

A close-up photograph of two young lion cubs in a savanna environment. The cub on the left is looking slightly to the left, while the cub on the right is looking towards the camera. The background is a soft-focus landscape with dry grass and trees under a hazy sky. The overall color palette is warm, dominated by the golden-brown tones of the cubs' fur and the natural setting.

Campbell Biologie

Gymnasiale Oberstufe

2., aktualisierte und erweiterte Auflage

Neil A. Campbell / Jane B. Reece /
Lisa Urry / Michael Cain /
Steven Wasserman / Peter Minorsky /
Robert Jackson

Campbell Biologie

Gymnasiale Oberstufe

2., aktualisierte und erweiterte Auflage

PEARSON

Higher Education

München • Harlow • Amsterdam • Madrid • Boston
San Francisco • Don Mills • Mexico City • Sydney

a part of Pearson plc worldwide

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

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

Die Informationen in diesem Buch 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 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 Autor dankbar.

Authorized translation from the English language edition, entitled CAMPBELL BIOLOGY, 10th Edition by JANE REECE; LISA URRY; MICHAEL CAIN; STEVEN WASSERMAN; PETER MINORSKY; ROBERT JACKSON, published by Pearson Education, Inc, publishing as Benjamin Cummings, Copyright © 2014.

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 © 2016.

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

10 9 8 7 6 5 4 3 2 1

18 17 16

ISBN 978-3-86894-909-4 (Buch)
ISBN 978-3-86326-951-7 (E-Book)

© 2016 by Pearson Deutschland GmbH
Lilienthalstraße 2, 85399 Hallbergmoos/Germany
Alle Rechte vorbehalten
www.pearson.de
A part of Pearson plc worldwide

Programmleitung: Kathrin Mönch, kmoench@pearson.de
Lektorat: Elisabeth Prümm, epruemm@pearson.de
Fachlektorat: Prof. Dr. Wolf-Michael Weber, Westfälische
Wilhelms-Universität Münster
Fotonachweis: www.shutterstock.com
Herstellung: Claudia Bäurle, cbaurle@pearson.de

Satz & Layout: PTP-Berlin Protago-TEX-Production GmbH,
www.ptp-berlin.eu

Druck und Verarbeitung: Neografia, a.s., Martin-Priekopa

Printed in Slovakia

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	xii	4.2	Kohlenstoffgerüste erlauben die Bildung vielgestaltiger Moleküle.....	31
1 Einführung: Schlüsselthemen der Biologie	1	4.3	Eine kleine Anzahl funktioneller Gruppen bildet den Schlüssel zur Funktion von Biomolekülen.....	33
1.1 Theorien und Konzepte verbinden die Disziplinen der Biologie.....	2	5 Struktur und Funktion biologischer Makromoleküle	36	
1.2 Einheitlichkeit und Vielfalt der Organismen sind das Ergebnis der Evolution ..	4	5.1 Makromoleküle sind aus Monomeren aufgebaute Polymere.....	37	
1.3 Naturwissenschaftler verwenden unterschiedliche Methoden.....	7	5.2 Kohlenhydrate dienen als Energiequelle und Baumaterial.....	37	
Teil I Die chemischen Grundlagen des Lebens		5.3 Lipide: Eine heterogene Gruppe hydrophober Moleküle.....	40	
2 Chemische Grundlagen der Biologie	13	5.4 Proteine: Funktionsvielfalt durch Strukturvielfalt.....	43	
2.1 Materie besteht aus chemischen Elementen, die in reiner Form und in Form chemischer Verbindungen vorkommen..	14	5.5 Nucleinsäuren speichern und übertragen die Erbinformation.....	48	
2.2 Die Eigenschaften eines chemischen Elementes hängen vom Aufbau seiner Atome ab.....	14	5.6 Biologie im Wandel durch Genomik und Proteomik.....	50	
2.3 Bildung und Eigenschaften von Molekülen hängen von den chemischen Bindungen zwischen den Atomen ab.....	17	Teil II Die Zelle		
2.4 Chemische Reaktionen führen zur Bildung und Auflösung von chemischen Bindungen.....	20	6 Die Struktur von Zellen	53	
3 Wasser als Grundstoff für Leben ...	21	6.1 Untersuchung von Zellen mittels Mikroskopie und Biochemie.....	54	
3.1 Vier Eigenschaften des Wassers tragen dazu bei, dass die Erde für das Leben ein geeigneter Ort ist.....	22	6.2 Eukaryotische Zellen sind kompartimentiert ...	55	
3.2 Die Säure-/Base-Bedingungen beeinflussen lebende Organismen.....	25	6.3 Die genetischen Anweisungen einer eukaryotischen Zelle sind im Zellkern codiert und werden von den Ribosomen umgesetzt.....	59	
4 Kohlenstoff und die molekulare Vielfalt des Lebens	29	6.4 Das Endomembransystem der Zelle: Regulation und Teil des Stoffwechsels.....	61	
4.1 Die organische Chemie befasst sich mit dem Studium von Verbindungen des Kohlenstoffs.....	30	6.5 Mitochondrien und Chloroplasten: Kraftwerke der Zelle.....	65	
		6.6 Das Cytoskelett: Organisation von Struktur und Aktivität.....	68	
		6.7 Zell-Zell-Kommunikation.....	72	

7	Struktur und Funktion biologischer Membranen	78	10	Photosynthese	129
7.1	Zelluläre Membranen bilden ein flüssiges Mosaik aus Lipiden und Proteinen	79	10.1	Die Photosynthese wandelt Lichtenergie in chemische Energie um	130
7.2	Die Membranstruktur bedingt selektive Permeabilität.....	84	10.2	Die Lichtreaktionen wandeln Sonnenenergie in chemische Energie in Form von ATP und NADPH um.....	133
7.3	Passiver Transport: Diffusion durch eine Membran ohne Energiezufuhr	85	10.3	Der Calvin-Zyklus verbraucht ATP und NADPH, um CO ₂ in Zucker umzuwandeln.....	140
7.4	Aktiver Transport: Gelöste Stoffe werden gegen ihr Konzentrationsgefälle unter Energieverbrauch transportiert.....	89	10.4	In heißen, trockenen Klimazonen haben sich alternative Mechanismen der Kohlenstofffixierung herausgebildet	143
7.5	Massentransport durch die Plasmamembran per Exo- und Endocytose	92	11	Zelluläre Kommunikation	149
8	Konzepte des Stoffwechsels	95	11.1	Externe Signale werden in intrazelluläre Antworten umgewandelt	150
8.1	Stoffwechsel: Umwandlung von Stoffen und Energie nach den Gesetzen der Thermodynamik	96	11.2	Die Apoptose (programmierter Zelltod) geht mit der Integration mehrerer Signaltransduktionswege einher	153
8.2	Die Spontaneität einer Reaktion hängt von der Änderung ihrer freien Enthalpie ab ...	98	12	Der Zellzyklus	157
8.3	ATP ermöglicht Zellarbeit durch die Kopplung von exergonen an endergone Reaktionen	100	12.1	Aus der Zellteilung gehen genetisch identische Tochterzellen hervor	158
8.4	Enzyme beschleunigen chemische Reaktionen durch das Absenken von Energiebarrieren	102	12.2	Der Wechsel von Mitose und Interphase im Zellzyklus	160
8.5	Steuerung des Stoffwechsels durch Regulation der Enzymaktivität.....	107	12.3	Der eukaryotische Zellzyklus wird durch ein molekulares Kontrollsystem gesteuert.....	161
9	Zellatmung: Die Gewinnung chemischer Energie	109	Teil III Genetik		
9.1	Der katabole Stoffwechsel liefert Energie durch die Oxidation organischer Brennstoffe..	110	13	Meiose und geschlechtliche Fortpflanzung	169
9.2	Die Glycolyse oxidiert Glucose zu Pyruvat, wobei Energie frei wird	115	13.1	Gene werden mit den Chromosomen von den Eltern an ihre Nachkommen weitergegeben.....	170
9.3	Der Citratzyklus vervollständigt die energieliefernde Oxidation organischer Moleküle	116	13.2	Befruchtung und Meiose wechseln sich beim geschlechtlichen Generationswechsel ab	171
9.4	Ein chemiosmotischer Prozess koppelt den Elektronentransport an die ATP-Synthese	118	13.3	In der Meiose wird der diploide auf einen haploiden Chromosomensatz reduziert	174
9.5	Durch Gärung und anaerobe Atmung können Zellen auch ohne Sauerstoff ATP synthetisieren	124	13.4	Die geschlechtliche Fortpflanzung erhöht die genetische Variabilität – ein wichtiger Motor der Evolution	175
9.6	Die Glycolyse und der Citratzyklus sind mit vielen anderen Stoffwechselwegen verknüpft.....	127			

14 Mendel und das Genkonzept	181	18 Regulation der Genexpression	242
14.1 Das wissenschaftliche Vorgehen von Mendel führte zu den Gesetzen der Vererbung	182	18.1 Bakterien reagieren auf wechselnde Umweltbedingungen häufig mit Transkriptionsveränderungen	243
14.2 Die Mendel'schen Regeln sind oft unzureichend, um beobachtete Erbgänge zu erklären	189	18.2 Die Expression eukaryotischer Gene kann auf verschiedenen Stufen reguliert werden...	247
14.3 Viele Merkmale des Menschen werden nach den Mendel'schen Regeln vererbt	193	18.3 Krebs entsteht durch genetische Veränderungen, die den Zellzyklus deregulieren	253
15 Chromosomen bilden die Grundlage der Vererbung	200	19 Viren	256
15.1 Die Chromosomen bilden die strukturelle Grundlage der Mendel'schen Vererbung.....	201	19.1 Ein Virus besteht aus einer von einer Proteinhülle eingeschlossenen Nucleinsäure...	257
15.2 Die Vererbung geschlechtsgebundener Gene	202	19.2 Viren vermehren sich nur in Wirtszellen	259
15.3 Abweichungen in der Chromosomenzahl oder -struktur verursachen einige bekannte Erbkrankheiten	205	20 Biotechnologie	266
15.4 Von der Chromosomentheorie abweichende Erbgänge	209	20.1 Die DNA-Klonierung liefert viele Kopien eines Gens oder anderer DNA-Abschnitte.....	267
15.5 Genome von Organellen und ihre Vererbung	210	20.2 Die Gentechnik erlaubt die Untersuchung der Sequenz, der Expression und der Funktion eines Gens	272
16 Die molekularen Grundlagen der Vererbung	211	20.3 Das Klonen von Organismen dient der Bereitstellung von Stammzellen für die Forschung und andere Anwendungen	279
16.1 Die DNA ist die Erbsubstanz	212	20.4 Gentechnische Anwendungen beeinflussen unser Leben	282
16.2 Viele Proteine kooperieren bei der Replikation und Reparatur der DNA	215	21 Genome und ihre Evolution	287
16.3 Ein Chromosom besteht aus einem mit Proteinen verpackten DNA-Molekül	221	21.1 Neue Ansätze zur schnelleren Genomsequenzierung	288
17 Vom Gen zum Protein	224	21.2 Genomanalyse mithilfe der Bioinformatik	290
17.1 Die Verbindung von Genen und Proteinen über Transkription und Translation .	225	21.3 Genome unterscheiden sich in der Größe und der Zahl der Gene sowie in der Dichte	293
17.2 Transkription – die DNA-abhängige RNA-Synthese: Eine nähere Betrachtung	228	21.4 Eukaryotische Vielzeller besitzen viel nicht codierende DNA und viele Multigenfamilien ..	294
17.3 Eukaryotische Zellen modifizieren mRNA-Moleküle nach der Transkription	230	21.5 Genomevolution durch Duplikation, Umlagerung und Mutation der DNA	296
17.4 Translation – die RNA-abhängige Polypeptidsynthese: Eine nähere Betrachtung .	233	21.6 Ein Vergleich von Genomsequenzen	298
17.5 Punktmutationen können die Struktur und Funktion eines Proteins beeinflussen	239		
17.6 Das Genkonzept gilt universell für alle Lebewesen, nicht aber die Mechanismen der Genexpression	240		

