassermoleküls und das positiv polarisierte Wasserstoffatom eines anderen Wassermoleküls gegenseitig anziehen. Die ungewöhnlichen Eigenschaften des Wassers beruhen auf seinen Wasserstoffbrückenbindungen und damit letztlich auf den unterschiedlichen Strukturen von Wasserstoff- und Sauerstoffatomen.



ZEICHENÜBUNG Markieren Sie in der Abbildung mit den fünf Wassermolekülen eine Wasserstoffbrückenbindung und eine polare kovalente Bindung. Ist die Wasserstoffbrückenbindung kovalent? Erklären Sie.

Abschnitt 3.2

Vier spezielle Eigenschaften des Wassers schaffen Bedingungen für das Leben auf der Erde

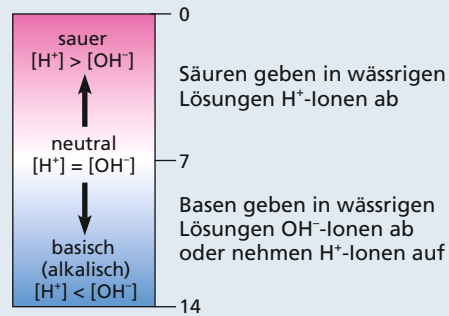
- **Kohäsion.** Wasserstoffbrückenbindungen halten Wassermoleküle dicht zusammen, und diese Kohäsion hilft beim Aufwärtstransport von Wasser in den mikroskopischen Gefäßen von Pflanzen. Wasserstoffbrückenbindungen sind auch für die **Oberflächenspannung** des Wassers verantwortlich.
- **Temperatenausgleich.** Wasser hat eine hohe **spezifische Wärmekapazität**. Beim Lösen von Wasserstoffbrückenbindungen wird Wärme absorbiert, sie wird freigesetzt, wenn Wasserstoffbrücken sich ausbilden. Dies hilft, die Temperatur innerhalb lebensverträglicher Grenzen relativ stabil zu halten. Die **Verdunstungskälte** beruht auf der hohen **Verdampfungswärme** des Wassers. Der Verlust der Wassermoleküle mit dem höchsten Energiegehalt an der Oberfläche führt zur Abkühlung des Körpers.
- **Isolation von Wasserkörpern durch schwimmendes Eis.** Eis schwimmt, weil es weniger dicht als flüssiges Wasser ist. Dies ermöglicht die Existenz von Leben unterhalb der zugefrorenen Oberflächen von Seen und Polarregionen.
- **Wasser als Lösungsmittel.** Wasser ist ein ungewöhnlich vielseitiges Lösungsmittel, weil seine polaren Moleküle elektrisch geladene und andere polare Teilchen, die Wasserstoffbrücken bilden können, anziehen. **Hydrophile** Substanzen haben eine Affinität für Wasser, **hydrophobe** nicht.
- **Konzentration.** Die Konzentration einer Lösung entspricht der Anzahl gelöster Teilchen pro Volumeneinheit. Die **Molarität** gibt die Anzahl der Mole eines Stoffes in einem Liter Lösung an und ist daher ein Konzentrationsmaß. Ein Mol ist die durch eine bestimmte Teilchenzahl definierte Stoffmenge. Die Masse eines Mols einer Substanz in Gramm entspricht ihrer **Atom- oder Molekülmasse** in Atommasseeinheiten (Dalton). Ein Mol einer Substanz enthält immer $6,022 \times 10^{23}$ Teilchen. Diese Zahl heißt **Avogadro'sche Zahl**. Die Konzentrationen von Lösungen mit Gemischen verschiedener gelöster Stoffe werden in Gewichts- oder Volumenprozent (% (w/v) oder % (v/v)) angegeben oder in g/l bzw. mg/ml.
- **Die speziellen Eigenschaften des Wassers** sind Voraussetzung für das Leben auf der Erde und vielleicht auch auf anderen Planeten.

? Beschreiben Sie, wie sich unterschiedliche Stoffarten in Wasser lösen. Erklären Sie, was eine Lösung ist.

Abschnitt 3.3

Lebende Organismen sind auf bestimmte Säure/Base-Bedingungen angewiesen

- Ein Wassermolekül kann unter Bildung eines Hydroniumions (H_3O^+ , genauer H_9O_4^+ , meist vereinfacht zu H^+) ein H^+ -Ion (Proton) auf ein anderes Wassermolekül übertragen. Es wird dabei zum Hydroxidion (OH^-).
- Säuren, Basen, pH.** Die Konzentration der H^+ -Ionen wässriger Lösungen wird durch den **pH-Wert** angegeben. Es gilt die Definition $\text{pH} = -\log_{10}[\text{H}^+]$. Säuren sind Wasserstoffionendonoren, Basen sind Wasserstoffionenakzeptoren (Säure/Base-Definition nach Brønsted). Säurelösungen haben pH-Werte kleiner als 7, Basen größer als 7. Neutrale Lösungen haben einen pH-Wert von genau 7. In biologischen Flüssigkeiten enthaltene **Puffer** mildern pH-Änderungen ab. Sie bestehen aus einer schwachen Säure und ihrer konjugierten Base, die reversibel Wasserstoffionen abdissoziieren oder binden können. Puffer entfalten ihre optimale Wirkung bei einem für den jeweiligen Puffer charakteristischen pH-Wert, dem **pK**, der aus der **Henderson-Hasselbalch-Gleichung** folgt, einer Alternativformulierung des Massenwirkungsgesetzes für Säuren in logarithmischer Form.



- Gefährdungen der Wasserqualität auf der Erde.** Die Verbrennung fossiler Brennstoffe führt zur Emission von Oxiden, von denen einige zur Bildung saurer Niederschläge beitragen. Hauptprodukt ist das Treibhausgas CO_2 . Ein Teil des Kohlendioxids löst sich in den Meeren. Dort vermindert es den pH-Wert und beeinflusst die Kalzifizierungsrate, die für viele Meeresbewohner lebenswichtig ist.
- ?** Erklären Sie, was mit der Konzentration von Wasserstoffionen in einer wässrigen Lösung geschieht, wenn Sie durch Zugabe einer Base die Konzentration von OH^- auf 10^{-3} mol/l erhöhen. Welchen pH-Wert hat die Lösung dann?

ÜBUNGS-AUFGABEN



Das MyLab | Biologie™ bietet zusätzliche Videos, Animationen, Kontrollfragen und Übungen zum Selbststudium.

Ebene 1: Wissen und Verständnis

- Was ist hydrophob?
 - Papier
 - Tafelsalz
 - Wachs
 - Zucker
- Ein Mol Zucker und ein Mol Vitamin C sind auf jeden Fall identisch bezüglich
 - ihrer Masse
 - ihres Volumens
 - der Zahl ihrer Atome
 - der Zahl ihrer Moleküle
- Der pH-Wert eines Sees beträgt 4. Wie hoch ist die Wasserstoffionenkonzentration im See? ($M = \text{mol/l}$)
 - $4,0 M$
 - $10^{-10} M$
 - $10^{-4} M$
 - $10^4 M$

- Wie groß ist die Hydroxidionenkonzentration in dem See aus Frage 3?
 - $10^{-10} M$
 - $10^{-4} M$
 - $10^{-7} M$
 - $10,0 M$

Ebene 2: Anwendung und Auswertung

- Ein Stück Pizza enthält 2093 kJ (500 kcal) verwertbare Energie. Wie groß wäre der ungefähre Temperaturanstieg, falls wir die gesamte Energiemenge durch Verbrennen der Pizza nutzbar machen und zum Erwärmen von 50 l Wasser verwenden könnten? (*Hinweis:* Ein Liter kaltes Wasser wiegt 1 kg.)
 - 50°C
 - 5°C
 - 100°C
 - 10°C
- ZEICHENÜBUNG** Zeichnen Sie die Wasserhüllen um ein Kalium- bzw. Chloridion, die sich bilden, wenn Kaliumchlorid (KCl) in Wasser gelöst wird. Geben Sie positive, negative und Partialladungen an.

Ebene 3: Neues Wissen aufbauen und bewerten

- 7.** In landwirtschaftlich genutzten Gebieten hat die Wettervorhersage für die Bauern große Bedeutung. Vor Nachtfrösten besprühen sie ihre Feldfrüchte mit Wasser, um die Pflanzen zu schützen. Welche Eigenschaften des Wassers sind für die Wirksamkeit dieser Methode verantwortlich? Gehen Sie insbesondere auf die Rolle von Wasserstoffbrückenbindungen ein.
- 8. Zusammenhänge erkennen** Was haben Klimawandel und Meeresansäuerung gemeinsam (siehe die *Abschnitte 1.1* und *3.2*)?
- 9. Verbindung zur Evolution** Im vorliegenden Kapitel wurde erklärt, warum die Eigenschaften des Wassers optimale Voraussetzungen für das Entstehen von Leben bieten. Bis vor Kurzem wurden weitere physikalische Rahmenbedingungen als wesentlich dafür angesehen, beispielsweise gemäßigte Temperaturbereiche, pH-Wert, Atmosphärendruck, Salzgehalt und geringe Konzentrationen giftiger Chemikalien. Diese Sicht hat sich mit der Entdeckung sogenannter Extremophiler geändert. Man hat Organismen in heißen, sauren Schwefelquellen, in der Nähe von hydrothermalen Spalten am Meeresgrund und in Böden mit hohem Gehalt an giftigen Metallen gefunden. Warum könnten Astrobiologen an der Untersuchung von Extremophilen interessiert sein? Was bedeutet die Existenz von Leben unter derart extremen Bedingungen für die Wahrscheinlichkeit von Leben auf anderen Planeten?
- 10. Wissenschaftliche Fragestellung** Entwerfen Sie ein wissenschaftliches Experiment zur Überprüfung der Hypothese, dass saurer Regen das Wachstum der Wasserpest (*Elodea* sp.; siehe *Abbildung 2.17*) hemmt.

11. Skizzieren Sie ein Thema: Organisation Eine plötzliche pH-Änderung kann für eine Zelle lebensbedrohlich sein. Beschreiben Sie in einem kurzen Aufsatz (in 100–150 Worten), wie Zellen pH-Änderungen widerstehen.

12. NUTZEN SIE IHR WISSEN Wie trinken Katzen? Hunde bilden mit ihrer Zunge eine Art Löffel und schöpfen so Wasser. Hochgeschwindigkeitsvideos zeigen, dass Katzen eine ganz andere Technik zum Trinken von Wasser oder Milch benutzen. Viermal pro Sekunde taucht die Katze ihre Zungenspitze ins Wasser und zieht so eine Wassersäule ins Maul (siehe Foto), das sich schließt, bevor die Schwerkraft das Wasser wieder fallen lässt. Beschreiben Sie, welche Eigenschaften des Wassers es den Katzen erlauben, so zu trinken. Beziehen Sie die molekulare Struktur des Wassers in Ihre Betrachtung ein.



Zu den Lösungen (Anhang A) gelangen Sie über den QR Code und über das [MyLab | Biologie](#). Im MyLab Biologie finden Sie zudem weitere Übungen und vertiefende Materialien.

Kohlenstoff: Die Grundlage der molekularen Vielfalt des Lebens

4

4.1	Organische Chemie ist das Studium der Kohlenstoffverbindungen	82
4.2	Kohlenstoffatome können an vier andere Atome binden und so unterschiedlichste Moleküle bilden	85
4.3	Wenige funktionelle Gruppen entscheiden über die biologische Funktion	89

ABSCHNITTE

Im MyLab | Biologie finden Sie:

- Videos mit unterschiedlichen Schwerpunkten zu den Inhalten des Kapitels
- Digitale Lernkarten und ein umfangreiches Glossar zum Nachschlagen und Wiederholen von Definitionen
- Digitale Übungsaufgaben in Form von Kapiteltests zur eigenen Lernkontrolle

ELEARNING

▼ Abbildung 4.1: Welche Eigenschaften machen Kohlenstoff zur Grundlage alles Lebendigen?

Kohlenstoffatome können vier weitere Atome oder Atomgruppen binden – dies ermöglicht eine enorme molekulare Vielfalt.



Kohlenstoff: Die Grundlage des Lebendigen

Lebende Organismen wie die Pflanzen und der afrikanische Löwe (► *Abbildung 4.1*) bestehen größtenteils aus Kohlenstoffverbindungen (und Wasser, wie im vorigen Kapitel erklärt). Kohlenstoff gelangt durch Pflanzen und andere photosynthetisch aktive Organismen in die Biosphäre. Pflanzen nutzen die Sonnenenergie, um atmosphärisches Kohlendioxid in Biomoleküle umzuwandeln (siehe *Kapitel 10*), die ihrerseits als Nahrungsquelle für Pflanzenfresser dienen.

Von allen chemischen Elementen ist der Kohlenstoff unübertroffen in seiner Fähigkeit, große, komplexe und vielgestaltige Moleküle zu bilden. Die Vielfalt der Lebensformen, die sich auf der Erde entwickelt haben, wird durch diese molekulare Vielseitigkeit erst ermöglicht. DNA, Proteine, Kohlenhydrate und andere Verbindungsklassen, die typisch für die belebte Welt sind, bestehen im Wesentlichen aus Kohlenstoffatomen, die untereinander und mit anderen Atomsorten verbunden sind. Wasserstoff (H), Sauerstoff (O), Stickstoff (N), Schwefel (S) und Phosphor (P) sind andere häufig in biochemischen Verbindungen anzutreffende Elemente, doch nur der Kohlenstoff (C) garantiert die enorme Vielfalt an Biomolekülen.

Proteine und andere Makromoleküle werden in *Kapitel 5* näher behandelt. Hier wollen wir zunächst die Eigenschaften kleinerer, niedermolekularer Verbindungen betrachten, und so ihre molekulare Architektur verdeutlichen. Das wird zeigen, warum Kohlenstoff so wichtig für Lebewesen ist. Die Organisation von Materie bringt neue und zusätzliche Eigenschaften hervor, die die einzelnen Bestandteile so nicht haben und die erst in ihrer Gesamtheit „Leben“ ermöglichen.

Organische Chemie ist das Studium der Kohlenstoffverbindungen 4.1

Aus historischen Gründen werden kohlenstoffhaltige Verbindungen bis auf wenige Ausnahmen als „organisch“ bezeichnet und der Zweig der Chemie, der sich damit befasst, als **organische Chemie**. Im frühen 19. Jahrhundert hatten Chemiker gelernt, zahlreiche einfache Verbindungen unter geeigneten Bedingungen im Labor aus den Elementen oder anderen Ausgangsstoffen herzustellen. Die Synthese komplexer Verbindungen, wie man sie aus Lebewesen isolieren konnte, erschien jedoch unmöglich, da man annahm, es gäbe eine spezielle, das Lebendige hervorbringende Kraft (die *vis vitalis*). Der „Vitalismus“ ordnete Lebewesen in eine eigene Kategorie außerhalb der Gesetze von Chemie und Physik ein.

Diese Überzeugung erwies sich jedoch als falsch, als organische Verbindungen ohne Zuhilfenahme lebender Organismen im Labor aus „anorganischen“ Ver-

bindungen synthetisiert wurden. 1828 versuchte der deutsche Chemiker Friedrich Wöhler durch Mischen von Lösungen mit Ammonium- und Cyanationen (NH_4^+ und OCN^-) das anorganische Salz Ammoniumcyanat (NH_4OCN) herzustellen. Wöhler war überrascht, stattdessen Harnstoff (engl. *urea*, NH_2CONH_2) zu finden, eine organische Verbindung, die sich im Urin und als Zusatz in vielen rückfeuchtenden Hautcremes findet: „Ich muss Ihnen mitteilen, dass es mir gelungen ist, Harnstoff herzustellen, ohne dass ich dazu der Niere eines Tieres bedürft hätte.“

In den folgenden Jahrzehnten wurden zunehmend komplexere organische Moleküle im Labor hergestellt. Damit setzte sich die Erkenntnis durch, dass die Gesetze der Chemie und Physik auch für lebende Organismen gelten. Die organische Chemie wurde daraufhin zum Studium von Kohlenstoffverbindungen, unabhängig von ihrer Herkunft. Organische Verbindungen reichen von sehr einfachen Molekülen, wie dem Gas Methan (CH_4), bis hin zu riesigen Proteinmolekülen mit Tausenden von Atomen.

4.1.1 Organische Moleküle und die Entstehung des Lebens auf der Erde

EVOLUTION 1953 schlug Stanley Miller, Student im Labor von Harold Urey an der Universität von Chicago, die Brücke zwischen organischer Chemie und molekularer Evolution, als er die abiotische Synthese organischer Verbindungen aus einfachsten anorganischen Vorstufen untersuchte. Der experimentelle Ansatz (► *Abbildung 4.2*) sollte klären, ob komplexe organische Moleküle unter den mutmaßlichen Bedingungen der jungen, unbelebten Erde spontan entstehen könnten. In der **Wissenschaftlichen Übung** arbeiten Sie mit Daten aus einem ähnlichen Experiment. Millers Daten stützen die Idee, dass die abiotische Synthese organischer Verbindungen, womöglich in der Nähe von Vulkanen, ein frühes Ereignis bei der Entstehung des Lebens auf der Erde gewesen sein könnte (siehe *Abbildung 25.2*).

Die prozentualen Anteile der wichtigsten Elemente lebender Organismen (C, H, O, N, S und P) unterscheiden sich kaum zwischen verschiedenen Organismen, was einen gemeinsamen evolutionären Ursprung nahelegt. Aufgrund der chemischen Vielseitigkeit vor allem des Kohlenstoffs, der vier Bindungen ausbilden kann, ergibt diese begrenzte Auswahl an atomaren Bausteinen durch Kombination in verschiedenen Mengenverhältnissen eine unerschöpfliche Vielfalt organischer Moleküle. Unterschiedliche Arten von Lebewesen, aber auch die verschiedenen Individuen einer Art, unterscheiden sich hinsichtlich der Variationen in den organischen Molekültypen, aus denen sie bestehen. In dieser Hinsicht geht die biologische Diversität lebender Organismen auf der Erde, ebenso wie die ihrer Überbleibsel in Form von Fossilien, auf die einzigartige chemische Vielfalt des Elements Kohlenstoff zurück.

► Abbildung 4.2: Aus der Forschung

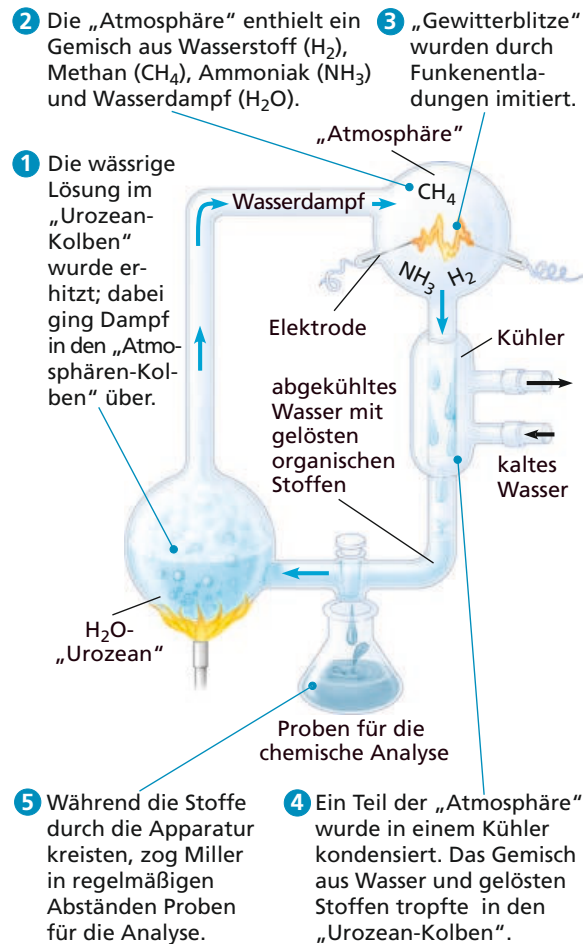
Können sich organische Moleküle unter Bedingungen bilden, die vermutlich denen auf der frühen Erde ähneln?

Experiment Im Jahr 1953 baute der Doktorand Stanley Miller eine geschlossene Apparatur auf, um Bedingungen zu simulieren, von denen angenommen wurde, dass sie jenen auf der frühen Erde gleichen. Ein Reaktionskolben mit Wasser sollte den Urozean (die „Ursuppe“) nachahmen. Das Wasser wurde kontinuierlich erhitzt, so dass ein Teil verdampfte und in einen zweiten, höher gelegenen Kolben gelangte, der die aus einem Gasgemisch bestehende „Uratmosphäre“ enthielt. In dieser synthetischen Atmosphäre wurden durch elektrische Entladungen Funken erzeugt, die die Blitze von Gewittern simulieren sollten.

Ergebnis Miller identifizierte eine Reihe von organischen Molekülen, von denen die komplexeren durchaus in Organismen vorkommen: Neben einfachen Verbindungen wie Formaldehyd (HCHO) und Blausäure (HCN) waren das komplexere Moleküle wie Aminosäuren und langkettige Kohlenwasserstoffe.

Schlussfolgerung Organische Verbindungen könnten auf der jungen Erde abiotisch, als erster Schritt in der Entstehung von Leben, entstanden sein und sich dann angereichert haben. Ungeachtet anderer Hinweise, nach denen die frühe Erdatmosphäre anders zusammengesetzt war, als die von Miller benutzte, bildeten sich unter entsprechend angepassten Randbedingungen organische Moleküle. Wir werden auf diese Hypothese in *Abschnitt 25.1* zurückkommen.

Allerdings ist zu berücksichtigen, dass das Miller-Experiment zwar einige Bedingungen für die Entstehung lebender Organismen auf der Erde aufzeigt, aber die Synthese organischer Komponenten in vermutlich hoher Verdünnung und ohne weitere Energiezufuhr kaum zur Synthese hochmolekularer Polymere wie Nucleinsäuren, Kohlenhydraten und Proteinen geführt hätte. Der energetische Aspekt wird in *Kapitel 6* behandelt.



Quelle: S. L. Miller, A production of amino acids under possible primitive Earth conditions, *Science* 117:528–529 (1953).

WAS WÄRE, WENN? Wie könnten sich die relativen Mengen der Produkte HCN und HCHO unterscheiden haben, wenn Miller die Ammoniakkonzentration in seinem Ansatz erhöht hätte?

► Wissenschaftliche Übung

Das Arbeiten mit Molzahlen und molaren Verhältnissen

Könnten sich die ersten Biomoleküle auf der jungen Erde in der Nähe von Vulkanen gebildet haben? 2007 entdeckte Jeffrey Bada, ein ehemaliger Student von Stanley Miller, einige Proben aus einem Experiment von Miller, das 1958 durchgeführt, aber nie analysiert worden war. In diesen Ansätzen war unter anderem Schwefelwasserstoff (H_2S) verwendet worden, ein Gas, das aus Vulkanen freigesetzt wird. Es sollte Bedingungen simulieren, wie sie in Vulkannähe herrschen. 2011 veröffentlichten Bada und seine Kollegen die Ergebnisse der Analysen dieser „vergessenen“ Proben. In der Übung führen Sie Berechnungen mit den molaren Verhältnissen von Reaktanden und Produkten des H_2S -Experiments durch.

Durchführung des Experiments Laut seinem Laborbuch benutzte Miller dieselbe Apparatur wie in seinem Originalexperiment (siehe *Abbildung 4.2*). Das Gasgemisch enthielt Methan (CH_4), Kohlendioxid (CO_2), Schwefelwasserstoff (H_2S) und Ammoniak (NH_3). Nach drei Tagen simulierter vulkanischer Aktivität wurden Kondensatproben entnommen, grob gereinigt und in sterile Probenröhrchen eingeschmolzen. 2011 benutzte das Forschungsteam von Bada moderne analytische Methoden, um die Inhalte dieser Röhrchen auf die Anwesenheit von Aminosäuren zu untersuchen. Aminosäuren sind die Grundbausteine von Proteinen.

Experimentelle Daten Die Tabelle zeigt vier der 23 Aminosäuren, die in den Proben des 1958er H_2S -Experiments von Miller nachgewiesen wurden.

Produkt	Summenformel	molares Verhältnis (bezogen auf Glycin)
Glycin	$\text{C}_2\text{H}_5\text{NO}_2$	1,0
Serin	$\text{C}_3\text{H}_7\text{NO}_3$	3×10^{-2}
Methionin	$\text{C}_5\text{H}_{11}\text{NO}_2\text{S}$	$1,8 \times 10^{-3}$
Alanin	$\text{C}_3\text{H}_7\text{NO}_2$	1,1

Datenauswertung

1. Wir wissen bereits (siehe die *Abschnitte 2.1, 2.2.1, 2.4* und *3.2.4*): Ein Mol ist die Menge einer Substanz in Gramm, die zahlenmäßig ihrer Molekül- oder Atommasse entspricht. Ein Mol enthält $6,022 \times 10^{23}$ Moleküle oder Atome (Avogadro'sche Zahl). Die Datentabelle

zeigt die molaren Verhältnisse einiger Produkte des Miller'schen H_2S -Experiments. Molare Verhältnisse beziehen jeden dimensionslosen Wert auf den Standard des betreffenden Experiments, hier die Molzahl der Aminosäure Glycin. Beispielsweise entsprechen jedem Mol Glycin 3×10^{-2} Mol Serin. (a) Geben Sie das molare Verhältnis von Methionin zu Glycin an und erklären Sie, was das bedeutet. (b) Wie viele Glycinmoleküle sind in einem Mol Glycin enthalten? (c) Wie viele Methioninmoleküle sind, bezogen auf ein Mol Glycin in der Probe, vorhanden? Beachten Sie die Rechenregeln für Potenzen: Multiplikation durch Addition der Exponenten, Division durch Subtraktion der Exponenten.

- 2.** (a) Welche Aminosäure ist in größeren Mengen vorhanden als Glycin? (b) Wievielmehr Moleküle dieser Aminosäure sind im Vergleich zur Zahl der Moleküle in einem Mol Glycin vorhanden?
- 3.** Die Synthese von Produkten wird durch die Menge an Reaktanden begrenzt. (a) Wenn je ein Mol CH_4 , NH_3 , H_2S und CO_2 in ein Gefäß mit einem Liter Wasser (entsprechend 55,55 Mol Wasser – wieso?) gegeben würde, wie viele Mol Wasserstoff, Kohlenstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel wären dann in dem Gefäß? (b) In Anbetracht der Summenformeln in der Tabelle, wie viele Mol jedes Elements würden für ein Mol Glycin benötigt? (c) Was wäre die maximale Anzahl an Molen Glycin, die in dem Gefäß entstehen könnten? Nehmen Sie an, dass aus den genannten Stoffen nur Glycin entsteht und begründen Sie Ihre Antwort. (d) Wenn Serin oder Methionin jeweils getrennt synthetisiert würden, welches Element oder welche Elemente würden jeweils als Erstes aufgebraucht sein? Wie viel Produkt würde jeweils entstehen?
- 4.** Das früher publizierte Experiment von Miller enthielt kein H_2S unter den Reaktanden (siehe *Abbildung 4.2*). Welche in der Tabelle aufgeführte Aminosäure kann nur in Gegenwart von H_2S synthetisiert werden?

Daten aus: E. T. Parker et al., Primordial synthesis of amines and amino acids in a 1958 Miller H_2S -rich spark discharge experiment, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108:5526–5531 (2011). www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1019191108.

► Wiederholungsfragen 4.1

1. Warum war Wöhler über seine Harnstoffsynthese erstaunt?
2. **WAS WÄRE, WENN?** Als Miller das in *Abbildung 4.2* beschriebene Experiment ohne elektrische Entladungen durchführte, fand er keine organischen Reaktionsprodukte. Wie könnte man dieses Ergebnis erklären?

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Kohlenstoffatome können an vier andere Atome binden und so unterschiedlichste Moleküle bilden

4.2

Die Konfiguration ihrer Elektronen verleiht Atomen ihre chemischen Charakteristika, da sie allein die Art und Anzahl der Bindungen festlegt, die ein Atom mit anderen Atomen eingehen kann. Relevant sind dabei nur die Valenzelektronen in der äußersten Elektronenschale.

4.2.1 Das Entstehen von Kohlenstoffverbindungen

Kohlenstoffatome enthalten sechs Elektronen, zwei in der ersten Elektronenschale und die restlichen vier in

der zweiten. Mit vier Valenzelektronen in einer Schale, die mit acht Elektronen komplett gefüllt und damit am stabilsten wäre, könnte ein Kohlenstoffatom entweder vier Elektronen abgeben oder vier aufnehmen. Dadurch würde zwar eine vollständig gefüllte äußere Schale entstehen, aber auch eine ausgeprägte Ionisierung von +4 oder -4. Stattdessen komplettiert ein Kohlenstoffatom seine Valenzschale, indem es die vorhandenen vier Elektronen mit anderen Atomen teilt, so dass vier kovalente Bindungen mit insgesamt acht Elektronen entstehen. Jedes Paar gemeinsam genutzter Elektronen steht somit für eine kovalente Bindung (siehe *Abbildung 2.10d*). Auch Doppel- oder sogar Dreifachbindungen sind möglich. Jedes Kohlenstoffatom kann als Verzweigungspunkt dienen, von dem bis zu vier Seitenzweige abgehen können. Diese *Vierbindigkeit* ist eine Facette der Vielseitigkeit des Kohlenstoffs und ermöglicht die Bildung großer Moleküle mit komplexer Struktur.

Wenn ein Kohlenstoffatom vier kovalente Einfachbindungen eingeht, weisen die vier gleichartigen Hybridorbitale in die Ecken eines gedachten Tetraeders (siehe *Abschnitt 2.3.4* und *Abbildung 2.15a*). Die Bindungswinkel in ideal tetraedrischen Molekülen wie Methan (CH_4) betragen $109,5^\circ$ (Tetraederwinkel, siehe *Abbildung 4.3a*). Bei sehr unterschiedlichen Größen der Bindungspartner kann es zu leichten Abweichungen durch sterische Hinderung kommen. Das Ethanmolekül (C_2H_6) hat die Gestalt zweier, an ihren Spitzen überlappender Tetraeder (*Abbildung 4.3b*). In Molekülen mit noch mehr Kohlenstoffatomen ist jede Gruppe mit einem vierbindigen C-Atom ebenfalls tetraedrisch koordiniert.

Kohlenstoffatome, die Doppelbindungen eingehen, sind nicht mehr tetraedrisch koordiniert, sondern planar. Die direkt an diese C-Atome gebundenen

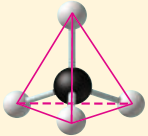

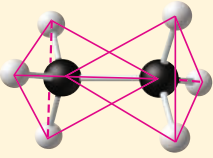

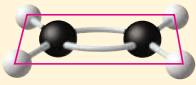

Name und Kommentar	Summenformel	Strukturformel	Kugel-Stab-Modell	Kalottenmodell
(a) Methan. Wenn ein Kohlenstoffatom vier Einfachbindungen zu anderen Atomen ausbildet, hat das Molekül eine tetraedrische Form.	CH_4	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{H} \end{array}$		
(b) Ethan. Ein Molekül kann mehr als eine tetraedrische Gruppe einfach gebundener Atome enthalten. (Ethan besteht aus zwei solchen Gruppen.)	C_2H_6	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \\ \quad \\ \text{H}-\text{C}-\text{C}-\text{H} \\ \quad \\ \text{H} \quad \text{H} \end{array}$		
(c) Ethen (= Ethylen). Wenn zwei Kohlenstoffatome durch eine Doppelbindung miteinander verbunden sind, liegen alle mit diesen C-Atomen direkt verbundenen Atome in einer Ebene und das Molekül ist planar.	C_2H_4	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \quad \text{H} \\ \quad \backslash \quad / \\ \quad \text{C} = \text{C} \\ \quad / \quad \backslash \\ \text{H} \quad \quad \text{H} \end{array}$		

Abbildung 4.3: Die Struktur von drei einfachen organischen Molekülen.

Atome liegen alle in derselben Ebene. Ethen (C_2H_4) ist ein Beispiel für solch ein flaches Molekül (► *Abbildung 4.3c*). C-Atome mit *Mehrfachbindungen* bilden keine Hybridorbitale aus einem s- und drei p-Orbitalen (wie bei der tetraedrischen sp^3 -Hybridisierung), sondern in **Doppelbindungen** sind die beteiligten C-Atome sp^2 -hybridisiert (= ein s- und zwei p-Orbitale), **Dreifachbindungen** erfordern eine sp -Hybridisierung (ein s- und ein p-Orbital), die lineare Moleküle ergibt. Das liegt daran, dass die Hybridorbitale (genau wie die sp^3 -Hybride) maximale Winkelabstände einnehmen, aber bei drei sp^2 -Hybridorbitalen ergibt das eine planare, y-förmige, bei den beiden sp -Hybridorbitalen eine lineare Struktur. Die nicht hybridisierten p-Orbitale bilden bei sp^2 -hybridisierten C-Atomen annähernd zylindrische Molekülorbitale ober- und unterhalb der Bindungsachse der Hybridorbitale aus, bei sp -hybridisierten C-Atomen zusätzlich vor und hinter der Bindungsachse.

Damit wird die freie Drehbarkeit um die C-C-Einfachbindung aufgehoben. Das hat Folgen für die dreidimensionale Gestalt von Molekülen mit unterschiedlichen Bindungspartnern (**Substituenten**), da jetzt zusätzliche Molekülvarianten mit identischen Summenformeln, aber unterschiedlichen Raumstrukturen entstehen. Man nennt diese Erscheinung **Isomerie**, wir werden darauf im übernächsten Abschnitt noch zurückkommen. Zwar ist es bequem, alle Moleküle mit Strukturformeln in nur einer Ebene, der Zeichenebene, darzustellen. Vergessen Sie jedoch nie, dass ein Molekül ein räumliches Gebilde ist und seine Form meist entscheidend für seine Funktion ist. ► *Abbildung 4.4* zeigt schematisch die elektronischen Konfigurationen des Kohlenstoffs und seiner häufigsten Bindungspartner Sauerstoff, Wasserstoff und Stickstoff. Diese vier Elemente bilden die atomaren Hauptbestandteile organischer Moleküle.

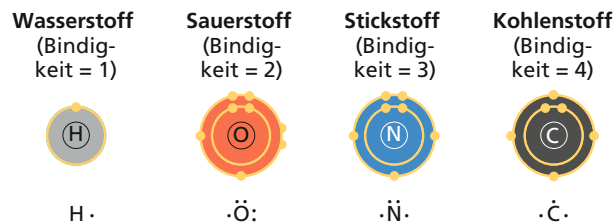


Abbildung 4.4: Elektronische Konfigurationen der hauptsächlich in organisch-chemischen Verbindungen vorkommenden Elemente. Die Valenz oder Bindigkeit gibt an, wie viele kovalente Bindungen ein Atom ausbildet oder theoretisch ausbilden kann. Sie entspricht im Regelfall der Anzahl von Elektronen, die notwendig sind, um die äußere (Valenz-)Schale zu vervollständigen (siehe *Abbildung 2.7*). Alle Elektronen sind in schematischen Elektronenverteilungsdiagrammen dargestellt (oben). Zusätzlich sind in der Lewis'schen Formelschreibung unten nur die Valenzelektronen aufgeführt. Beachten Sie, dass Kohlenstoff vier Bindungen ausbilden kann.

ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN Zeichnen Sie in Anlehnung an *Abbildung 2.7* die Lewis-Formeln von Natrium, Phosphor, Schwefel und Chlor.

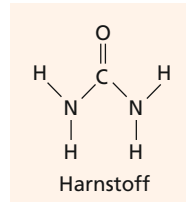
Wie verbinden sich Kohlenstoffatome mit anderen Bindungspartnern als Wasserstoff? Als Beispiele wollen wir die beiden einfach gebauten Verbindungen Kohlendioxid und Harnstoff betrachten.

Im Kohlendioxidmolekül (CO_2) ist ein einzelnes Kohlenstoffatom jeweils durch zwei Doppelbindungen mit zwei Sauerstoffatomen verbunden. Die Strukturformel für CO_2 ist demnach:



Jeder Strich in der Strukturformel stellt ein Elektronenpaar dar. Die beiden Doppelbindungen im CO_2 -Molekül enthalten daher die gleiche Anzahl gemeinsam genutzter Elektronen wie vier Einfachbindungen. Diese Anordnung vervollständigt die Valenzschalen aller Atome des Moleküls. Kohlendioxid ist ein einfaches Molekül ohne Wasserstoff, es wird zu den „anorganischen“ Stoffen gerechnet. Diese Zuordnung ist jedoch insofern ohne Belang, als Kohlendioxid in der belebten Welt eine bedeutende Rolle als Kohlenstoffquelle aller organischen Verbindungen in Organismen spielt (Stichwort Photosynthese, siehe *Abschnitt 2.4* sowie *Kapitel 10*).

Harnstoff, H_2NCONH_2 , ist die von Friedrich Wöhler synthetisierte Verbindung, mit der die organische Chemie ihren Anfang nahm. Wieder hat jedes Atom die erforderliche Anzahl kovalenter Bindungen. Das Kohlenstoffatom geht in diesem Molekül sowohl zwei Einfachbindungen mit den beiden Aminogruppen ($-NH_2$) als auch eine Doppelbindung mit dem Sauerstoff ein.



Kohlendioxid und Harnstoff sind Verbindungen mit nur je einem C-Atom. *Abbildung 4.3* zeigt, dass ein Kohlenstoffatom aber auch kovalente Bindungen mit anderen Kohlenstoffatomen eingehen kann, die dies ihrerseits ebenso können. Kohlenstoffatome können so Moleküle mit praktisch unbegrenzter Variabilität bilden.

4.2.2 Molekulare Vielfalt durch Variation des Kohlenstoffgerüsts

Organische Verbindungen enthalten Gerüste aus Ketten von Kohlenstoffatomen unterschiedlichster Größe. Neben linearen Ketten gibt es auch Verzweigungen oder ringförmige Strukturen (► *Abbildung 4.5*). Weiterhin können die Moleküle Doppelbindungen in unterschiedlicher Anzahl und Stellung enthalten und Atome anderer Elemente können an geeigneten Stellen mit dem Kohlenstoffgerüst verbunden sein. Diese Variabilität ist eine wesentliche Quelle molekularer Diversität und Komplexität und ein Kennzeichen belebter Materie.

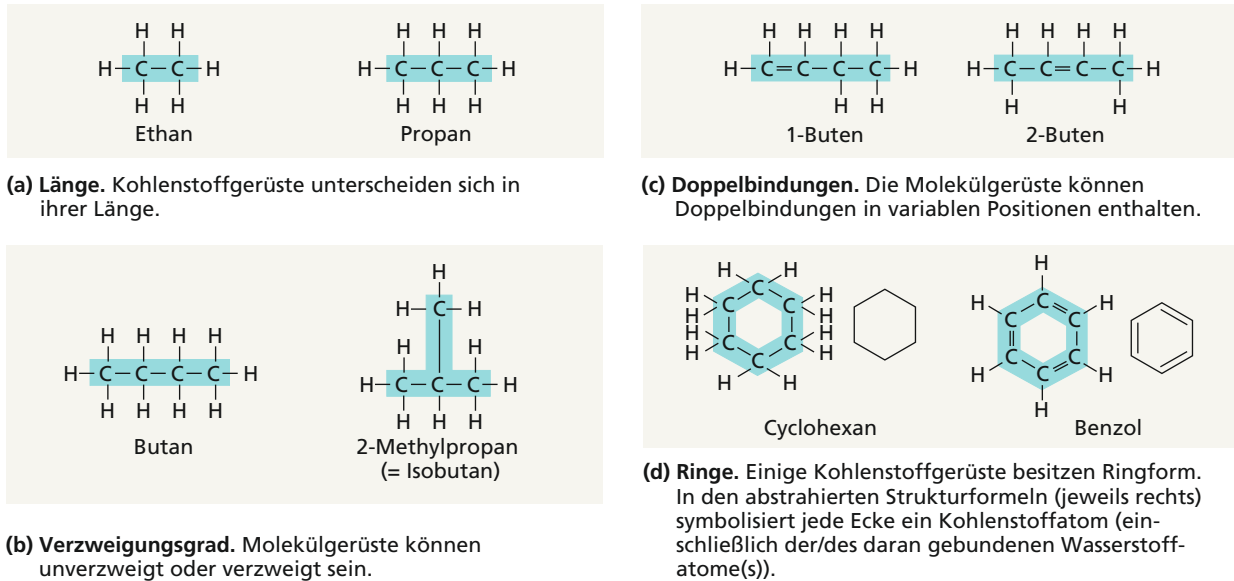


Abbildung 4.5: Vier Formen unterschiedlicher Kohlenstoffskelette.

Kohlenwasserstoffe

Alle in *Abbildung 4.3* und *Abbildung 4.5* gezeigten Moleküle sind Kohlenwasserstoffe, organische Verbindungen die nur aus Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen bestehen. Wasserstoffatome füllen „Lücken“ überall dort, wo Elektronen für kovalente Bindungen verfügbar sind. Kohlenwasserstoffe sind die Hauptbestandteile des Erdöls, eines fossilen Brennstoffs aus den Abbauprodukten von Organismen, die vor vielen Jahrmillionen lebten.

Viele organische Verbindungen in einer Zelle enthalten Bereiche, die sich nur aus Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen zusammensetzen, obwohl reine Kohlenwasserstoffe in Lebewesen vergleichsweise selten sind. So bestehen Fettmoleküle aus langen Kohlenwasserstoffketten, die an einen Nicht-Kohlenwasserstoff-Anteil gebunden sind (► *Abbildung 4.6*).

Weder Erdöl noch Fette lösen sich in Wasser, da beide Stoffgruppen hydrophob sind, weil sie fast nur unpolare Kohlenstoff-Wasserstoffbindungen enthalten. Kohlenwasserstoffe sind reaktionsträge und die Reaktionen, die sie dennoch eingehen, sind mit einem hohen Energieumsatz verbunden. Das Benzin unserer Autos besteht ebenso wie Heizöl und Erdgas aus Kohlenwasserstoffen. Die Kohlenwasserstoffketten der Fette dienen Pflanzen und Tieren als Energiespeicher.

Isomere

Isomere sind Verbindungen mit identischen Summenformeln, aber unterschiedlichen Strukturen und daher unterschiedlichen Eigenschaften. Wir werden drei Formen der Isomerie näher betrachten: Strukturisomere, *cis/trans*-Isomere und Enantiomere als Beispiel für Stereoisomerie (► *Abbildung 4.7*).

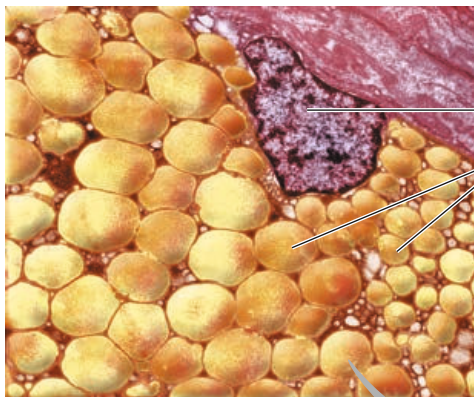
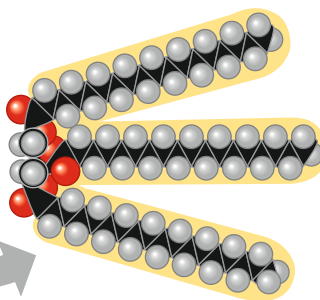


Abbildung 4.6: Kohlenwasserstoffanteile in Fetten. (a) Die Fettzellen von Säugtieren lagern Fettmoleküle (Lipide) als Energiereserve ein. Der auf dieser nachträglich gefärbten Mikroskopaufnahme sichtbare Teil einer Fettzelle enthält viele Fetttröpfchen, jedes mit einer großen Zahl von Lipidmolekülen.

(b) Ein Lipidmolekül besteht aus einem eher hydrophilen Kopfbereich aus Nicht-Kohlenwasserstoffen und drei Fortsätzen aus langen Kohlenwasserstoffketten, die für die Hydrophobie von Fetten verantwortlich sind. Diese Ketten können im Stoffwechsel abgebaut werden, um Energie zu gewinnen (schwarz = Kohlenstoffatome, grau = Wasserstoffatome, rot = Sauerstoffatome).

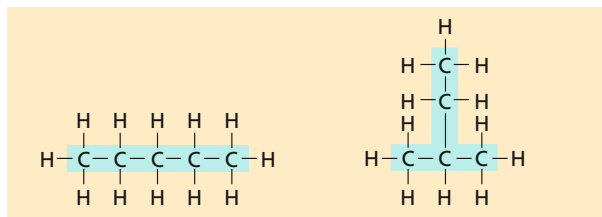


© Pearson Education, Inc.

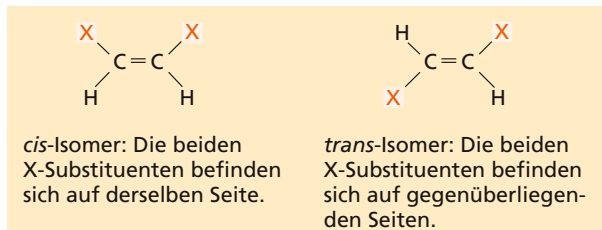
(a) Ausschnitt einer menschlichen Fettzelle

(b) Ein Fettmolekül

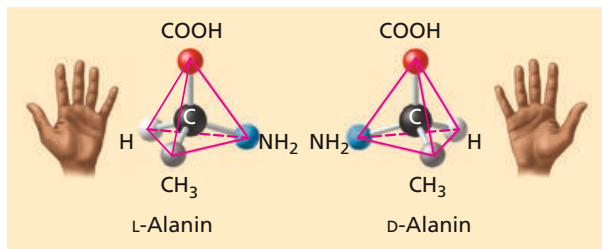
ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN Inwiefern tragen die Fortsätze der Lipidmoleküle zur Hydrophobie bei (siehe *Abschnitt 3.2*)?



- (a) **Strukturisomere** (= Konstitutionsisomere) unterscheiden sich im Muster der kovalenten Bindungen wie hier am Beispiel von zwei Isomeren der Summenformel C_5H_{12} gezeigt. Links sehen Sie n-Pentan, rechts 2-Methylbutan (= Isopentan).



- (b) **Geometrische Isomere** (= *cis/trans*-Isomere) unterscheiden sich in der Anordnung der Substituenten an C=C doppelt gebundenen Kohlenstoffatomen. X symbolisiert ein Atom oder eine Gruppe von Atomen.



- (c) **Enantiomere** (= Spiegelbildisomere) unterscheiden sich in der räumlichen Anordnung an einem asymmetrisch (vierfach unterschiedlich) substituierten („chiralen“) Kohlenstoffatom. Dies führt zu Molekülpaaren, die Spiegelbilder des jeweils anderen sind und sich zueinander verhalten wie die linke zur rechten Hand. Die beiden Isomere werden als D- und als L-Isomere bezeichnet, da sie polarisiertes Licht in unterschiedliche Richtungen drehen (D: lat. *dexter*, rechts und L: *laevus*, links). Enantiomere können nicht zur Deckung gebracht werden.

Abbildung 4.7: Drei Formen der Isomerie. Verbindungen mit gleicher Summenformel, aber unterschiedlichen Strukturen sind Isomere.

ZEICHENÜBUNG Es gibt drei Strukturisomere mit der Summenformel C_5H_{12} . Zeichnen Sie das dritte, in *Abbildung 4.7a* nicht gezeigte Isomer.

Die beiden **Strukturisomere** (= **Konstitutionsisomere**, **Stellungsisomere**) mit der Summenformel C_5H_{12} in *Abbildung 4.7a* unterscheiden sich in der kovalenten Anordnung ihrer Atome, die linear oder verzweigt sind. Die Zahl möglicher Strukturisomere steigt mit der Größe des Kohlenstoffskeletts dramatisch an. Es gibt nur drei mögliche Isomere mit der Summenformel C_5H_{12} (zwei davon sind in *Abbildung 4.7a* gezeigt), aber schon 18 Oktane mit der Summenformel C_8H_{18} und 366.319 Strukturisomere des $C_{20}H_{42}$. Strukturisomere können

sich außerdem noch in der Stellung von gegebenenfalls vorhandenen Doppelbindungen unterscheiden.

Cis/trans-Isomere (= **geometrische Isomere**) unterscheiden sich in der Anordnung der Substituenten (Bindungspartner) an C=C-Doppelbindungen, da eine Doppelbindung nicht mehr frei drehbar ist. Anders erlauben Einfachbindungen die freie Drehbarkeit (außer bei extrem sperrigen Substituenten), wobei die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Moleküls unbeeinflusst bleiben. Doppelbindungen verhindern jedoch die freie Rotation um die Doppelbindungsachse infolge der sp^2 -Hybridisierung der beiden beteiligten Kohlenstoffatome (siehe *Abschnitt 4.2.1*): Die Substituenten sind räumlich fixiert. Wenn die beiden durch eine C=C-Doppelbindung verbundenen Kohlenstoffatome je zwei ungleiche Substituenten haben, ergibt das zwei unterschiedliche *cis/trans*-Isomere. Das einfache Molekül CH_2X_2 in *Abbildung 4.7b* zeigt die beiden möglichen Anordnungen. Das *cis*-Isomer enthält beide Substituenten X auf derselben Seite, das *trans*-Isomer auf gegenüberliegenden Seiten. Dieser scheinbar geringe Unterschied wirkt sich oft erheblich auf die biologische Aktivität der beiden Isomere aus. Beispielsweise ist die durch Licht verursachte Umwandlung des Retinals im Sehfärbstoff Rhodopsin von der *cis*- in die *trans*-Form die molekulare Grundlage des Sehvorgangs im Auge (siehe *Abbildung 50.20*). Ein anderes Beispiel betrifft die *trans*-Fette, die bei der Verarbeitung von Lebensmitteln entstehen können und auf die wir in *Abschnitt 5.3* zurückkommen werden.

Enantiomere sind Isomere, die sich wie Bild und Spiegelbild verhalten, da sie ein sogenanntes asymmetrisches C-Atom enthalten. Sie bilden eine spezielle Klasse von **Stereoisomeren**. *Abbildung 4.7c* zeigt ein zentrales C-Atom mit vier verschiedenen Substituenten. Dies ist ein **chiral** substituiertes oder auch **asymmetrisches** Kohlenstoffatom, das selbst ein **Chiralitätszentrum** im Molekül bildet. Die vier Substituenten können infolge ihrer tetraedrischen Ausrichtung auf zweierlei Weise um das Chiralitätszentrum herum gruppiert werden, die sich wie Bild und Spiegelbild verhalten. Ebenso wie die rechte Hand nicht in einen Handschuh für die linke passt, passen „links- beziehungsweise rechtshändige“ Moleküle nicht in denselben Raum. Oft ist nur ein Enantiomer eines Enantiomerenpaares biologisch aktiv, da nur diese Form an spezifische Partnermoleküle bindet. Manchmal haben auch beide Enantiomere, dann jedoch unterschiedliche, biologische Wirkungen.

Die Enantiomerie ist pharmazeutisch von großer Bedeutung, weil zwei Enantiomere eines Paares eine unterschiedliche Spezifität aufweisen und sich entsprechend in ihrer Wirksamkeit unterscheiden. Beispiele sind das Schmerzmittel Ibuprofen und das Asthmamedikament Albuterol (▶ *Abbildung 4.8*). Gelegentlich kann ein Enantiomer sogar schädlich sein. Ein trauriges Beispiel dafür ist das Thalidomid (Contergan®), das als Schlaf- und Beruhigungsmittel entwickelt und in den späten 50er- und frühen 60er-Jahren des 20. Jahrhunderts an Tausende schwangere Frauen verkauft wurde. Das Medikament besteht aus einem Enantiomergemisch (**racemisches Gemisch** oder **Racemat**). Eines der Enanti-

omere wirkt beruhigend und dämpft die bei Schwangerschaften nicht selten auftretende morgendliche Übelkeit, die beabsichtigte Wirkung des Medikaments. Das andere Enantiomer ist jedoch stark *teratogen* (das heißt es erzeugt Missbildungen), was zunächst nicht erkannt wurde. Das erste umfassende deutsche Arzneimittelgesetz wurde nicht zuletzt infolge der Thalidomidtragödie erlassen. Etwa seit der Jahrtausendwende ist Thalidomid unter strengen Sicherheitsauflagen wieder im Handel und wird zur Behandlung u.a. von schweren Lepraerkrankungen oder zur Behandlung des multiplen Myeloms eingesetzt (siehe *Übungsaufgabe 10*).

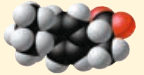

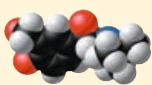

Wirkstoff	Symptome	wirksames Enantiomer	unwirksames Enantiomer
Ibuprofen	Schmerz, Entzündung	 S-Ibuprofen	 R-Ibuprofen
Albuterol (= Salbutamol)	Asthma	 R-Albuterol	 S-Albuterol

Abbildung 4.8: Die pharmakologische Bedeutung der Enantiomerie. Ibuprofen und Albuterol sind Beispiele für Medikamentenwirkstoffe, deren Enantiomere unterschiedliche Wirkungen haben. Die Symbole S- und R- werden zur Unterscheidung von Enantiomeren verwendet, sie stellen eine der D/L-Nomenklatur vergleichbare, jedoch allgemein verwendbare Bezeichnung dar (siehe *Kapitel 5*). Ibuprofen lindert Entzündungen und Schmerzen. Es wird normalerweise als Gemisch der beiden Enantiomere verkauft, wobei das S-Enantiomer hundertmal wirksamer ist als das R-Enantiomer. Albuterol entspannt die Bronchialmuskulatur, wodurch sich die Atmung bei Asthmaerkrankten verbessert. Albuterol wird enantiomerenrein als R-Albuterol synthetisiert und verkauft. Das S-Isomer würde die Wirkung des R-Enantiomers aufheben und das Medikament unwirksam machen.

Die unterschiedlichen Wirkungen von Enantiomeren im Körper verdeutlichen, wie empfindlich Lebewesen für kleinste Veränderungen in der molekularen Architektur sind. Einmal mehr wird deutlich, dass die besonderen Eigenschaften eines Moleküls stark von der räumlichen Anordnung seiner Atome abhängen.

► Wiederholungsfragen 4.2

- ZEICHENÜBUNG** (a) Zeichnen Sie die Strukturformel von C_2H_4 . (b) Zeichnen Sie das *trans*-Isomer von $C_2H_2Cl_2$.
- Welche Molekülpaare in *Abbildung 4.5* sind Isomere? Geben Sie für jedes Paar den Isomertyp an.
- Inwiefern ähneln sich Benzin und Fette in ihren chemischen Eigenschaften?
- Betrachten Sie *Abbildung 4.5a* und *Abbildung 4.7*. Gibt es Isomere des Propanns (C_3H_8)? Begründen Sie Ihre Antwort.

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

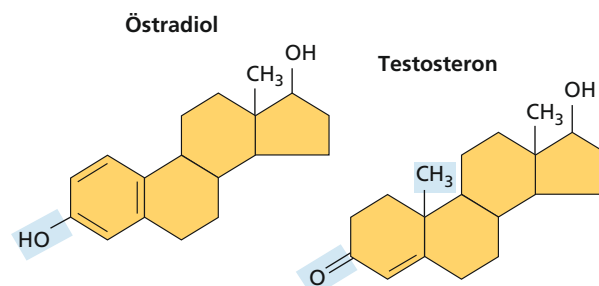
Wenige funktionelle Gruppen entscheiden über die biologische Funktion

4.3

Die Eigenschaften einer organisch-chemischen Verbindung hängen nicht nur von der Anordnung ihrer Atome im Kohlenstoffgerüst ab, sondern ebenso von den chemischen Gruppen, die an dieses Grundgerüst gebunden sind. Einfach gebaute Kohlenwasserstoffe bilden das (rein gedankliche) Fundament für komplexere organische Moleküle, in denen bestimmte chemische Gruppen (sogenannte **funktionelle Gruppen**) ein oder mehrere Wasserstoffatome ersetzt haben. Die funktionellen Gruppen können an den chemischen Reaktionen der Verbindung teilnehmen oder indirekt wirken, indem sie die Molekülgestalt oder die physikalischen Eigenschaften der Substanz prägen. Die Art, Anzahl und Anordnung funktioneller Gruppen verleiht den verschiedenen Substanzklassen ihre speziellen physikochemischen Eigenschaften und damit ihre Funktionalität in Zellen und Organismen.

4.3.1 Die für Lebensprozesse wichtigsten funktionellen Gruppen

Betrachten wir die Unterschiede zwischen Testosteron (einem sogenannten Androgen) und Östradiol (einem Östrogen), beides Geschlechtshormone. Testosteron wirkt beim Menschen und anderen Wirbeltieren unter anderem virilisierend (vermännlichend), Östradiol unter anderem feminisierend (verweiblichend).



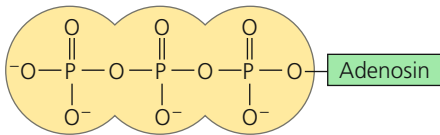
Die beiden Hormone gehören in die Substanzgruppe der Steroide, organische Verbindungen, die sich vom Kohlenwasserstoff Steran und seinem typischen Kohlenstoffgerüst aus vier kondensierten Ringen ableiten. Sie unterscheiden sich durch unterschiedliche funktionelle Gruppen am Ringsystem und die Zahl und Anordnung der Doppelbindungen in einem Ring, was sich auf dessen Planarität auswirkt. Geschlechtsspezifische Merkmale ergeben sich aus unterschiedlichen Effekten dieser beiden Hormone an vielen Wirkorten im Körper. Folglich liegt die biologische Grundlage unseres Geschlechts und Sexualverhaltens in unterschiedlichen Molekülarchitekturen, die für die Funktion der Moleküle verantwortlich sind.

Die beiden Geschlechtshormone unterscheiden sich durch ihre Substituenten und damit in ihrer Raumstruktur, die wiederum ihr Bindungsverhalten an biologische Partnermoleküle bestimmt. Substituenten in Form funktioneller Gruppen sind meist in charakteristischer Art und Weise direkt an chemischen Reaktionen der betreffenden Verbindungen und der Bildung typischer Reaktionsprodukte beteiligt.

Die sieben biologisch wichtigsten funktionellen Gruppen sind die Hydroxyl-, die Carbonyl-, die Carboxyl-, die Amino-, die Thiol- (auch Sulfhydryl-), die Phosphat- und die Methylgruppe. Die ersten sechs funktionellen Gruppen sind chemisch reaktiv. Das ist angesichts der klaren Elektronegativitätsunterschiede der beteiligten Atome und der daraus resultierenden Polarität der chemischen Bindungen nicht überraschend. Bis auf die Thiol- und Methylgruppe sind alle Gruppen hydrophil und tragen zur Wasserlöslichkeit organischer Verbindungen bei. Die Methylgruppe ist zwar sehr reaktionsträge, fungiert aber oft als „Erkennungsmerkmal“ biologischer Moleküle. Sie kann als eine Art Sperre bestimmte chemische Reaktionen hemmen, man spricht dann von **sterischer Hinderung**. Machen Sie sich zunächst mit den in *Abbildung 4.9* aufgeführten funktionellen Gruppen vertraut.

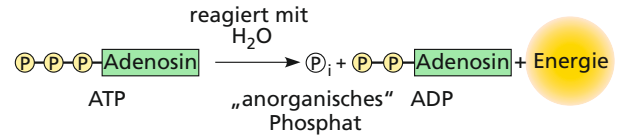
4.3.2 ATP: Eine wichtige Energiequelle zellulärer Prozesse

► *Abbildung 4.9* zeigt als Beispiel für die Bindung einer Phosphatgruppe das einfach gebaute Glycerolphosphat. Ein komplizierteres organisches Phosphat ist das **Adenosintri-phosphat (ATP)**, das für alle Zellen eine kaum zu überschätzende Rolle als universale „Energiewährung“ spielt (siehe *Kapitel 6*). ATP besteht aus einem organischen Molekülteil, dem Adenosin, das kovalent an eine Kette von drei Phosphorsäureresten gebunden ist:



Die räumliche Nähe dreier (negativ geladener!) Phosphorylgruppen und die höhere Stabilität der Reaktionsprodukte erlauben die vergleichsweise leichte Abspaltung der endständigen (γ -)Phosphorylgruppe: ATP hat ein hohes Potenzial zur Abspaltung von Phosphatgruppen oder genauer **Phosphatgruppen-Übertragungspotenzial**. Die Reaktion kann mit Wasser („Hydrolyse“) oder durch die Übertragung einer Phosphorylgruppe auf andere Moleküle erfolgen. Freigesetztes Hydrogenphosphat (HPO_4^{2-}) steht im Gleichgewicht mit dem Dihydrogenphosphatanion (H_2PO_4^-), wird üblicherweise durch das Symbol P_i dargestellt und oft einfach als „anorganisches Phosphat“ bezeichnet. Durch den Verlust eines Phosphorsäurerestes wird aus dem Adenosintri-phosphat (ATP) das Adenosindiphosphat (ADP). Infolge seines hohen Phosphatgruppen-Übertragungspo-

tenzials dient ATP Zellen als Speicher für schnell mobilisierbare chemische Energie. In *Kapitel 6* werden Sie mehr darüber erfahren.



► Wiederholungsfragen 4.3

1. Was sagt die Bezeichnung Aminosäure über den Aufbau des betreffenden Moleküls aus (siehe *Abbildung 4.9*)?
2. Welche chemische Veränderung erfährt ATP bei der Reaktion mit Wasser unter Freisetzung von Energie?
3. **ZEICHENÜBUNG** Nehmen Sie an, Sie hätten ein organisches Molekül wie das Cystein in *Abbildung 4.9* und würden die Aminogruppe ($-\text{NH}_2$) durch eine Carboxylgruppe ($-\text{COOH}$) ersetzen. Zeichnen Sie die Strukturformel dieses Moleküls und schlagen Sie vor, welche denkbaren chemischen Eigenschaften dieses Moleküls hätte. Ist das zentrale C-Atom vor oder nach der Änderung asymmetrisch?
4. **ZEICHENÜBUNG** Zeichnen Sie in die Strukturformeln der beiden Geschlechtshormone zu Beginn dieses Abschnitts die Hybridisierungsarten der Kohlenstoffe des Steroidgerüsts ein. Welche Unterschiede ergeben sich daraus bezüglich der dreidimensionalen Strukturen der beiden Hormone? Beachten Sie, dass die „Doppelbindungselektronen“ im linken unteren Ring des Östradiols in Wirklichkeit homogen über den gesamten Ring verteilt sind.

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

4.3.3 Die chemischen Elemente des Lebens – ein Rückblick

Lebende Materie besteht in der Hauptsache aus Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff und Stickstoff, neben kleineren Anteilen an Schwefel und Phosphor. All diese chemischen Elemente können starke kovalente Bindungen als wesentliches Merkmal der Struktur komplexer organischer Verbindungen miteinander ausbilden. Unter diesen Elementen zeichnet sich der Kohlenstoff aus, weil er vier kovalente Bindungen auszubilden vermag. Diese Vielseitigkeit ermöglicht die grandiose Vielfalt organischer Moleküle, die alle besondere Eigenschaften haben, die sich aus der jeweiligen Konfiguration des Kohlenstoffgerüsts und den daran gebundenen funktionellen Gruppen ergeben. Dies ist die Grundlage der Biodiversität auf der Erde.

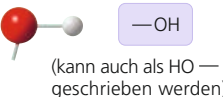
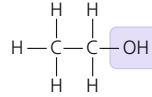
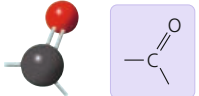

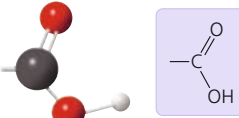
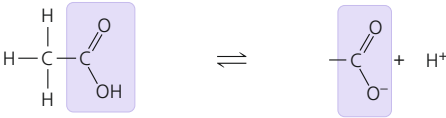

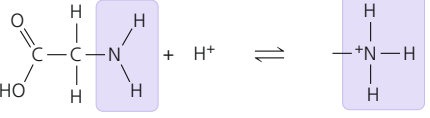
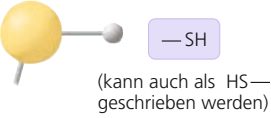
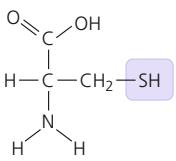
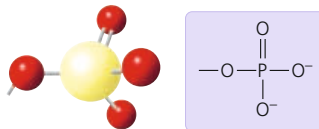
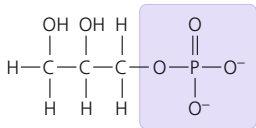
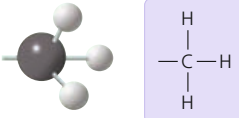
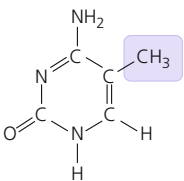

Funktionelle Gruppe	Bezeichnung und Eigenschaften	Beispiele
Hydroxylgruppe ($-\text{OH}$)  (kann auch als $\text{HO}-$ geschrieben werden)	Bezeichnung: Alkohol (Endung $-ol$) Polar infolge des elektronegativen Sauerstoffs. Bildet Wasserstoffbrückenbindungen mit Wasser aus, unterstützt die Auflösung von Verbindungen wie Zucker.	 Ethanol , der Alkohol in entsprechenden Getränken
Carbonylgruppe ($>\text{C}=\text{O}$) 	Bezeichnung: Keton (innerhalb eines Kohlenstoffgerüsts) oder Aldehyd (am Ende eines Kohlenstoffgerüsts, dann mit Wasserstoff abgesättigt, $-\text{CHO}$ = Aldehydgruppe) Zucker enthalten eine Carbonylgruppe. Je nach ihrer Position im Molekül heißen die Zucker dann entweder Ketosen oder Aldosen.	 Aceton , das einfachste Keton Propanal , ein Aldehyd
Carboxylgruppe ($-\text{COOH}$) 	Bezeichnung: Karbonsäure (oder auch organische Säure) Wirkt als Säure (= Protonendonator), da die kovalente Bindung zwischen dem Wasserstoff und Sauerstoff sehr polar ist.	 Essigsäure (verleiht dem Essig seinen sauren Geschmack) ionisierte Form, wie sie in Zellen vorkommt (Carboxylatanion, $-\text{COO}^-$)
Aminogruppe ($-\text{NH}_2$) 	Bezeichnung: Amin Wirkt als Base (= Protonenakzeptor), kann H^+ aus der umgebenden Lösung (in Lebewesen Wasser) aufnehmen.	 Glycin , eine Aminosäure (man beachte die Carboxylgruppe!) ionisierte Form des $-\text{NH}_2$, die in Zellen vorkommt
Thiolgruppe ($-\text{SH}$)  (kann auch als $\text{HS}-$ geschrieben werden)	Bezeichnung: Thiol (oder auch Sulfhydryl) Zwei $-\text{SH}$ -Gruppen können miteinander reagieren und eine Disulfidbrücke ausbilden, eine Quervernetzung, die Proteinstrukturen stabilisieren kann. Das Haar-Protein Keratin enthält Disulfidbrücken, die für die Glätte oder Kräuselung des Haares verantwortlich sind. Durch Lösen und Neuknüpfen der Quervernetzungen lässt sich das Haar in die gewünschte Form bringen.	 Cystein , eine schwefelhaltige Aminosäure
Phosphatgruppe ($-\text{OPO}_3^{2-}$) 	Bezeichnung: Phosphat Fügt eine einfach negative Ladung hinzu, wenn innerhalb einer Kette von Phosphatgruppen befindlich, eine zweifach negative, wenn am Ende. Verleiht einem Molekül die Eigenschaft, mit Wasser unter Energiefreisetzung zu reagieren.	 Glycerolphosphat , Bestandteil einiger wichtiger biochemischer Reaktionen
Methylgruppe ($-\text{CH}_3$) 	Bezeichnung: Methyl- (oder auch methyliert) Beeinflusst die Genexpression durch Bindung an DNA oder an DNA-bindende Proteine. Beeinflusst die Gestalt und Funktion der Geschlechtshormone.	 5-Methyl-Cytosin , Bestandteil einer DNA, die durch die Addition einer Methylgruppe modifiziert wurde.

Abbildung 4.9: Einige biologisch wichtige funktionelle Gruppen.

ÜBUNGSAUFGABEN

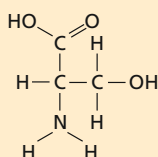
 **Das MyLab | Biologie™ bietet zusätzliche Videos, Animationen, Kontrollfragen und Übungen zum Selbststudium.**

Ebene 1: Wissen und Verständnis

1. Die organische Chemie wird heute definiert als
- das Studium von Verbindungen, die nur von lebenden Zellen gebildet werden.
 - das Studium von Kohlenstoffverbindungen.
 - das Studium natürlich vorkommender, nicht-synthetischer Verbindungen.
 - das Studium von Kohlenwasserstoffen.

2. Welche funktionelle Gruppe ist im gezeigten Molekül *nicht* vorhanden?

- Carboxyl-
- Sulfhydryl-
- Hydroxyl-
- Amino-



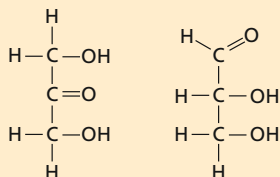
3. **ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN** Welche funktionelle Gruppe ist wahrscheinlich dafür verantwortlich, dass eine organische Verbindung basisches Verhalten zeigt? (siehe *Abschnitt 3.3*)

- Hydroxyl-
- Carbonyl-
- Amino-
- Phosphat-

Ebene 2: Anwendung und Auswertung

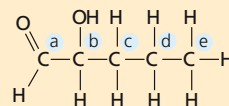
4. Welcher der folgenden Kohlenwasserstoffe hat in seinem Kohlenstoffgerüst eine Doppelbindung?
- C_3H_8
 - C_2H_6
 - C_2H_4
 - C_2H_2

5. Wählen Sie den Begriff aus, der die Beziehung der beiden folgenden Zuckermoleküle zueinander beschreibt:



- Strukturisomere
- cis/trans*-Isomere
- Enantiomere
- Isotope

6. Welches Kohlenstoffatom im folgenden Molekül ist ein Chiralitätszentrum?



7. Welche chemische Umwandlung würde eine Carbonylgruppe erzeugen?
- Ersatz der OH-Funktion einer Carboxylgruppe durch Wasserstoff
 - Addition eines Thiols an eine Hydroxylgruppe
 - Addition einer Hydroxylgruppe an einen Phosphatrest
 - Ersatz des Stickstoffatoms eines Amins durch Sauerstoff

8. Welche Moleküle aus Frage 5 enthalten ein asymmetrisches C-Atom? Welches C-Atom ist das Chiralitätszentrum?

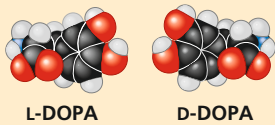
Ebene 3: Neues Wissen aufbauen und bewerten

9. **Verbindung zur Evolution**

ZEICHENÜBUNG Manche Wissenschaftler sind der Ansicht, dass sich Leben an anderen Orten im Universum auf das Element Silicium (Si) anstelle von Kohlenstoff, wie auf der Erde, stützen könnte. Betrachten Sie das Elektronenverteilungsschema in *Abbildung 2.7* und zeichnen Sie eine Lewis-Formel für das Siliciumatom. Welche elektronischen Eigenschaften hat Silicium mit Kohlenstoff gemeinsam? Was lässt die Vision von Silicium-basierten Lebensformen wahrscheinlicher erscheinen als die von Formen, die auf Neon oder Aluminium gründen?

10. **Wissenschaftliche Fragestellung** Thalidomid ist berüchtigt, weil seine Verabreichung an Schwangere eine Welle von Missbildungen bei Neugeborenen auslöste. Es ist ein Gemisch aus Enantiomeren, von denen das eine die morgendliche Übelkeit reduziert, während das andere Missbildungen hervorruft. Inzwischen haben die zuständigen Zulassungsbehörden erneut grünes Licht für die Behandlung mit Thalidomid gegeben, allerdings nur für Nicht-Schwangere mit der Infektionskrankheit Lepra (eine Bakterieninfektion) oder dem multiplen Myelom, einem Blut- und Knochenmarkkrebs. Das erwünschte Enantiomer kann zwar synthetisiert und den Patienten verabreicht werden, aber mit der Zeit sind trotzdem beide Enantiomere im Körper nachweisbar. Woraan könnte das liegen?

11. Skizzieren Sie ein Thema: Organisation 1918 verursachte eine Epidemie der afrikanischen Schlafkrankheit bei einigen Überlebenden eine ungewöhnliche Form der starren Paralyse, die den Symptomen einer fortgeschrittenen Parkinson'schen Krankheit ähnelte. Jahre später wurde einigen dieser Patienten der Wirkstoff L-DOPA (L-3,4-Dihydroxyphenylalanin, siehe *Abbildung* unten) verabreicht, mit dem auch die Parkinson'sche Krankheit behandelt wird. L-DOPA beseitigte die Lähmungen zumindest zeitweilig sehr effektiv. Das enantiomere D-DOPA (rechts im Bild) war dagegen ebenso wirkungslos wie bei der Parkinson'schen Krankheit. Diskutieren Sie in einem kurzen Aufsatz (in 100–150 Worten), inwiefern die Effektivität nur eines der beiden Enantiomere den Bezug zwischen Struktur und Funktion verdeutlicht.



12. NUTZEN SIE IHR WISSEN Warum wird Harnstoff als Feuchtigkeitsfaktor Hautcremes zugesetzt? Konsultieren Sie die *Abschnitte 2.3* und *3.2* und überlegen Sie, wie Harnstoff die Wasserstruktur verändern könnte. Warum ist Glycerol ein anderer Feuchtigkeitsfaktor?

13. NUTZEN SIE IHR WISSEN Erklären Sie, wie die Struktur des Kohlenstoffatoms für die Unterschiede zwischen den beiden Löwen auf dem Foto verantwortlich sein kann.



Zu den Lösungen (Anhang A) gelangen Sie über den QR Code und über das [MyLab | Biologie](#). Im MyLab Biologie finden Sie zudem weitere Übungen und vertiefende Materialien.

Biologische Makromoleküle und Lipide

5

5.1	Makromoleküle sind aus Monomeren aufgebaute Polymere...	96
5.2	Kohlenhydrate dienen als Brenn- und Baustoffe	97
5.3	Lipide bilden eine heterogene Gruppe hydrophober Moleküle. . .	102
5.4	Proteine: Funktionsvielfalt durch Strukturvielfalt	106
5.5	Nucleinsäuren speichern, übertragen und verwerten Erbinformation	116
5.6	Biologie im Wandel durch Genomik und Proteomik.....	119

ABSCHNITTE

Im MyLab | Biologie finden Sie:

- Videos mit unterschiedlichen Schwerpunkten zu den Inhalten des Kapitels
- Digitale **Lernkarten** und ein **umfangreiches Glossar** zum Nachschlagen und Wiederholen von Definitionen
- Digitale Übungsaufgaben in Form von **Kapiteltests** zur eigenen Lernkontrolle

ELEARNING

▼ **Abbildung 5.1:** Warum bestimmt die Struktur eines Proteins seine Funktion?



Die Moleküle lebender Organismen

In Anbetracht der Vielzahl an Lebensformen auf der Erde überrascht es, dass die entscheidenden Moleküle – in Bakterien ebenso wie in Elefanten – nur fünf chemischen Stoffklassen zugerechnet werden können: Kohlenhydraten, Lipiden, Proteinen, Nucleinsäuren sowie einer überschaubaren Anzahl hochspezialisierter organischer Cofaktoren, die sich unter anderem von den Vitaminen ableiten. Drei Stoffklassen – bestimmte Kohlenhydrate, Proteine und Nucleinsäuren – bilden sogenannte **Makromoleküle** mit Tausenden von Atomen. Proteine können beispielsweise Molmassen von mehr als einer Million Dalton haben. Angesichts ihrer Größe und Komplexität ist es bemerkenswert, dass es trotzdem gelang, die detaillierte Struktur vieler Makromoleküle aufzuklären. ► *Abbildung 5.1* zeigt ein Molekülmodell des Proteins Alkoholdehydrogenase, das den Abbau von Alkohol im Körper katalysiert.

Die Architektur biologischer Makromoleküle ist der Schlüssel zum Verständnis ihrer Funktion. Wie Wasser und einfacher gebaute organische Moleküle besitzen auch die biogenen Makromoleküle spezielle Eigenschaften aufgrund ihrer komplexen Struktur. In diesem Kapitel werden wir zunächst den Aufbau von Makromolekülen erörtern. Danach betrachten wir die Struktur und Funktion der Kohlenhydrate, Lipide, Proteine und Nucleinsäuren. Cofaktoren werden bei Bedarf vorgestellt.

Biologische Makromoleküle sind so komplex, dass man sie mithilfe moderner Rechner mit Stereodarstellung und 3D-Brillen betrachtet.



Makromoleküle sind aus Monomeren aufgebaute Polymere

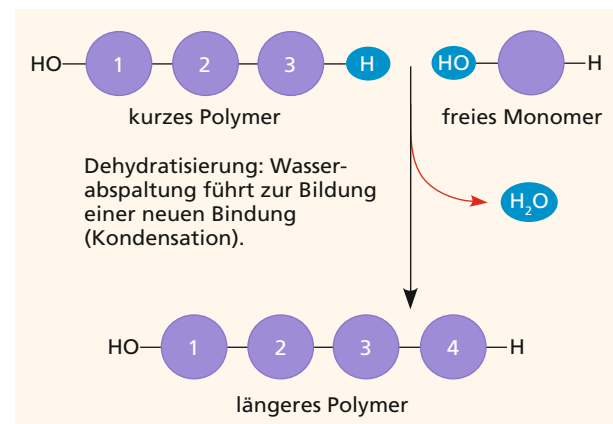
5.1

Große Kohlenhydrat-, Protein- und Nucleinsäuremoleküle sind kettenförmige Polymere (griech. *polys*, viele; *meros*, Teil). Ein **Polymer** ist ein langes Molekül, das aus zahlreichen identischen oder ähnlichen, sich wiederholenden Einheiten besteht, die man als **Monomere** (griech. *monos*, ein, einer, eines; *meros*, Teil) bezeichnet. Diese sind kovalent miteinander verbunden. Manche Monomere üben außerdem andere, eigenständige Funktionen im Zellgeschehen aus.

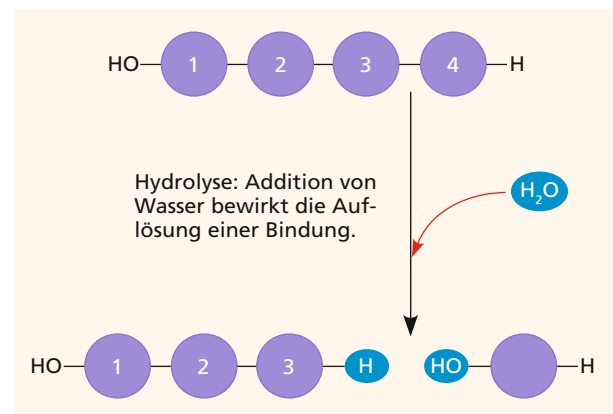
5.1.1 Synthese und Abbau von Polymeren

Die Polymerklassen unterscheiden sich zwar durch die Art ihrer Monomere, doch ähneln sich die chemischen Mechanismen, mit denen Zellen ihre Polymere synthetisieren und wieder abbauen. Die dabei ablaufenden Reaktionen werden immer durch Enzyme katalysiert.

Enzyme sind spezialisierte Makromoleküle, die chemische Reaktionen beschleunigen. Die Monomere reagieren miteinander, indem zwei Moleküle kovalent aneinander binden und dabei ein Molekül Wasser freisetzen. Dieser Reaktionstyp heißt Kondensation, genauer eine dehydratisierende Kondensation, wenn das freigesetzte Molekül Wasser ist (nicht jede Dehydratisierungsreaktion ist auch eine Kondensation; ► *Abbildung 5.2a*). Bei der Verknüpfung zweier Monomere spaltet das eine Molekül eine OH-Gruppe ab, das andere ein H-Atom, wodurch H_2O freigesetzt wird. Diese sogenannte **Polymerisation** wiederholt sich bei der Bildung eines Polymers ständig, indem neue Monomere, eines nach dem anderen, an die sich bildende Molekülkette angehängt werden.



(a) Dehydratisierende Kondensationsreaktion bei der Synthese eines Polymers.



(b) Hydrolyse eines Polymers.

Abbildung 5.2: Synthese und Abbau von Polymeren.

Polymere können durch Hydrolyse wieder in ihre Monomere gespalten werden. Die **Hydrolyse** (griech. *hydor*, Wasser; *lysis*, Spaltung, Auflösung) ist die Umkehrung der Kondensation – also die Spaltung von Bindungen durch eine Reaktion mit Wasser (*Abbildung 5.2b*). Die Bindungen zwischen den Monomeren werden aufgelöst und das Wasserstoffatom eines Was-

sermoleküls an das eine und die OH-Gruppe an das andere Monomer angefügt. Ein Beispiel einer in unserem Körper ablaufenden Hydrolyse-reaktion ist die Verdauung. Der Großteil der organischen Substanz in unserer Nahrung liegt in Form von Polymeren vor, die nicht direkt von den Zellen aufgenommen werden können. Im Verdauungstrakt greifen verschiedene „hydrolytische“ Enzyme die Polymere an und beschleunigen katalytisch ihren Abbau in die Monomere, die dann in den Blutkreislauf aufgenommen und im Körper verteilt werden. In den Zellen können die Monomere dann durch weitere Kondensationsreaktionen neue, von den ursprünglichen verschiedene Polymere ergeben, die spezifische Funktionen gemäß den zellulären Erfordernissen erfüllen. Kondensationen und Hydrolysen sind auch an der Bildung und dem Abbau der nicht-polymeren Lipide beteiligt.

5.1.2 Die Vielfalt der Polymere

Jede Zelle verfügt über Tausende unterschiedlicher (Makro-)Moleküle. Die Kollektion variiert von einem Zelltyp zum anderen, auch innerhalb ein und desselben Lebewesens. Die ererbten Unterschiede zwischen nahen Verwandten wie menschlichen Geschwistern spiegeln die Variationen in den Polymeren wider – insbesondere der DNA und der Proteine. Die molekularen Unterschiede zwischen nicht verwandten Individuen sind ausgeprägter, die zwischen verschiedenen Arten noch größer. Die Vielfalt der Makromoleküle in der belebten Welt ist ausgesprochen groß und der Variantenreichtum praktisch unbegrenzt.

Worin liegt die Ursache für diese makromolekulare Vielfalt? Die Moleküle bestehen aus nur 40 bis 50 allgemein verbreiteten unterschiedlichen Monomeren und einigen wenigen, die seltener sind. Der Aufbau eines riesigen Repertoires von Polymeren aus einer so begrenzten Anzahl von Monomeren ist vergleichbar mit dem Aufbau von Wörtern und Sätzen aus nur 26 Buchstaben. Entscheidend ist die Anordnung der Bausteine oder Buchstaben, also die spezielle lineare Abfolge („Sequenz“) der Baueinheiten. Diese Analogie greift jedoch nicht weit genug, um die enorme Vielfalt der Makromoleküle zu beschreiben, da die meisten biogenen Polymere viel länger als selbst die längsten Wörter sind. Beispielsweise setzen sich Proteine aus 20 verschiedenen Typen von Aminosäuren zusammen, die in einer vorgegebenen Abfolge kovalent miteinander verbunden und in der Regel Hunderte von Aminosäureresten lang sind. Die molekulare Logik von Lebewesen ist so einfach wie elegant: Niedermolekulare Verbindungen, die allen Organismen gemeinsam sind, werden in Makromolekülen in einer Weise angeordnet, die für die Spezies, das einzelne Wesen und sogar für eine Zelle charakteristisch ist. Die jeweiligen Makromoleküle haben Eigenschaften, die den Monomeren fehlen.

Ungeachtet dieser immensen Vielfalt können die molekularen Strukturen und Funktionen bestimmten Klassen zugeordnet werden, die wir nacheinander in Augenschein nehmen wollen.

► Wiederholungsfragen 5.1

1. Nennen Sie die fünf Klassen biologischer Moleküle. Welche Klasse(n) bestehen nicht aus Polymeren?
2. Wie viele Wassermoleküle werden frei, wenn drei Monomere zu einem Trimer kondensieren?
3. **WAS WÄRE, WENN?** Nehmen Sie an, Sie essen Fisch. Welche Reaktionen müssen ablaufen, damit die Aminosäuren der Fisch-Proteine in körpereigene Proteine umgewandelt werden?

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Kohlenhydrate dienen als Brenn- und Baustoffe

5.2

Kohlenhydrate umfassen Zucker und die daraus bestehenden polymeren Polysaccharide. Die einfachsten Kohlenhydrate sind Monosaccharide; das sind die Monomere, aus denen die komplexeren Kohlenhydrate zusammengesetzt sind. Disaccharide entstehen durch Kondensation unter Wasserabspaltung aus zwei Monosacchariden, die kovalent verbunden werden. Hierzu gehört der gewöhnliche Haushaltszucker (Rohrzucker, Saccharose) und der Milchzucker (Lactose).

5.2.1 Zucker

Monosaccharide (griech. *monos*, ein, einzeln; *saccharon*, Zucker) haben generell die Summenformel $C_nH_{2n}O_n$, was auch die Bezeichnung „Kohlenhydrat“ erklärt (► *Abbildung 5.3*). Glucose (Traubenzucker), $C_6H_{12}O_6$, ist das häufigste Monosaccharid und von zentraler Bedeutung für die Biochemie lebender Organismen. Die Glucosestruktur verdeutlicht die Kennzeichen eines Kohlenhydrats: Das Molekül enthält eine Carbonyl- (C=O) sowie mehrere Hydroxylgruppen (-OH). Je nach Stellung der Carbonylfunktion im Molekül ist der Zucker entweder eine Aldose (ein Aldehyd) oder eine Ketose (ein Keton). Glucose ist eine Aldose, Fructose (Fruchtzucker, ein Glucose-Isomer) hingegen eine Ketose. Glucose und Fructose sind Konstitutionsisomere. Die die Kohlenhydrate kennzeichnende Endung in der chemischen Fachsprache ist „-ose“. Die weitere Klassifizierung von Kohlenhydraten richtet sich nach der Größe des Kohlenstoffgerüsts, also der Anzahl von C-Atomen im Molekül. Sie reicht bei den biogenen Kohlenhydraten von drei bis sieben. Glucose, Fructose und eine Reihe weiterer Zucker enthalten sechs C-Atome und werden deshalb als Hexosen bezeichnet (griech. *hexa*, sechs). Triosen (C_3 -Kohlenhydrate) und Pentosen (C_5 -Kohlenhydrate) sind ebenfalls verbreitet und werden uns wiederholt begegnen.

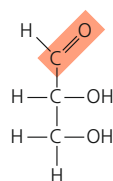
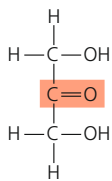
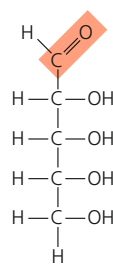
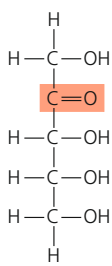
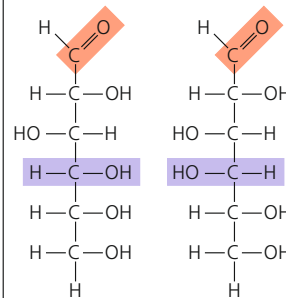
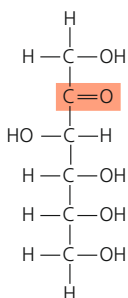
Aldosen (Aldehyd Zucker) Carbonylgruppe am Ende des Kohlenstoffgerüsts		Ketosen (Keto Zucker) Carbonylgruppe innerhalb des Kohlenstoffgerüsts
Triosen: 3C-Zucker (C₃H₆O₃)		
 <p>D-Glycerinaldehyd Glucose-Abbauprodukt</p>	 <p>Dihydroxyaceton Glucose-Abbauprodukt</p>	
Pentosen: 5C-Zucker (C₅H₁₀O₅)		
 <p>D-Ribose RNA-Bestandteil</p>	 <p>D-Ribulose Photosynthese-Zwischenprodukt</p>	
Hexosen: 6C-Zucker (C₆H₁₂O₆)		
 <p>D-Glucose D-Galactose Energiequellen für Organismen</p>	 <p>D-Fructose Energiequelle für Organismen</p>	

Abbildung 5.3: Struktur und Klassifizierung einiger Monosaccharide. Zucker variieren in der Position ihrer Carbonylgruppen (orange), der Länge ihres Kohlenstoffskeletts und der räumlichen Anordnung von Substituenten um asymmetrische C-Atome herum (vergleichen Sie beispielsweise die lila unterlegten Teile von Glucose und Galactose).

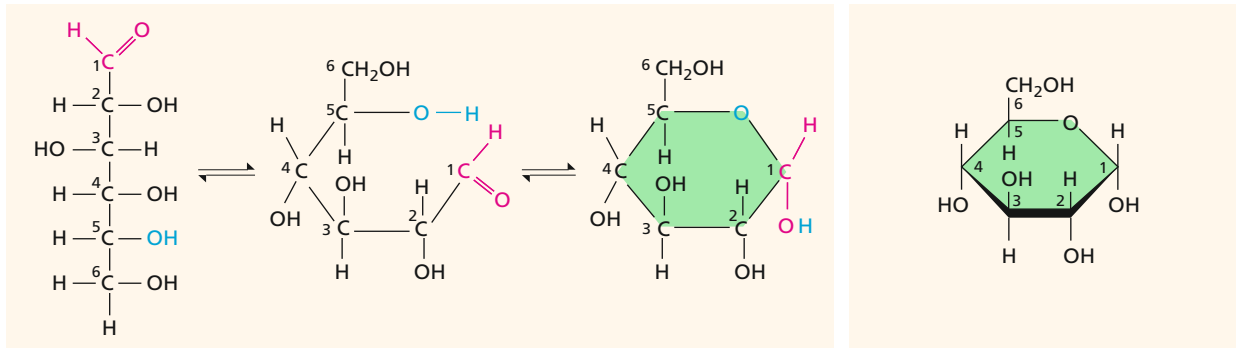
ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN In den 70er-Jahren des 20. Jahrhunderts wurde ein Verfahren entwickelt, um Glucose aus Maissirup in das süßer schmeckende Isomer Fructose umzuwandeln. Maissirup mit hohem Fructosegehalt ist häufig Bestandteil von Softdrinks und industriell verarbeiteten Nahrungsmitteln. Welche Art Isomere sind Glucose und Fructose (siehe *Abbildung 4.7*)?

Die Einfachzucker gewinnen durch die räumliche Anordnung einzelner Molekülteile um ihre Chiralitätszentren zusätzlich an Vielfalt. (Erinnern Sie sich: Ein Chiralitätszentrum ist ein Kohlenstoffatom mit vier ver-

schiedenen Substituenten.) Glucose und Galactose beispielsweise unterscheiden sich bezüglich der räumlichen Anordnung ihrer Substituenten durch nur eines ihrer vier asymmetrischen Kohlenstoffatome, sie sind also Isomere (siehe die lila unterlegten Bereiche in *Abbildung 5.3*). Dieser scheinbar kleine Unterschied reicht aus, um den beiden Zuckern unterscheidbare Molekülgestalten und physikalische Eigenschaften zu verleihen. Im Zuge der Evolution haben sich mehrere, teils sehr spezielle enzymatische Schritte entwickelt, um Galactose in die auf die Verwertung von Glucose ausgelegten Stoffwechselwege einzuschleusen. Obwohl es bequem und übersichtlich ist, Kohlenhydrate wie die Glucose mit linearen Kohlenstoffgerüsten zu zeichnen, ist diese Darstellung nicht ganz korrekt, denn in wässriger Lösung liegt Glucose, ebenso wie die meisten anderen Zucker, fast nur in Form geschlossener Ringe vor (*Abbildung 5.4*).

Monosaccharide sind Hauptnährstoffe von Zellen. In dem als Zellatmung bezeichneten Vorgang extrahieren die Zellen in einer Reihe chemischer Reaktionen aus der Nahrung Energie. Glucose ist dabei einer der wichtigsten Ausgangsstoffe. Die Einfachzucker dienen jedoch nicht nur als Energiequelle der Zelle; ihre Kohlenstoffgerüste sind Rohstoffe für die Synthese anderer Arten niedermolekularer Verbindungen, beispielsweise Amino- oder Fettsäuren. Nicht sofort benötigte Zuckermoleküle werden in Di- und/oder Polysaccharide eingebaut und zwischengelagert.

Ein **Disaccharid** besteht aus zwei durch eine **glykosidische Bindung** miteinander verbundenen Monosacchariden. Die glykosidische Bindung ist kovalent, sie bildet sich bei der Kondensationsreaktion der Monosaccharide. Maltose (Malzzucker) ist ein Beispiel für ein Disaccharid, das sich durch die Reaktion von zwei Glucosemolekülen unter Wasserabspaltung bildet (*Abbildung 5.5a*). Malzzucker ist Ausgangsstoff für die alkoholische Gärung beim Brauen von Bier, bei der Whiskyherstellung und ähnlichen Prozessen. Er ist auch für den süßlichen Geschmack von Schwarzbrotarten wie Pumpernickel verantwortlich. Das häufigste Disaccharid, Saccharose, ist als Haushaltszucker allgemein verbreitet. Saccharose wird großtechnisch aus Zuckerrüben oder Zuckerrohr gewonnen. Sie besteht aus einem Glucose- und einem Fructose-Monomer (*Abbildung 5.5b*). Pflanzen transportieren Kohlenhydrate im Allgemeinen in Form von Saccharose aus den Blättern zu den Wurzeln und in andere nicht photosynthetisch aktive Gewebe. Lactose ist ein weiteres Disaccharid, in dem Glucose mit Galactose verknüpft ist. Solche scheinbar geringfügigen chemischen Unterschiede können deutlich unterschiedliche physiologische Reaktionen hervorrufen. Das zeigt sich unter anderem daran, dass viele Menschen zwar Saccharose (Rohrzucker) problemlos vertragen, nicht aber Lactose, ihnen also der Milchzucker Beschwerden verursacht. Diese als Lactose-Intoleranz bezeichnete Erkrankung wird durch einen genetisch bedingten Mangel des Enzyms Lactase verursacht, das die Hydrolyse des Disaccharids in die beiden Monosaccharide katalysiert.

**(a) Offenkettige lineare Form und Ringform.**

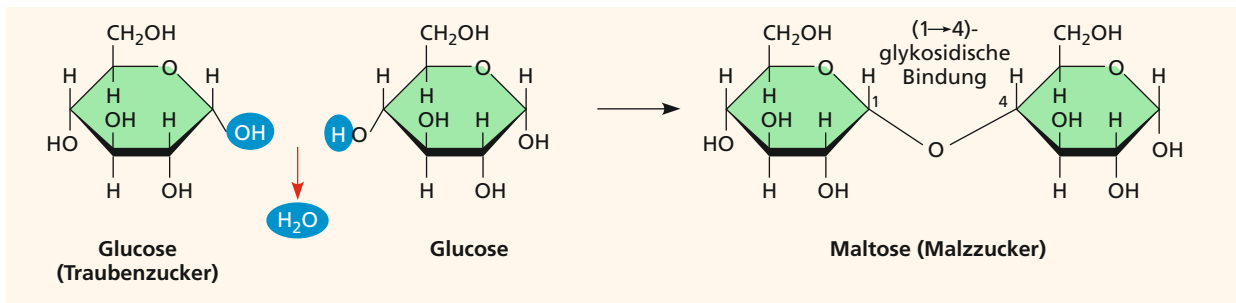
Das chemische Gleichgewicht zwischen der offenkettigen linearen Form und der Ringform liegt stark auf Seiten der Ringform. Die Kohlenstoffatome des hier abgebildeten Zuckermoleküls sind von 1 bis 6 durchnummeriert. Bei der Bildung des Glucoserings reagiert C-1 mit dem Sauerstoff am C-5.

(b) Vereinfachte Ringstrukturformel.

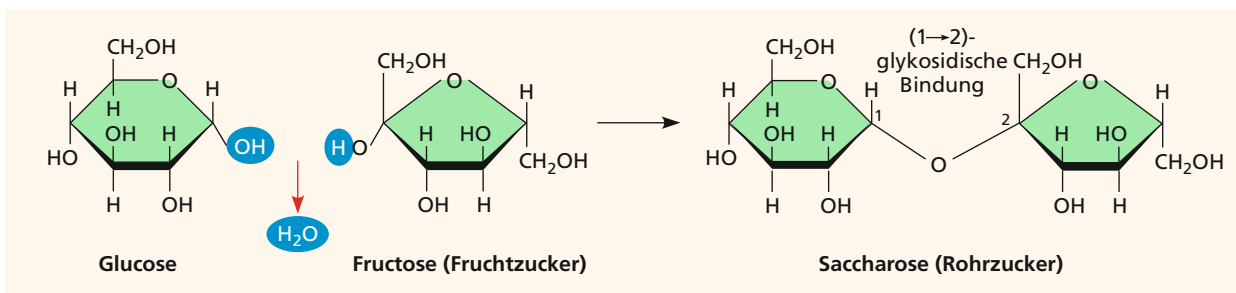
Jede Ecke symbolisiert ein Kohlenstoffatom. Die stärker gezeichneten Linien stellen Bindungen dar, die, wie bei einer Seitenansicht, zum Betrachter hin orientiert sind. Die nach oben oder unten weisenden Substituenten liegen oberhalb beziehungsweise unterhalb der Ringebene.

Abbildung 5.4: Offenkettige Form und Ringform der Glucose.

ZEICHENÜBUNG Beginnen Sie mit der linearen, offenkettigen Form der Fructose (Abbildung 5.3). Zeichnen Sie die Ausbildung des Fructoserings in zwei Schritten. Nummerieren Sie zunächst die C-Atome von oben beginnend. Dann zeichnen Sie das Molekül in der gleichen Orientierung wie das Glucosemolekül in der Mitte der *Abbildung 5.4a* oben. Verbinden Sie C-5 über sein Sauerstoffatom mit C-2. Vergleichen Sie die Zahl der Kohlenstoffatome in den Fructose- und Glucoseringen.



(a) Die Dehydratisierungsreaktion bei der Synthese der Maltose. Die Verknüpfung von zwei Glucosemolekülen führt zur Bildung von Malzzucker (Maltose). Bei dieser Glykosidbildung wird das C-1 des einen Glucosemoleküls mit dem C-4 des zweiten kovalent verknüpft. Bei dieser Kondensation wird Wasser abgespalten. Werden die Glucosemonomere auf andere Art miteinander verknüpft, entstehen andere Zweifachzucker (Disaccharide).



(b) Die Dehydratisierungsreaktion bei der Synthese der Saccharose. Saccharose (Rohrzucker) ist ein Disaccharid, das sich aus Glucose und Fructose bildet. Man beachte, dass die Fructose, obgleich es sich bei ihr wie bei der Glucose um eine Hexose handelt, einen fünfgliedrigen Kohlenstoffring ausbildet.

Abbildung 5.5: Beispiele für Synthesen von Disacchariden.

ZEICHENÜBUNG Betrachten Sie *Abbildung 5.3* und *Abbildung 5.4* und nummerieren Sie die Kohlenstoffe jedes Zuckers in *Abbildung 5.5*. Verbinden Sie die kovalent verknüpften C-Atome der beiden Monomere durch Pfeile, um zu verdeutlichen, dass die Nummerierung mit der Bezeichnung einer jeden glykosidischen Bindung übereinstimmt.

5.2.2 Polysaccharide

Polysaccharide sind Makromoleküle, Polymere die aus einigen Dutzend bis einigen Tausend Monosaccharidresten bestehen können, die durch glykosidische Bindungen miteinander verknüpft sind. Einige Polysaccharide dienen als Speicherstoffe, die je nach Bedarf von der Zelle hydrolysiert werden können, wenn Zuckernachschub benötigt wird. Andere Polysaccharide dienen als Baumaterial für Strukturen, die der Zelle oder dem ganzen Organismus Stütze und Schutz bieten. Der Aufbau und die Funktion eines Polysaccharids werden von seinen Monosaccharideinheiten und der Art ihrer glykosidischen Verknüpfung bestimmt.

Speicherpolysaccharide

Sowohl Pflanzen als auch Tiere speichern Zucker zur späteren Verwendung in Form von Speicherpolysacchariden (► *Abbildung 5.6*). Pflanzen lagern **Stärke**, ein Glucosepolymer, in Form von Körnchen (Granula) in die Plastiden ihrer Zellen ein. Dadurch können große Mengen an Glucose in „osmotisch neutraler“ Form gespeichert werden, also ohne merkliche Veränderungen des Zellvolumens durch Wasserein- oder -ausstrom. Glucose ist eine wichtige Energiequelle von Zellen und Stärke kann insofern als gespeicherte Energie betrachtet werden. Der Zucker kann später von diesem Kohlenhydrat-„Sparkonto“ hydrolytisch „abgehoben“ werden. Die meisten Tiere, einschließlich des Menschen, haben Enzyme, mit denen sie Stärke hydroly-

sieren können und so Glucose als Nährstoff für die Zellen verfügbar machen. In der menschlichen Nahrung sind Kartoffeln und Getreide die Hauptquellen für Stärke.

Die meisten Glucosereste in Stärkemolekülen sind durch 1→4-glykosidische Bindungen kovalent miteinander verbunden, das heißt das C1 des einen ist mit dem C4 des anderen Glucoserests verknüpft. Dieser Bindungstyp ist auch beim Malzzucker (Maltose) realisiert (*Abbildung 5.5a*). Stärke ist jedoch keine homogene Substanz: Man findet sie meist als Mischung in Form der unverzweigten Amylose und des verzweigten Amylopectins, bei dem in gewissen Abständen Glucosylketten in 1→6-Bindung abzweigen (*Abbildung 5.6a*).

Tiere speichern Glucose als **Glykogen** („tierische Stärke“), ebenfalls eine Polyglucose, aber im Vergleich zu Amylopectin noch stärker verzweigt (*Abbildung 5.6b*). Der Mensch und andere Wirbeltiere lagern Glykogen hauptsächlich in der Leber und in Muskelzellen ein. Durch Hydrolyse des Glykogens wird bei Bedarf Glucose freigesetzt, zum Beispiel, wenn der Zuckerbedarf hoch ist oder der Blutzuckerspiegel stark absinkt. Die starke Verzweigung bedingt viele freie Enden, von denen Glucose hydrolytisch abgespalten werden kann. Dieser Energievorrat reicht allerdings nicht sehr lange aus. Beim Menschen ist der Glykogenvorrat nach ungefähr einem Tag aufgezehrt, falls er nicht durch die Zufuhr von Nahrung aufgefüllt wird. Dies kann bei einer Mangelernährung („Low-Carb-Diät“) zu Müdigkeit und Erschöpfung führen.