Teil IV Evolutionsmechanismen

22	Evolutionstheorie: Die darwinistische Sicht des Lebens	302
22.1	Die Darwin'sche Theorie widersprach der traditionellen Ansicht, die Erde sei jung und von unveränderlichen Arten bewohnt	303
22.2	Evolutionstheorie: Gemeinsame Abstammung, Variationen zwischen den Individuen und natürliche Selektion erklären die Anpassungen von Organismen ...	306
22.3	Die Evolutionstheorie wird durch eine Vielzahl wissenschaftlicher Befunde gestützt..	312
23	Die Evolution von Populationen	320
23.1	Mutation und sexuelle Fortpflanzung sorgen für die genetische Variabilität, die Evolution möglich macht.....	321
23.2	Mithilfe der Hardy-Weinberg-Gleichung lässt sich herausfinden, ob in einer Population Evolution stattfindet.....	323
23.3	Natürliche Selektion, genetische Drift und Genfluss können die Allelfrequenzen in einer Population verändern	327
23.4	Die natürliche Selektion ist der einzige Mechanismus, der auf Dauer für eine adaptive Evolution sorgt	330
24	Die Entstehung der Arten	337
24.1	Das biologische Artkonzept betont die reproduktiven Isolationsmechanismen	338
24.2	Artbildung mit und ohne geografische Isolation.....	340
24.3	Hybridzonen ermöglichen die Analyse von Faktoren, die zur reproduktiven Isolation führen.....	345
24.4	Artbildung kann schnell oder langsam erfolgen und aus Veränderungen weniger oder vieler Gene resultieren.....	347
25	Vergangene Welten	350
25.1	Die Bedingungen auf der jungen Erde ermöglichten die Entstehung des Lebens.....	351
25.2	Fossilfunde dokumentieren die Geschichte des Lebens.....	354

25.3	Schlüsselereignisse in der Evolution sind die Entstehung der Organismen und die Besiedlung des Festlands	357
25.4	Aufstieg und Niedergang dominanter Gruppen in Zusammenhang mit Kontinentaldrift, Massenaussterben und adaptiver Radiation	360
25.5	Veränderungen im Körperbau können durch Änderungen in der Sequenz und Regulation von Entwicklungsgenen entstehen	364
25.6	Evolution ist nicht zielorientiert	366

Teil V Die Evolutionsgeschichte der biologischen Vielfalt

26	Der phylogenetische Stammbaum der Lebewesen	371
26.1	Phylogenie als Spiegelbild stammesgeschichtlicher Verwandtschaftsbeziehungen.....	372
26.2	Die Ableitung der Stammesgeschichte aus morphologischen und molekularbiologischen Befunden	374
26.3	Die Rekonstruktion phylogenetischer Stammbäume anhand gemeinsamer Merkmale.....	375
26.4	Das Genom als Beleg für die evolutive Vergangenheit eines Lebewesens	378
26.5	Mit molekularen Uhren kann man den zeitlichen Ablauf der Evolution verfolgen.....	379
26.6	Neue Befunde und die Weiterentwicklung unserer Kenntnisse über den Stammbaum der Organismen.....	379
27	Bacteria und Archaea	381
27.1	Das Erfolgsrezept der Bakterien: Strukturelle und funktionelle Anpassungen ...	382
27.2	Schnelle Vermehrung, Mutation und Neukombination von Genen als Ursache der genetischen Vielfalt von Bakterien	384
27.3	Die Evolution vielfältiger Anpassungen in der Ernährung und im Stoffwechsel von Bakterien	385
27.4	Die Phylogenie der Bakterien, aufgeklärt mit molekularer Systematik	387

27.5	Die entscheidende Bedeutung der Bakterien für die Biosphäre.....	388	33	Wirbellose Tiere	435
27.6	Schädliche und nützliche Auswirkungen der Bakterien auf den Menschen.....	389	33.1	Schwämme sind Tiere ohne echte Gewebe ...	436
28	Protisten	391	33.2	Cnidaria bilden eine phylogenetisch alte Metazoengruppe	437
28.1	Die meisten Eukaryoten sind Einzeller	392	33.3	Lophotrochozoa, ein Taxon, das anhand molekularer Daten identifiziert wurde, weist das breiteste Spektrum aller Baupläne im Tierreich auf.....	438
28.2	Protisten als wichtige Komponenten ökologischer Wechselbeziehungen.....	397	33.4	Ecdysozoa sind die artenreichste Tiergruppe ..	444
29	Die Vielfalt der Pflanzen I: Wie Pflanzen das Land eroberten ..	398	33.5	Echinodermata und Chordata sind Deuterostomia.....	450
29.1	Die Entstehung der Landpflanzen aus Grünalgen	399	34	Wirbeltiere	451
29.2	Moose haben einen vom Gametophyten dominierten Lebenszyklus.....	403	34.1	Chordaten haben eine Chorda dorsalis und ein dorsales Neuralrohr.....	452
29.3	Die ersten hochwüchsigen Pflanzen: Farne und andere samenlose Gefäßpflanzen..	406	34.2	Gnathostomata sind Wirbeltiere, die einen Kiefer haben.....	453
30	Die Vielfalt der Pflanzen II: Evolution der Samenpflanzen	409	34.3	Tetrapoda sind Osteognathostomata, die Laufbeine haben.....	456
30.1	Samen und Pollen: Schlüsselanpassungen an das Landleben	410	34.4	Amniota sind Tetrapoda, bei denen ein für das Landleben angepasstes Ei-Stadium entstanden ist.....	458
30.2	Die Zapfen der Gymnospermen tragen „nackte“, direkt zugängliche Samenanlagen ..	412	34.5	Mammalia sind Amnioten, die behaart sind und Milch produzieren	463
30.3	Die wichtigsten Weiterentwicklungen der Angiospermen sind Blüten und Früchte	413	34.6	Menschen sind Säugetiere, die ein großes Gehirn haben und sich auf zwei Beinen fortbewegen.....	470
31	Pilze	421	Teil VI Pflanzen – Form und Funktion		
31.1	Pilze sind heterotroph und nehmen ihre Nährstoffe durch Absorption auf.....	422			
31.2	Pilze bilden während der geschlechtlichen oder der ungeschlechtlichen Vermehrung Sporen.....	424			
31.3	Die zentrale Bedeutung der Pilze für ökologische Wechselbeziehungen	425	35	Blütenpflanzen: Struktur, Wachstum, Entwicklung	478
32	Eine Einführung in die Diversität und Evolution der Metazoa	428	35.1	Bau und Funktion des Pflanzenkörpers – die Anatomie von Organen, Geweben und Zellen	479
32.1	Metazoa sind vielzellige heterotrophe Eukaryoten mit Geweben, die sich aus embryonalen Keimblättern entwickeln	429	35.2	Meristeme bilden Zellen für neue Organe	483
32.2	Metazoa lassen sich über „Baupläne“ beschreiben.....	430	35.3	Primäres Wachstum ist verantwortlich für die Längenzunahme von Wurzel und Sprossachse.....	483
32.3	Aus den molekularen Daten erwachsen neue Erkenntnisse über die Phylogenie.....	433	35.4	Sekundäres Dickenwachstum vergrößert bei verholzten Pflanzen den Umfang von Sprossachse und Wurzel	491
			35.5	Wachstum, Morphogenese und Differenzierung formen den Pflanzenkörper ..	492

36 Stoffaufnahme und Stofftransport bei Gefäßpflanzen .. 498

- 36.1 Landpflanzen nehmen Stoffe sowohl oberirdisch als auch unterirdisch auf 499
- 36.2 Transport durch Kurzstrecken-Diffusion oder aktiven Transport sowie durch Langstrecken-Massenströmung 500
- 36.3 Wasser und Mineralstoffe werden von der Wurzel zum Spross transportiert 505
- 36.4 Stomata sind an der Regulierung der Transpirationsrate beteiligt. 508
- 36.5 Zuckertransport erfolgt vom Produktionsort – den Blättern – zum Verbrauchs- oder Speicherort 510
- 36.6 Der Symplast – ein dynamisches System..... 513

37 Boden und Pflanzenernährung 514

- 37.1 Boden – eine lebende, jedoch endliche Ressource..... 515
- 37.2 Pflanzen benötigen für ihren Lebenszyklus essenzielle Nährelemente 518
- 37.3 Zur Pflanzenernährung tragen auch andere Organismen bei 520

38 Fortpflanzung und Biotechnologie bei Angiospermen 526

- 38.1 Blüten, doppelte Befruchtung und Früchte: Besonderheiten im Entwicklungszyklus der Angiospermen..... 527
- 38.2 Sexuelle und asexuelle Fortpflanzung bei Angiospermen 531
- 38.3 Der Mensch verändert die Nutzpflanzen durch Züchtung und Gentechnik..... 534

39 Pflanzenreaktionen auf innere und äußere Signale..... 541

- 39.1 Signaltransduktionswege – die Verbindung zwischen Wahrnehmung und Antwort..... 542
- 39.2 Pflanzenhormone koordinieren Wachstum, Entwicklung und Reizantworten .. 544
- 39.3 Pflanzen brauchen Licht 545
- 39.4 Pflanzen reagieren, abgesehen von Licht, auf viele weitere Reize 549
- 39.5 Reaktionen der Pflanze auf Herbivoren und Pathogene 551