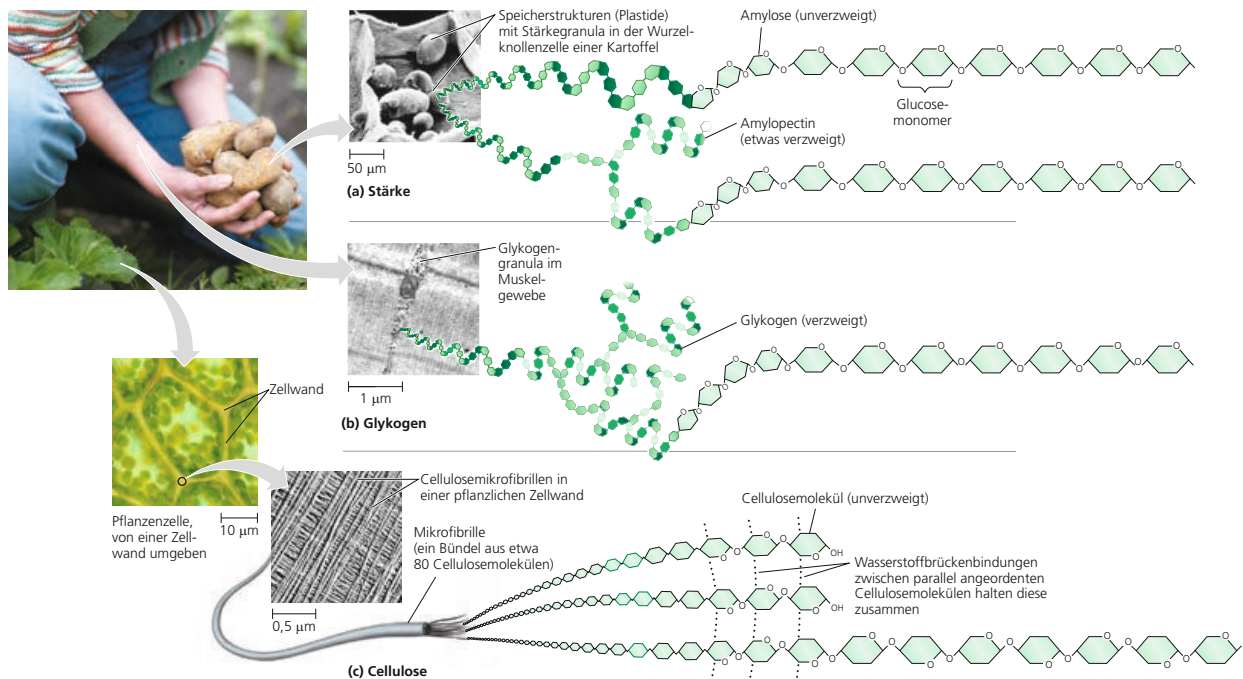


Abbildung 5.6: Speicher- und Strukturpolysaccharide bei Pflanzen und Tieren. (a) Stärke in Pflanzenzellen, (b) Glykogen in Muskelzellen und (c) strukturbildende Cellulosefasern in pflanzlichen Zellwänden. Alle gezeigten Beispiele bestehen nur aus Glucose-Monomeren (grüne Sechsecke). In Stärke und Glykogen tendieren die Polymerketten in ihren unverzweigten Bereichen zur Helixbildung, da die Winkel der glykosidischen Bindungen dies begünstigen. Es gibt zwei Arten von Stärke: Amylose und Amylopectin. Cellulose enthält eine andere Art der glykosidischen Verknüpfung und ist immer unverzweigt.

Strukturpolysaccharide

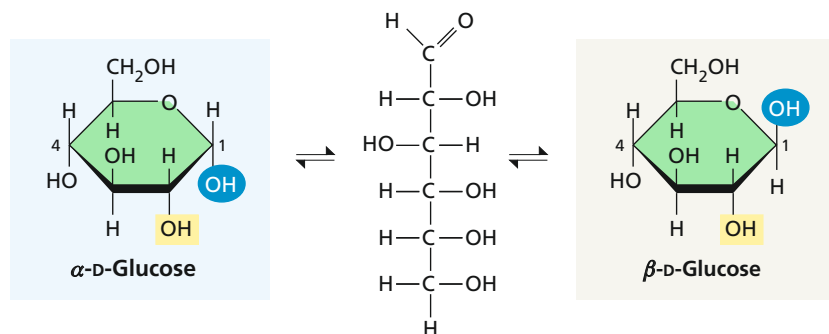
Organismen bauen stabile Stützstrukturen aus Strukturpolysacchariden auf. So ist etwa das Polysaccharid **Cellulose** ein Hauptbestandteil robuster pflanzlicher Zellwände (Abbildung 5.6c). Global werden pro Jahr fast 10^{14} kg (= 100 Milliarden Tonnen) Cellulose synthetisiert, was dieses Polysaccharid zur häufigsten organischen Verbindung auf der Erde macht.

Genau wie Stärke ist auch Cellulose ein Glucosepolymer, aber die beiden Moleküle unterscheiden sich durch ihre glykosidischen Bindungen. Glucose kann in zwei stereochemisch verschiedenen Ringformen vorliegen (►Abbildung 5.7a). Wenn sich der Glucose-Ring bildet, kann die Hydroxylgruppe am C-1 ober- oder unterhalb der Ringebene zu liegen kommen. Diese beiden Konfigurationsisomere (α -D-Glucose und β -D-Glucose) sind **Diastereomere** (Stereoisomere, die sich *nicht* wie Bild und Spiegelbild zueinander verhalten); in diesem speziellen Fall werden sie als **Anomere** bezeichnet. (Griechische Buchstaben werden oft als Identifikatoren unterschiedlicher Versionen biologischer Strukturen verwendet, genauso, wie man in Abbildungen die Buchstaben a, b, c usw. benutzt.) Stärke enthält nur α -konfigurierte Glucose-Monomere (►Abbildung 5.7b). Wir sind dieser Anordnung in Abbildung 5.4 und Abbildung 5.5 bereits wiederholt begegnet. Im Gegensatz dazu liegen die Glucosereste in der Cellulose in β -Konfiguration vor, was dazu führt, dass sie relativ zu ihren Nachbarn gedreht sind (►Abbildung 5.7c, siehe auch Abbildung 5.6c).

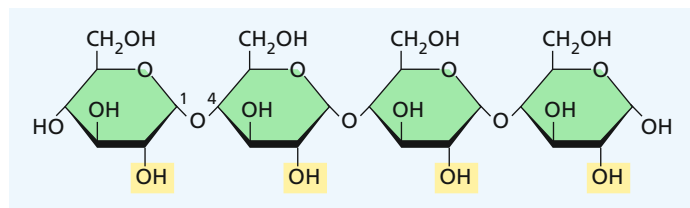
Die unterschiedlichen glykosidischen Bindungen der Stärke und der Cellulose verleihen den beiden Molekülsorten verschiedene räumliche Strukturen. Während Stärkemoleküle eine vorwiegend helikale (spiralförmig gewundene) Konformation einnehmen, sind Cellulosemoleküle gestreckt. Cellulosemoleküle sind niemals verzweigt. Einige Hydroxylgruppen an den Untereinheiten können Wasserstoffbrückenbindungen mit anderen Cellulosemolekülen ausbilden, wenn diese parallel zueinander liegen. In der pflanzlichen Zellwand lagern sich parallel angeordnete Cellulosemoleküle zu supramolekularen Einheiten, den Mikrofibrillen, zusammen (Abbildung 5.6c). Die kabelartigen Mikrofibrillen bilden ein robustes Baumaterial für die Pflanze. Sie sind auch für den Menschen von Bedeutung, da Cellulose der Hauptbestandteil von Papier ist und Baumwollfasern ausschließlich aus Cellulose aufgebaut sind.

Enzyme, die Stärke durch hydrolytische Spaltung der α -glykosidischen Bindungen verdauen, können β -glykosidische Bindungen in den Cellulosemolekülen nicht spalten, weil sich die beiden Moleküle strukturell deutlich unterscheiden. Tatsächlich verfügen nur wenige Organismen über Enzyme, die Cellulose spalten können (Cellulasen). Der Mensch kann Cellulose nicht verdauen, weshalb die in unserer Nahrung enthaltene Cellulose nur den Verdauungstrakt durchläuft und ausgeschieden wird. Durch Reibung veranlasst sie dennoch die Darmschleimhaut zur Absonderung von Schleim, was die Darmpassage fördert. Obwohl Cellulose dem

- (a) Die Ringstrukturen von α - und von β -Glucose. Diese beiden ineinander überführbaren isomeren Formen der Glucose unterscheiden sich in der Konfiguration am C-1 (der Stellung der Hydroxylgruppe am Kohlenstoffatom Nr. 1).



- (b) Stärke: α 1 \rightarrow 4-Verknüpfung von α -Glucose-Residen. Alle Monosaccharidreste weisen dieselbe Orientierung auf. Vergleichen Sie die Stellung der gelb hervorgehobenen OH-Gruppen mit denen im Cellulosemolekül (c).



- (c) Cellulose: β 1 \rightarrow 4-Verknüpfung von β -Glucose-Residen. Im Cellulosemolekül steht jeder zweite Glucose-Resid auf dem Kopf (relativ zu den benachbarten Resten).

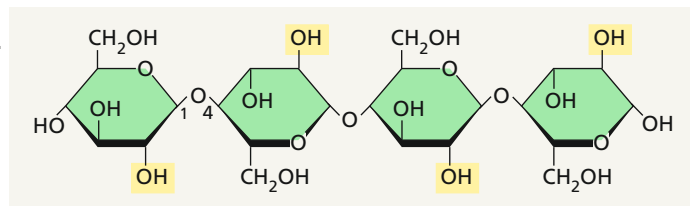
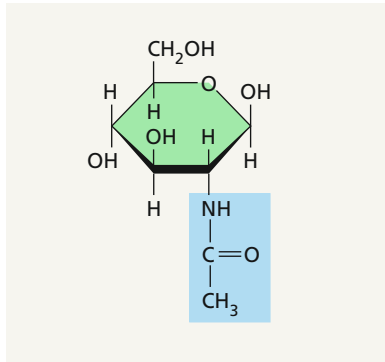


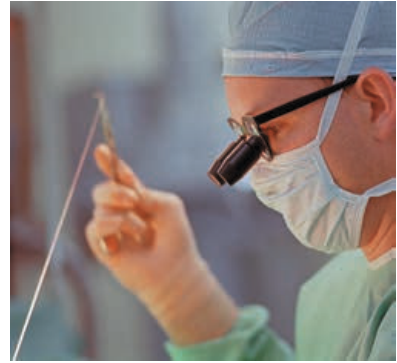
Abbildung 5.7: Die Strukturen von Stärke und Cellulose.



(a) Struktur eines Chitinmonomers.



(b) Das Chitin ist Teil des Exoskeletts von Gliederfüßern (Arthropoden). Diese Zikade häutet sich gerade. Sie streift ihr altes Exoskelett ab und es schlüpft das Adulttier.



(c) Chitin wird in der Wundbehandlung eingesetzt. Es bildet stark belastungsfähige und biegsame Fäden, die nach dem Verheilen der Wunde oder nach einem chirurgischen Eingriff resorbiert werden.

Abbildung 5.8: Chitin, ein strukturgebendes Polysaccharid.

Menschen also nicht als Nährstoff dient, ist sie daher doch ein nützlicher Bestandteil gesunder Ernährung. Die meisten Früchte, Gemüse und sonstigen pflanzlichen Nahrungsmittel sind reich an Cellulose. Die auf Lebensmittelverpackungen deklarierten „Ballaststoffe“ enthalten größtenteils unverdauliche Cellulose.

Manche Prokaryonten und einige Pilze können Cellulose verdauen, die dabei in Glucose-Monomere gespalten wird. Eine Kuh beherbergt in ihrem Pansen (dem ersten ihrer vier Mägen) auf die Celluloseverdauung spezialisierte Prokaryonten und Protisten. Die Mikroorganismen im Magen hydrolysieren die Cellulose der Pflanzen und wandeln die dabei entstehende Glucose in andere Nährstoffe um, die die Kuh letztlich ernähren. In ganz ähnlicher Weise finden sich im Darm von Termiten, die ebenfalls nicht selbst Cellulose spalten können, Prokaryonten oder Protisten, die aus Holz Nahrung aufbereiten. Manche Pilze zersetzen ebenfalls die Cellulose enzymatisch und helfen dadurch bei der Rückführung chemischer Elemente in die Ökosysteme der Erde.

Ein weiteres wichtiges Polysaccharid ist das **Chitin**, das Strukturkohlenhydrat von Arthropoden (Gliederfüßer wie Spinnen, Insekten, Crustaceen und verwandte Tiere), die aus ihm ihr Exoskelett aufbauen (► *Abbildung 5.8*). Ein Exoskelett (Außenskelett) ist eine harte Hülle, die die Weichteile eines Tieres umschließt. Chitin-/Proteinhüllen sind zunächst biegsam und von lederartiger Konsistenz. Sie verhärten, wenn die Proteinanteile chemisch quervernetzt werden (z.B. bei Insekten) oder durch die Abscheidung von Calciumcarbonat (Kalk) verkrusten (z.B. bei Krabben). Das Außenskelett der Gliederfüßer ist ein Verbundwerkstoff. Chitin findet sich auch in der Zellwand von Pilzen. Chitin ähnelt der Cellulose, allerdings sind die Chitin-Monomere, die aus N-Acetyl-Glucosamin bestehen, von der Glucose abgeleitete Aminozucker (siehe *Abbildung 5.8*, oben links).

► Wiederholungsfragen 5.2

1. Schreiben Sie die Strukturformel eines Monosaccharids mit drei Kohlenstoffatomen.
2. Eine Kondensation verknüpft zwei Glucosemoleküle zu einem Molekül Maltose. Die Summenformel der Glucose ist $C_6H_{12}O_6$. Wie lautet die Summenformel der Maltose?
3. **WAS WÄRE, WENN?** Nachdem man einer Kuh Antibiotika verabreichen musste, um eine Infektion zu behandeln, verordnet der Tierarzt eine Darmkultur mit verschiedenen Prokaryonten. Warum?

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

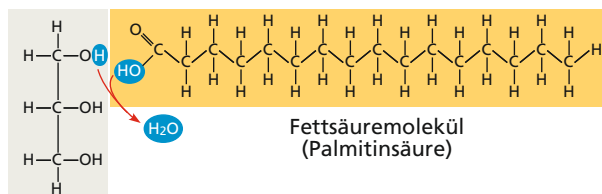
Lipide bilden eine heterogene Gruppe hydrophober Moleküle **5.3**

Lipide sind eine Klasse hydrophober Moleküle, die zwar keine kovalent verbundenen Polymere bilden, sich jedoch leicht zu großen Aggregaten zusammenschließen. Makromoleküle im eigentlichen Sinn sind also nicht. Die als Lipide (griech. *lipos*, Fett) bezeichneten Stoffe werden hier zusammengefasst, weil ihnen eine wichtige Eigenschaft gemeinsam ist: Sie mischen sich – falls überhaupt – nur schlecht mit Wasser. Die Hydrophobie der Lipide ist durch ihre Molekülstruktur bedingt. Sie bestehen zum größten Teil aus apolaren aliphatischen Kohlenwasserstoffketten, die an kleinere polare Bereiche gebunden sind, die sogenannten hydrophilen Kopfgruppen. Lipide sind in Form und Funktion vielgestaltig; Wachse und bestimmte Pig-

mente sowie zahlreiche andere Stoffgruppen werden ihnen zugerechnet. Wir beschränken unsere Diskussion auf die biologisch wichtigsten Lipidtypen: die Fette, die Phospholipide und die Steroide.

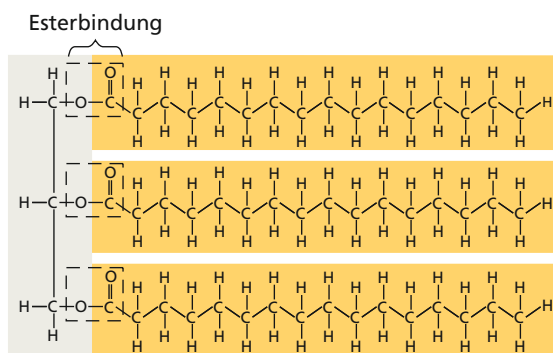
5.3.1 Fette

Obleich Fette keine Polymere sind, werden sie aus einigen wenigen Typen kleinerer Moleküle durch Kondensation gebildet. Ein **Fettmolekül** besteht aus Glycerin und Fettsäuren (► *Abbildung 5.9a*). Glycerin (chemisch korrekt als *Glycerol* zu bezeichnen) ist ein dreiwertiger Alkohol, dessen drei C-Atome jeweils eine OH-Gruppe tragen: $\text{CH}_2\text{OHCHOHCH}_2\text{OH}$. Eine **Fettsäure** ist eine langkettige Carbonsäure, deren aliphatisches Kohlenstoffgerüst häufig aus 16 oder 18 Kohlenstoffatomen besteht. Endständig enthalten Fettsäuren eine einzige Carboxylgruppe, also die funktionelle Gruppe, die dem Molekül seine Säureeigenschaften verleiht. Der apolare Bereich der aliphatischen Kohlenwasserstoffkette macht Fette hydrophob. Sie sind in Wasser unlöslich, weil sie keine Wasserstoffbrückenbindungen mit den Wassermolekülen ausbilden können. Daher trennt sich Salatöl (ein flüssiges Fett) ziemlich schnell von der wässrigen Essiglösung eines Salatdressings.



Glycerol

(a) Dehydratisierungsreaktion bei der Synthese eines Fettmoleküls.



(b) Ein Fettmolekül (Triacylglycerol).

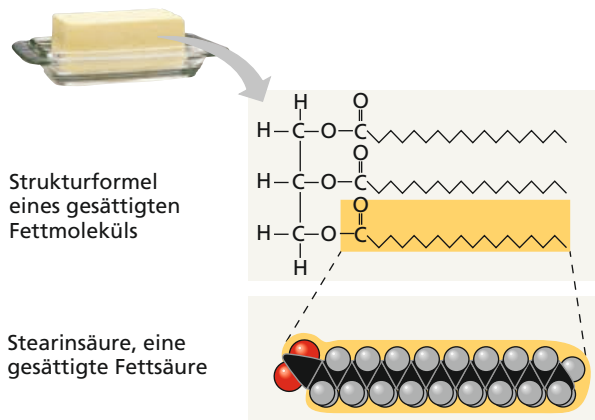
Abbildung 5.9: Synthese und Struktur eines Fettmoleküls (Triacylglycerol). Die molekularen Bausteine eines Fettmoleküls sind ein Molekül Glycerin und drei Fettsäuremoleküle. (a) Bei der Esterbildung wird für jeden gebundenen Acylrest ein Wassermolekül abgespalten. (b) Ein Fettmolekül mit drei Fettsäureresten. Die C-Atome der Fettsäurereste sind zickzackförmig angeordnet. Dies entspricht der tatsächlichen Bindungsgeometrie der vier von jedem Kohlenstoffatom ausgehenden Bindungen (Tetraedergeometrie; siehe *Abbildungen 4.3a* und *4.6b*).

In einem Fett sind drei Fettsäuremoleküle mit einem Glycerinmolekül unter Ausbildung von drei Esterbindungen verbunden. **Ester** entstehen durch die Reaktion von Säuren mit Alkoholen, in diesem Fall der OH-Gruppen des Glycerins mit den Carboxylgruppen der Fettsäuren. Das so gebildete Lipidmolekül wird auch als **Triacylglycerol** bezeichnet. Als Acylreste bezeichnet man die Anteile der Carbonsäuren, die in das Estermolekül eingehen (RCO-). Ein weiterer synonyme Begriff, der ebenfalls ein Neutralfett bezeichnet, ist Triglycerid (häufig zu finden auf der Liste der Inhaltsstoffe von Fertigspeisen). Die drei Fettsäurereste eines Lipids können identisch sein oder sich voneinander unterscheiden (► *Abbildung 5.9b*). So können sich die einzelnen Fettsäuren in der Länge (Zahl der Kohlenstoffatome) sowie gegebenenfalls in der Zahl und Stellung von Doppelbindungen unterscheiden. Die Begriffe gesättigte und ungesättigte Fette beziehungsweise Fettsäuren sind Ihnen sicher im Zusammenhang mit der Ernährung vertraut (► *Abbildung 5.10*). Falls das Molekül überhaupt keine Doppelbindungen (-C=C-) enthält, liegt eine **gesättigte Fettsäure** (► *Abbildung 5.10a*) mit der maximal möglichen Zahl von Wasserstoffatomen pro C-Atom vor. Besitzt eine **ungesättigte Fettsäure** hingegen eine oder auch mehrere C=C -Doppelbindungen, kann sie geometrische Isomere bilden (siehe *Abbildung 4.7b*). Falls die Doppelbindung *cis*-konfiguriert ist, hat das Molekül an dieser Stelle einen Knick (► *Abbildung 5.10b*).

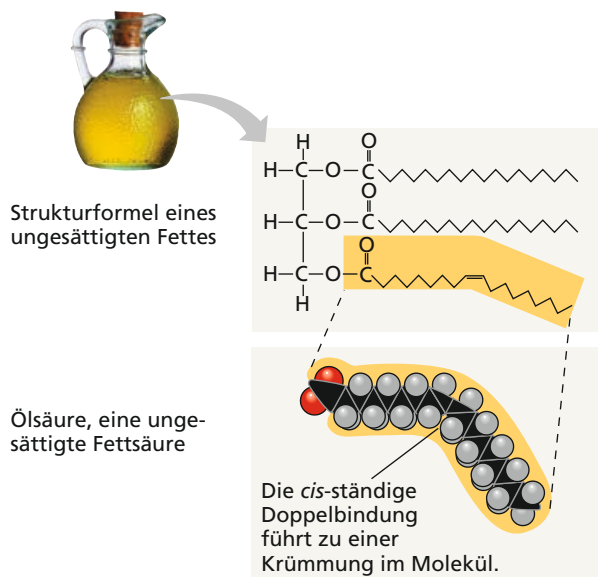
Ein Fett mit nur gesättigten Fettsäuren gilt als gesättigt. Dazu gehören die meisten tierischen Fette, die also keine Doppelbindungen in den Kohlenwasserstoffketten besitzen. Aufgrund ihrer Kompaktheit lassen sich diese Moleküle dicht zusammenpacken. Gesättigte Fette wie Tran und Butter sind bei Zimmertemperatur fest. Im Gegensatz dazu sind pflanzliche Fette und die Fette von Fischen meistens ungesättigt, sie enthalten also einen oder mehrere ungesättigte Fettsäurereste. Fette, die bei Zimmertemperatur flüssig sind, werden Öle genannt. Beispiele hierfür sind Pflanzen- und Fischfette wie Olivenöl und Dorschleberöl. Der durch die *cis*-Doppelbindungen verursachte Knick verhindert die dichte Zusammenlagerung der Moleküle und daher ihre Verfestigung bei Zimmertemperatur. Die Bezeichnung „gehärtetes Pflanzenfett“ auf Lebensmitteln besagt, dass die ungesättigten Fette durch Reaktion mit Wasserstoff (Hydrierung) in gesättigte umgewandelt wurden. Die Doppelbindungen sind durch die Addition von Wasserstoff reduziert worden. Erdnussbutter, Margarine und viele andere Produkte werden „gehärtet“, um zu verhindern, dass sich die Fettphase in flüssiger Form abscheidet. Auch sind gesättigte Fette viel weniger empfindlich gegen Oxidation, wodurch sie nicht so schnell ranzig werden.

Eine an gesättigten Fetten reiche Nahrung kann zur Entstehung chronischer kardiovaskulärer Krankheiten wie der Arteriosklerose beitragen. Bei dieser schleichenden Erkrankung lagern sich an den Innenseiten der Blutgefäße Plaques ab, die – wenn sie eine gewisse Dicke erreicht haben – den Blutfluss durch das Gefäß behindern und dem Blutstrom einen höheren Widerstand entgegensetzen. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass die Härtung von Pflanzenfetten nicht nur gesättigte

Fette erzeugt, sondern als Nebenprodukte auch ungesättigte Fette in *trans*-Konfiguration. Diese „*trans*-Fette“ scheinen noch stärker zu arteriosklerotischen Ablagerungen und anderen Problemen beizutragen als gesättigte (siehe dazu *Abschnitt 42.4*). Da *trans*-Fette in Backwaren und prozessierten Lebensmitteln häufig zu finden sind, hat die US-amerikanische Gesundheitsbehörde (*Food and Drug Administration*; FDA) 2006 verfügt, dass der *trans*-Fettgehalt zunächst auf den Packungen angegeben werden muss. Seit 2018 sind *trans*-Fette in Lebensmitteln in den USA ganz verboten. Dänemark hat dieses Verbot bereits 2003 ausgesprochen, die Schweiz und Island sind 2008 und 2010 dem Beispiel gefolgt. In Deutschland und anderen EU-Ländern steht hingegen eine gesetzliche Regelung noch aus.



(a) **Gesättigte Fette.** Bei Zimmertemperatur sind die Moleküle eines gesättigten Fettes (wie in Butter) so dicht gepackt, dass ein Feststoff entsteht.



(b) **Ungesättigte Fette.** Bei Zimmertemperatur können sich die Moleküle eines ungesättigten Fettes (wie in Olivenöl) aufgrund der Krümmungen nicht dicht genug zusammenlagern, um das Fett zu verfestigen.

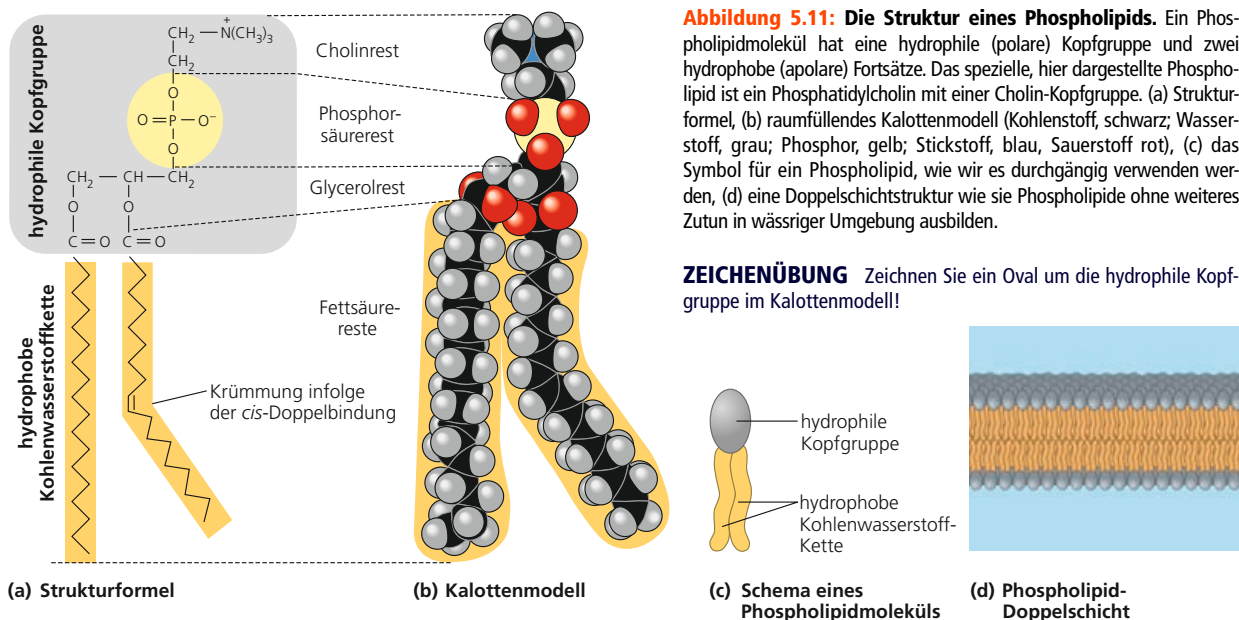
Abbildung 5.10: Gesättigte und ungesättigte Fette und Fettsäuren.

Fette haben sich in der jüngeren Vergangenheit einen so negativen Ruf erworben, dass man sich fragt, welchen Nutzen sie denn überhaupt haben. Die Hauptfunktion von Fetten liegt in der Speicherung von Energie für den Organismus. Die Kohlenwasserstoffketten der Lipidmoleküle sind chemisch den Kohlenwasserstoffen des Benzins und Heizöls nicht unähnlich und ebenso energiereich. Ein Gramm Fett enthält rund doppelt so viel verwertbare Energie wie die gleiche Menge eines Proteins oder eines Polysaccharids. Da Pflanzen sich nicht fortbewegen müssen, können sie mit voluminöseren Speicherstoffen wie Stärke zurechtkommen. Pflanzenöle werden deshalb in der Regel aus Samen gewonnen, in denen die kompaktere Speicherform vorteilhaft ist. Tiere müssen ihre Energiereserven mit sich herumtragen, und so ist es ein Selektionsvorteil, eine kompaktere Treibstoffreserve in Form von Fett mitzuführen. Der Mensch und andere Säugetiere lagern ihre langfristigen Energiereserven in Fettzellen (siehe *Abbildung 4.6a*), die an- und abschwollen, wenn Fett deponiert oder abgerufen wird. Über die Speicherung von Energie hinaus wirkt das Fettgewebe auch als mechanische Dämpfung der inneren Organe. Außerdem isoliert eine Fettschicht unterhalb der Haut den Körper gegen Temperaturschwankungen. So ist das Unterhautfettgewebe bei Walen, Robben und den meisten anderen wasserlebenden Säugetieren besonders dick und schützt sie gegen Auskühlung.

5.3.2 Phospholipide

Zellen sind ohne eine andere Art von Lipiden, den sogenannten Phospholipiden (*Abbildung 5.11*), nicht vorstellbar. **Phospholipide** sind als Hauptbestandteile aller Zellmembranen unabdingbar. Ihre Strukturen liefern ein klassisches Beispiel für die Entsprechung von Form und Funktion auf molekularer Ebene. *Abbildung 5.11* zeigt, dass sich Phospholipidmoleküle und Fettmoleküle zwar ähneln, aber in der Zahl der mit dem Glycerolrest veresterten Acylreste unterscheiden. Die dritte Hydroxylfunktion des Glycerins ist mit einer Phosphorylgruppe verestert, die unter physiologischen Bedingungen negativ geladen ist. Zusätzliche niedermolekulare polare oder geladene kleine Gruppen sind mit dem Phosphorylrest verknüpft. Cholin ist nur ein Beispiel (*Abbildung 5.11*) von vielen, das für eine große Zahl von Phospholipiden mit unterschiedlichen Eigenschaften steht.

Die beiden Enden eines Phospholipidmoleküls zeigen ein unterschiedliches Verhalten gegenüber Wasser. Der Kohlenwasserstoffanteil der Acylreste ist hydrophob und vermeidet den Kontakt mit Wasser. Die Phosphorsäuregruppe und daran gegebenenfalls befindliche hydrophile Kopfgruppen besitzen eine Affinität für Wasser, verhalten sich also hydrophil. Wenn Phospholipide und Wasser zusammengebracht werden, organisieren sich die Phospholipide automatisch zu doppel-schichtigen Aggregaten (engl. *bilayer*), deren hydrophile Bereiche mit dem Wasser in Kontakt stehen, während sich die hydrophoben Anteile vom Wasser weg und aufeinander zu orientieren (*Abbildung 5.11d*).



An der Oberfläche einer Zelle sind die Phospholipide in einer ähnlichen Doppelschicht organisiert. Die hydrophilen Kopfgruppen der Moleküle befinden sich an den Außenseiten der Doppelschicht und stehen in Kontakt mit der wässrigen Lösung innerhalb und außerhalb der Zelle. Die hydrophoben Molekülfortsätze weisen im Inneren der Doppelschicht aufeinander zu, weg vom Wasser. Diese Anordnung ist nichts Überraschendes, sondern stellt den energieärmsten Zustand dar, den dieses Stoffgemisch einnehmen kann, wie durch thermodynamische Messungen und rechnerisch gezeigt werden kann. Die Phospholipid-Doppelschicht bildet eine Grenzfläche zwischen der Zelle und ihrer Umgebung. Lebende Zellen könnten ohne Phospholipide nicht existieren.

5.3.3 Steroide

Cholesterin und zahlreiche daraus hervorgehende Hormone gehören zur Gruppe der **Steroide**, einer Gruppe

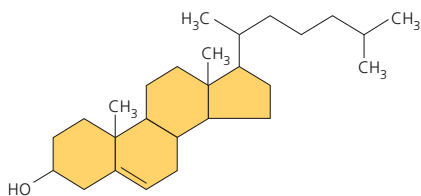


Abbildung 5.12: Das Steroid Cholesterin. Cholesterin ist die Ausgangsverbindung für die Synthese der anderen Steroide im tierischen Körper, einschließlich der Geschlechtshormone. Die Steroide unterscheiden sich in den funktionellen Gruppen, die an die vier kondensierten Ringe (gelb unterlegt) gebunden sind, sowie durch den Sättigungsgrad der Ringe.

ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN Vergleichen Sie Cholesterin mit den beiden Geschlechtshormonen in der Abbildung am Anfang von *Abschnitt 4.3*. Kreisen Sie die Gruppen ein, die Cholesterin mit Östradiol gemeinsam hat und ziehen Sie Rechtecke um die gemeinsamen Gruppen von Cholesterin und Testosteron.

von Lipiden mit einem Kohlenstoffgerüst aus vier kondensierten Ringen, die sich vom Kohlenwasserstoff Steran als Grundkörper ableiten (► *Abbildung 5.12*). Die einzelnen Steroide unterscheiden sich in den funktionellen Gruppen, die an verschiedenen Stellen an das Ringsystem gebunden sein können, sowie gegebenenfalls in der Ringkonformation. Das **Cholesterin** ist ein verbreiteter Bestandteil tierischer Zellmembranen. Es stellt auch bei Tieren die gemeinsame Vorstufe dar, aus der die anderen Steroide synthetisiert werden. Bei Wirbeltieren wird das Cholesterin in der Leber gebildet. Es ist somit für Tiere eine höchst wichtige Verbindung, obwohl eine zu hohe Konzentration im Blut zur Arterienverkalkung (Arteriosklerose) beitragen kann. Gesättigte und ungesättigte *trans*-Fette beeinträchtigen die Gesundheit dadurch, dass sie den Cholesterinspiegel beeinflussen.

► Wiederholungsfragen 5.3

1. Vergleichen Sie die Struktur eines Fettmoleküls (eines Triacylglycerols) mit der eines Phospholipidmoleküls.
2. Warum werden die menschlichen Geschlechtshormone zu den Lipiden gerechnet?
3. **WAS WÄRE, WENN?** Nehmen Sie an, ein Meeressäuger würde sehr tiefen Temperaturen ausgesetzt. Erklären Sie, wie er das Fließvermögen (die Fluidität) seiner Zellmembranen aufrechterhalten könnte.

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.



Proteine: Funktionsvielfalt durch Strukturvielfalt

5.4

Nahezu alle in Lebewesen ablaufenden Vorgänge sind von Proteinen abhängig. Diesem Umstand trägt auch ihre Namensgebung Rechnung: Das griechische Wort *proteios* bedeutet „Erster“ oder „erster Platz“. Proteine machen mehr als 50 Prozent der Trockenmasse der meisten Zellen aus, und sie spielen bei praktisch allem, was einen lebenden Organismus auszeichnet, eine unersetzliche Rolle. Eine Gruppe der Proteine – die Enzyme – beschleunigt chemische Reaktionen, andere sind strukturgebend beziehungsweise -stützend, und wieder andere sind an Transportvorgängen, der zellulären Kommunikation, Bewegungsvorgängen oder der Abwehr fremder Substanzen und Organismen beteiligt. ► *Abbildung 5.13* zeigt Beispiele von

Proteinen mit den genannten Funktionen, Details werden Sie in späteren Kapiteln kennenlernen.

Leben ist ohne katalytisch wirksame Proteine, die Enzyme, nicht möglich. Allerdings besitzen bestimmte Ribonucleinsäuren („Ribozyme“) ebenfalls katalytische Eigenschaften, die wahrscheinlich in der Frühphase der Evolution die proteinvermittelte Katalyse vorweggenommen haben. Enzyme regulieren den Stoffwechsel, indem sie bestimmte chemische Reaktionen hochspezifisch beschleunigen, ohne dabei selbst verbraucht zu werden. Da ein Enzym seine Aufgabe immer wieder neu erfüllen kann, ist der Begriff „Arbeitspferd“ für diese Stoffklasse angemessen.