Teil VII Tiere – Form und Funktion

40 Grundprinzipien tierischer Form und Funktion..... 559

- 40.1 Form und Funktion sind bei Tieren auf allen Organisationsebenen eng miteinander korreliert 560
- 40.2 Regulation des inneren Milieus..... 566
- 40.3 Einfluss von Form, Funktion und Verhalten auf homöostatische Prozesse 567
- 40.4 Energiebedarf eines Tieres in Abhängigkeit von Größe, Aktivität und Umwelt 570

41 Hormone und das endokrine System..... 575

- 41.1 Signalmoleküle, ihre Bindung an die Rezeptoren und die von ihnen ausgelösten spezifischen Reaktionswege..... 576
- 41.3 Physiologische Regulation bei Tieren durch getrennte und gemeinsame Wirkungen von Hormon- und Nervensystem .. 581

42 Die Ernährung der Tiere..... 583

- 42.1 Die Nahrung der Tiere muss die Versorgung mit chemischer Energie, organischen Molekülen und essenziellen Nährstoffen gewährleisten 584
- 42.2 Die wichtigsten Stadien der Nährstoffverarbeitung: Nahrungsaufnahme, Verdauung, Resorption und Ausscheidung.... 586
- 42.3 Spezialisierte Organe für die verschiedenen Stadien der Nahrungsverarbeitung im Verdauungssystem der Säugetiere 587
- 42.4 Ernährung und die evolutive Anpassung der Verdauungssysteme von Wirbeltieren 592
- 42.5 Homöostasemechanismen und Energiehaushalt..... 593
- 42.6 Regulation von Appetit und Verbrauch 594

43 Kreislauf und Gasaustausch..... 595

- 43.1 Kreislaufsysteme verknüpfen alle Zellen des Körpers mit Austauschflächen 596

43.2	Koordinierte Kontraktionszyklen des Herzens treiben den doppelten Kreislauf bei Säugern an.....	598	47	Entwicklung der Tiere	647
43.3	Blutdruck und Blutfluss spiegeln Bau und Anordnung der Blutgefäße wider	599	47.1	Nach der Befruchtung schreitet die Embryonalentwicklung durch Furchung, Gastrulation und Organogenese fort.....	648
43.4	Blutbestandteile und ihre Funktion bei Stoffaustausch, Transport und Abwehr	600	47.2	Das Schicksal von sich entwickelnden Zellen ist von ihrer Vorgeschichte und induktiven Signalen abhängig.....	652
43.5	Gasaustausch erfolgt an spezialisierten respiratorischen Oberflächen.....	602	48	Neurone, Synapsen und Signalgebung	656
43.6	Atmung: Ventilation der Lunge	605	48.1	Neuronale Organisation und Struktur als Spiegel der Funktion bei der Informationsübermittlung.....	657
43.7	Anpassungen an den Gasaustausch: Respiratorische Proteine binden und transportieren Atemgase.....	607	48.2	Aufrechterhaltung des Ruhepotenzials eines Neurons durch Ionenpumpen und Ionenkanäle	658
44	Das Immunsystem	609	48.3	Axonale Fortleitung von Aktionspotenzialen ..	659
44.1	Das angeborene Immunsystem basiert auf der Erkennung gemeinsamer Muster von Krankheitserregern	610	48.4	Synapsen als Kontaktstellen zwischen Neuronen.....	663
44.2	Erworbene Immunität, Lymphocytenrezeptoren und spezifische Erkennung von Krankheitserregern	612	49	Nervensysteme	669
44.3	Erworbene Immunität und die Abwehr von Infektionen in Körperzellen und Körperflüssigkeiten	614	49.1	Nervensysteme bestehen aus Neuronenschaltkreisen und unterstützenden Zellen	670
44.4	Störungen des Immunsystems	618	49.2	Regionale Spezialisierung des Wirbeltiergehirns	673
45	Osmoregulation und Exkretion	622	49.3	Die Großhirnrinde: Kontrolle von Willkürbewegungen und kognitiven Funktionen	676
45.1	Osmoregulation: Gleichgewicht zwischen Aufnahme und Abgabe von Wasser und den darin gelösten Stoffen.....	623	49.4	Gedächtnis und Lernen als Folge von Veränderungen der synaptischen Verbindungen	679
45.2	Die stickstoffhaltigen Exkretionsprodukte eines Tieres	625	50	Sensorische und motorische Mechanismen	682
45.3	Exkretionssysteme sind tubuläre Systeme	626	50.1	Sensorische Rezeptoren: Umwandlung von Reizenergie und Signalübermittlung an das Zentralnervensystem.....	683
45.4	Das Nephron: Schrittweise Verarbeitung des Ultrafiltrats	627	50.2	Mechanorezeptoren nehmen Flüssigkeits- oder Partikelbewegungen wahr.....	687
45.5	Hormonelle Regelkreise verknüpfen Nierenfunktion, Wasserhaushalt und Blutdruck	632	50.3	Geschmacks- und Geruchssinn basieren auf ähnlichen Sinneszellen	690
46	Fortpflanzung der Tiere	633	50.4	Im ganzen Tierreich basiert das Sehen auf ähnlichen Mechanismen	692
46.1	Sexuelle und asexuelle Fortpflanzung im Tierreich.....	634	50.5	Muskelkontraktion erfordert die Interaktion von Muskelproteinen.....	696
46.2	Keimzellenproduktion und -transport mittels Fortpflanzungsorganen.....	634	50.6	Das Skelettsystem wandelt Muskelkontraktion in Fortbewegung um.....	700
46.3	Fortpflanzungsregulierung bei Säugern: Ein komplexes Zusammenspiel von Hormonen	638			
46.4	Bei placentalen Säugern findet die gesamte Embryonalentwicklung im Uterus statt.....	642			

51 Tierisches Verhalten 702

51.1 Bestimmte sensorische Eingangssignale können sowohl einfaches als auch komplexes Verhalten auslösen 703

51.2 Lernen: Spezifische Verknüpfung von Erfahrung und Verhalten..... 706

51.3 Genetische Ausstattung und Umwelt tragen zur Verhaltensentwicklung bei..... 708

51.4. Verhaltensweisen lassen sich durch Selektion auf Überleben und Fortpflanzungserfolg eines Individuums erklären 709

51.5. Gesamtfitness kann die Evolution von altruistischem Sozialverhalten erklären 711

53.5 Dichteabhängige Einflüsse auf das Populationswachstum 755

53.6 Die menschliche Bevölkerung: Kein exponentielles Wachstum mehr, aber immer noch ein steiler Anstieg..... 757

54 Ökologie der Lebensgemeinschaften 762

54.1 Wechselbeziehungen zwischen Organismen: Positiv, negativ oder neutral..... 763

54.2 Der Einfluss von dominanten Arten und Schlüsselarten auf die Struktur von Lebensgemeinschaften..... 767

54.3 Der Einfluss von Störungen auf Artendiversität und Artenzusammensetzung .. 770

55 Ökosysteme 773

55.1 Der Energiehaushalt und die biogeochemischen Kreisläufe von Ökosystemen..... 774

55.2 Energie und andere limitierende Faktoren der Primärproduktion der Ökosysteme 776

55.3 Energietransfer zwischen Trophieebenen: Effizienz meist unter zehn Prozent 780

55.4 Biologische und geochemische Prozesse regulieren die Nährstoffkreisläufe eines Ökosystems..... 781

55.5 Der Einfluss des Menschen auf die biogeochemischen Kreisläufe der Erde 783

56 Naturschutz und Renaturierungsökologie..... 789

56.1 Der Mensch als Gefahr für die biologische Vielfalt..... 790

56.2 Landschafts- und Gebietsschutz zur Erhaltung ganzer Biota..... 793

56.3 Renaturierung: Wiederherstellung geschädigter Ökosysteme..... 795

56.4 Nachhaltige Entwicklung: Die Bewahrung der biologischen Vielfalt und ihr Nutzen für den Menschen 796

Bildnachweis 798

Index..... 801

Teil VIII Ökologie

52 Ökologie und die Biosphäre: Eine Einführung 717

52.1 Die Ökologie integriert viele biologische Forschungsrichtungen und dient als wissenschaftliche Grundlage für den Natur- und Umweltschutz 718

52.2 Die Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt bestimmen ihre Verbreitung und Häufigkeit .. 721

52.3 Aquatische Biome: Vielfältige und dynamische Systeme, die den größten Teil der Erdoberfläche einnehmen..... 728

52.4 Klima und unvorhersagbare Umweltveränderungen bestimmen die Struktur und Verbreitung der terrestrischen Biome 737

53 Populationsökologie 745

53.1 Dynamische Prozesse und ihr Einfluss auf die Individuendichte, Individuenverteilung und Demografie von Populationen..... 746

53.2 Wichtige Phasen im Lebenszyklus einer Organismenart als Produkt der natürliche Selektion 748

53.3 Exponentielles Wachstum: Ein Modell für Populationen in einer idealen, unbegrenzten Umwelt 749

53.4 Das logistische Wachstumsmodell: Langsameres Populationswachstum bei Annäherung an die Umweltkapazität 752

Näher betrachtet

Abbildung 4.5: Einige biochemisch bedeutsame chemische Gruppen 34

Abbildung 5.14: Die vier Ebenen der Proteinstruktur..... 46

Abbildung 6.2: Tier- und Pflanzenzellen 56

Abbildung 6.19: Zwischenzellverbindungen in tierischen Geweben 76

Abbildung 7.15: Endocytose bei Tierzellen..... 93

Abbildung 12.5: Die mitotische Teilung einer Tierzelle ... 162

Abbildung 13.6: Die Meiose am Beispiel einer tierischen Zelle 176

Abbildung 16.15: Aufbau des Chromatins eukaryotischer Chromosomen..... 222

Abbildung 24.4: Reproduktive Barrieren 342

Abbildung 25.4: Die Entstehung der Säugetiere 356

Abbildung 28.4: Die Vielfalt der Protisten..... 394

Abbildung 29.2: Schlüsselinnovationen der Landpflanzen..... 400

Abbildung 29.5: Die Vielfalt der Moospflanzen 405

Abbildung 29.8: Die Vielfalt der samenlosen Pflanzen (Pteridophyten, Farngewächse) 408

Abbildung 30.4: Die Vielfalt der Gymnospermen 414

Abbildung 30.9: Die Vielfalt der Angiospermen..... 418

Abbildung 33.23: Vielfalt der Insekten..... 449

Abbildung 34.17: Die Vielfalt der Säugetiere..... 466

Abbildung 35.7: Beispiele für differenzierte Pflanzenzellen..... 484

Abbildung 37.12: Beispiele für Ernährungsanpassungen in Pflanzen 525

Abbildung 38.4: Frucht- und Samenverbreitung 530

Abbildung 40.3: Struktur und Funktion tierischer Gewebe..... 562

Abbildung 45.6: Erkundung des exkretorischen Systems der Säuger. Aufbau der Säugerniere 628

Abbildung 46.6: Gametogenese des Menschen..... 640

Abbildung 50.4: Der Bau des menschlichen Ohres..... 686

Abbildung 50.23: Die Regulierung der Skelettmuskelkontraktion 699

Abbildung 52.2: Die Bandbreite der ökologischen Forschung..... 719

Abbildung 52.7: Das globale Klima 725

Abbildung 52.7: Das globale Klima 726

Abbildung 52.11: Aquatische Biome..... 731

Abbildung 52.14: Terrestrische Biome (Auswahl) 740

Abbildung 55.11: Nährstoffkreisläufe..... 784

Zusammenhänge erkennen

Abbildung 10.22: Die Zelle bei der Arbeit..... 146

Abbildung 23.11: Das Sichelzellen-Allel..... 334

Abbildung 33.6: Vergrößerung der Oberflächen 439

Abbildung 39.12: Ebenen der pflanzlichen Abwehr gegen Herbivoren 554

Abbildung 40.13: Herausforderung des Lebens und Lösungen bei Pflanzen und Tieren 572

Abbildung 45.8: Ionentransport und Gradienten..... 631

Vorwort

Liebe Leser, liebe Lernende und liebe Lehrende,

die vorliegende Ausgabe des Campbell Biologie für die gymnasiale Oberstufe wurde inhaltlich und konzeptionell vollkommen überarbeitet und teilweise neu gestaltet. Wo es nötig war, wurde der Inhalt erweitert, besonders im Bereich molekularbiologischer Aspekte. Hier wurden die neuesten Entwicklungen der letzten Jahre ergänzt, um das Buch auf den aktuellen Stand zu bringen.

Die Schulversion des Campbell Biologie will die direkte Nähe zu ihrem „Großen Bruder“ gar nicht leugnen. Viele der Inhalte, die für die Lehrpläne der gymnasialen Oberstufe wichtig sind, haben ihre direkte Parallelität zum „Großen Campbell“ beibehalten.

Das weite Gebiet der Biologie mit seinen unzähligen Facetten hat in den letzten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts und in den ersten Jahren des noch jungen 21. Jahrhunderts einen enormen, geradezu gigantischen Wissenszuwachs erlebt. Neue Techniken haben unser biologisches Wissen und dessen konkrete Anwendungen teilweise revolutioniert (es soll aber auch nicht verschwiegen werden, dass in vielen Teilbereichen der Biologie unser Wissen eher kläglich ist). Diesem Umstand trägt das Buch in gebührendem Maße Rechnung und integriert in der vorliegenden Form neueste, anerkannte Erkenntnisse aus der Forschung in das bestehende biologische Wissen. Zusätzlich zu den allgemeinen Materialien bieten Verständnisfragen und Merke-Kästen Hilfe zum schnellen Lernen und beim Wiederholen von bereits Erlerntem vor Prüfungen oder Klausuren. Wir haben außerdem versucht, das Buch so zu gestalten, dass es zum Blättern und Stöbern einlädt.

Ein Hauptanliegen des Buches ist es, dem Leser einen breiten Überblick über die vielen Teilbereiche der Biologie zu geben. Dazu haben wir uns bemüht, das Gesamtbild des „Großen Campbell“ zu erhalten. Sehr spezielle Teile haben wir bewusst vereinfacht, um den Schülerinnen und Schülern einen umfassenden Überblick der wunderbaren Vielfalt der Biologie zu geben.

Für Lehrerinnen und Lehrer stehen kostenlos umfangreiche Materialien bereit, die es Ihnen ermöglichen, Ihren Unterricht einfach, didaktisch wirkungsvoll und abwechslungsreich zu gestalten. Über das neu geschaffene [MyLab | Campbell Biologie](#) erhalten Sie Zugang zu PowerPoint-Folien mit allen Abbildungen des Buchs, Antworten zu den Verständnisfragen im Buch sowie zu ergänzenden Videos und 100 auf das Schulbuch abgestimmten Arbeitsblätter im PDF-Format, die direkt im Unterricht eingesetzt werden können. Für den Zugang benötigen Sie einen persönlichen Zugangscode, den Sie nach der Registrierung von uns zugesandt bekommen. Schreiben Sie hierzu bitte einfach eine E-Mail an Lehrer@pearson.de.

Der Verlag und alle an diesem Buch beteiligten Bearbeiter freuen sich über jeden Verbesserungsvorschlag, Anregungen und Hinweise; aber auch Kritik nehmen wir gerne entgegen. Wir freuen uns über Ergänzungsvorschläge und natürlich auch über Lob für dieses Buch. Ich wünsche allen Lesern ebenso viel Spaß, wie ich ihn bei der Überarbeitung der vorliegenden zweiten Ausgabe hatte.

Wolf-Michael Weber, Münster

Kapitel 1

Einführung: Schlüsselthemen der Biologie

- ✓ Theorien und Konzepte verbinden die Disziplinen der Biologie
- ✓ Naturwissenschaftler verwenden unterschiedliche Methoden
- ✓ Einheitlichkeit und Vielfalt der Organismen sind das Ergebnis der Evolution



MERKE!

Nichts in der Biologie macht Sinn, außer wenn es im Lichte der Evolution betrachtet wird.

Theodosius Dobzhansky, Genetiker

1.1 Theorien und Konzepte verbinden die Disziplinen der Biologie

Die Biologie ist eine Wissenschaft von enormer Spannweite und jeder, der die Nachrichten verfolgt, weiß, dass das biologische Wissen in immer rascherem Tempo zunimmt. Daher spricht man heute des Öfteren von den Biowissenschaften als von der Biologie. Einfaches Auswendiglernen der Einzeltatsachen dieses gewaltigen Wissensgebietes ist keine vernünftige Option. Wie können Sie, der Leser, als Lernender dann über die Fakten hinausgehen und zu einem zusammenhängenden Bild des Lebens und der Biologie als Wissenschaft vom Leben gelangen? Ein Ansatz besteht darin, die vielen Dinge, die Sie lernen werden, bestimmten Theorien und Konzepten zuzuordnen, die allgemeine und wichtige Themen darstellen und die gesamte Biologie durchziehen.

1.1.1 Evolution, der große, die gesamte Biologie überspannende Bogen

Die Evolution ist das Zentralthema der Biologie – das grundlegende Konzept, das allem, was wir über Lebewesen wissen, einen Sinn verleiht. Das Leben auf der Erde hat eine mehrere Milliarden Jahre umfassende Evolution durchlaufen, die zu einer gewaltigen Vielfalt vergangener und heute lebender Organismen geführt hat. Neben der überwältigenden Mannigfaltigkeit finden wir aber auch zahlreiche gemeinsame Merkmale, die immer wieder auftreten. Die wissenschaftliche Erklärung für die Einheitlichkeit, aber auch die Vielfalt von Organismen einschließlich der Anpassungen an ihre Umwelten, liefert die Evolution. Sie beruht auf der Vorstellung, dass die heute auf der Erde lebenden Organismen Nachfahren gemeinsamer Vorfahren sind.

1.1.2 In der biologischen Hierarchie gibt es verschiedene Organisationsebenen

Das Studium des Lebens erstreckt sich auf verschiedene Organisationsebenen und entfaltet eine gewaltige Spannweite: von der submikroskopischen Ebene der Moleküle über Organellen, Zellen, Gewebe, Organe, Organsysteme, Individuen, Populationen, Lebensgemeinschaften und Ökosysteme bis hin zur globalen Ebene, der Biosphäre unseres Planeten.

1.1.3 Organismen interagieren mit ihrer Umwelt und tauschen dabei Materie und Energie aus

Jedes Lebewesen steht ständig in Wechselwirkung mit seiner Umwelt, zu der sowohl nicht lebende Faktoren (abiotische Umwelt) als auch andere Organismen (biotische Umwelt) zählen. Ein Baum beispielsweise absorbiert über seine Wurzeln Wasser und gelöste Mineralstoffe aus dem Boden. Gleichzeitig nehmen seine Blätter Kohlendioxid aus der Luft auf und fangen mit dem Chlorophyll Sonnenlicht ein, um mit dessen Energie die Photosynthese anzutreiben. Dabei kommt es zur Umwandlung von Wasser und Kohlendioxid in Zucker und Sauerstoff. Der Baum entlässt den Sauerstoff in die umgebende Luft und seine Wurzeln helfen bei der Bodenbildung, indem sie die Verwitterung des Gesteins im Untergrund unterstützen. Sowohl der Organismus selbst als auch seine Umwelt werden durch die zwischen ihnen ablaufenden Wechselwirkungen beeinflusst. Der Baum interagiert auch mit anderen Organismen wie zum Beispiel den Mikroorganismen im Boden, die mit seinen Wurzeln assoziiert sind, oder mit Tieren, die seine Blätter oder Früchte fressen.

Umwandlung von Energie Bewegung, Wachstum, Fortpflanzung und andere Lebensvorgänge erfordern Energie. Der Austausch von Energie zwischen

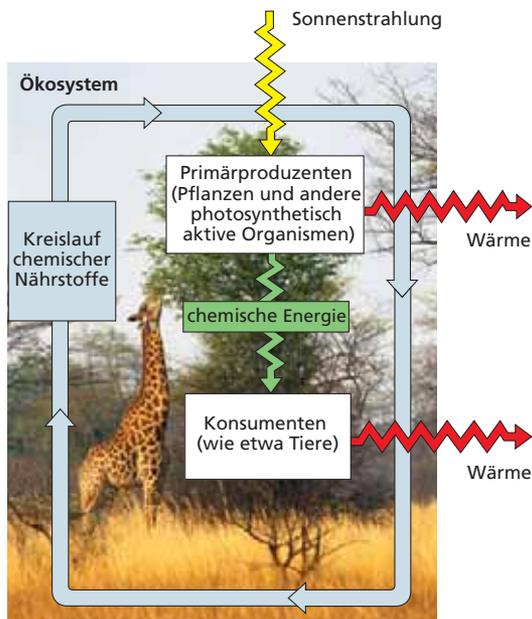


Abbildung 1.1: Nährstoffkreisläufe und Energiefluss in einem Savannen-Ökosystem in Afrika.

einem Organismus und seiner Umwelt geht oftmals mit der Umwandlung einer Energieform in eine andere einher. So absorbieren etwa die Blätter eines Baumes Licht (Strahlungsenergie) und wandeln diese Sonnenenergie über die Photosynthese in chemische Energie um, die in Form von Zuckermolekülen gespeichert werden kann. Wenn dann die Muskelzellen eines Tieres Zuckermoleküle als Betriebsstoff für die Fortbewegung einsetzen, wird die gespeicherte chemische Energie in kinetische Energie (Bewegungsenergie) umgewandelt. Bei allen Umwandlungen von Energie wird immer ein Teil der Energie in Wärmeenergie überführt, die zum Teil wieder 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 (Licht) ein und verlässt es in Form von Wärmeenergie (Abbildung 1.1).