Ein Mensch verfügt über Zehntausende unterschiedlicher Proteine, jedes mit seiner spezifischen Molekülstruktur und -funktion. Proteine sind in der Tat die strukturell komplexesten aller bekannten Molekülgruppen. Im Einklang mit ihren vielfältigen Funktionen unterscheiden sie sich untereinander erheblich in

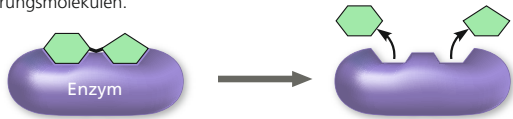
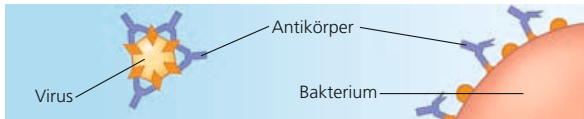
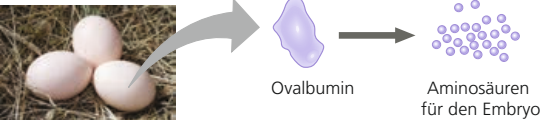
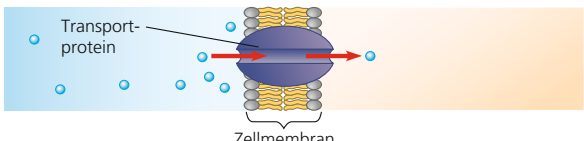
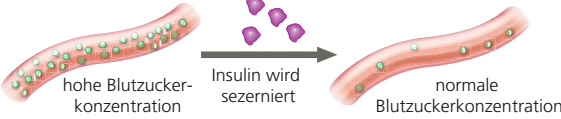
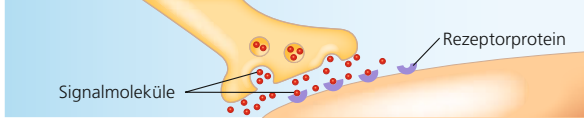
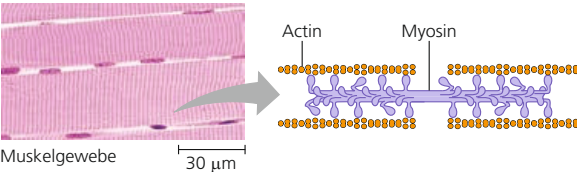
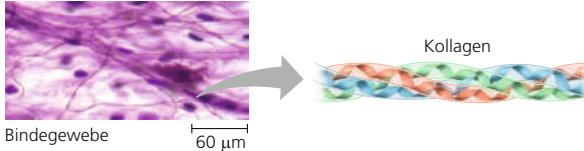
<p>Enzyme</p> <p>Funktion: spezifische Beschleunigung bestimmter chemischer Reaktionen Beispiel: Verdauungsenzyme katalysieren die Hydrolyse von Bindungen in Nahrungsmolekülen.</p> 	<p>Abwehrproteine</p> <p>Funktion: Schutz gegen Krankheiten Beispiele: Antikörper inaktivieren und helfen bei der Zerstörung von Bakterien und Viren.</p> 
<p>Speicherproteine</p> <p>Funktion: Speicherung von Aminosäuren Beispiele: Casein, ein Milchprotein, ist die Hauptquelle für Aminosäuren neugeborener Säugetiere. Pflanzen enthalten in ihren Samen Speicherproteine. Ovalbumin ist ein Protein im Hühnerweiß und die Aminosäurequelle des sich entwickelnden Küchens.</p> 	<p>Transportproteine</p> <p>Funktion: Transport von Substanzen Beispiele: Hämoglobin, das eisenhaltige Protein im Wirbeltierblut, transportiert Sauerstoff von der Lunge in andere Teile des Körpers. Andere Proteine transportieren Moleküle durch Zellmembranen, wie hier gezeigt.</p> 
<p>Peptidhormone</p> <p>Funktion: Koordination bestimmter Abläufe in einem Lebewesen Beispiele: Insulin, ein aus der Bauchspeicheldrüse sezerniertes Hormon, beeinflusst die Glucoseaufnahme von Geweben und reguliert so die Blutzuckerkonzentration.</p> 	<p>Rezeptorproteine</p> <p>Funktion: Reaktion der Zelle auf chemische Reize Beispiele: Rezeptoren in Nervenzellmembranen detektieren chemische Signale anderer Nervenzellen.</p> 
<p>Kontraktile Proteine und Motorproteine</p> <p>Funktion: Bewegung Beispiele: Motorproteine sind für die Wellenbewegungen von Cilien und Flagellen verantwortlich, Actin und Myosin für die Muskelkontraktion.</p> 	<p>Strukturproteine</p> <p>Funktion: mechanische Stütze Beispiele: Keratin ist das strukturgebende Protein in Haaren, Nägeln, Hörnern, Federn und anderen Hautanhangsgebilden. Insekten und Spinnen verwenden Seidenfasern, um Kokons und Netze zu bauen. Kollagen und Elastin bilden im Bindegewebe von Tieren ein faserartiges Maschenwerk.</p> 

Abbildung 5.13: Proteinfunktionen im Überblick.

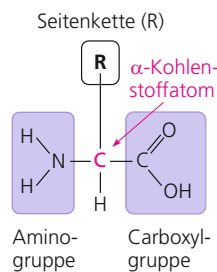
ihrer Gestalt, wobei jedes Protein seine eigene charakteristische Raumstruktur hat.

Ungeachtet ihrer enormen Diversität bestehen doch alle Proteine aus dem gleichen Satz von 20 Aminosäuren, die zunächst zu unverzweigten linearen Ketten polymerisieren. Die Bindung zwischen zwei Aminosäuren heißt Peptidbindung, und daher werden Aminosäurepolymere auch **Polypeptide** genannt. Da die beteiligten Aminosäuren bei ihrer Kondensationsreaktion ein Molekül Wasser freisetzen, enthalten Polypeptide keine Aminosäuren, sondern **Aminosäurereste**. Ein **Protein** ist ein Molekül aus einer oder mehreren Polypeptidketten mit einer biologischen Funktion. Jede Kette faltet sich unter den natürlichen Lebensbedingungen des betreffenden Organismus in eine spezifische dreidimensionale Struktur.

5.4.1 Aminosäure-Monomere

Allen **Aminosäuren** ist dieselbe Grundstruktur gemeinsam: organische Verbindungen mit einer Amino- und einer Carboxylgruppe (siehe *Abbildung 4.9*). Das Formelbild rechts zeigt die allgemeine Struktur einer α -Aminosäure. Bei dieser Aminosäureklasse sind beide funktionellen Gruppen an das sogenannte C_α -Atom gebunden. Dieses Atom findet sich im Zentrum des Moleküls, es ist chiral substituiert, also ein asymmetrisches Kohlenstoffatom. Die vier daran gebundenen Substituenten sind die namengebenden Amino- und Carboxylgruppen, ein Wasserstoffatom sowie ein von Aminosäure zu Aminosäure unterschiedlicher Rest R, der auch als Seitenkette bezeichnet wird. Aminosäuren können auch längere C-Atomketten haben und die beiden namengebenden funktionellen Gruppen nicht an ein und demselben C-Atom tragen. α -Aminosäuren heißen so, weil das C-Atom, welches die Aminogruppe trägt, in unmittelbarer Nachbarschaft zur Carboxylgruppe steht. Wenn das Aminogruppen-tragende C-Atom ein C-Atom weiter entfernt steht, handelt es sich um eine β -Aminosäure; noch eine Stelle weiter um eine γ -Aminosäure und so weiter. β - und γ -Aminosäuren finden sich nicht in Proteinen, wohl aber im Stoffwechsel und bei der Nervenleitung. Zum Beispiel erfüllt die **γ -Aminobuttersäure** (GABA, $H_2NC_\gamma H_2 C_\beta H_2 C_\alpha H_2 COOH$) als Botenstoff (**Neurotransmitter**) im Nervensystem eine wichtige Funktion (siehe *Tabelle 48.2*).

► *Abbildung 5.14* zeigt die 20 Aminosäuren, aus denen Proteine bestehen, die sogenannten **proteinogenen Aminosäuren**. Aus chemischer Sicht stellen sie lediglich einen kleinen Teil der theoretisch denkbaren Aminosäuren dar. Die Amino- und die Carboxylgruppen sind in ihrer ionisierten Form gezeigt, so wie sie unter den Lebensbedingungen einer Zelle (**physiologische Bedingungen**) normalerweise vorliegen. Die Seitenkette R kann sehr einfach gebaut sein, wie im Fall des Glycins, in dem R nur ein Wasserstoffatom ist.



Glycin ist die einzige proteinogene Aminosäure ohne Chiralitätszentrum, da ihr C_α zwei H-Atome bindet. Die Seitenkette kann auch zusätzliche funktionelle Gruppen enthalten, wie zum Beispiel im Glutamin. Außer den proteinogenen kommen in Organismen weitere „non α “ Aminosäuren vor (beispielsweise die oben erwähnte **γ -Aminobuttersäure**). Zudem können einige α -Aminosäuren noch chemisch abgewandelt werden, *nachdem* sie in eine Polypeptidkette eingebaut wurden. All diese vergleichsweise seltenen Aminosäuren sind in *Abbildung 5.14* nicht berücksichtigt.

Die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Seitenkette bestimmen den speziellen Charakter einer Aminosäure und beeinflussen dadurch die funktionelle Rolle, die der entsprechende Aminosäurerest in einem Polypeptid spielt. In *Abbildung 5.14* sind die Aminosäuren nach den Eigenschaften ihrer Seitenketten aufgelistet. Eine Gruppe besteht aus Aminosäuren mit apolaren, hydrophoben Seitenketten, eine andere hat polare, hydrophile Seitenketten. Aminosäuren mit einer zusätzlichen Säurefunktion (Carboxylgruppe) in der Seitenkette sind normalerweise negativ geladen, da das Säureproton abdissoziiert, sie sind also unter physiologischen Bedingungen deprotoniert. Aminosäuren mit basisch reagierenden Seitenketten (Aminogruppen) sind normalerweise kationisch, ihre Aminogruppen sind protoniert. Man beachte, dass alle Aminosäuren definitionsgemäß Amino- und Carboxylfunktionen enthalten. Bei *sauren* (negativ geladenen) oder *basischen* (positiv geladenen) Aminosäuren bezieht sich dies jeweils auf die Seitenketten. Diese Aminosäuren sind in jedem Fall hydrophil.

5.4.2 Polypeptide (Aminosäurepolymere)

Nachdem wir die einzelnen Aminosäuren betrachtet haben, wenden wir uns ihrer Polymerisation zu (► *Abbildung 5.15*). Die Kondensation einer Carboxylmit einer Aminogruppe unter Abspaltung eines Wassermoleküls führt zur Ausbildung einer kovalenten Säureamidbindung, der sogenannten **Peptidbindung**. Die daran beteiligten Atome – CONH – werden zusammengefasst als Peptidgruppe bezeichnet. Wiederholt sich dieser Vorgang sehr oft, so entsteht ein Polypeptid, also ein Polymer aus zahlreichen Monomeren, die jeweils durch eine Peptidbindung miteinander verbunden sind (siehe *Abschnitt 17.4*). An einem Ende der Polypeptidkette befindet sich eine freie Aminogruppe, am anderen eine Carboxylgruppe. Jede Polypeptidkette hat also einen Richtungssinn mit einem Amino-Ende (N-Terminus) und einem Carboxyl-Ende (C-Terminus). Die Aminosäure-Reihenfolge (**Aminosäuresequenz**) GAVLI steht mithin für ein anderes Pentapeptid als ILVAG.

Die sich wiederholende Sequenz von Atomen, die in ► *Abbildung 5.15* lila unterlegt ist, wird **Polypeptidrückgrat** genannt; es besteht aus C_α -Atomen und den Peptidgruppen. An die C_α -Atome sind die verschiedenen Seitenketten der Aminosäurereste gebunden. Die Größe der Polypeptidketten von Proteinen variiert von

weniger als hundert Aminosäureresten bis hin zu tausend oder mehr. Jedes unterscheidbare Polypeptid zeichnet sich durch seine spezifische lineare Aminosäuresequenz aus. Die chemische Natur von Polypeptiden ist durch die Art und Reihenfolge ihrer Seiten-

ketten vorgegeben. Die immense Vielfalt der Proteine in der Natur verdeutlicht ein wichtiges Konzept: Verschiedenartigkeit infolge der Sequenzvariabilität von Polymeren aus relativ wenigen Monomeren.

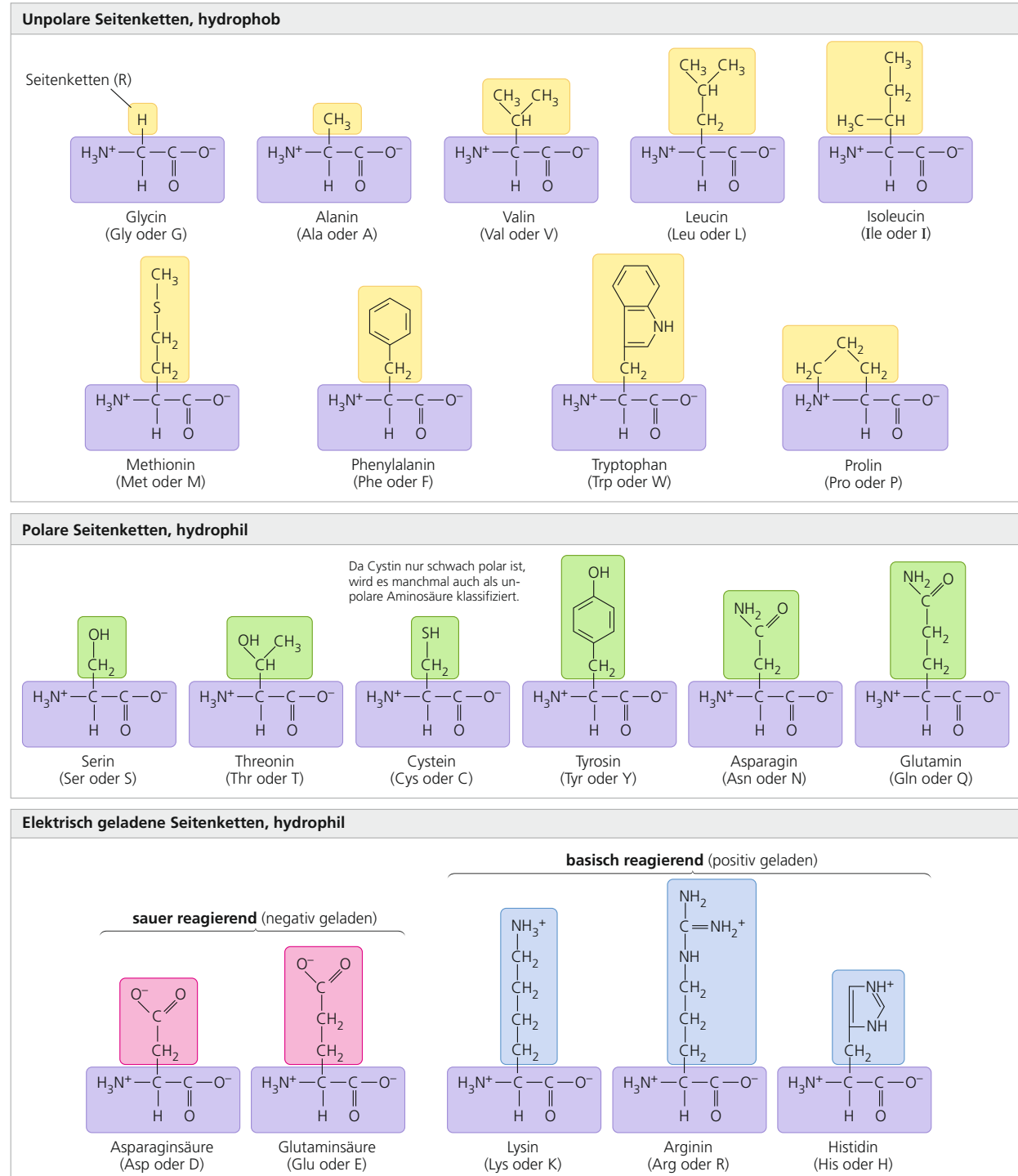


Abbildung 5.14: 20 proteinogene Aminosäuren. Die Aminosäuren sind anhand der chemischen Eigenschaften ihrer Seitenketten (R) angeordnet und in der unter physiologischen Bedingungen (pH 7,2) vorherrschenden doppelt ionisierten Form dargestellt. In Klammern stehen die drei- und einbuchstabigen Abkürzungen. Alle proteinogenen Aminosäuren sind L-Enantiomere (siehe *Abbildung 4.7c*). Glycine und Alanin sind aufgrund ihrer atomaren Zusammensetzung unter den hydrophoben Aminosäuren gelistet, obwohl beide gut wasserlöslich sind.

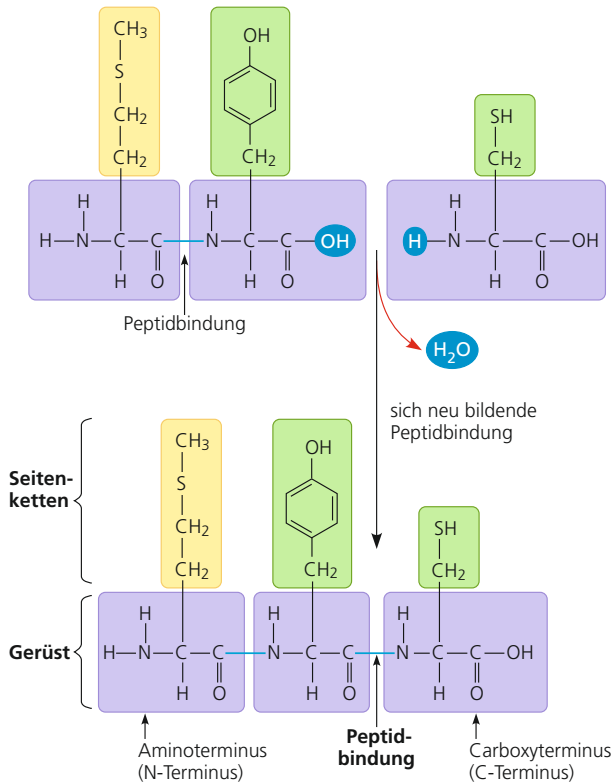


Abbildung 5.15: Bildung einer Polypeptidkette. Peptidbindungen entstehen durch die Kondensation der Carboxylgruppe eines Aminosäuremoleküls mit der Aminogruppe eines anderen unter Wasserabspaltung. Bei der Proteinbiosynthese bilden sich die Peptidbindungen konsekutiv, beginnend am N-Terminus. Das Polypeptid hat ein durchgehendes, unverzweigtes Rückgrat (lila unterlegt), die Aminosäure-Seitenketten (gelb und grün) zweigen davon ab.

ZEICHENÜBUNG Markieren Sie die drei Aminosäurereste im oberen Teil der Abbildung mit ihren drei- und einbuchstabigen Kürzeln. Identifizieren Sie die Carboxyl- und Aminogruppen, die die neue Peptidbindung ausbilden werden.

5.4.3 Proteinstruktur und -funktion

Unter physiologischen Bedingungen wird die Aktivität eines Proteins durch seine dreidimensionale Struktur bestimmt. Diese ergibt sich aus bis zu vier Strukturebenen, die als Primär-, Sekundär-, Tertiär- und Quartärstruktur bezeichnet werden. Die einfachste Ebene ist die **Primärstruktur**, die Abfolge der Aminosäurereste im Proteinmolekül, auch als **Aminosäuresequenz** bekannt. Unter physiologischen Bedingungen bestimmt diese Sequenz die dreidimensionale Struktur des Proteins. Infolge des Wasserstoffbrückenbindungspotenzials der Peptidgruppen und des Bestrebens hydrophober Seitenketten, der wässrigen Umgebung auszuweichen, faltet sich die Polypeptidkette in gewendelte, gestreckte oder (scheinbar) zufällige **Sekundärstrukturen**, sogenannte **α -Helices**, **β -Stränge** oder **Schleifen** (engl. *coils*). Mehrere β -Stränge können sich zu **β -Faltblättern** zusammenlagern, deren Struktur auf die tetraedrische Raumstruktur der sp^3 -hybridisierten C_α -Atome zurück-

geht. Diese Sekundärstrukturelemente lagern sich in einer für jedes Protein eindeutigen Weise zur **Tertiärstruktur** zusammen, wobei der Zusammenhalt im Wesentlichen durch nichtkovalente Wechselwirkungen wie Wasserstoffbrücken, ionische und hydrophobe Wechselwirkungen und Van-der-Waals-Kräfte vermittelt wird. Manche komplexe Proteine weisen darüber hinaus noch eine **Quartärstruktur** auf, das ist die Zusammenlagerung mehrerer gefalteter Polypeptidketten (der sogenannten „Untereinheiten“) aufgrund von nichtkovalenten Wechselwirkungen (siehe ▶ *Abbildung 5.22*).

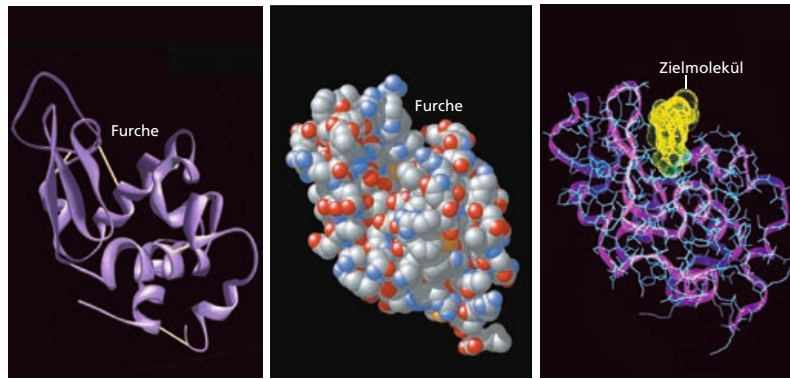
Pioniere der Aminosäuresequenzanalyse waren Frederick Sanger und seine Mitarbeiter von der Universität Cambridge in England. Sie klärten in den späten 40er- und frühen 50er-Jahren des 20. Jahrhunderts die Primärstruktur des Peptidhormons Insulin auf. Sanger verwendete dazu Reagenzien, die die Peptidkette an bestimmten, vorhersagbaren Punkten spalteten. Diesem Schritt folgte die chemische Identifizierung der einzelnen Aminosäurereste in den kurzen Bruchstücken. Nach jahrelanger Arbeit konnte so die vollständige Aminosäuresequenz des Insulins rekonstruiert werden. Sanger als treibende Kraft des Projekts erhielt dafür den Nobelpreis für Chemie – es sollte nicht sein einziger bleiben, denn gut 20 Jahre später bekam er einen zweiten für seine Arbeiten zur Nucleinsäuresequenzierung. Heute sind die meisten Schritte zur Sequenzierung von Polypeptiden weitgehend automatisiert. Außerdem gibt es indirekte, genetische Methoden, um Aminosäuresequenzen aus den Sequenzen der sie codierenden Nucleinsäuren abzuleiten (siehe dazu spätere Kapitel).

Obwohl die Aminosäuresequenz die dreidimensionale Raumstruktur eines Proteins und damit seine biologische Funktion festlegt, bedarf es ausgefeilter biophysikalischer Methoden, um diese Struktur zu bestimmen. Beispiele solcher Strukturen sind in ▶ *Abbildung 5.16* gezeigt. Der Unterschied zwischen einem Polypeptid und einem Protein ist letztlich also vergleichbar mit dem Unterschied zwischen einem Faden und dem daraus gewebten Kleidungsstück. Erst durch die richtige Faltung (Verarbeitung) und im richtigen Kontext gewinnt Letzteres seine speziellen Eigenschaften.

Wenn eine Zelle ein Polypeptid synthetisiert, faltet sich die Aminosäurekette meist spontan und nimmt ihre funktionelle Konformation ein. Dieser Faltungsvorgang ist ein thermodynamisch getriebener Vorgang, der auf der Ausbildung verschiedener nichtkovalenter, intramolekularer Wechselwirkungen, die ihrerseits von der Aminosäuresequenz abhängen, beruht. Obwohl die „Anweisung“ zur Faltung also bereits in der Primärstruktur codiert ist, sind einige Proteine in der Zelle für ihre richtige Faltung noch auf Helferproteine, die sogenannten *Chaperone*, angewiesen. Diese unterstützen die Faltung, indem sie die sich faltende Kette abschirmen und so die Aggregation und das Ausfallen teilgefalteter Proteine infolge hydrophober Effekte verhindern.

Strukturmodelle

Strukturbiologische Untersuchungen von Proteinen können mittels Röntgenstrahlung, NMR oder Elektronenmikroskopie erfolgen. Dies ergibt Tabellen mit den x,y,z-Koordinaten für die im Untersuchungsobjekt vorhandenen Atome. Grafiker können daraus Modelle erzeugen, die jeweils unterschiedliche Aspekte der Proteinstruktur hervorheben. Allerdings kann die „wahre“ Gestalt eines Protein nicht sichtbar gemacht werden, da Atome keine festgelegten Radien haben und Proteine in Lösungen zudem recht flexibel sind. Die drei Modelle rechts zeigen Lysozym, ein Enzym, das in der Tränenflüssigkeit, im Speichel und im Schweiß vorkommt und hilft, Infektionen zu verhindern, indem es Polysaccharide in der Zellwand von Bakterien spaltet und so letztlich die Zelle zerstört. Die Furche ist der Teil des Lysozymmoleküls, der das Zielmolekül (= Substrat) in einer Bakterienzellwand erkennt und bindet.



- (a) Ein **Bändermodell** verdeutlicht die Faltung der Polypeptidkette. Die gelben Linien zeigen chemische Quervernetzungen („Disulfidbrücken“) an, die Proteinstrukturen stabilisieren können.
- (b) Ein **Kalottenmodell** lässt die globuläre Form dieses Proteins deutlicher hervortreten. Es gibt die Raumstruktur der Moleküle mit der Lage aller von außen sichtbaren Atome – hier von Lysozym – wieder.
- (c) In dieser Ansicht ist die Bänderdarstellung einem **Drahtmodell** überlagert, welches das Proteinrückgrat mitsamt der Aminosäureseitenketten zeigt. Die gelbe Struktur ist das Zielmolekül.

1 In welchem Modell ist das Polypeptid-Rückgrat am besten erkennbar?

Vereinfachte Darstellung

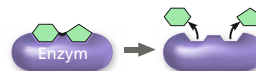
Die Verwendung einer detaillierten Computergrafik ist nicht immer erforderlich. Wenn die Funktion, und nicht die Struktur eines Proteins im Vordergrund steht, genügen einfache Zeichnungen.



In dieser Skizze des Proteins Rhodopsin ist ein einfacher transparenter Schattenriss um die Konturen eines Bändermodells gelegt. Der grobe Umriss des Moleküls und ein paar Details in seinem Inneren werden so erkennbar.



Wenn keine strukturellen Details benötigt werden, reicht eine reine Oberflächendarstellung.



Hier wird ein schlichter Umriss verwendet, da die Wirkungsweise des Enzyms veranschaulicht werden soll.

Insulin-produzierende Zelle der Bauchspeicheldrüse



Manchmal werden Proteinmoleküle, hier das Insulin, auch einfach als Punkte dargestellt.

2 Zeichnen Sie anhand der Molekülmodelle im oberen Teil der Abbildung ein einfaches Modell des Lysozyms, das nur die Form umreißt.

3 Warum ist es hier nicht wichtig, die tatsächliche Gestalt des Insulinmoleküls zu zeichnen?

Abbildung 5.16: Dreidimensionale Modelle von Proteinen. Proteine können je nach Erfordernis in unterschiedlicher Weise dargestellt werden.

Gefaltete Proteine können näherungsweise kugelförmig sein (*globulär*), aber auch lang gestreckt und faserförmig (*fibrös*). Innerhalb dieses breiten Spektrums existieren viele Varianten und Übergangsformen. Die spezielle Struktur eines Proteinmoleküls bestimmt, wie es funktioniert. In praktisch allen Fällen hängt die

Funktion eines Proteins von seiner Fähigkeit ab, ein bestimmtes oder mehrere andere Moleküle zu erkennen und zu binden. Ein besonders eindrückliches Beispiel der engen Verzahnung von Form und Funktion zeigt ► **Abbildung 5.17**, die exakte Entsprechung der Gestalt eines *Antikörpers* (eines körpereigenen Proteins) und ei-

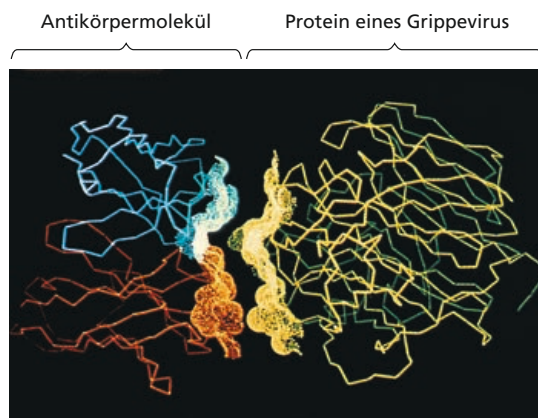


Abbildung 5.17: Die Komplementarität zwischen zwei Proteinoberflächen. Aus röntgenkristallografischen Daten wurde dieses Computermodell eines Antikörpermoleküls (blau und orange, links), das an ein Protein des Grippevirus bindet (grün und gelb, rechts), errechnet. Gezeigt ist ein Drahtmodell, das in der Kontaktregion mit der Verteilung der Elektronendichte überlagert ist. Solche Elektronendichten werden durch Röntgenstrukturanalysen geliefert (entsprechend der Höhenlinien auf herkömmlichen Geländekarten). Im Zentrum hoher Dichte sitzen dann jeweils die Atomkerne (siehe **Abbildung 5.20**). Am Rechner lassen sich Moleküle leicht auseinanderschieben, wodurch ihre exakt komplementären Oberflächen besser sichtbar werden.

? Welche Rückschlüsse auf die Proteinstruktur können aus Computermodellen gezogen werden?

ner bestimmten Fremdstanz, in diesem Fall das Oberflächenprotein eines Grippevirus. Das Virus wird durch die Bindung des Antikörpers für die Zerstörung durch das Immunsystem des Körpers kenntlich gemacht. *Kapitel 44* behandelt das Immunsystem und wie es Antikörper erzeugt, die den Oberflächen bestimmter körperfremder Proteine genau angepasst sind. Das Lysozym in *Abbildung 5.16* ist ein weiteres Beispiel für Erkennungs- und Bindungsprozesse auf molekularer Ebene. In *Abschnitt 2.3* haben wir erfahren, dass natürlich vorkommende Signalmoleküle, die Endorphine, an bestimmte Rezeptorproteine in der Plasmamembran von Neuronen des Gehirns binden und dadurch schmerzlindernd und euphorisierend wirken. Morphin, Heroin und andere Opiate ahmen diese Wirkung mehr oder minder gut nach, weil sie ähnliche Molekülgestalten haben, deshalb in die Bindungsstellen der Endorphinrezeptoren im Gehirn gut hineinpassen und so eine Reaktion auslösen. Diese Passform ist sehr spezifisch (Prinzip der Komplementarität), etwa wie die zwischen einem Schlüssel und dem zugehörigen Schloss (siehe *Abbildung 2.16*). Allerdings sind Proteine – bei weitgehender Wahrung ihrer Tertiärstruktur – dennoch flexible Moleküle, die ihre Form meistens den Reaktionspartnern (Liganden, Substrate usw.) etwas anpassen. Dieser Vorgang heißt *induced fit*. So ist die Fähigkeit eines Rezeptorproteins zur Assoziation mit einem bestimmten schmerzstillenden Signalmolekül – ein sehr präziser molekularer Erkennungsprozess – ein weiteres Beispiel für eine neue Funktionalität, die durch die komplexe molekulare Struktur ermöglicht wird.

Vier Proteinstrukturebenen

Um die Funktion eines Proteins vollständig zu verstehen, muss man seine Struktur kennen. In *Abbildung*

5.22 sind die bereits erwähnten vier Strukturebenen von Proteinen dargestellt. Vergewissern Sie sich, dass Sie diese Abbildung richtig verstanden haben, bevor Sie sich den folgenden Abschnitten zuwenden.

Sichelzellenanämie: Eine Änderung in der Primärstruktur

Selbst kleine Änderungen der Aminosäuresequenz (zum Beispiel durch Mutationen) können unter Umständen die Molekülgestalt und die Funktion eines Proteins erheblich beeinträchtigen. So wird etwa die **Sichelzellkrankheit (Sichelzellenanämie)**, eine Erbkrankheit, die sich auf das Blut auswirkt, durch den Austausch eines einzigen Glutamatrestes gegen Valin in der Primärstruktur des roten Blutfarbstoffs Hämoglobin verursacht. Gesunde rote Blutkörperchen (Erythrocyten) sind scheibchenförmig mit Eindellungen an der Ober- und Unterseite. Das Hämoglobinmolekül besteht aus je zwei (nahe verwandten) α - und β -Untereinheiten. Sichelzellohämoglobin lagert sich zu langen Ketten zusammen, eine Folge des Austauschs des hydrophilen Glutamatrests an Position 6 der β -Kette gegen das hydrophobe Valin. Fasern solcher mutierten Ketten verzerren dann das rote Blutkörperchen in charakteristischer Weise sichelförmig (*Abbildung 5.18*). Das Leben der Betroffenen wird durch wiederkehrende „Sichelzellkrisen“ gefährdet, die auftreten, wenn das Blut sauerstoffarm ist, die veränderten Zellen kleinste Blutgefäße verstopfen und den Blutfluss behindern. Die Sichelzellenanämie ist ein eindrucksvolles Beispiel für die dramatischen Folgen, die eine minimale Änderung der Proteinprimärstruktur auf die Proteinfunktion haben kann.


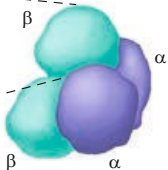
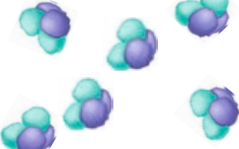


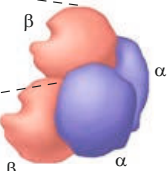
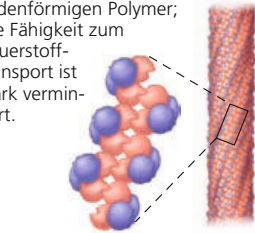

	Primärstruktur	Sekundär- und Tertiärstrukturen	Quartärstruktur	Funktion	Zellform der roten Blutzellen
Normales Hämoglobin	1 Val 2 His 3 Leu 4 Thr 5 Pro 6 Glu 7 Glu	 Normale β -Untereinheit	Normales Hämoglobin 	Keine Assoziation der Moleküle; jedes Molekül kann mit Sauerstoff beladen werden. 	Normale Zellen sind mit freien Hämoglobinmolekülen angefüllt; jedes kann Sauerstoff binden.  5 μm
Sichelzellohämoglobin	1 Val 2 His 3 Leu 4 Thr 5 Pro 6 Val 7 Glu	 Sichelzellen- β -Untereinheit	Sichelzellenhämoglobin 	Moleküle aggregieren zu einem fadenförmigen Polymer; die Fähigkeit zum Sauerstofftransport ist stark vermindert. 	Die abnorm gestalteten Hämoglobinaggregate deformieren die Zellen zur Sichelform.  5 μm

Abbildung 5.18: Ein einziger Aminosäureaustausch in der β -Kette des Hämoglobins (HbS: β_{E6V}) verursacht die Sichelzellkrankheit.

ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN Schlagen Sie eine Erklärung für die dramatischen Auswirkungen eines Glu \rightarrow Val-Austauschs auf die Proteinfunktion vor. Ziehen Sie dazu die chemischen Charakteristika von Valin und Glutamat (*Abbildung 5.14*) heran.

Welche Faktoren bestimmen die Proteinstruktur?

Die charakteristische Gestalt verleiht jedem Protein seine spezielle Funktionalität. Doch was sind die entscheidenden strukturbestimmenden Faktoren? Polypeptidketten mit einer gegebenen Aminosäuresequenz falten sich spontan in eine dreidimensionale Raumstruktur, die durch nichtkovalente Wechselwirkungen stabilisiert wird. Diese Faltung vollzieht sich meist schon während der Synthese des Proteins in der Zelle (*cotranslational*) und sie kann durch andere Helferproteine befördert werden. Die Struktur eines Proteins hängt entscheidend von den physikalischen und chemischen Umgebungsbedingungen ab. Hier sind der pH-Wert, die *Ionenstärke* (Salzkonzentration) der Lösung, die Temperatur sowie weitere Umgebungsparameter wichtig. Werden sie geändert, verliert das Protein seine unter diesen (physiologischen) Bedingungen native (funktionelle) Form, ein Vorgang, der als **Denaturierung** bezeichnet wird (► *Abbildung 5.19*). Ohne ihre native Struktur sind Proteine denaturiert und biologisch inaktiv.

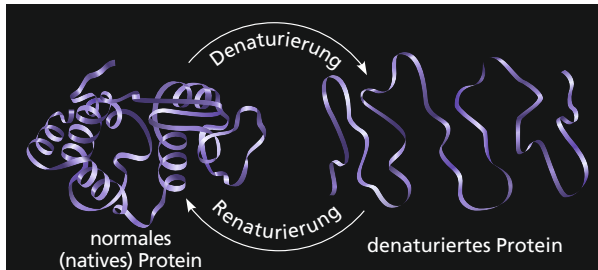


Abbildung 5.19: Denaturierung und Renaturierung eines Proteins. Hitze oder bestimmte Chemikalien führen zur Denaturierung von Proteinen. Der Verlust der typischen Molekülgestalt führt zu einem Funktionsverlust. Falls das denaturierte Protein gelöst bleibt und nicht ausfällt, kann es in manchen Fällen renaturieren, wenn es in seine native, physiologische Umgebung zurückversetzt wird.

Viele Proteine werden denaturiert, wenn sie aus einer wässrigen Umgebung in ein hydrophobes Lösungsmittel wie Ether oder Chloroform überführt werden. Die Polypeptidkette faltet sich dann so um, dass die hydrophoben Bereiche in Kontakt mit dem Lösungsmittel treten. Andere denaturierende Reagenzien lösen Wasserstoffbrückenbindungen oder ionische Wechselwirkungen. Säuren und Basen wirken unter anderem durch Protolysereaktionen denaturierend. Auch Hitze wirkt denaturierend, da sie die Polypeptidkette derart in thermische Schwingungen versetzt, dass die Faltung kollabiert, weil die stabilisierenden schwachen Wechselwirkungen aufgehoben werden. Eiweiß wird beim Kochen undurchsichtig und fest, weil die Proteine denaturieren, unlöslich werden (präzipitieren) und sich verfestigen. Wie viel Hitze ein Protein verträgt, ist von Fall zu Fall verschieden. Viele Proteine denaturieren aber schon bei Temperaturen über 43 °C, was beispielsweise erklärt, warum hohes Fieber tödlich sein kann.

Wenn ein gelöstes Protein durch Hitze oder Chemikalien denaturiert wurde, kann es mitunter in seine funktionelle Konformation zurückkehren (renaturie-

ren), wenn es wieder physiologischen Bedingungen ausgesetzt wird. Schlichtes Abkühlen reicht dazu jedoch in der Regel nicht aus: Ein gekochtes Ei wird sicher nicht wieder flüssig, wenn man es in den Kühlschrank legt. Offenbar ist die Information zur Ausbildung der spezifischen Molekülgestalt, das heißt die Faltungsanweisung für die native Proteinstruktur, eine intrinsische Eigenschaft der Proteinprimärstruktur. Die Aminosäuresequenz bestimmt, wo sich (unter physiologischen Bedingungen!) eine α -Helix bildet, wo ein β -Strang, wo Disulfidbrücken geschlossen werden, wo Coulomb-Wechselwirkungen (ionische Bindungen) auftreten. Trotzdem bleibt zu klären, wie die Proteinfaltung in der lebenden Zelle abläuft.

Proteinfaltung in der Zelle

Man kennt heute (Stand 2018) die Aminosäuresequenzen von ungefähr 65 Millionen Proteinen. Monatlich kommen etwa anderthalb Millionen dazu. Die 3D-Strukturen von mehr als 35.000 Proteinen sind ebenfalls bekannt. Insofern sollte es relativ leicht sein, die Tertiärstrukturen von Proteinen aus ihren Primärstrukturen abzuleiten und daraus Regeln für den Faltungsvorgang herzuleiten. Leider ist eben dieser Prozess aber alles andere als einfach. Die meisten Proteine durchlaufen wahrscheinlich mehrere Zwischenzustände auf ihrem Weg zu einer stabilen Struktur und das Betrachten des nativen Endzustands enthüllt nicht den Weg, der dorthin führte. In der Thermodynamik zählen nur Ausgangs- und Endzustand, der Streckenverlauf von A nach B ist unerheblich und lässt sich nicht ohne Weiteres rekonstruieren.

Oft unterstützen sogenannte **Faltungshelferproteine** (engl. *chaperone proteins*, *chaperones*) andere Proteine bei ihrer korrekten Faltung. Faltungshelfer bestimmen nicht die endgültige Struktur eines Polypeptids. Sie schirmen vielmehr ein neu entstandenes Polypeptid von Einflüssen ab, die die spontan erfolgende Faltung behindern könnten. Tatsächlich kann eine Polypeptidkette bei ihrer Faltung leicht in viele Sackgassen geraten, aus denen sie von sich aus nicht wieder herausfindet. Die Zahl der Sackgassen ist dabei unter Umständen viel größer als die Zahl der korrekten Faltungswege. Der Chaperon-Komplex des Bakteriums *Escherichia coli* ist ein großer, hohlzylindrischer Multiproteinkomplex, dessen Hohlraum im Inneren dem sich faltenden Polypeptid eine geschützte Umgebung bietet (*Abbildung 5.20*). So wird der Faltungsprozess in die richtige Bahn gelenkt. Das gefaltete Protein wird daraufhin überprüft, ob es „richtig“ ist. Gegebenenfalls wird dann eine Umfaltung der fehlgefalteten Proteine eingeleitet oder sie werden für die Zerstörung durch andere Effektorsysteme markiert und dann neu synthetisiert.

Fehlgefaltete Proteine können für die Zelle ein ernstes Problem darstellen. Alzheimer, Parkinson und Rinderwahn gehen mit einer Anreicherung fehlgefalteter Proteine einher oder werden davon ausgelöst. Fehlgefaltetes Transthyretin (*Abbildung 5.21*) spielt bei mehreren Krankheiten eine Rolle, unter anderem bei der Altersdemenz.

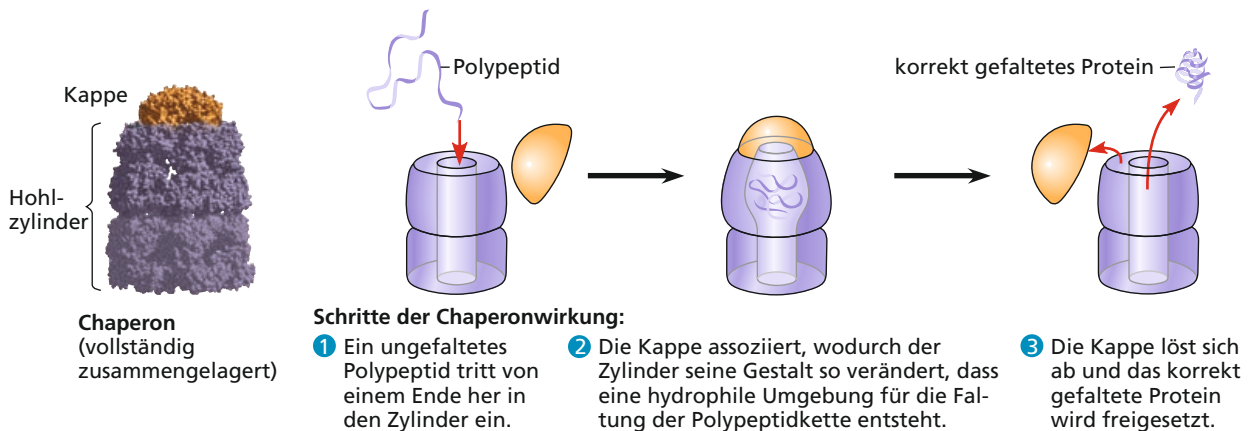


Abbildung 5.20: Funktion und Wirkung eines Chaperons. Die Computergrafik links im Bild zeigt einen großen Chaperon-Proteinkomplex aus dem Bakterium *Escherichia coli*. Dieser besitzt einen Hohlraum, der eine geschützte Umgebung für die Faltung neu entstandener Polypeptidketten bietet. Der Komplex besteht aus zwei Proteinen: Eines bildet den Hohlzylinder, das andere eine Kappe, die auf jedes Ende passt.

Selbst wenn ein korrekt gefaltetes Protein vorliegt, ist die Bestimmung der genauen Molekülstruktur ein schwieriges Unterfangen. Die Raumstruktur des Myoglobins und des mit ihm verwandten Hämoglobins wurde bereits 1959 durch Perutz und Kendrew in Cambridge (England) nach jahrzehntelanger Arbeit aufgeklärt, lange bevor leistungsfähige Computer zur Verfügung standen, und 1962 mit dem Nobelpreis für Chemie gewürdigt. Die Methode, die dafür benutzt und weiterentwickelt wurde, war die **Röntgenstrukturanalyse**, ein kristallografisches Verfahren, mit dem seither die Raumstrukturen zahlreicher anderer Proteine im kristallinen Zustand gelöst wurden (► *Abbildung 5.21*). Die Technik wurde von William Henry und William Lawrence Bragg (Vater und Sohn) bereits zu Anfang des 20. Jahrhunderts in Cambridge (England) in ihren Grundzügen entwickelt, allerdings ohne die Anwendung auf Makromoleküle, und 1915 mit dem Nobelpreis für Physik ausgezeichnet. Eine weitere häufig verwendete Methode ist die in Zürich von Kurt Wüthrich und Mitarbeitern entwickelte Kernmagnetresonanzspektroskopie (**NMR-Spektroskopie**), mit der kleinere Proteine ($\approx 30\text{--}40\text{ kDa}$) in Lösung untersucht werden können. Das Verfahren erfordert keine vorherige, oft sehr schwierige, Kristallisation und wurde ebenfalls mit einem Nobelpreis ausgezeichnet (2002). In jüngerer Zeit gelang auch die rechnergestützte Rekonstruktion dreidimensionaler Strukturen von Einzelpartikeln aus elektronenmikroskopischen Aufnahmen. Noch neuere Ansätze stützen sich auf die Bioinformatik (*Abschnitt 5.6*), wo mithilfe von computerberechneten Modellstrukturen versucht wird, die Molekülstrukturen von Polypeptiden aus ihren Aminosäuresequenzen abzuleiten.

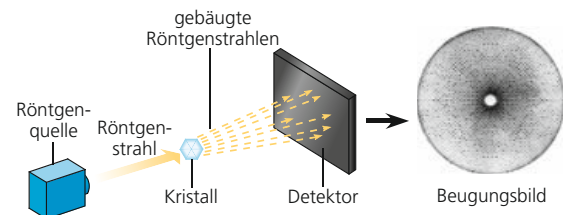
Diese vier methodischen Ansätze zur Aufklärung von Proteinstrukturen (Röntgenkristallografie, NMR-Spektroskopie, Elektronenmikroskopie und Bioinformatik), ergänzen sich gegenseitig und tragen wesentlich zur Einsicht in die Funktion zahlreicher Proteine bei.

► **Abbildung 5.21: Aus der Forschung**

Röntgenstrukturanalyse

Anwendung Die Röntgenstrukturanalyse wird eingesetzt, um die 3D-Strukturen von Makromolekülen wie Proteinen und Nucleinsäuren aufzuklären.

Methode Ein Röntgenstrahl durchdringt die kristallisierte Probe. Die Atome in dem Kristall beugen die Röntgenstrahlen und erzeugen ein geordnetes Muster aus Punkten, das mit einem digitalen Detektor gespeichert wird.

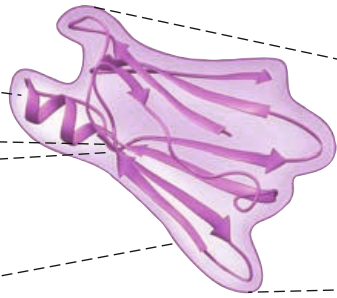


Ergebnis Mit den Daten des Beugungsbildes und der Aminosäuresequenz kann ein dreidimensionales (Computer-)Modell des betreffenden Makromoleküls erstellt werden. Unten sehen Sie das Modell des Proteins Transthyretin mit seinen vier Untereinheiten (siehe auch *Abbildung 5.22*).



Tertiärstruktur

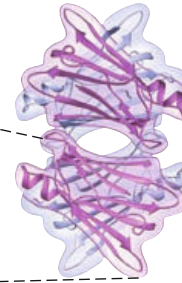
Dreidimensionale Gestalt zur Stabilisierung der Wechselwirkungen zwischen den Seitenketten



Transthyretin-Untereinheit

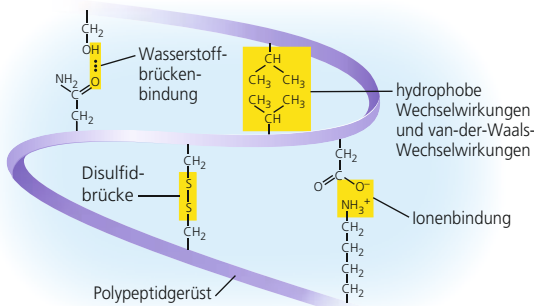
Quartärstruktur

Verbindung von zwei oder mehr Polypeptiden (nicht bei allen Proteinen)



Transthyretin-Tetramer
(vier identische Untereinheiten)

Der Sekundärstruktur gewissermaßen überlagert ist die **Tertiärstruktur** des Proteins, die in der obigen Abbildung für eine Polypeptidkette des Transthyretins schematisch dargestellt ist. Während die Sekundärstruktur im Wesentlichen auf Wechselwirkungen der Gerüstbestandteile beruht, versteht man unter der Tertiärstruktur eines Proteins die gesamte Raumstruktur einer Polypeptidkette, die sich durch die Wechselwirkung aller Seitenketten (-R) der verschiedenen beteiligten Aminosäurereste ergibt. Dabei spielen sowohl nicht kovalente (hydrophobe Wechselwirkungen, Wasserstoffbrückenbindungen, ionische und van-der-Waals-Wechselwirkungen) als auch kovalente Wechselwirkungen eine Rolle. Der Begriff **hydrophobe Wechselwirkung** beschreibt das Phänomen, dass es energetisch günstig ist, wenn sich unpolare (hydrophobe) Gruppen zusammenlagern und damit die Gesamtkontaktfläche zum polaren Lösungsmittel verringern. Dadurch wird die geordnete Solvathülle aus Wasser kleiner, das Volumen für die ungeordnete Bewegung von Wasser aber größer. Insgesamt handelt es sich also um einen entropischen Effekt, der bei der Faltung einer Polypeptidkette in ihre funktionelle Konfiguration dazu führt, dass sich Aminosäurereste mit hydrophoben (unpolaren) Seitenketten vorwiegend in das Innere des Proteins, weg vom umgebenden Wasser, orientieren. (Hydrophobe Wechselwirkungen spielen auch bei der Ausbildung von Lipid-Membranen eine Rolle.) Wenn die nicht polaren Aminosäureseitenketten sich einander annähern, führen schwache van-der-Waals-Kräfte zusätzlich zu weiteren – anziehenden – Wechselwirkungen. Zudem sorgen Wasserstoffbrückenbindungen zwischen polaren Seitenketten und Ionenbindungen zwischen ungleichnamig geladenen Seitenketten für die Stabilisierung der Tertiärstruktur (beziehungsweise führen sie dazu, dass das Molekül eine energiearme Konformation einnimmt). Auch wenn die nicht kovalenten Wechselwirkungen an sich schwach sind, führt ihre kumulative Wirkung dazu, dass das Protein eine charakteristische Struktur annimmt. Die Molekülgestalt eines Proteins kann durch kovalente Bindungen, die man als Disulfidbrücken bezeichnet, noch weiter strukturell verstärkt werden. **Disulfidbrücken** können sich zwischen zwei Cysteinresten ausbilden, wenn diese bei der Faltung der Polypeptidkette in räumliche Nähe geraten (Cystein besitzt als funktionelle Gruppe in der Seitenkette eine Sulfhydrylgruppe, -SH; siehe *Abbildung 4.9*). Das Schwefelatom eines Cysteinrestes bildet mit dem des anderen eine kovalente Bindung (-S-S-), die als Disulfidbrücke bezeichnet wird und Teile des Proteins starr miteinander verbindet (gelbe Linien in *Abbildung 5.16a*). All diese verschiedenen Bindungstypen können in ein und demselben Protein auftreten, wie es hier unten für einen kleinen Teil eines hypothetischen Proteins schematisch dargestellt ist.

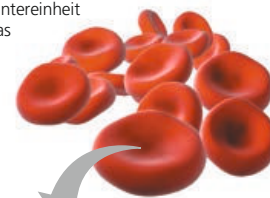
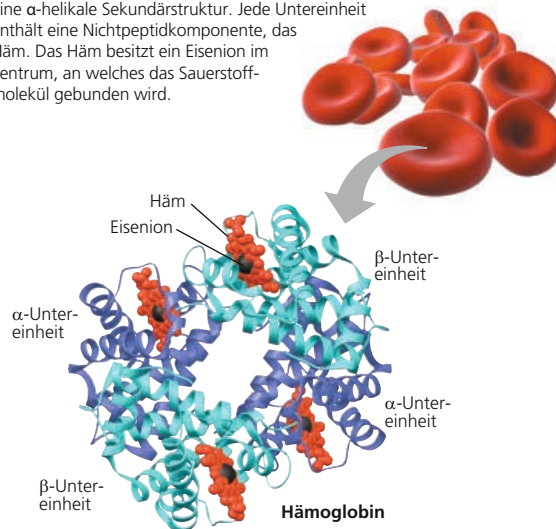


Manche Proteine bestehen aus zwei oder mehr Polypeptidketten, die sich zu einem einzigen funktionellen Makromolekül zusammenlagern. Ein solches multimeres Protein wird durch die so genannte Quartärstruktur beschrieben. Die Monomere werden nur durch nicht kovalente Wechselwirkungen zusammengehalten. Als Beispiel ist das vollständige, globuläre Transthyretinmolekül in seinem Umriss oben dargestellt, das aus vier Polypeptiden (Untereinheiten) besteht. Ein anderes Beispiel ist das unten dargestellte Faserprotein Kollagen. Seine helikalen Untereinheiten sind zu einer langgestreckten Tripelhelix umeinander gewunden, was den langen Fasern eine große Festigkeit verleiht. Das ist der Grund, warum Kollagenfasern als Zuelemente im Bindegewebe von Haut, Knochen, Sehnen und Bändern (Ligamenten) und anderen Körperteilen weit verbreitet sind (Kollagen macht 40 Prozent des Proteins im menschlichen Körper aus).



Kollagen

Hämoglobin, das Sauerstoffbindungsprotein der roten Blutzellen, ist ein weiteres Beispiel für ein globuläres Protein mit Quartärstruktur. Es besteht aus vier Untereinheiten, je zwei desselben Typs, die als α -Globin und als β -Globin bezeichnet werden. Sowohl die α - wie die β -Untereinheiten des Hämoglobins zeigen primär eine α -helikale Sekundärstruktur. Jede Untereinheit enthält eine Nichtpeptidkomponente, das Häm. Das Häm besitzt ein Eisenion im Zentrum, an welches das Sauerstoffmolekül gebunden wird.



► Wiederholungsfragen 5.4

1. Welche Teile einer Polypeptidkette sind an der Ausbildung derjenigen Bindungen beteiligt, die die Sekundärstrukturelemente zusammenhalten? Welche an der Ausbildung der Tertiärstruktur?
2. Im diesem Kapitel wurden die griechischen Buchstaben alpha (α) und beta (β) benutzt, um drei unterschiedliche Paare von bestimmten Strukturen zu bezeichnen. Benennen und beschreiben Sie diese kurz.
3. **WAS WÄRE, WENN?** Wo würden Sie in einem gefalteten Polypeptid Bereiche mit vielen Valin-, Leucin- und Isoleucinresten vermuten? Begründen Sie Ihre Antwort.

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

Nucleinsäuren speichern, übertragen und verwerten Erbinformation

5.5

Wenn die Primärstruktur letztlich die 3D-Struktur eines Proteinmoleküls festlegt – was bestimmt dann die Primärstruktur? Die Aminosäuresequenzen von Polypeptiden werden durch die Basensequenz in Vererbungseinheiten festgelegt, die als Gene bezeichnet werden. Gene bestehen in den meisten Organismen aus DNA (in manchen Viren auch aus RNA), einem Polymer aus der Verbindungsklasse der Nucleinsäuren. Die Monomere sind die sogenannten Nucleotide.

5.5.1 Aufgaben von Nucleinsäuren

Die beiden Nucleinsäuretypen **Desoxyribonucleinsäure (DNA)** und **Ribonucleinsäure (RNA)** versetzen Lebewesen in die Lage, ihre komplexen Bestandteile von einer Generation an die nächste weiterzugeben. Als einzige bekannte Molekülarart enthält die DNA die Anweisung für ihre eigene Vervielfältigung. Sie dirigiert außerdem die Synthese der RNA und steuert so die Proteinbiosynthese, was unter dem Begriff der Genexpression zusammengefasst wird (► *Abbildung 5.23*).

Die DNA ist das Erbmaterial, das von den Eltern an ihre Nachkommen weitergegeben wird. Jedes Chromosom enthält ein einziges langes DNA-Molekül, auf dem viele Hundert Gene lokalisiert sein können. Bevor sich eine Zelle durch Teilung vermehrt, werden die DNA-Moleküle kopiert und dann von einer Zellgeneration an die nächste weitergegeben. In der DNA ist die Information codiert, die alle Aktivitäten der Zelle vorgibt. Die DNA selbst ist jedoch nicht unmittelbar am Betrieb der Zelle beteiligt, ebenso wenig wie ein

Computerprogramm allein einen Kontoauszug drucken oder den Strichcode auf einer Lebensmittelverpackung lesen kann. Genauso wie ein Drucker zur Erstellung des Kontoauszuges und ein Lesegerät für den Strichcode notwendig sind, sind in einer Zelle Proteine notwendig, um die Anweisungen des genetischen Programms umzusetzen. Die Maschinen und Werkzeuge der Zelle zur Ausführung der biologischen Funktionen bestehen zum größten Teil aus Proteinen. Das Medium für den Sauerstofftransport durch das Blut beispielsweise ist das Protein Hämoglobin (*Abbildung 5.18*), nicht die DNA, die die Information für den Aufbau des Hämoglobins enthält.

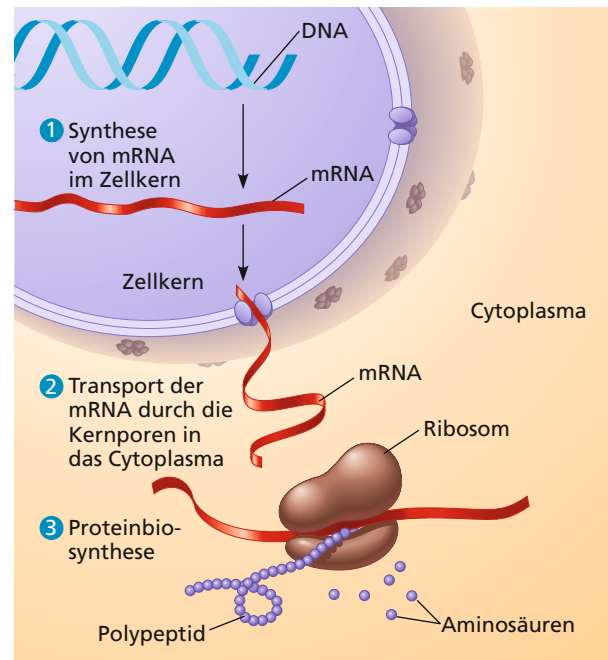


Abbildung 5.23: Genexpression: DNA → RNA → Protein. In einer eukaryontischen Zelle diktiert die DNA im Zellkern die Proteinbiosynthese im Cytoplasma durch die Anweisung zur Synthese von Boten-RNA (mRNA).

Wie passt die RNA – der andere Nucleinsäuretypus – in den genetischen Ablaufplan, der von der DNA zum Protein führt? Jedes Gen auf der DNA steuert die Synthese eines Typs von RNA, der Boten-RNA genannt wird (mRNA, von engl. *messenger RNA*). Die mRNA-Moleküle wechselwirken mit der Proteinsynthesemaschinerie der Zelle, um die Produktion eines bestimmten, durch die mRNA codierten Polypeptids zu steuern. Wir können den Fluss der Erbinformation demnach folgendermaßen zusammenfassen: DNA → RNA → Protein (*Abbildung 5.23*). Die Proteinbiosynthese erfolgt an winzigen, aber komplexen Strukturen, den Ribosomen. In eukaryontischen Zellen befinden sich die meisten Ribosomen im Cytoplasma, die DNA im Zellkern. Boten-RNA-Moleküle überbringen die genetischen Anweisungen zur Proteinsynthese aus dem Zellkern ins Cytoplasma, wo sie von den Ribosomen abgelesen und umgesetzt werden. Prokaryontische Zellen haben keinen Zellkern, verwenden aber auch RNA zur Übermitt-

lung der Erbinformation an die Ribosomen, die die codierte Information gemeinsam mit weiteren Zellkomponenten in Aminosäuresequenzen übersetzen. RNA kommt in der Zelle nicht nur als mRNA vor, sondern auch in anderen Erscheinungsformen, die mehrere weitere wichtige Aufgaben im Zellgeschehen erfüllen. In *Abschnitt 18.3* werden Sie mehr darüber erfahren.

5.5.2 Der Aufbau von Nucleinsäuren

Nucleinsäuren sind Makromoleküle, wegen ihrer Polymerstruktur auch als Polynucleotide bezeichnet (► *Abbildung 5.24a*). Die Monomere sind die Nucleotide. Ein **Nucleotid** besteht aus drei Komponenten: einem stickstoffhaltigen, heterozyklischen Molekülteil, der **Nucleinbase** (auch **Stickstoffbase** genannt), einem Zuckerrest mit fünf C-Atomen (Ribose oder Desoxyribose) sowie einem Phosphorsäurerest („Phosphatgruppe“; ► *Abbildung 5.24b*). Der Verbund aus Base und Zucker ohne Phosphatgruppe wird als **Nucleosid** bezeichnet.

Nucleotid-Monomere

Wir wollen zunächst die Nucleinbasen in Augenschein nehmen (► *Abbildung 5.24c*). Man unterscheidet zwei Gruppen mit entweder einem oder zwei Ringsystemen,

die sich vom Pyrimidin oder vom Purin ableiten. Die Stickstoffatome verfügen über je ein freies Elektronenpaar; Pyrimidin und Purin sind daher an ihren Stickstoffatomen protonierbare Basen. Das Pyrimidin ist ein sechsgliedriger Heterozyklus aus Kohlenstoff- und Stickstoffatomen. Die drei Nucleinbasen Cytosin (C), Thymin (T) und Uracil (U) sind Abkömmlinge des Pyrimidins. Die beiden vom Purinmolekül abgeleiteten Nucleinbasen Adenin (A) und Guanin (G) sind bityklich mit kondensierten sechs- und fünfgliedrigen Ringen. Die einzelnen Pyrimidin- und Purinbasen unterscheiden sich durch die Art der chemischen Gruppen an ihren Ringen (ihre „Ringsubstituenten“). Adenin, Guanin und Cytosin finden sich sowohl in der DNA als auch in der RNA, Thymin hingegen ist spezifisch für DNA und Uracil für RNA.

Die Nucleinbasen sind kovalent mit Zuckerresten verknüpft. Im Fall der RNA sind dies Ribosylreste (abgeleitet vom Zucker **Ribose**), im Fall der DNA Desoxyribosylreste (abgeleitet von der **Desoxyribose**; *Abbildung 5.24c*). Der einzige Unterschied zwischen der Ribose und der Desoxyribose besteht darin, dass Letzterer das Sauerstoffatom am C-2 fehlt; anstelle der OH-Gruppe ist hier nur ein H-Atom gebunden. Zur eindeutigen Zuordnung der Zucker-Kohlenstoffatome werden sie durchnummeriert und mit einem Strich (') versehen. Das 2'-C-Atom ist das C-Atom der Desoxyribose,

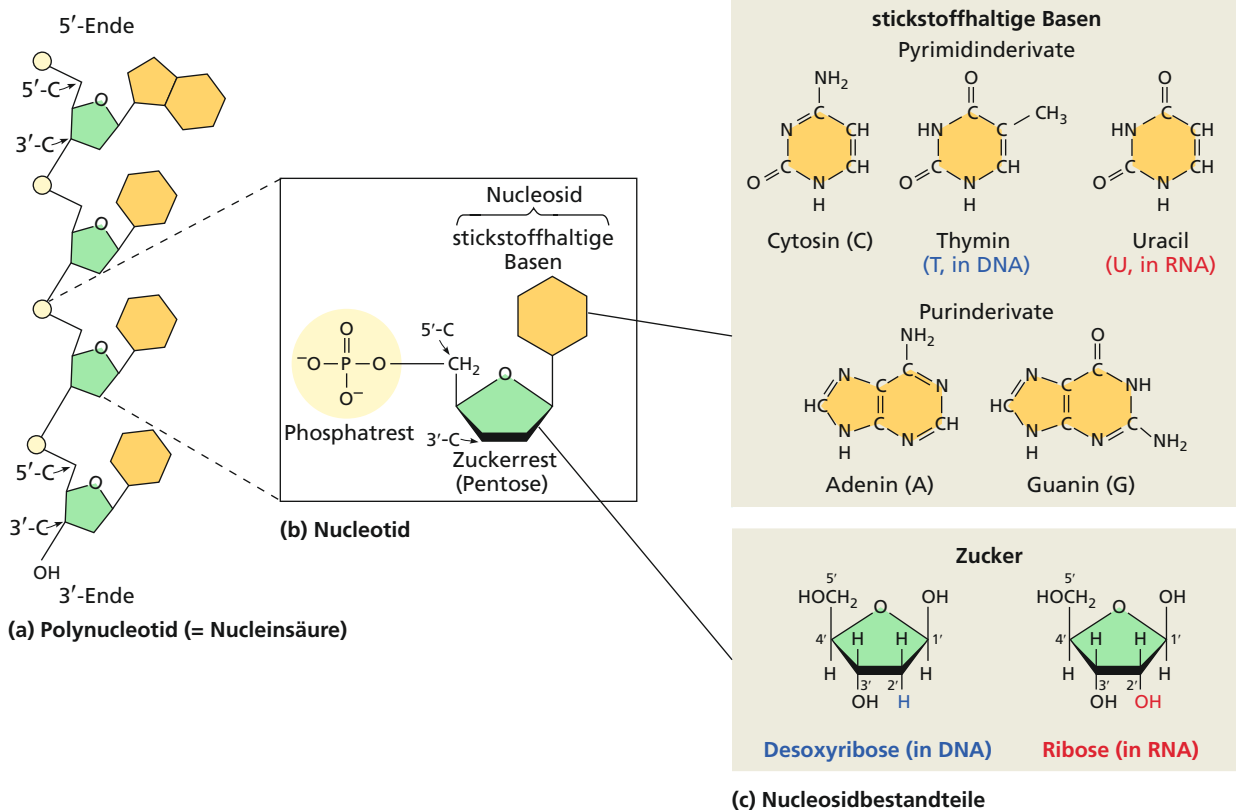


Abbildung 5.24: Bestandteile von Nucleinsäuremolekülen. (a) Polynucleotide bestehen aus einer Zucker-Phosphat-Kette und stickstoffhaltigen Nucleinbasen, die an die Zuckerreste des Polynucleotidrückgrats gebunden sind. (b) Ein einzelnes Nucleotid enthält eine Nucleinbase, die an einen Zucker gebunden ist, und einen Phosphorsäurerest. Das Gebilde aus Base und Zucker ohne den Phosphorsäurerest heißt Nucleosid. Beachten Sie, dass die Kohlenstoffnummern des Zuckers Striche enthalten ('). (c) Ein Nucleosid besteht aus einer stickstoffhaltigen Nucleinbase (einem Purin- oder Pyrimidinderivat) und einer Pentose (Desoxyribose oder Ribose).

dem die OH-Gruppe fehlt. Das nicht an der Ringbildung des Zuckers beteiligte Kohlenstoffatom ist das 5'-C-Atom.

Bislang haben wir ein Nucleosid betrachtet. Für ein Nucleotid wird die OH-Gruppe des 5'-C-Atoms der Ribose oder Desoxyribose mit Phosphorsäure verestert (Ester entstehen aus Säuren und alkoholischen Hydroxylgruppen unter Wasserabspaltung, *Abbildung 5.24b*). Das daraus entstandene Molekül ist ein Nucleosidmonophosphat. Der Begriff Nucleotid kann sich sowohl nur auf die Monophosphate als auch allgemeiner auf alle drei der in Zellen vorkommenden Varianten beziehen: Mono-, Di- und Triphosphate.