1.1.4 Die Biologie hat es mit Strukturen und Funktionen zu tun

Ein weiteres wichtiges Kennzeichen der Biologie ist es, dass es in biologischen Systemen immer um Strukturen und Funktionen geht. Dieses Grundprinzip zeigt sich auf allen Organisationsebenen von den Molekülen bis zu den Lebensgemeinschaften und Ökosystemen. 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.

1.1.5 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. Eine Zelle ist die kleinste lebende Einheit, die wir kennen. Darüber hinaus hängen alle Lebensprozesse der Organismen von ihren Zellaktivitäten 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 1.2).

Alle Zellen besitzen eine Reihe gemeinsamer Merkmale. So ist jede Zelle von einer Membran umgeben, die den Durchtritt von Stoffen aus der Zelle in die Umgebung und umgekehrt kontrolliert und reguliert. Und jede Zelle enthält Desoxyribonucleinsäure (DNA) als Erbgut zur Speicherung der Erbinformation. Grundsätzlich lassen sich zwei Zelltypen unterscheiden: prokaryotische und eukaryotische Zellen (Abbildung 1.3).

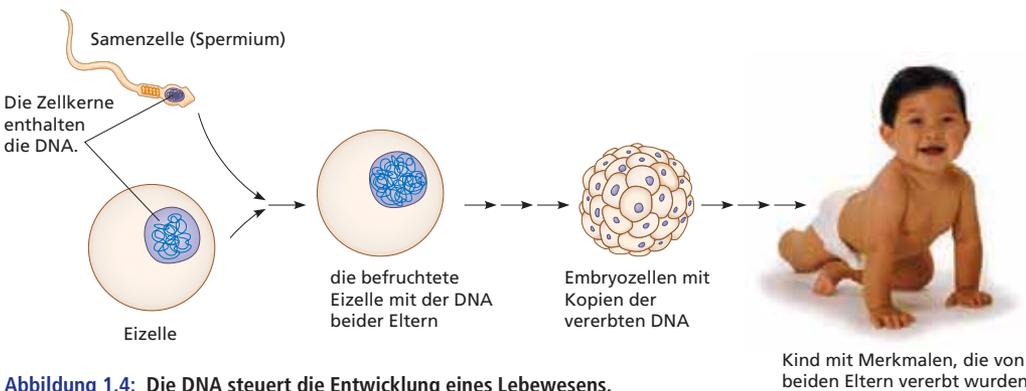


Abbildung 1.4: Die DNA steuert die Entwicklung eines Lebewesens.

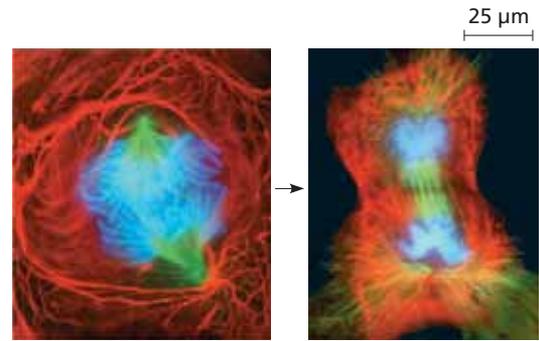


Abbildung 1.2: Eine Lungenzelle eines Wassermolches teilt sich in zwei kleinere Zellen, die heranwachsen und sich erneut teilen.

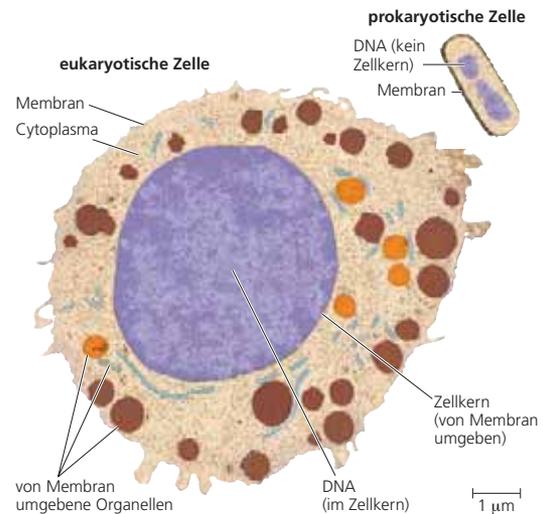
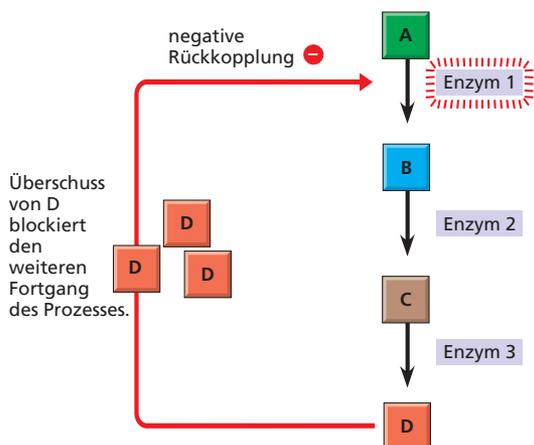
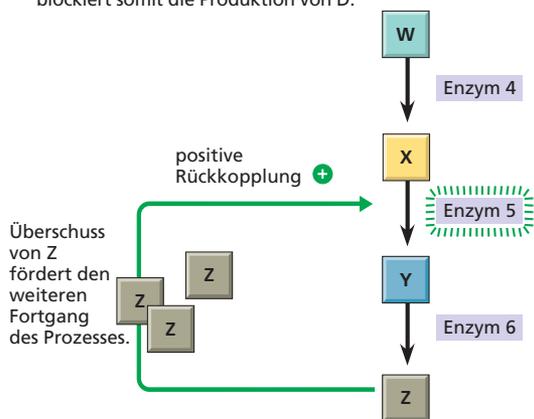


Abbildung 1.3: Gegenüberstellung einer eukaryotischen und einer prokaryotischen Zelle hinsichtlich Größe und Komplexität.



(a) **Negative Rückkopplung.** Dieser dreischrittige Stoffwechselweg überführt Substanz A in Substanz D. Ein spezifisches Enzym katalysiert jeweils eine der chemischen Reaktionen. Eine Akkumulation des Endproduktes (D) hemmt das erste Enzym in der Reaktionsfolge und blockiert somit die Produktion von D.



(b) **Positive Rückkopplung.** In einem durch positive Rückkopplung regulierten Stoffwechselweg stimuliert eines der Reaktionsprodukte ein Enzym der Reaktionsfolge und erhöht somit die Bildung weiterer Stoffwechselprodukte.

Abbildung 1.5: Regulation durch Rückkopplung.

Was würde passieren, wenn das Enzym 2 fehlen würde?

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

Innerhalb der sich teilenden Zelle von Abbildung 1.2 erkennen Sie Strukturen, die als Chromosomen bezeichnet werden und die hier mit einem blau leuchtenden Farbstoff angefärbt worden sind. 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, die die Einheiten der Vererbung von Eltern auf ihre Nachkommen darstellen (Abbildung 1.4). So ist Ihre Blutgruppe (A, B, AB oder O) eine Folge des Besitzes bestimmter Gene, die Sie von Ihren Eltern ererbt haben.

1.1.7 Biologische Systeme werden über Rückkopplungsmechanismen reguliert

In vielen biologischen Systemen herrscht das Prinzip von Angebot und Nachfrage. Betrachten wir beispielsweise unsere Muskeln. Wenn unsere Muskelzellen mehr Energie benötigen, weil wir eine anstrengende Tätigkeit ausführen, erhöhen sie den Verbrauch an Traubenzucker (Glucose), der als „Brennstoff“ für die Zellen dient. Befinden wir uns im Ruhezustand, wird über andere chemische Reaktionen überschüssige Glucose in (große) Speichermoleküle umgewandelt, die als Energievorrat dienen.

Wie bei den meisten biochemischen Vorgängen in einer Zelle wirken bestimmte Proteine, die als Enzyme bezeichnet werden, als Katalysatoren beschleunigend auf chemische Reaktionen. Dies ist auch der Fall, wenn die Glucosemoleküle abgebaut oder als Speicherstoffe eingelagert werden. Jeder Enzymtyp katalysiert nur eine bestimmte, für ihn typische chemische Reaktion. In vielen Fällen sind solche Reaktionen zu Reaktionsketten zusammengefasst; man spricht dann von Stoffwechselwegen. Jeder Umwandlungsschritt hat in der Regel sein eigenes Enzym. Wie koordiniert nun die Zelle all die verschiedenen chemischen Reaktionen und Stoffwechselwege? Die Antwort liegt in der Fähigkeit vieler biologischer Prozesse zur Selbstregulation durch einen auch in der Technik bekannten Mechanismus, der als Rückkopplung bezeichnet wird.

Die Regulation durch Rückkopplung ist ein in der Biologie immer wiederkehrendes Prinzip, das sich auf allen ihren hierarchischen Ebenen findet – von den Molekülen in einer Zelle über Ökosysteme bis hin zur gesamten Biosphäre (Abbildung 1.5). Diese Art der Regulation ist ein Beispiel für die Integrationsleistungen, die zu den oben diskutierten Eigenschaften führen können, durch die belebte Systeme in ihrer Gesamtheit weitaus mehr sind als die Summe ihrer Teile.

1.2 Einheitlichkeit und Vielfalt der Organismen sind das Ergebnis der Evolution

Manche Biologen werden zu einer kürzeren oder zu einer längeren Auflistung kommen und diese nützlicher finden. Es herrscht jedoch unter den Biologen Übereinstimmung darin, welches das zentrale Thema der Biologie ist: Es ist dies die Evolution; oder, wie Theodosius Dobzhansky (1900–1975), einer der Gründerväter der modernen Evolutionstheorie, es formuliert hat: „Nichts in der Biologie macht Sinn, wenn man es nicht im Lichte der Evolution betrachtet.“

1.2.1 Ordnung in die Vielfalt der Lebewesen bringen

Biologische Diversität ist eines der kennzeichnenden Merkmale des Lebens und der Lebewesen. Bis heute haben die Biologen aller Zeiten ungefähr 1,8 Millionen

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Welche biologischen Prinzipien werden durch (a) die spitzen Stacheln des Stachelschweins, (b) die Klonierung einer Pflanze aus einer Einzelzelle und (c) den Verbrauch von Zucker für den Flug des Kolibris exemplarisch angesprochen?
2. Was wäre, wenn? Geben Sie für jedes der in diesem Kapitel vorgestellten biologischen Prinzipien ein Beispiel, das hier im Buch nicht erwähnt worden ist.

Arten von Organismen beschrieben, mit Namen belegt und systematisch eingeordnet. Diese unvorstellbare Vielfalt umfasst zum gegenwärtigen Zeitpunkt mindestens 6300 Arten von Prokaryoten (zumeist mikroskopisch kleine Einzeller mit Zellen vom prokaryotischen Typ), rund 100.000 Arten von Pilzen, ca. 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.

Die Eingruppierung von Arten in das hierarchische biologische System Der Mensch hat von Natur aus eine Veranlagung, Objekte nach ihrer Ähnlichkeit, nach bestimmten Eigenschaften oder Kriterien zu kategorisieren und einzugruppieren. Vielleicht haben Sie selbst Ihre CD-Sammlung nach Künstlern oder Komponisten sortiert und diese nach Musikrichtungen wie Jazz, Klassik und Popmusik geordnet. In ähnlicher Weise ist es für uns nahe liegend und auch praktisch, Organismenarten nach dem Grad ihrer Ähnlichkeit zu ordnen. Wir

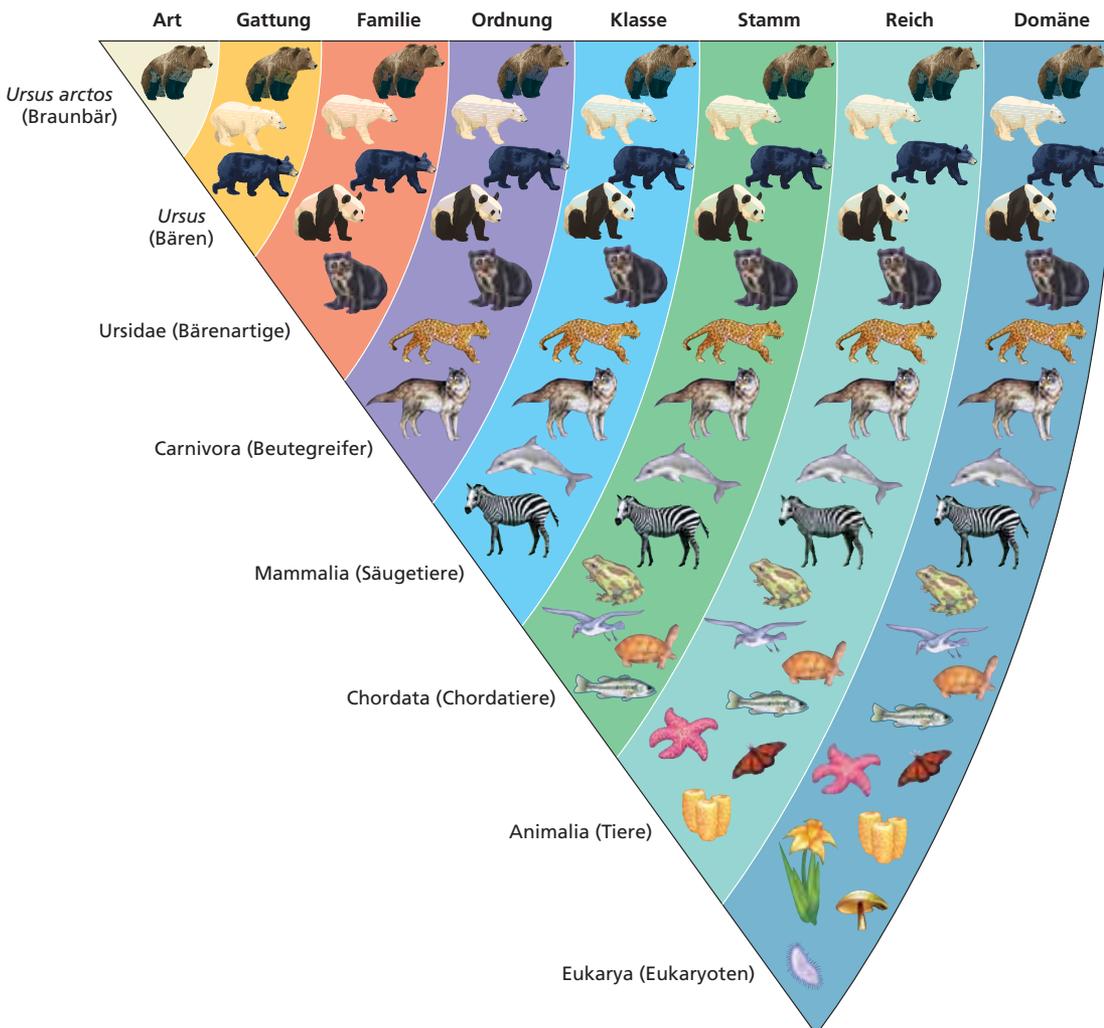


Abbildung 1.6: Klassifikation der Organismen. Um Ordnung in die Vielfalt der Organismen auf der Erde zu bringen, führen Biologen eine Klassifikation durch Einordnung in ein hierarchisches System durch. Arten, die nah miteinander verwandt sind, wie der Eis- und Braunbär, werden in dieselbe Gattung gestellt; Gattungen werden zu Familien zusammengefasst, Familien zu Ordnungen und so weiter. Diese Abbildung zeigt beispielhaft die Einordnung des Braunbären (*Ursus arctos*) und seine Stellung im Reich der Tiere und im gesamten Organismenreich.



Abbildung 1.7: Charles Darwin. Nach einem Porträt von George Richmond im Jahr 1840, vier Jahre nach der Rückkehr von der Weltumsegelung mit der „Beagle“.



Abbildung 1.8: 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 bilden. Solche Anpassungen lassen sich nur auf der Basis der Evolutionstheorie über die natürliche Selektion erklären.

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 1.6).

Die Domänen und Reiche der Organismen Bis vor etwa 20 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 Eukaryoten (Protisten) und Prokaryoten – untergliederte. Seit dieser Zeit haben neuartige Methoden wie DNA-Sequenzvergleiche (vergleichende Genomik) bei verschiedenen Arten zu einer immer noch andauernden Neubewertung der Zahl der Organismenreiche und deren Abgrenzung geführt. Wissenschaftler haben dabei Modelle entwickelt, die sechs und mehrere Dutzend Organismenreiche unterscheiden. Der fachliche Disput hierüber ist noch nicht abgeschlossen. Molekularbiologische Daten deuten aber immer mehr darauf hin, dass sich alle Lebewesen in drei große Domänen einteilen lassen: Bakterien, Archaea und Eukaryoten (Eukarya).

1.2.2 Charles Darwin und die Theorie der natürlichen Selektion

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, belegt eine sich stetig wandelnde, Milliarden Jahre alte Erde mit einer sich ebenfalls ständig verändernden Organismenwelt. Diese evolutionäre Sichtweise der sich in der Zeitachse verändernden Organismen trat im November des Jahres 1859 in das allgemeine Bewusstsein, als der Engländer Charles Robert Darwin (1809–1882) eines der bedeutsamsten 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 1.7).

1.2.3 Der Stammbaum des Lebens

Werfen wir einen Blick auf den Skelettbau der Fledertiere (Abbildung 1.8). Die Vordergliedmaßen dieser Tiere weisen – obgleich sie an eine fliegende Fortbewegungsweise adaptiert sind – genauso wie bei anderen Säugetieren Knochen, Gelenke, Nerven und Blutgefäße auf. So entsprechen ihre Vordergliedmaßen zum Beispiel 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. 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)“.

1.3 Naturwissenschaftler verwenden unterschiedliche Methoden

Naturwissenschaftliches Denken entwickelte sich im antiken Griechenland vor über 2.000 Jahren und bildet die Grundlage jeglichen Erkenntnisgewinns über die Vielfalt und die Zusammenhänge von Lebensvorgängen. Ein wichtiger Ursprung und Antrieb wissenschaftlichen Arbeitens liegt in der Neugier des Menschen, etwas über sich selbst und seine Umwelt (zum Beispiel andere Menschen, die Pflanzen-, Tier- und Mikroorganismenwelt, unseren Planeten, das Weltall) herauszufinden und diese Vielfalt an Phänomenen zu erkennen und zu verstehen. Das Streben nach einem Verständnis der Dinge ist eines unserer Grundbedürfnisse.

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 und uns verstehen lässt, wie sich biologische Einheitlichkeit und Vielfalt auf der molekularen Ebene darstellen. In der Tat ist der neugierige Intellekt der wichtigste Motor, der allen Fortschritt in der Biologie bewirkt.

Es gibt kein einfaches Rezept für Erfolg in der wissenschaftlichen Forschung, auch keine allgemeingültige Vorschrift, der Wissenschaftler streng folgen müssen. Allein die strikte Anwendung wissenschaftlicher Methoden und wissenschaftlicher Denkweisen, gekoppelt mit der Suche nach wahren Phänomenen und Zusammenhängen, ist die Leitschnur, der Wissenschaftler bei ihrer Arbeit folgen müssen. Die jeweilige Methode, die man dabei anwendet, hängt von der Fragestellung und der Natur des Forschungsgegenstandes ab.

Biologen benutzen, wie auch die Wissenschaftler in anderen Naturwissenschaftszweigen, 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 (Abbildung 1.9).

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 nur möglich zu analysieren. Dieser Analyse liegen oft schon bestimmte Arbeitshypothesen zugrunde. So war es zum Beispiel eine empirische wissenschaftliche Vorgehensweise, die zur Entdeckung der Zellen einschließlich ihres strukturellen Aufbaus in einzelne Kompartimente geführt hat. Auch die immer weiter wachsenden Genomdatenbanken einer Vielzahl bisher untersuchter Organismenarten basieren auf einer empirischen Datenerfassung.

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

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. In welcher Hinsicht gleicht eine Postadresse dem hierarchischen System der biologischen Taxonomie?
2. Was wäre, wenn? Im Stammbaum des Lebens zweigen von der eukaryotischen Linie drei 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 (wofür es nach den Ergebnissen der jüngeren Forschung Hinweise gibt), und zeichnen Sie ein einfaches Verzweigungsdiagramm auf, das die Verwandtschaftsbeziehungen dieser drei Organismengruppen nach heutigem Kenntnisstand korrekt wiedergibt.

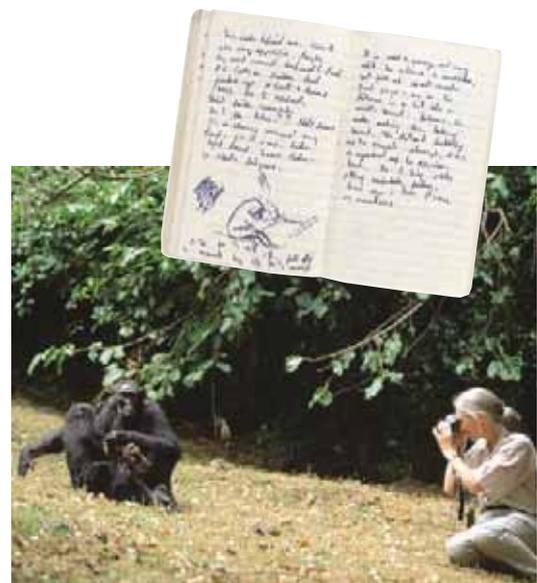


Abbildung 1.9: Die britische Primatologin Jane Goodall beim Aufnehmen qualitativer Daten über das Verhalten von Schimpansen. Jane Goodall hat ihre Beobachtungen in einem Notizbuch aufgezeichnet und dabei oft Zeichnungen der Verhaltensweisen einzelner Individuen angefertigt.