Nucleotidpolymere (Polynucleotide)

Nucleotide werden durch Phosphodiesterbindungen zu Polynucleotiden verbunden. Die Reaktion ist eine Dehydratation, auf die wir in *Abschnitt 16.2* noch zurückkommen werden. Folglich verknüpft ein einziger Phosphorylrest jeweils zwei Zuckerreste von zwei Nucleosiden über Esterbindungen miteinander, wobei die Orthophosphorsäure die Säurefunktion und die 5'-beziehungsweise 3'-OH-Gruppen der (Desoxy-)Ribose die Hydroxyl- (Alkohol-)funktion beisteuern. Aus der Wiederholung resultiert eine regelmäßige, über die ganze Länge des Moleküls verlaufende Zucker-Phosphat-Kette (*Abbildung 5.24a*). Die Polymerkette hat ein 5'-Ende mit einem freien Phosphat am 5'-C-Atom des „ersten“ Zuckerrestes und ein 3'-Ende mit einer freien Hydroxylgruppe am 3'-C des „letzten“ Zuckerrestes. Ein Nucleinsäurestrang besitzt also einen Richtungssinn, der konventionsgemäß in 5'→3'-Richtung angegeben und gelesen wird, wie bei seiner Biosynthese. Entlang dieses Zucker-Phosphat-Rückgrats sind über die gesamte Länge etwa rechtwinklig zur Längsachse die Nucleinbasen angeordnet.

Die Basensequenz eines DNA- oder (m)RNA-Moleküls ist die entscheidende genetische Information für die Zelle. Mit Hunderten bis Tausenden von Nucleotiden pro Gen ist die Zahl der möglichen Basensequenzen praktisch unbegrenzt. Die Bedeutung eines Gens für die Zelle liegt in der spezifischen Abfolge der vier DNA-Basen. So bedeutet die Sequenz 5'-AGG-TAACTT-3' etwas anderes als die Sequenz 5'-CGCTT-TAAC-3'. Die Basensequenz eines codierenden Genabschnitts spezifiziert eine Aminosäuresequenz – also die Primärstruktur – eines Proteins. Diese legt ihrerseits die Raumstruktur und damit die Funktion des Proteins in der Zelle oder im Organismus fest.

5.5.3 DNA- und RNA-Strukturen

Die RNA-Moleküle von Zellen bestehen ganz überwiegend aus einzelnen Polynucleotidketten. Im Gegensatz dazu bestehen die DNA-Moleküle der Zelle aus zwei Polynucleotidketten, die wendelförmig (wie eine Spirale) um eine gedachte gemeinsame Achse verlaufen. Diese Anordnung wird als **Doppelhelix** (= Doppelwendel) bezeichnet (▶*Abbildung 5.25a*). James Watson

und Francis Crick an der Universität von Cambridge (England) sowie Maurice Wilkins haben die Doppelhelixstruktur der DNA 1953 entdeckt und dafür 1962 den Nobelpreis für Physiologie bekommen. Die beiden Zucker-Phosphat-Gerüste der Stränge verlaufen gegenläufig zueinander. Das 5'-Ende des einen Molekülstrangs liegt also am 3'-Ende des anderen. Diese Anordnung der Molekülketten in der Doppelhelix ist **antiparallel**, vergleichbar den Fahrbahnen einer Autobahn. Die Zucker-Phosphat-Gerüste liegen auf der Außenseite der Helix, die Nucleinbasen liegen im Inneren der Wendel und weisen aufeinander zu. Die beiden Polynucleotidketten werden durch Wasserstoffbrückenbindungen zwischen den paarweise angeordneten („gepaarten“) Basen zusammengehalten (*Abbildung 5.25a*). Die Struktur wird außerdem durch Van-der-Waals-Wechselwirkungen zwischen den übereinanderliegenden Basen stabilisiert. Die meisten DNA-Moleküle sind sehr lang und umfassen Tausende bis Millionen von Basenpaaren, die die beiden Molekülketten verbinden. Ein einzelnes, langes DNA-Molekül enthält in der Regel sehr viele Gene. Dabei beansprucht jedes Gen einen bestimmten Abschnitt des Moleküls.

Natürlicherweise sind nur bestimmte Basenpaarungen möglich. Adenin (A) in einem Strang paart sich immer mit Thymin (T) im anderen Strang, Guanin (G) paart sich immer mit Cytosin (C). Liest man die Sequenz der Basen eines Strangs, kann man damit immer gleichzeitig auch die Sequenz des Gegenstrangs ableiten. Hat ein Strang die Basenfolge 5'-AGGTCCG-3', dann folgt aus den Basenpaarungsregeln zwingend, dass die Sequenz des Gegenstranges 5'-CGGACCT-3' ist. Man sagt, die beiden Stränge des DNA-Moleküls sind **komplementär** zueinander, jeder ist das vorhersagbare Gegenstück des anderen. Diese Anordnung ist wichtig für die genaue Verdopplung der DNA-Doppelhelix, die *Replikation*, als Grundlage der Vererbung. Im Rahmen einer Zellteilung dient jeder DNA-Einzelstrang als Matrize für die Nucleotidsequenz des neuen komplementären Stranges. Das Ergebnis sind zwei identische Kopien des ursprünglichen doppelsträngigen DNA-Moleküls, die auf die Tochterzellen verteilt werden. Die Struktur der DNA ist daher die Grundlage ihrer Funktion für die Weitergabe der Erbinformation bei jeder Zellteilung.

RNA-Moleküle sind im Gegensatz zur DNA einzelsträngig. Allerdings kann eine komplementäre Basenpaarung zwischen Abschnitten zweier RNA-Moleküle oder sogar zwischen zwei Bereichen ein und desselben RNA-Moleküls erfolgen. Die Basenpaarung in einem einzigen RNA-Molekül ist für die besondere 3D-Struktur verantwortlich, die für seine Funktion erforderlich ist. So liefert die sogenannte Transfer-RNA (tRNA) die einzelnen Aminosäuren bei der Proteinsynthese zum Ribosom. Ein tRNA-Molekül besteht aus ungefähr 80 Nucleotiden. Die funktionelle tRNA-Struktur bildet sich aus Basenpaarungen zwischen Nucleotidabschnitten, in denen komplementäre Sequenzen antiparallel zueinander verlaufen (▶*Abbildung 5.25b*).

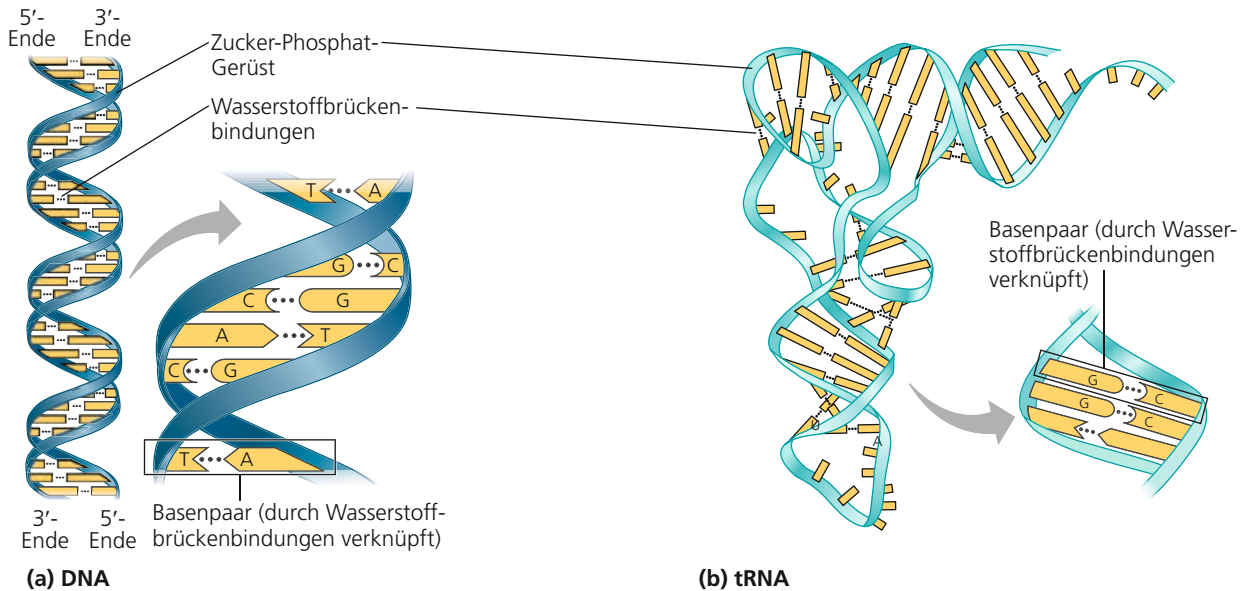


Abbildung 5.25: Die Strukturen von DNA- und tRNA-Molekülen. (a) Das DNA-Molekül ist normalerweise doppelsträngig mit dem Zucker-Phosphat-Rückgrat der antiparallel verlaufenden Polynucleotidketten (hier durch blaue Bänder dargestellt) auf der Außenseite der Helix. Die beiden Stränge werden durch Wasserstoffbrücken zwischen komplementären Nucleinbasenpaaren zusammengehalten. Wie hier anhand von Symbolen für die Basen dargestellt ist, paart sich Adenin (A) nur mit Thymin (T) und Guanin (G) nur mit Cytosin (C). Wenn sich eine Zelle zu teilen beginnt, trennen sich die beiden Stränge der Doppelhelix und jeder dient als Matrize für die Reihenfolge der Basen in dem neuen, komplementären Strang (orange). Jeder DNA-Strang in dieser Abbildung ist das strukturelle Äquivalent des in *Abbildung 5.24a* schematisch dargestellten Polynucleotids. (b) Ein tRNA-Molekül ist ungefähr L-förmig, bedingt durch die komplementäre Basenpaarung antiparalleler RNA-Abschnitte. In der RNA paart sich Adenin (A) mit Uracil (U) und Guanin (G) mit Cytosin (C).

Man beachte, dass sich in der RNA Adenin (A) mit Uracil (U) paart; Thymin (T) kommt in RNA nicht vor. Ein anderer Unterschied besteht darin, dass DNA praktisch immer als Doppelhelix vorliegt, während RNA-Moleküle variabler in ihrer Struktur sind. RNA ist sehr vielseitig und könnte in der Entstehung des Lebens sogar der DNA als Erbinformationsträger vorausgegangen sein (siehe *Abschnitt 25.1*).

Biologie im Wandel durch Genomik und Proteomik

5.6

Die Rolle der DNA als Trägerin der Erbinformation wurde in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts durch experimentelle Ansätze etabliert. Die genetische Information wird von Generation zu Generation vererbt und sichert das Funktionieren von lebenden Zellen und Organismen. Nachdem die DNA-Struktur 1953 beschrieben worden war und der Zusammenhang zwischen einer linearen Basensequenz und der Aminosäuresequenz eines Proteins, das heißt der *genetische Code*, entschlüsselt wurde, rückte die Bestimmung der Basensequenzen in den Mittelpunkt des Interesses, und damit die Decodierung von Genen.

Die ersten chemischen Verfahren zur DNA-Sequenzierung, also der Bestimmung der Nucleotid-Reihenfolge entlang eines DNA-Strangs, wurden in den 70er-Jahren des 20. Jahrhunderts entwickelt. Man begann die Gensequenzen, eine nach der anderen, zu analysieren, und je mehr man lernte, desto mehr Fragen stellten sich. Wie wird die Genexpression reguliert? Zweifellos wechselwirken Gene oder besser ihre Proteinprodukte miteinander, aber wie? Welche Funktion hat die DNA, die nicht Teil von proteincodierenden Genen ist? Um die genetische Basis eines lebenden Organismus zu verstehen, wäre es äußerst hilfreich, die gesamte DNA-Sequenz, das *Genom* eines Organismus

► Wiederholungsfragen 5.5

- ZEICHENÜBUNG** Nummerieren Sie alle C-Atome in den Zuckerresten der obersten drei Nucleotide in *Abbildung 5.24a*. Umkreisen Sie die Nucleinbasen und versehen Sie die Phosphatgruppen mit einem Sternchen.
- ZEICHENÜBUNG** Ein Strangabschnitt einer DNA-Doppelhelix hat die folgende Sequenz: 5'-TAGGCCT-3'. Schreiben Sie die Sequenz ab und fügen Sie die komplementäre Sequenz des Gegenstrangs hinzu. Geben Sie jeweils das 5'- und das 3'-Ende an.

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

mus, zu entschlüsseln. Ungeachtet dieser zunächst scheinbar unmöglichen Idee schlugen in den späten 80er-Jahren des 20. Jahrhunderts mehrere führende Biologen ein kühnes Projekt vor – die Sequenzierung des gesamten menschlichen Genoms, insgesamt mehr als drei Milliarden (!) Basenpaare. Das Unternehmen begann 1990 und war Anfang der 2000er-Jahre weitgehend fertiggestellt.

Ein nicht geplanter, aber tiefgreifender Nebeneffekt des menschlichen Genomprojekts war die rasche Entwicklung schneller und billiger Sequenziermethoden (die näher in *Kapitel 20* beschrieben werden). Dieser Trend sorgte dafür, dass die Kosten für das Sequenzieren von einer Million Basen von mehr als 5000 € im Jahr 2001 auf weniger als 2 Cent im Jahr 2016 sanken. Die Sequenzierung eines vollständigen menschlichen Genoms, die zu Beginn mehr als zehn Jahre erforderte, kann heute in ein paar Tagen erfolgen. Die Zahl vollständig sequenzierter Genome hat enorm zugenommen, ungeahnte Datenmengen produziert und die Entwicklung der *Bioinformatik* befördert, der Verwendung von Software und anderen Werkzeugen zur Datenverarbeitung, um mit derartigen Datenmengen umgehen und sie analysieren zu können.

Im Rückblick haben diese Entwicklungen die Biologie und anverwandte Gebiete revolutioniert. Oft werden biologische Fragestellungen durch die Analyse großer Gengruppen und den Vergleich ganzer Genome unterschiedlicher Spezies angegangen. Man spricht bei solchen Ansätzen von **Genomik**. Die ähnlich gelagerte Analyse sehr vieler Proteine, einschließlich ihrer Sequenzen, heißt **Proteomik**. Aminosäuresequenzen können entweder biochemisch bestimmt oder über die codierenden DNA-Sequenzen abgeleitet werden. Derartige Vorgehensweisen durchdringen alle Bereiche der modernen Biologie; einige Beispiele sind in ► *Abbildung 5.26* gezeigt.

Die vielleicht wichtigsten Auswirkungen hatten Genomik und Proteomik im Rahmen der Biologie auf unser Evolutionsverständnis. Neben bestätigenden Belegen für die Evolution durch die Untersuchung von Fossilien und den Vergleich mit den Charakteristika gegenwärtig existierender Spezies, hat die Genomik dabei geholfen, Beziehungen zwischen unterschiedlichen Organismengruppen aufzudecken, die vorher so nicht aufgelöst werden konnten und die fundierte Rückschlüsse auf ihre Evolution ermöglichen.

5.6.1 DNA und Proteine als Zeitmaß der Evolution

EVOLUTION Wir sind mit der Vorstellung vertraut, dass gemeinsame Merkmale wie Haare oder Milchproduktion bei Säugetieren Beweise für ihre Abstammung von gemeinsamen Vorfahren sind. Da wir heute

wissen, dass die DNA Erbinformationen in Form der Gene enthält, liegt es nahe, dass auch die Gene und ihre Produkte (die Proteine) die Abstammung eines Lebewesens dokumentieren. Die lineare Abfolge der Nucleotide in den DNA-Molekülen wird von den Eltern auf ihre Nachkommen weitergegeben. Diese Sequenzen legen die Aminosäuresequenzen der Proteine fest. Geschwister weisen in ihrer DNA eine größere Ähnlichkeit auf als nicht miteinander verwandte Individuen derselben Art.

Dieses Konzept der „molekularen Genealogie“ kann man auf die Verwandtschaftsverhältnisse von Arten erweitern. Dann wäre zu erwarten, dass zwei Arten, die aufgrund der fossilen und anatomischen Befunde eng miteinander verwandt zu sein scheinen, auch einen größeren Anteil an DNA- und Proteinsequenzen miteinander teilen sollten als weiter entfernt verwandte Arten. Das ist in der Tat der Fall. Ein Beispiel bietet der Sequenzvergleich der β -Kette des menschlichen Hämoglobins mit entsprechenden β -Ketten von anderen Wirbeltierarten. In der Abfolge der 146 Aminosäurereste des Polypeptids, also einer Untereinheit des Hämoglobins, unterscheiden sich Gorilla und Mensch in nur einem einzigen Aminosäurerest, Menschen und Frösche dagegen in 67 Resten. Interessant ist, dass selbst diese vielen Veränderungen das Protein nicht funktionslos machen. In der **Wissenschaftlichen Übung** wenden Sie diese Form der Argumentation auf weitere Arten und ihre Verwandtschaftsbeziehungen an. Die Schlussfolgerung bleibt auch dann noch richtig, wenn ganze Genome miteinander verglichen werden: Das menschliche Genom ist zu 95 bis 98 Prozent mit dem des Schimpansen identisch, aber nur zu etwa 85 Prozent mit dem der Maus, einem entfernteren evolutionären Verwandten. Damit stellt die Molekularbiologie ein neues Werkzeug bereit, mit dem evolutionäre Verwandtschaftsgrade genauer beschrieben werden können.

Der Sequenzvergleich von Genomen hat auch praktische Anwendungen. In der problemorientierten Übung erfahren Sie, wie diese Art genomischer Analyse Konsumentenbetrug aufdecken kann.

► Wiederholungsfragen 5.6

1. Wie kann die Sequenzierung des gesamten Genoms eines Organismus dabei helfen, seine Funktion zu verstehen?
2. Warum würden Sie angesichts der DNA-Funktion erwarten, dass zwei Spezies mit sehr ähnlichen Merkmalen auch sehr ähnliche Genome haben?

Lösungshinweise finden Sie in Anhang A.

ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN

Beiträge von Genomik und Proteomik zur Biologie

Die Sequenzierung von Nucleinsäuren und die Analyse großer Mengen von Genen und Proteinen sind dank technologischer Verbesserungen und der Informationsverarbeitung schnell und preiswert möglich. Insgesamt gesehen haben die Genomik und Proteomik unser biologisches Verständnis in vielen Bereichen erweitert.



Evolution

Das zentrale Anliegen der Evolutionsbiologie ist das Verständnis der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Spezies, seien sie ausgestorben oder noch lebendig. Genomvergleiche haben beispielsweise gezeigt, dass das Flusspferd unter den Landbewohnern der nächste Verwandte der Wale ist (siehe *Abbildung 22.20*).



Flusspferd



Kurzflößen-Grindwal

Schutz der biologischen Vielfalt

Die Werkzeuge der Molekulargenetik und Genomik werden zunehmend von Ökologen benutzt, zum Beispiel um die Pflanzen- und Tierspezies zu identifizieren, die illegal getötet werden. In einem Fall wurden genomische DNA-Sequenzen aus illegalen Elfenbeinlieferungen dazu benutzt, um Wilderer aufzuspüren und das genaue Gebiet zu lokalisieren, wo sie arbeiteten.



Paläoontologie

Neue DNA-Sequenzieretechniken haben die Analyse winzigster DNA-Mengen erlaubt, die in alten Geweben ausgestorbener Verwandter wie den Neandertalern (*Homo neanderthalensis*) gefunden wurden. Die Sequenzierung des Neandertalgenoms hat unsere Sicht ihres Aussehens und ihrer Verwandtschaft mit dem modernen Menschen erweitert (siehe *Abbildung 34.50*).



Medizin

Die Identifikation der genetischen Grundlage menschlicher Krankheiten wie Krebs hilft bei der Suche nach möglichen künftigen Behandlungsformen. Derzeit kann die Sequenzierung der Gene, die in einem individuellen Tumor exprimiert werden, eine zielgerichtetere Behandlung von Krebs gestatten, eine Art personalisierter Medizin (siehe die *Abbildungen 12.20* und *18.27*).



Spezies-Wechselwirkungen

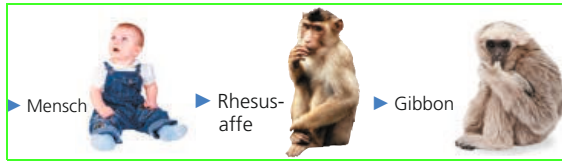
Mehr als 90 % aller Pflanzenspezies existieren in gegenseitigen Nutzbeziehungen mit Pilzen, die mit den Pflanzenwurzeln assoziiert sind. Die Genomsequenzierung und Genexpressionsanalyse mehrerer Pflanzen-Pilz-Gemeinschaften versprechen wesentliche Fortschritte in unserem Verständnis derartiger Wechselwirkungen und könnten landwirtschaftliche Praktiken beeinflussen (siehe die *Wissenschaftliche Übung* in Kapitel 31).



ZUSAMMENHÄNGE ERKENNEN Beschreiben Sie angesichts der hier aufgeführten Beispiele, wie die Vorgehensweisen der Genomik und Proteomik uns bei der Beantwortung einer Reihe biologischer Fragestellungen helfen können.

► Wissenschaftliche Übung

Die Analyse von Polypeptidsequenzdaten



Wer ist näher mit dem Menschen verwandt – Rhesusaffen oder Gibbons? DNA- und Polypeptidsequenzen nahe verwandter Spezies ähneln sich mehr als die Sequenzen weiter voneinander entfernter Spezies. In der Übung werden Sie Aminosäuresequenzdaten der β -Kette von Hämoglobin betrachten, oft nur β -Globin genannt. Sie werden die Daten interpretieren, um Vermutungen darüber anzustellen, ob der Affe oder der Gibbon näher mit dem Menschen verwandt ist.

Durchführung des Experiments Das interessierende Polypeptid wird aus einem Organismus isoliert und seine Aminosäuresequenz bestimmt. Meistens wird dazu die DNA des betreffenden Gens sequenziert und daraus die Aminosäuresequenz abgeleitet.

Experimentelle Daten Die Buchstaben der Auflistung unten geben die Sequenz der 146 Aminosäurereste des β -Globins des Menschen, des Rhesusaffen und des Gibbons wieder. Da eine komplette

Sequenz nicht in eine Zeile passen würde, sind die Sequenzen in drei Segmente aufgeteilt. Die Sequenzen sind so ausgerichtet, dass sie leicht miteinander verglichen werden können. Beispielsweise ist ersichtlich, dass der erste Aminosäurerest aller drei Spezies ein V (Valin) ist und der letzte Rest ein Histidin (H).

Datenauswertung

1. Durchmustern Sie die Sequenzen des Rhesusaffen und des Gibbons Buchstabe für Buchstabe und kringeln Sie alle Reste ein, die nicht mit der Humansequenz übereinstimmen. (a) Wie viele unterschiedliche Reste gibt es zwischen Rhesusaffe und Mensch? (b) Wie viele zwischen Gibbon und Mensch?
2. Wie viel Prozent der beiden nichtmenschlichen Sequenzen sind jeweils mit der menschlichen Sequenz identisch?
3. Formulieren Sie auf der Grundlage nur dieser Daten eine Hypothese, welche der beiden Spezies näher am Menschen liegt. Begründen Sie Ihre Entscheidung.
4. Welche anderen Hinweise und Belege könnten Ihre Annahme stützen?

Art	Position	Aminosäure-Sequenzen des β -Globins
Mensch	1	VHLTPEEKSA VTALWGKVVN DEVGGEALGR LLVVPWTQR FFESFGDLST
Rhesusaffe	1	VHLTPEEKNA VTTLWGKVVN DEVGGEALGR LLLVVPWTQR FFESFGDLSS
Gibbon	1	VHLTPEEKSA VTALWGKVVN DEVGGEALGR LLVVPWTQR FFESFGDLST
Mensch	51	PDAVMGNPKV KAHGKKVLGA FSDGLAHLDN LKGTFFATLSE LHCCLKLVDP
Rhesusaffe	51	PDAVMGNPKV KAHGKKVLGA FSDGLNHLDN LKGTFAQLSE LHCCLKLVDP
Gibbon	51	PDAVMGNPKV KAHGKKVLGA FSDGLAHLDN LKGTFAQLSE LHCCLKLVDP
Mensch	101	ENFRLLGNVL VCVLAHHFGK EFTPPVQAAY QKVVAGVANA LAHKYH
Rhesusaffe	101	ENFKLLGNVL VCVLAHHFGK EFTPQVQAAY QKVVAGVANA LAHKYH
Gibbon	101	ENFRLLGNVL VCVLAHHFGK EFTPQVQAAY QKVVAGVANA LAHKYH

Daten aus: Mensch: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein/AAA21113.1>;
 Rhesusaffe: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein/122634>;
 Gibbon: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein/122616>

► Problemorientierte Übung

Sind Sie ein Opfer von Fisch-Betrügern?

Beim Kauf von Lachs bevorzugen Sie vielleicht den teureren, frei lebenden Wild-Lachs (*Oncorhynchus* sp.) gegenüber dem atlantischen Zuchtlachs (*Salmo salar*). Leider zeigen einige Stichproben, dass Sie in etwa 40 Prozent aller Fälle nicht das bekommen, wofür Sie bezahlt haben.

In dieser Übung untersuchen Sie, ob ein Stück Lachs falsch ausgezeichnet wurde.

Durchführung des Experiments Das Ihrer Untersuchung zugrunde liegende Prinzip beruht auf der größeren Ähnlichkeit von DNA-Sequenzen nahe verwandter im Vergleich zu weiter voneinander entfernten Arten.

Experimentelle Daten Sie haben ein Stück „Coho-Lachs“ gekauft (*Oncorhynchus kisutch*). Um zu prüfen, ob die Angaben auf dem Etikett stimmen, vergleichen Sie eine kurze DNA-Sequenz Ihrer Probe mit Standardsequenzen des gleichen Gens aus drei Lachsspezies.

„*O. kisutch*“-Probe
5'-CGGCACCGCCCTAAGTCTCT-3'

O. kisutch-Standard
5'-AGGCACCGCCCTAAGTCTAG-3'

O. keta-Standard
5'-AGGCACCGCCCTGAGCCTAC-3'

Salmo salar-Standard
5'-CGGCACCGCCCTAAGTCTCT-3'

Datenauswertung

1. Vergleichen Sie die drei Standardsequenzen Base um Base und kringeln Sie die Basen ein, die nicht mit der Sequenz Ihrer Probe übereinstimmen.
2. Wie viele Basen unterscheiden sich im Vergleich des Standards von *O. kisutch* und Ihrer Probe?
3. Wenn Sie Ihre Probe mit allen drei Standards vergleichen, wie viel Prozent der Basen sind jeweils identisch?
4. Welche Schlussfolgerung würden Sie anhand dieser Daten für die Lachsart ziehen, die in Ihrer Probe vorliegt? Begründen Sie Ihre Antwort!

ZUSAMMENFASSUNG KAPITEL 5

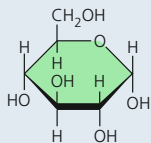
Abschnitt 5.1



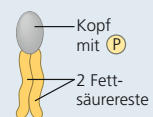
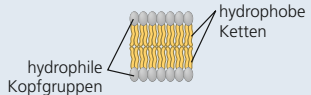

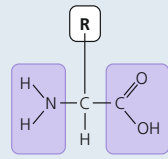
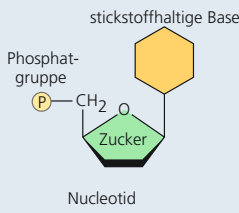


Makromoleküle sind aus Monomeren aufgebaute Polymere

- **Synthese und Abbau von Polymeren.** Polysaccharide, Proteine und Nucleinsäuren sind **Polymere**, die aus Ketten von Monomeren bestehen. Die Komponenten der Lipide variieren. Bei den Polymeren bilden **Monomere** größere Moleküle durch **Konden-**

sationsreaktionen, bei denen Wasser abgespalten wird. Polymere können durch die Umkehrung dieses Vorgangs, die **Hydrolyse**, zerlegt werden.

- **Die Vielfalt der Polymere.** Enorm vielfältige Polymere können aus vergleichsweise wenigen verschiedenartigen Monomeren aufgebaut werden.
- ? Was begründet die grundlegenden Unterschiede zwischen Polysacchariden, Proteinen und Nucleinsäuren?

Große Biomoleküle	Komponenten	Beispiele/Eigenschaften	Funktionen
Abschnitt 5.2 Kohlenhydrate dienen als Brenn- und Baustoffe ? Vergleichen Sie die Zusammensetzung, Struktur und Funktion von Stärke und Cellulose. Welche Rolle spielen diese beiden Stoffe im menschlichen Körper?	 <p>Monosaccharid</p>	Monosaccharide: Glucose, Fructose Disaccharide: Lactose, Saccharose Polysaccharide: <ul style="list-style-type: none"> • Cellulose (Pflanzen) • Stärke (Pflanzen) • Glykogen (Tiere) • Chitin (Tiere, Pilze) 	Treibstoff; Kohlenstoffquellen, die in andere Molekülarten oder in Polymere überführt werden können <ul style="list-style-type: none"> • Verstärkender Bestandteil pflanzlicher Zellwände • Glucosespeicherung (Stoffwechsellenergie) • Glucosespeicherung (Stoffwechsellenergie) • Strukturell verstärkender Bestandteil des Exoskeletts vieler Tiere und Teil der Zellwände von Pilzen


Große Biomoleküle	Komponenten	Beispiele/Eigenschaften	Funktionen
Abschnitt 5.3 Lipide bilden eine heterogene Gruppe hydrophober Moleküle ? Warum werden Lipide nicht als Polymere oder Makromoleküle angesehen?	 <p>Glycerol 3 Fettsäurereste</p>	Triacylglycerole (Fette und Öle): Glycerin + drei Fettsäuremoleküle	Wichtige Energiequelle 
	 <p>Kopf mit P 2 Fettsäurereste</p>	Phospholipide: Glycerin + Phosphorylrest + zwei Fettsäuren	Lipiddoppelschichten von Membranen  <p>hydrophobe Ketten hydrophile Kopfgruppen</p>
	 <p>Steroidgrundgerüst</p>	Steroide: vier kondensierte Kohlenstoffringe plus kurze Seitenketten	<ul style="list-style-type: none"> • Bestandteile von Zellmembranen (Cholesterol) • Chemische Botenstoffe des Körpers (Hormone)
Abschnitt 5.4 Proteine: Funktionsvielfalt durch Strukturvielfalt ? Erklären Sie den Grund für die enorme Proteindiversität.	 <p>Aminosäure (20 Typen)</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Enzyme • Strukturproteine • Transportproteine • Hormone • Rezeptorproteine • Motorproteine • Abwehrproteine 	<ul style="list-style-type: none"> • Katalyse chemischer Reaktionen • Stützfunktion • Stofftransport • Koordination zellulärer Abläufe • Empfang extrazellulärer Signale • Zellbewegung • Schutz vor Krankheiten
Abschnitt 5.5 Nucleinsäuren speichern, übertragen und verwerten Erbinformation ? Welche Rolle spielt die komplementäre Basenpaarung für die Nucleinsäurefunktion?	 <p>stickstoffhaltige Base Phosphatgruppe Zucker Nucleotid</p>	 <ul style="list-style-type: none"> • Zuckeranteil = Desoxyribose • Nucleinbasen = C, G, A, T • Für gewöhnlich doppelsträngig 	DNA: Speicherung der gesamten Erbinformation
		 <ul style="list-style-type: none"> • Zuckeranteil = Ribose • Nucleinbasen = C, G, A, U • Für gewöhnlich einzelsträngig 	RNA: Verschiedene Funktionen bei der Genexpression, einschließlich der Überführung der Proteinbauanleitungen von der DNA zu den Ribosomen

Abschnitt 5.6

Biologie im Wandel durch Genomik und Proteomik

- Kürzlich eingeführte technologische Neuerungen bei der DNA-Sequenzierung haben zur Entwicklung der **Genomik** geführt, einem Verfahren zur Analyse großer Zahlen unterschiedlicher Gene oder ganzer Genome. Außerdem hat sich die **Proteomik** entwickelt, ein ähnlicher Ansatz zur gleichzeitigen Analyse vieler unterschiedlicher Proteine.
- Je näher zwei Spezies evolutionär miteinander verwandt sind, umso mehr ähneln sich ihre DNA- und Protein-Sequenzen. Sequenzdaten bestätigen Evolutionsmodelle, die mithilfe von Fossilien und anatomischen Hinweisen aufgestellt wurden.
- ? Sagen Sie vorher, inwieweit die menschliche Sequenz eines bestimmten Gens den Sequenzen der entsprechenden Gene in Fruchtfliegen, Fischen oder Mäusen ähneln dürfte.

ÜBUNGS-AUFGABEN

 **Das MyLab | Biologie™ bietet zusätzliche Videos, Animationen, Kontrollfragen und Übungen zum Selbststudium.**

Ebene 1: Wissen und Verständnis

1. Welcher der folgenden Begriffe ist ein Oberbegriff, der alle anderen einschließt?
 - a. Monosaccharid
 - b. Polysaccharid
 - c. Stärke
 - d. Kohlenhydrat

2. Das Enzym Amylase spaltet glykosidische Bindungen zwischen Glykosylresten nur dann, wenn diese α -glykosidisch verknüpft sind. Welche der folgenden Verbindungen könnte die Amylase abbauen?
 - a. Glykogen, Stärke und Amylopectin
 - b. Glykogen und Cellulose
 - c. Cellulose und Chitin
 - d. Stärke, Chitin und Cellulose

3. Welche der folgenden Aussagen über *ungesättigte* Fette trifft zu?
 - a. Sie kommen bei Tieren häufiger vor als bei Pflanzen.
 - b. Sie weisen Doppelbindungen in den Kohlenstoffketten der Fettsäurereste auf.
 - c. Sie verfestigen sich im Allgemeinen bei Zimmertemperatur.
 - d. Sie enthalten mehr Wasserstoff als gesättigte Fette mit der gleichen Anzahl von Kohlenstoffatomen.

4. Die Strukturebene eines Proteins, die von einem Aufbrechen der Wasserstoffbrückenbindung *am wenigsten* betroffen wird, ist
 - a. die primäre.
 - b. die sekundäre.
 - c. die tertiäre.
 - d. die quartäre.

5. Enzyme, die DNA abbauen, katalysieren die Hydrolyse der kovalenten Bindungen der Nucleotide untereinander. Was würde demnach passieren, wenn ein DNA-Molekül mit einem dieser Enzyme (einer DNase) behandelt wird?
 - a. Die beiden Stränge der Doppelhelix würden sich trennen.
 - b. Die Phosphodiesterbindungen des Polynucleotidrückgrats würden gespalten.
 - c. Die Pyrimidinbasen würden von den Desoxyribosylresten getrennt.
 - d. Alle Basen würden von den Desoxyribosylresten getrennt.

Ebene 2: Anwendung und Auswertung

6. Die Summenformel der Glucose ist $C_6H_{12}O_6$. Wie lautet die Summenformel eines Polymers aus *zehn* Glucoseresten, das durch eine Dehydratationsreaktion gebildet wird?
 - a. $C_{60}H_{120}O_{60}$
 - b. $C_{60}H_{102}O_{51}$
 - c. $C_{60}H_{100}O_{50}$
 - d. $C_{60}H_{111}O_{51}$

7. Welche der folgenden Paare von Basenfolgen könnte ein kurzes Stück einer normalen DNA-Doppelhelix ausbilden?
 - a. 5'-AGCT-3' mit 5'-TCGA-3'
 - b. 5'-GCGC-3' mit 5'-TATA-3'
 - c. 5'-ATGC-3' mit 5'-GCTA-3'
 - d. Alle Paarungen sind korrekt.