MERKE!

Bei der Induktion kommt man aus einer großen Zahl spezifischer und reproduzierbarer Einzelbeobachtungen zu allgemeinen Schlüssen und Gesetzmäßigkeiten.



von beobachteten Ereignissen als wahr erweist, es sich bei allen gleichartigen Ereignissen auch mit größter Wahrscheinlichkeit als wahr erweisen wird. Man folgert also vom Speziellen zum Allgemeinen. Beispiele für eine aus der Induktion erschlossene allgemeine Aussage wäre: „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 falsifiziert (widerlegt) haben. Bisher wurde kein einziges Lebewesen gefunden, für das diese allgemeine Aussage nicht zugetroffen hätte. 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 bestimmte Organismengruppe beziehen, spricht man auch von sogenannten **Allsätzen** (zum Beispiel: *Alle Fledermäuse verfügen über die Fähigkeit zur Ultraschallortung*).

1.3.2 Theoretische Wissenschaft

Die Beobachtungen und induktiven Schlüsse der empirischen Naturwissenschaft helfen uns, nach Ursachen und Erklärungen zu suchen. Welches ist die Ursache für die Speziation der Darwinfinken auf den Galápagos-Inseln? Welches ist die Ursache dafür, dass die Wurzeln eines Keimlings in den Boden wachsen, der Spross mit seinen Blättern hingegen zum Licht hin? Wie lässt sich die Verallgemeinerung erklären, dass die Sonne immer im Osten aufgeht? In der Naturwissenschaft sind solche Fragestellungen gewöhnlich mit dem Aufstellen und Überprüfen von Hypothesen (Erklärungsversuchen) verbunden.

Die Bedeutung von Hypothesen für den Forschungsprozess 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 zum Ausdruck bringen, die sich anhand von Experimenten oder vergleichenden Beobachtungen (da Experimente in manchen Disziplinen wie der Astronomie, der Geologie, Paläontologie und auch zum Beispiel in der Evolutionsforschung nur bedingt oder gar nicht durchführbar sind) überprüfen lassen.

Natürlich gliedern wir unsere Gedankengänge nur selten in dieser Form in wohl formulierte 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 findet ebenfalls in der Naturwissenschaft häufig Anwendung und ist bei wissenschaftstheoretischen Fragestellungen von besonderer Bedeutung. Die Deduktion ist gewissermaßen die Umkehrung der Induktion, da hier vom Allgemeinen ausgehend zum Speziellen hin geschlussfolgert 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).

MERKE!

Die Deduktion ist gewissermaßen die Umkehrung der Induktion, da hier vom Allgemeinen ausgehend zum Speziellen hin geschlussfolgert wird.

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 zutreffend ist. Man überprüft dann die Hypothese, indem man ein geeignetes Experiment durchführt. Dies zeigt, ob die Vorhersagen der Hypothese zutreffen (Hypothese erweist sich als nicht widerlegbar) oder nicht (Hypothese ist zu verwerfen).

Hypothesen in der Naturwissenschaft Das Beispiel mit der Taschenlampe verdeutlicht zwei wichtige „Qualitäten“ wissenschaftlicher Hypothesen (Abbildung 1.10). Erstens muss eine Hypothese (zumindest prinzipiell) überprüfbar sein. Es muss also irgendeinen Weg geben, wie die Validität (Gültigkeit) 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, sich einen Test auszudenken, 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!

Die Planung von Kontrollexperimenten Viele Experimente sind **Experimente mit Kontrollen**, also Experimente, die ausgelegt sind, den Ausgang des Versuchs bei einer Versuchsgruppe mit dem bei einer Kontrollgruppe zu vergleichen. Im günstigsten Fall unterscheidet sich die Kontrollgruppe beziehungsweise der Kontrollansatz bei Laborversuchen nur in einem Faktor (einer Variablen) vom Testansatz. Ohne die Einbeziehung einer Kontrollgruppe („Nullprobe“) wäre es den Wissenschaftlern nicht möglich, andere Faktoren auszuschließen.

1.3.3 Grenzen der Wissenschaft

Aufgrund ihrer großen Leistungsfähigkeit kann die naturwissenschaftliche Forschung eine Vielzahl von Naturphänomenen erklären. Im Prinzip könnte generell so gut wie jede Frage mittels naturwissenschaftlicher Methoden untersucht werden. In der Praxis zeigt es sich jedoch, dass manche Fragen nicht oder noch nicht beantwortet werden können. Eine Schwierigkeit besteht darin, dass immer eine überprüfbare und somit potenziell falsifizierbare Hypothese formuliert werden muss und alle experimentell erzielten Ergebnisse grundsätzlich auch reproduzierbar sein müssen.

Einzelbeobachtungen können interessant sein, stellen aber keine „Beweise“ im Sinn einer wissenschaftlichen Methode dar. Unbestätigte Augenzeugenberichte und am Computer erzeugte, nicht reproduzierbare „Fotografien“ sind ohne großen Aussagewert. Bei einer wissenschaftlichen Auswertung müssen sie verworfen werden. In der Wissenschaft sind die durch Beobachtungen oder Experimente gewonnenen Ergebnisse nur dann verwertbar, wenn sie dem Kriterium der Reproduzierbarkeit entsprechen.

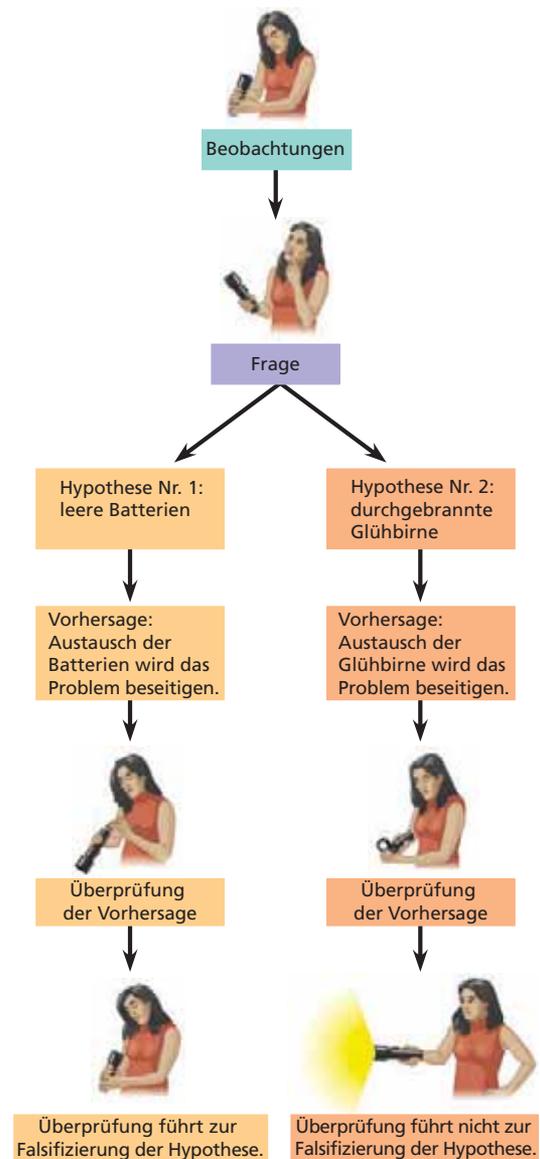


Abbildung 1.10: Ein Beispiel aus der Praxis des Alltagslebens für eine auf Hypothesenbildung beruhende Problemlösung.

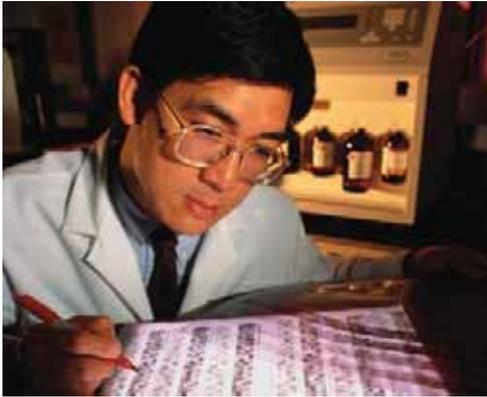


Abbildung 1.11: DNA-Technologie und Spurensicherung bei Verbrechen. Gerichtsmediziner können Spuren von DNA, die aus Blut oder anderen Geweberesten, die an einem Tatort sichergestellt worden sind, extrahieren und dazu benutzen, molekulare Profile („genetische Fingerabdrücke“) zu erstellen. Die angefärbten Banden, die Sie auf dieser Fotografie sehen, zeigen DNA-Fragmente an. Das Bandenmuster variiert von Person zu Person.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Stellen Sie die Induktion der Deduktion gegenüber.
2. Warum spricht man im Zusammenhang mit dem Konzept der natürlichen Selektion von der „Theorie der natürlichen Selektion“?

1.3.4 Die Rolle von Modellen in der Naturwissenschaft

In der Forschung werden oft Untersuchungen an **Modellen** (zum Beispiel auch Modellorganismen) durchgeführt, die stellvertretend für eine ganze Gruppe stehen, wie etwa die winzigen Fliegen der Gattung *Drosophila* (Taufliegen) in der Entwicklungs- und Vererbungsforschung. Zwischen einem solchen Modell im Sinn eines stellvertretenden realen Systems und einem Modell im Sinn einer Analogie, wie beispielsweise dem des Immunsystems als Polizeitruppe zur Verteidigung des Körpers, muss natürlich unterschieden werden. Wissenschaftler ziehen häufig Modelle heran, um komplexe und oft nur schwer oder kaum darstellbare Naturphänomene in vereinfachter Form beispielhaft vorzustellen. Naturwissenschaftliche Modelle können zahlreiche Darstellungsformen haben, unter anderem Diagramme wie den Stammbaum der Verwandtschaftsverhältnisse der Organismenarten oder Kurven oder räumliche Objekte. Die Wahl des am besten geeigneten Modelltyps hängt davon ab, welche Aussage gemacht werden soll.

1.3.5 Naturwissenschaft, Technik und Gesellschaft

Das Verhältnis von Naturwissenschaft und Gesellschaft stellt sich klarer dar, wenn man die Technik in das Bild mit einbezieht. Obgleich Wissenschaft und Technik sich vielfach auf die gleichen oder ähnlich grundlegende Methoden stützen, unterscheiden sie sich jedoch 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“ (u. a. Technologieforschung, Ingenieurwissenschaften, Forst-, Agrar- und Umweltwissenschaften). 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 zum Einsatz bringen; der Einfluss der Informations- und Computertechnik auf die Systembiologie ist nur ein Beispiel. Wissenschaft und Technik sind daher eng verzahnt und wechselseitig voneinander abhängig. Technische Fortschritte ermöglichen neue Erkenntnisse; neue Erkenntnisse führen zu neuartigen technischen Entwicklungen und letztlich wieder zu neuen Herausforderungen.

Teil I

Die chemischen Grundlagen des Lebens

- 2 Chemische Grundlagen
- 3 Wasser als Grundstoff für Leben
- 4 Kohlenstoff und die molekulare Vielfalt des Lebens
- 5 Struktur und Funktion biologischer Makromoleküle

Teil I

Kapitel 2

Chemische Grundlagen der Biologie

- ✓ **Materie besteht aus chemischen Elementen, die in reiner Form und in Form chemischer Verbindungen vorkommen**
- ✓ **Die Eigenschaften eines chemischen Elementes hängen vom Aufbau seiner Atome ab**
- ✓ **Bildung und Eigenschaften von Molekülen hängen von den chemischen Bindungen zwischen den Atomen ab**
- ✓ **Chemische Reaktionen führen zur Bildung und Auflösung von chemischen Bindungen**





Abbildung 2.1: Eine chemische Verbindung zeichnet sich durch Eigenschaften aus, welche die beteiligten Elemente nicht haben.

2.1 Materie besteht aus chemischen Elementen, die in reiner Form und in Form chemischer Verbindungen vorkommen

2.1.1 Chemische Elemente und chemische Verbindungen

Ein **chemisches Element** ist ein Stoff, der durch chemische Umsetzungen nicht weiter zerlegt werden kann. Das Periodensystem der Elemente umfasst heute mehr als 100 chemische Elemente. Jedem chemischen Element ist ein eindeutiges Elementsymbol zugewiesen, durch das es in Formeln wiedergegeben wird.

Eine **chemische Verbindung** ist ein reiner Stoff, der aus zwei oder mehr Elementen besteht. Kochsalz etwa ist die Verbindung Natriumchlorid (NaCl), also eine chemische Verbindung des Metalls Natrium mit dem giftigen Gas Chlor im Teilchenzahlverhältnis 1:1 (Abbildung 2.1).

2.1.2 Chemische Elemente, die essenziell für das Leben sind

Rund zwei Dutzend der über hundert chemischen Elemente sind unabdingbare Bestandteile von Lebewesen. Vier davon – Kohlenstoff (C), Sauerstoff (O), Stickstoff (N) und Wasserstoff (H) – machen etwa 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 (Chrom (Cr), Cobalt (Co), Eisen (Fe), Fluor (F), Jod (I), Kupfer (Cu), Mangan (Mn), Molybdän (Mo), Selen (Se), Silicium (Si), Vanadium (V), Zinn (Sn) und Zink (Zn)) werden von einem Lebewesen nur in sehr geringen Mengen benötigt. Einige Spurenelemente, wie etwa das Eisen (Fe), werden von allen Lebensformen benötigt, andere dagegen nur von bestimmten Organismen.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Erläutern Sie die Eigenschaften des Kochsalzes im Vergleich zu denen von Natrium und Chlor.
2. Was wäre, wenn? Eisen (Fe) ist ein Spurenelement, das für die ordnungsgemäße Funktion des Blutfarbstoffs Hämoglobin, der in den roten Blutzellen den Sauerstoff transportiert, notwendig ist. Wie würde sich ein Eisenmangel bemerkbar machen?

2.2 Die Eigenschaften eines chemischen Elementes hängen vom Aufbau seiner Atome ab

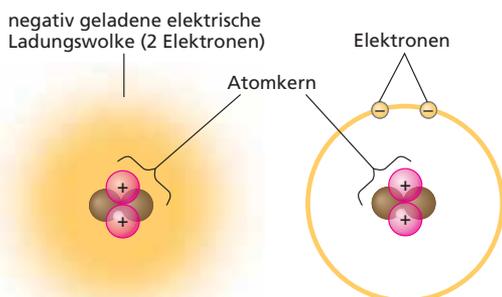
Ein Atom ist die kleinste Einheit der Materie, die noch die typischen Eigenschaften des Elementes erkennen lässt. Atome sind so winzig, dass mehr als eine Million von ihnen aufgereiht werden müssten, um den Durchmesser des Punktes am Satzende darzustellen. Atome werden in Formeln mit den Elementsymbolen dargestellt.

2.2.1 Subatomare Teilchen

Selbst die winzigen Atome bestehen ihrerseits aus noch kleineren Teilen, den Elementarteilchen **Neutronen**, **Protonen** und **Elektronen**. Jedes Proton besitzt eine positive elektrische Ladung, jedes Elektron eine negative. Das Neutron ist ungeladen.

Protonen und Neutronen lagern sich im Atom zum **Atomkern** zusammen. Die Elektronen halten sich mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit in bestimmten Abständen vom Atomkern auf. Abbildung 2.2 zeigt zwei einfache Modelle der Heliumatomstruktur als Beispiele.

Das Neutron und das Proton besitzen sehr ähnliche Massen von jeweils etwas weniger als $1,7 \times 10^{-24}$ g. Für Atome und Moleküle hat sich eine eigene Masseneinheit, das **Dalton**, eingebürgert. Ein Dalton ist definiert als $1/12$ der Masse des



(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 2.2: Einfache Modelle eines Heliumatoms. Diese Modelle sind nicht maßstabsgetreu, sondern stellen den Atomkern im Vergleich zur Elektronenhülle viel zu groß dar.

Kohlenstoffisotops ^{12}C . Es entspricht $1,6605402 \times 10^{-24}$ g. Das Kohlenstoffisotop ^{12}C ist die „Atomsorte“ des Kohlenstoffs mit 6 Protonen und 6 Neutronen im Kern. Die Masse eines Elektrons beträgt nur etwa 1/2.000stel der eines Neutrons oder Protons.

2.2.2 Ordnungszahl und Massenzahl

Alle Atome eines Elementes weisen in ihren Kernen die gleiche Anzahl Protonen auf. Diese wird als dessen **Ordnungszahl** bezeichnet. Sie wird unten links an das Elementsymbol geschrieben. 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 uns daher neben der Anzahl der Protonen gleichzeitig auch die der Elektronen an.

Unter der **Atommasse** versteht man die Summe der Anzahl der Protonen plus der Anzahl der Neutronen in einem Atomkern. Die Massenzahl wird oben links an das Elementsymbol geschrieben. Ein typisches Heliumatom lässt sich daher folgendermaßen formelmäßig darstellen: ^4_2He (das „Helium-4-Atom“). Die Zahl der Neutronen ergibt sich aus der Differenz von Ordnungszahl und Massenzahl. Ein $^{23}_{11}\text{Na}$ -Atom besitzt beispielsweise 11 Protonen und 12 Neutronen.

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 bei einem Dalton. Daher ist die Massenzahl eines Atoms praktisch gleich seiner Masse.

MERKE!

Unter der Atommasse versteht man die Summe der Anzahl der Protonen plus der Anzahl der Neutronen in einem Atomkern.

2.2.3 Isotope

Die sich in der Masse und damit in der Anzahl der Neutronen unterscheidenden Atome eines Elementes nennt man **Isotope**. Die meisten chemischen Elemente sind Gemische ungleicher stabiler Isotope. Betrachten wir als Beispiel die zwei natürlich vorkommenden stabilen Isotope des Elementes Kohlenstoff mit der Ordnungszahl 6. Das weitaus häufigste Kohlenstoffisotop ^{12}C hat sechs Neutronen im Atomkern. Wesentlich seltener ist das Kohlenstoffisotop ^{13}C , dessen Atomkern sieben Neutronen enthält. Das bekannteste instabile Kohlenstoffisotop ist das $^{14}_6\text{C}$ mit acht Neutronen. Trotz der unterschiedlichen Massen verhalten sich die Isotope eines Elementes bei chemischen Reaktionen fast immer völlig identisch. Die genauen Atommassen, wie die von 12,011 für Kohlenstoff, sind gewichtete Werte, in denen die prozentualen Anteile der verschiedenen Isotope eines Elementes berücksichtigt sind.

Die Atomkerne (instabiler) **radioaktiver Isotope** zerfallen spontan. Dabei werden subatomare Teilchen freigesetzt und Energie abgegeben. Führt ein solcher Zerfall zu einer Änderung der Protonenzahl (= Ordnungszahl), geht das betreffende Atom in ein Atom eines anderen Elementes über. Ein Beispiel hierfür ist der Zerfall von ^{14}C , der zum stabilen Stickstoffisotop ^{14}N führt. Wissenschaftler verwenden radioaktive Isotope, um ausgewählte chemische Verbindungen zu markieren. Ein so markierter Stoff erlaubt dann die Verfolgung im Stoffwechsel oder die Lokalisation einer Verbindung in einem Lebewesen.

2.2.4 Die Energieniveaus von Elektronen

Die Elektronen eines Atoms besitzen aufgrund ihrer Anordnung im Umfeld des Atomkerns potenzielle Energie (siehe Abschnitt 8.1). 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

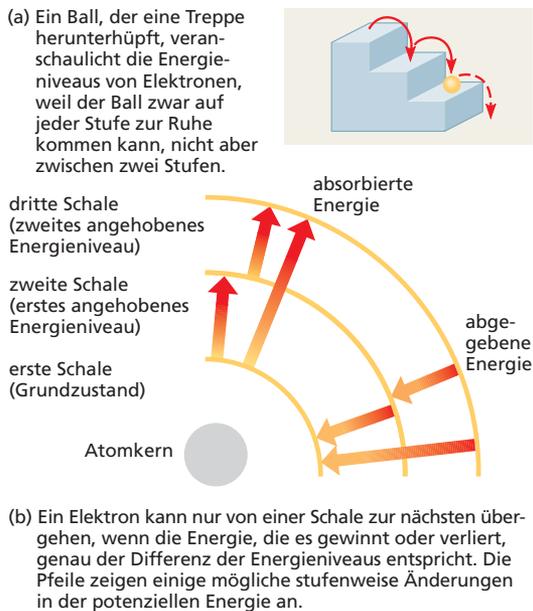


Abbildung 2.3: Energieniveaus der Elektronen in einem Atom.

sich das Elektron vom Atomkern aufhält, desto höher ist seine potenzielle Energie. Diese kann nur bestimmte, genau festgelegte Werte annehmen. Ein Elektron mit seinen festgelegten Energiestufen kann mit einem Ball auf einer Treppe verglichen werden (Abbildung 2.3).

Bei Atomen mit mehreren Elektronen sind diese in unterschiedlichen **Elektronenschalen** angeordnet, die jeweils eine