8. Erstellen Sie eine Tabelle, in der Sie die folgenden Begriffe auflisten, und benennen Sie die Spalten und Zeilen Ihrer Tabelle.

Aminosäuren
 Esterbindungen
 Fettsäuren
 glykosidische Bindungen
 Monosaccharide
 Nucleotide
 Peptidbindungen
 Phosphodiesterbindungen
 Polynucleotide
 Polypeptide
 Polysaccharide
 Triacylglycerine

9. **ZEICHENÜBUNG** Kopieren Sie den Polynucleotidstrang von *Abbildung 5.24a* und bezeichnen Sie die Basen mit G, T, C und T. Beginnen Sie am 5'-Ende. Zeichnen Sie danach den komplementären Strang der Doppelhelix und verwenden Sie dabei die gleichen Symbole für die Phosphatreste (Kreise), Zuckerreste (Fünfecke) und Basen. Benennen Sie die Basen. Zeichnen Sie Pfeile ein, die die 5' → 3'-Richtung von beiden Molekülsträngen angeben. Stellen Sie anhand der Pfeile sicher, dass der zweite Strang antiparallel zum ersten verläuft. *Hinweis:* Drehen Sie, nachdem Sie den ersten Strang gezeichnet haben, das Papier auf den Kopf. Es ist dann einfacher, den zweiten Strang vom 5'- zum 3'-Ende hin zu zeichnen.

Ebene 3: Neues Wissen aufbauen und bewerten

- 10. Verbindung zur Evolution** Der Vergleich von Aminosäuresequenzen kann dazu beitragen, das Auseinanderdriften verwandter Arten im Laufe der Evolution zu verstehen. Würden Sie erwarten, dass alle Proteine einer gegebenen Auswahl rezenter Arten den gleichen Divergenzgrad zeigen? Warum oder warum nicht?
- 11. Wissenschaftliche Fragestellung** Nehmen Sie an, Sie bekämen eine Nucleotidsequenz. Wie würden Sie herausbekommen, ob eine mRNA-, tRNA- oder DNA-Sequenz vorliegt?
- 12. Skizzieren Sie ein Thema: Organisation** Proteine mit all ihren unterschiedlichen Funktionen in der Zelle sind ausnahmslos Polymere aus denselben Monomeren, den Aminosäuren. Schreiben Sie einen kurzen Aufsatz (in 150–200 Worten), in dem Sie diskutieren, wie die Aminosäurestruktur die Funktionsvielfalt dieses einen Polymertyps, der Proteine, ermöglicht.

- 13. NUTZEN SIE IHR WISSEN** Das Eigelb ernährt und unterstützt das sich entwickelnde Küken. Warum enthält Eigelb so viel Fett, Protein und Cholesterol?

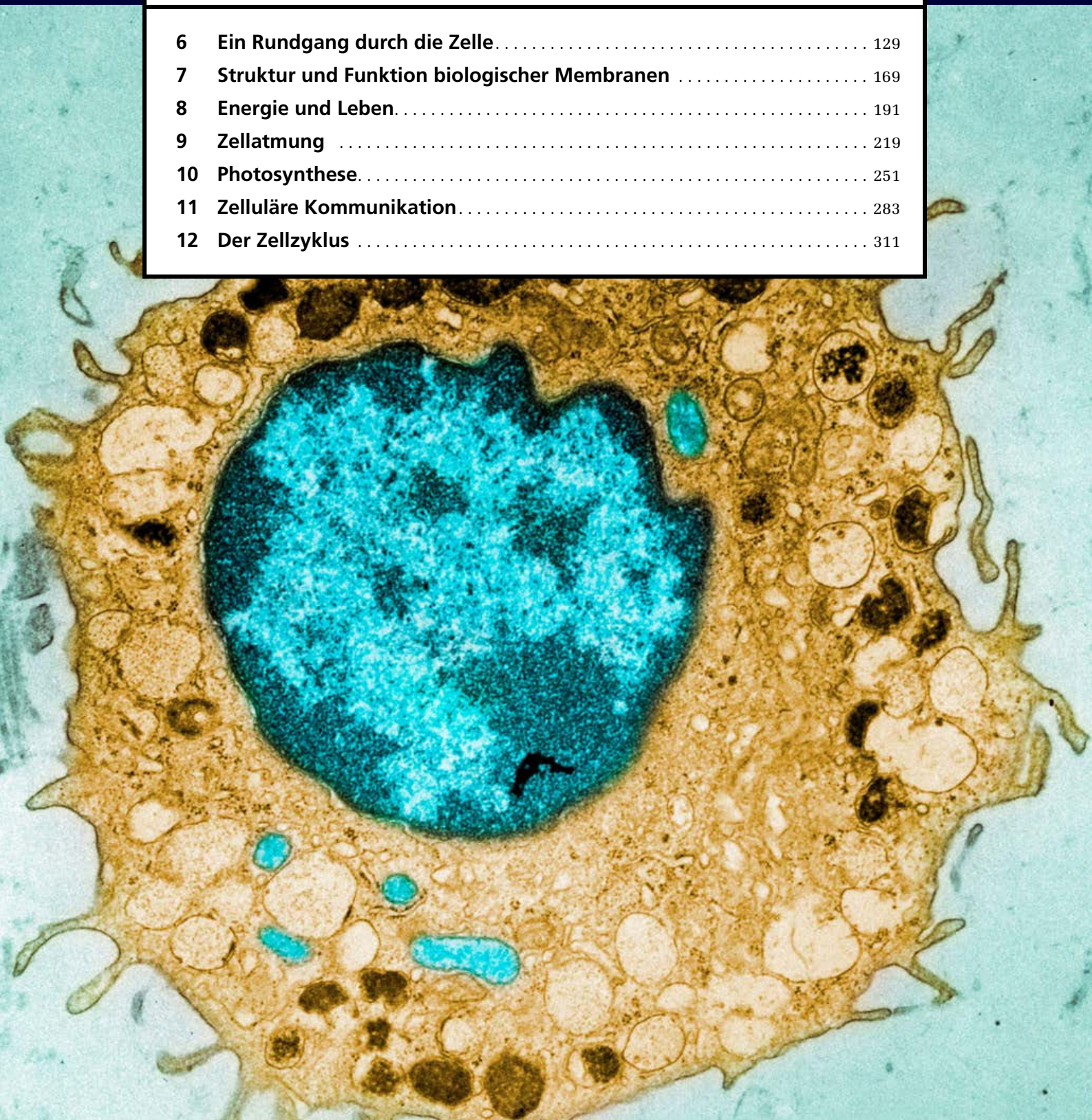


Zu den Lösungen (Anhang A) gelangen Sie über den QR Code und über das [MyLab | Biologie](#). Im MyLab Biologie finden Sie zudem weitere Übungen und vertiefende Materialien.

TEIL II

Die Zelle

6	Ein Rundgang durch die Zelle.....	129
7	Struktur und Funktion biologischer Membranen	169
8	Energie und Leben.....	191
9	Zellatmung	219
10	Photosynthese.....	251
11	Zelluläre Kommunikation.....	283
12	Der Zellzyklus	311



Ein Rundgang durch die Zelle

6

6.1	Zellstudium mittels Mikroskopie und Biochemie	130
6.2	Eukaryontische Zellen sind kompartimentiert	135
6.3	Genetische Anweisungen liegen im Zellkern und werden durch Ribosomen umgesetzt	140
6.4	Endomembransystem, Proteinlogistik und Zwischenstoffwechsel	143
6.5	Mitochondrien und Chloroplasten arbeiten als Energiewandler ..	149
6.6	Das Cytoskelett organisiert die Zellstruktur	152
6.7	Die Koordination zellulärer Aktivitäten	158
6.8	Zellen sind mehr als die Summe ihrer Bestandteile	162

ABSCHNITTE

Im MyLab | Biologie finden Sie:

- Videos mit unterschiedlichen Schwerpunkten zu den Inhalten des Kapitels
- Digitale Lernkarten und ein umfangreiches Glossar zum Nachschlagen und Wiederholen von Definitionen
- Digitale Übungsaufgaben in Form von Kapiteltests zur eigenen Lernkontrolle

ELEARNING

▼ **Abbildung 6.1:** Wie helfen Ihnen Ihre Zellen dabei, etwas über Biologie zu lernen?



Die Grundlage lebender Systeme

Zellen sind für Lebewesen genauso grundlegend wie Atome für die Chemie. Viele unterschiedliche Zelltypen arbeiten in genau diesem Augenblick für Sie. Die Kontraktion von Muskelzellen bewegt Ihre Augen, wenn Sie diesen Satz lesen. ► *Abbildung 6.1* zeigt die Fortsätze einer Nervenzelle (orange), die im Kontakt mit Muskelzellen (rot) stehen. Die gedruckten Wörter auf dieser Seite werden in Signale übersetzt, die von Nervenzellen ins Gehirn geleitet und dort an andere Nervenzellen übergeben werden. Indem Sie den Text lesen, erzeugen Sie Zell-Zell-Verbindungen, die Ihre Erinnerung an das Gelesene verfestigen und Ihnen das Lernen überhaupt erst ermöglichen.

Alle Organismen bestehen aus Zellen. Im Kontext biologischer Organisationsebenen ist die Zelle die einfachste lebensfähige Materieansammlung. Tatsächlich gibt es viele einzellige Lebensformen, wie das Pantoffeltierchen (*Paramecium*, ein Eukaryont, der in Gewässern lebt) in der kleinen Abbildung. Größere, komplexere Organismen, wie Pflanzen und Tiere, sind multizellulär. Die Kombination vieler Typen hoch spezialisierter Zellen erlaubt zwar dem gesamten multizellulären Organismus das Überleben, die einzelnen Zelltypen dagegen sind für sich allein genommen kaum lebensfähig. Aber selbst wenn Zellen auf höheren Ebenen organisiert sind, wie in Geweben und Organen, bleiben sie trotzdem die grundlegende strukturelle und funktionelle Einheit von Organismen.

Alle Zellen sind aufgrund ihrer Abstammung aus früheren Zellformen miteinander verwandt. Im Verlauf der Evolution auf der Erde sind die Zellen lebender Systeme vielfach abgeändert worden. Trotz aller Unterschiede haben Zellen dennoch einige ursprüngliche Charakteristika beibehalten.

In diesem Kapitel wollen wir zunächst die Werkzeuge und Techniken zur Untersuchung von Zellen betrachten, um dann einen Rundgang durch eine Zelle anzuschließen und dabei ihre Bestandteile kennenzulernen.

Zellstudium mittels Mikroskopie und Biochemie **6.1**

Wie können Zellbiologen den inneren Aufbau von Zellen erforschen, die viel zu klein sind, um mit dem bloßen Auge sichtbar zu sein? Bevor wir in das Zellinnere eintauchen, werfen wir einen Blick auf die Untersuchungsmethoden für das Studium von Zellen.

6.1.1 Mikroskopie

Die technische Entwicklung von Instrumenten, die die menschlichen Sinne erweitern, hat den Fortschritt der Wissenschaft überhaupt erst ermöglicht. Die Entdeckung von Zellen und erste, frühe Untersuchungen sind untrennbar mit der Erfindung des Mikroskops um das Jahr 1590 und seinen technischen Verbesserungen im 17. Jahrhundert verbunden. Der Brite Robert Hooke (1635–1702) sah als Erster Zellwände, als er 1665 tote Zellen aus Eichenrinde unter dem Mikroskop betrachtete. Es bedurfte dann der vorzüglich gefertigten Linsen eines Antoni van Leeuwenhoek (1632–1723, Delft, NL), um lebende Zellen zu visualisieren. Man stelle sich die Begeisterung von Hooke vor, als er 1674 van Leeuwenhoek besuchte und sich ihm die Welt der Mikroorganismen erschloss – sein Gastgeber nannte sie „sehr kleine Tierchen“ („animalcula“)! Ungeachtet dieser frühen Entdeckungen blieben Zellstrukturen dann für mehrere Jahrhunderte weitgehend unerschlossen, da die meisten subzellulären Strukturen, einschließlich der von Membranen umgebenen Organellen, zu klein oder von nicht ausreichendem Kontrast sind, um ohne Zuhilfenahme spezieller, erst im 20. Jahrhundert entwickelter Verfahren sichtbar zu werden. Mikroskope sind bis heute beim Studium von Zellen unverzichtbar und werden noch immer weiterentwickelt.

Die Mikroskope, die die ersten Wissenschaftler der Moderne am Ende der Renaissance verwendet haben, waren – ebenso wie die, die Sie vielleicht schon bei einem Praktikum benutzt haben – Lichtmikroskope. Beim **Lichtmikroskop (LM)** wird sichtbares Licht durch das Untersuchungsmaterial und durch Systeme aus Glaslinsen geleitet. Die Linsen brechen das Licht derart, dass ein vergrößertes Abbild entsteht, das von den Okularen projiziert und vom Auge, einem Film oder lichtempfindlichen Sensoren aufgefangen werden kann. Gerade in jüngster Zeit sind bei der Weiterentwicklung der Lichtmikroskope entscheidende leistungssteigernde Innovationen gelungen (siehe *Anhang D*).

Drei wichtige Kenngrößen der Mikroskopie sind die Vergrößerung, das Auflösungsvermögen und der Kontrast. Die Vergrößerung gibt das Verhältnis der Bildgröße zur tatsächlichen Größe des Objektes an. Sie liegt für die Lichtmikroskopie maximal bei etwa 1000-fach, bei höheren Vergrößerungen werden keine weiteren Details aufgelöst. Das Auflösungsvermögen, der minimale Abstand zweier noch getrennt wahrnehmbarer Punkte, ist ein Maß für die Bildschärfe und die entscheidende Größe für die Abbildungsleistung optischer Geräte. Dies gilt für die Mikroskopie ebenso wie für Teleskope und fotografische Objektive. Was dem unbewaffneten Auge als ein einzelner Stern am Nachthimmel erscheint, zeigt sich mit einem Teleskop vielleicht als Doppelsternsystem.



Das Auflösungsvermögen aller optischen Abbildungssysteme ist begrenzt. Ein Lichtmikroskop kann unter Standardbedingungen keine Details kleiner als 0,2 Mikrometer (μm , entsprechend 200 Nanometern, nm) auflösen, in etwa die Größe einer kleinen Bakterienzelle. Diese Auflösung entspricht bei der Lichtmikroskopie der sogenannten Abbe-Grenze (nach Ernst Abbe, deutscher Physiker, 1840–1905), die unabhängig von der erreichbaren Vergrößerung ist (► *Abbildung 6.2*). Die Auflösungsgrenze ist durch die Wellenlänge des verwendeten Lichtes vorgegeben. Durch gänzlich neue, technisch aufwendige Verfahren ist es in den Jahren nach 2000 gelungen, die Abbe-Grenze zu überwinden und das Auflösungsvermögen des Lichtmikroskops deutlich zu steigern. Für diese Entwicklung erhielten der deutsche Biophysiker Stefan Hell und die beiden Amerikaner Eric Betzig und William Moerner 2014 den Nobelpreis für Chemie. Die so erreichte Auflösungsgrenze derartiger Mikroskope liegt bei etwa 30 nm. Das Verfahren wird als STED-Mikroskopie (STED = *Stimulated Emission Depletion*) bezeichnet.

Ein dritter wichtiger Parameter bei optischen Abbildungen generell, und so auch in der Mikroskopie, ist der *Kontrast*. Kontrast (lat. *contrasto*, Gegensatz) ist der Unterschied zwischen dunklen und hellen Bereichen eines Bildes. Er gibt an, wie stark sich nebeneinanderliegende Bildpunkte in ihrem Tonwert (Farbe, Graustufe) unterscheiden. Viele Leistungssteigerungen, die im 20. Jahrhundert in der Lichtmikroskopie erzielt wurden, gehen auf die Steigerung des Bildkontrastes zurück. Dies schließt Färb- und andere Markierungsmethoden ein, die insgesamt in einer deutlicheren Unterscheidbarkeit bestimmter Zellkomponenten resultieren. ► *Abbildung 6.3* fasst unterschiedliche Mikroskopieverfahren zusammen und hilft beim Verständnis der technischen Zusammenhänge.

Die Zellbiologie machte dann seit den 50er-Jahren des 20. Jahrhunderts rasche Fortschritte, als die ersten kommerziellen Elektronenmikroskope verfügbar wurden. Statt Licht benutzt ein Elektronenmikroskop (EM) einen Elektronenstrahl, um das untersuchte Objekt zu durch- oder beleuchten. Das Auflösungsvermögen ist, wie in der Lichtmikroskopie, umgekehrt proportional zur Wellenlänge der Strahlung (Licht oder Elektronen). Elektronen besitzen jedoch von Natur aus eine viel kürzere Wellenlänge als sichtbares Licht. Moderne Elektronenmikroskope besitzen ein theoretisches Auflösungsvermögen von 0,002 nm (= 2 pm = 2×10^{-12} m). In der Praxis ist das Auflösungsvermögen jedoch auf Strukturen von ca. 0,1 nm Größe begrenzt, dennoch deutlich höher als beim Lichtmikroskop. Allerdings ist mit dem Elektronenmikroskop die Beobachtung lebender Zellen nicht möglich – ein entscheidender Nachteil. Der Begriff Ultrastruktur (von Zellen) bezieht sich auf die elektronenmikroskopische Ebene, also auf zell-anatomische Strukturen, die nur das Elektronenmikroskop sichtbar machen kann. Man unterscheidet zwei verschiedene Typen des Elektronenmikroskops.

Das Rasterelektronenmikroskop (REM oder SEM, engl. *scanning electron microscope*) in seiner konventionellen Form ist besonders für die detaillierte Betrachtung und Untersuchung von Oberflächen geeignet (*Abbildung 6.3*). Mit einem sehr fein fokussierten Elektronenstrahl wird bei diesem Verfahren die Oberfläche des Objektes abgetastet. Dazu muss diese elektrisch leitend sein. Biologische Objekte werden dazu meist mit einer sehr dünnen Schicht aus Gold oder Platin überzogen. Der Elektronenstrahl erzeugt in der Objektoberfläche des Präparates verschiedene Wechselwirkungen, unter anderem Elektronen mit geringer Energie. Die Anzahl dieser Sekundärelektronen pro Bildpunkt wird vom Detektor des Gerätes bestimmt und in ein elektronisches Bildsignal zur Darstellung auf einem Bildschirm umgewandelt. Das Ergebnis ist eine Abbildung der Objekttopografie. Das Rasterelektronenmikroskop verfügt über eine im Vergleich zu Lichtmikroskopen sehr große Tiefenschärfe, die den Bildern einen räumlichen Charakter verleiht. Neuere technische Entwicklungen haben das Auflösungsvermögen und die Anwendung des Rasterelektronenmikroskops dramatisch erweitert. So können beispielsweise auch Abbildungen mit fast derselben Auflösung wie im Transmissionselektronenmikroskop (TEM; siehe unten) erzeugt werden. Einige dieser Verfahren sind besonders für die dreidimensionale Darstellung zellulärer und subzellulärer Strukturen geeignet. Hierzu gehören Abbildungen, bei denen mithilfe rückgestreuter Primärelektronen ein TEM-analoges Bild aus entsprechenden Präparationen erzeugt werden kann. Die erforderlichen Schnitte werden entweder mit einem eingebauten Diamantmesser (*serial block face imaging*) oder mit einem sehr dünnen Ionenstrahl (*focussed ion beam microscopy* oder *FIB*) erzeugt.

Das Transmissionselektronenmikroskop (= Durchstrahlungs-Elektronenmikroskop, TEM) wird eingesetzt, um die innere Ultrastruktur von Zellen zu erforschen (*Abbildung 6.3*). Das Transmissionselektronenmikroskop – oft ist dieses gemeint, wenn nur vom Elektronenmikroskop die Rede ist – schießt einen Elektronenstrahl durch die sehr dünn geschnittene Schicht einer speziell eingebetteten und vorbehandelten Probe, ähnlich dem Lichtstrahl, der bei einem Lichtmikroskop oder einem Diaprojektor durch das abbildende Objekt geht. Für die Elektronenmikroskopie werden die Objekte meistens zweifach fixiert (Proteine mit Dialdehyden und Lipide mit Osmiumtetroxid), eingebettet und durch die Behandlung mit Schwermetallen (meist Uran und Blei) kontrastiert, um die Zellstrukturen sichtbar zu machen. Die Atomkerne und die dicht mit Elektronen besetzten Elektronenhüllen der relativ kleinen Schwermetallatome lenken den Elektronenstrahl stärker ab als die großen Nichtmetallatome und wirken so kontrastverstärkend. Das im Elektronenmikroskop sichtbare Bild zeigt also die Verteilung der vom Objekt *nicht* abgelenkten Elektronen (Negativbild). Insbesondere in der Zellbiologie werden heute zunehmend auch neuere und andere

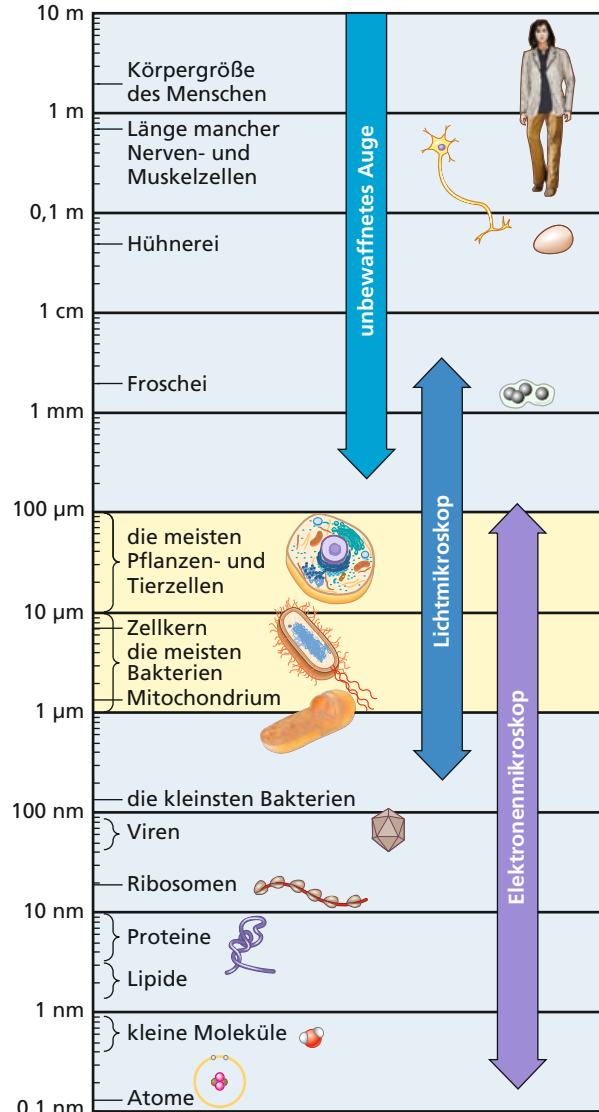
Fixierungs-, Kontrastierungs- und Abbildungsverfahren eingesetzt. Elektronenmikroskope (TEMs und REMs) benutzen Magnetspulen (Elektromagneten), die als Linsen wirken und in ihrer Funktion dem Kondensator und dem Objektiv des Lichtmikroskops entsprechen. Schließlich wird das Abbild auf einen phosphoreszierenden Schirm geworfen oder auf einen Kamerachip gelenkt, um die Bilder auf einem Monitor darzustellen und unmittelbar als Bilddateien abspeichern zu können.

Das Elektronenmikroskop zeigt viele Organellen und andere subzelluläre Strukturen, die in diesem Detailreichtum im Lichtmikroskop nicht darstellbar sind. Doch bietet das Lichtmikroskop gewisse Vorteile, insbesondere die Möglichkeit, lebende Zellen zu betrachten, während für die Elektronenmikroskopie die Zellen bei der Probenaufbereitung immer abgetötet werden. Weiterhin ist der Zeitaufwand bei der Herstellung elektronenmikroskopischer Präparate immer sehr hoch, in der Lichtmikroskopie aber sehr variabel. Ein Nachteil der Elektronenmikroskopie liegt auch darin, dass sie besonders anfällig ist für das unabsichtliche Erzeugen von Artefakten, das heißt Gebilden, die erst bei der beziehungsweise durch die Probenbearbeitung fälschlicherweise entstehen und in der lebenden Zelle so gar nicht vorkommen. Die Interpretation elektronenmikroskopischer Bilder ist daher anspruchsvoll. Dies gilt allerdings für fast alle mikroskopischen Techniken. In diesem Lehrbuch werden wir die gezeigten Mikroskopbilder nach Mikroskoptypen einordnen: lichtmikroskopische Aufnahmen, Aufnahmen mit dem Transmissionselektronenmikroskop, und Aufnahmen mit dem Rasterelektronenmikroskop. Mikroskopbilder – insbesondere elektronenoptische Aufnahmen, die naturgemäß schwarz-weiß sind – können auch nachträglich gefärbt werden, um besondere Strukturen besser kenntlich zu machen.

Mikroskope haben in der Vergangenheit die Biologie als Wissenschaft stark befördert, eine Entwicklung die sich bis heute fortsetzt. Die Wiederbelebung der Lichtmikroskopie durch einschneidende technische Verbesserungen (siehe oben und *Abbildung 6.3*) mitsamt der Etablierung der Fluoreszenzmikroskopie hat zu einer stark verbesserten Detailauflösung geführt. Konfokale Techniken und Algorithmen zur Dekonvolution ergeben schärfere Bilder im dreidimensionalen Raum. Die erwähnten höchstauflösenden Mikroskope (*super resolution microscopes*) lassen Strukturen mit 10–20 nm Durchmesser sichtbar werden und liefern Bilder, die ebenso aufregend sind, wie es seinerzeit die van Leeuwenhoek'schen Bilder für Robert Hooke gewesen sein dürften.

Mikroskope gehören weiterhin zu den wichtigsten Werkzeugen in der Zellbiologie, dem Teilgebiet der Biologie, das sich mit dem Aufbau, der Funktion und den Eigenschaften von Zellen befasst. Eine einfache Beschreibung der verschiedenen Organellen und anderer Gebilde in einer Zelle sagt aber noch nicht

viel über ihre Funktion aus. Die moderne Zellbiologie hat sich aus der Schnittmenge der klassischen Zellbiologie mit der Biochemie (der Untersuchung der molekularen Bestandteile und der chemischen Vorgänge in Zellen) sowie der Molekulargenetik herausgebildet.



1 Zentimeter (cm) = 10^{-2} Meter (m)

1 Millimeter (mm) = 10^{-3} m

1 Mikrometer (μm) = 10^{-3} mm = 10^{-6} m

1 Nanometer (nm) = 10^{-3} μm = 10^{-9} m

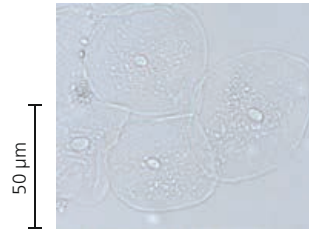
Abbildung 6.2: Das Größenspektrum von Zellen. Die meisten Zellen sind zwischen 1 und 100 μm groß (gelber Bereich der Abbildung) und daher nur unter dem Mikroskop erkennbar. Die Bestandteile von Zellen sind noch kleiner (siehe *Abbildung 6.33*), etwa so groß wie Viren. Beachten Sie, dass die Größenskala auf der linken Seite logarithmisch skaliert ist, um den enormen Größenbereich mit vielen Zehnerpotenzen überhaupt darstellen zu können. Oben bei einer Größenordnung von 10 Meter beginnend, gibt jeder neue Zahlenwert eine zehnfache Verkleinerung des Maßstabs an.

► Abbildung 6.3: Näher betrachtet Mikroskopie

Lichtmikroskopie (LM)

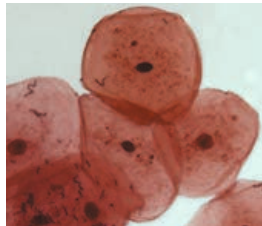
Hellfeld (ungefärbte Probe).

Licht durchstrahlt die Probe direkt. Wenn die Zelle nicht von sich aus pigmentiert ist oder künstlich angefärbt wurde, ist das Bild kontrastarm. (Die ersten vier Aufnahmen zeigen menschliche Zellen des Wangenepithels, der Maßstab gilt für alle vier Aufnahmen).



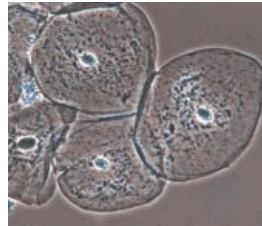
Hellfeld (angefärbte Probe).

Das Anfärben mit unterschiedlichen Farbstoffen verstärkt den Kontrast. Die meisten Färbungen erfordern das Abtöten und die Konservierung der Zellen durch vorherige Fixierung.



Phasenkontrast.

Dichteunterschiede in der Probe werden verstärkt und vergrößern so den Kontrast in ungefärbten Zellen. Diese Methode ist besonders für lebende, nicht pigmentierte Zellen geeignet.



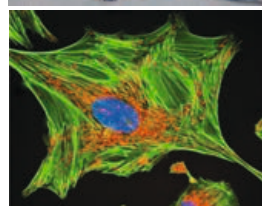
Differentieller Interferenzkontrast (Nomarski).

Wie bei der Phasenkontrastmikroskopie werden optische Modifikationen dazu benutzt, um Dichteunterschiede stark hervorzuheben, wodurch die Bilder beinahe dreidimensional wirken.



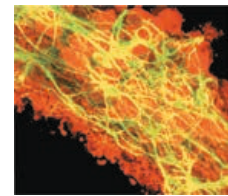
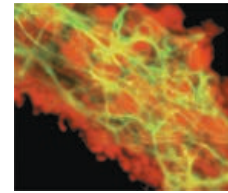
Fluoreszenz.

Die Aufenthaltsorte bestimmter Moleküle in der Zelle können durch ihre Markierung mit fluoreszierenden Farbstoffen oder Antikörpern sichtbar gemacht werden. Manchmal enthalten die Zellen auch Moleküle, die von sich aus fluoreszieren. Fluoreszierende Stoffe absorbieren oft ultraviolette Strahlung und emittieren sichtbares Licht. In dieser fluoreszenz markierten Uteruszelle erscheint der Zellkern blau, Mitochondrien orange und das Zellskelett grün.



Konfokal.

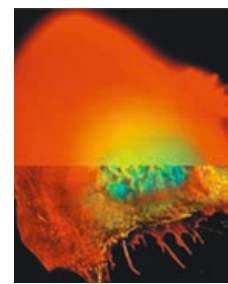
Die obere Aufnahme ist eine Standard-Fluoreszenz-Mikrografie fluoreszenz-markierten Nervengewebes (Nervenzellen grün, Stützzenen orange, überlappende Bereiche gelb). Darunter ist eine konfokale Aufnahme abgebildet. Mittels Laser eliminiert diese „optische Dünnschnitttechnik“ nicht sauber fokussiertes Licht aus einer dicken Probe und bildet so nur eine einzige Fluoreszenzebene ab. Indem scharfe Bilder vieler unterschiedlicher Ebenen aufgenommen werden, kann eine dreidimensionale Rekonstruktion erfolgen. Die Standardaufnahme erscheint verschwommen, weil das nicht fokussierte Licht mit wiedergegeben wird.



50 µm

Dekonvolution.

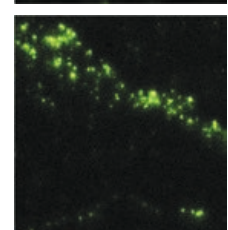
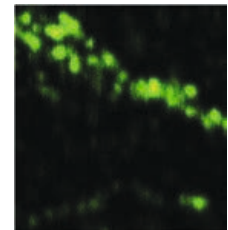
Die obere Hälfte des geteilten Bildes ist die Zusammenfassung von Standard-Fluoreszenz-Mikrografien eines weißen Blutkörperchens. Im unteren Teil ist das Bild derselben Zelle gezeigt, nachdem es aus vielen verschwommenen Aufnahmen unter verschiedenen Winkeln rekonstruiert wurde. Jedes Einzelbild wurde zuvor mit einer Dekonvolutions-Software bearbeitet. Dies entfernt durch digitale Bildverarbeitung unfokussiertes Licht und ordnet es seiner Quelle zu. Zusammen mit einer Punktspreizfunktion wird damit die 3-D-Bildqualität wesentlich verbessert.



10 µm

Höchstauflösung (engl. Super-resolution).

Oben ist das konfokale Bild eines Teils einer Nervenzelle zu sehen. Für die Aufnahme wurden Einzelmoleküle fluoreszenz markiert, das in kleinen Vesikeln mit einem Durchmesser von 40 nm konzentriert vorliegt. Die grüngelben Flecken sind unscharf, weil 40 nm unterhalb der 200 nm-Auflösung einer Standard-Lichtmikroskopie liegen. Die untere Aufnahme zeigt den gleichen Ausschnitt höchstauflösend aufgenommen. Die sehr aufwendige Technik regt einzelne fluoreszierende Moleküle an und lokalisiert sie. Die Kombination der Informationen vieler Einzelmoleküle an unterschiedlichen Orten durchbricht die Auflösungsbegrenzung und ergibt die scharfen grün-gelben Punkte, die 40 nm-Vesikeln entsprechen.

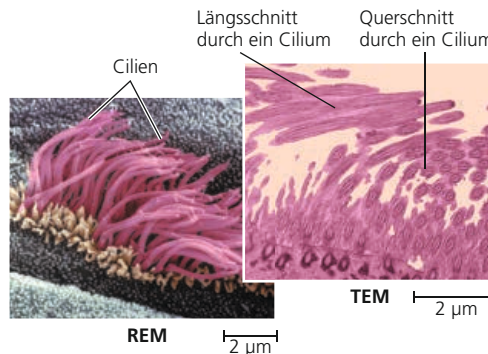


1 µm

Elektronenmikroskopie (EM)

Rasterelektronenmikroskopie (REM).

Rasterelektronenmikroskopische Mikrografien zeigen das dreidimensionale Bild einer Probenoberfläche. Im Bild ist die Oberfläche einer Tracheenzelle mit ihrem Cilienbesatz zu sehen. Der Cilienschlag hilft beim Entfernen eingatmeter Partikel in Richtung Rachen. EM-Aufnahmen sind an sich schwarz/weiß, werden aber oft koloriert, um spezielle Strukturen hervorzuheben.



Transmissionselektronenmikroskopie (TEM).

Ein Transmissionselektronenmikroskop profiliert den Dünnschnitt einer Probe. Der kolorierte Schnitt durch eine Tracheenzelle zeigt ihren inneren Aufbau. Bei der Probenvorbereitung wurden einige Cilien längs geschnitten, andere quer.

Abkürzungen in Abbildungslegenden in diesem Buch:

LM = lichtmikroskopische Aufnahme

REM = rasterelektronenmikroskopische Aufnahme

TEM = transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme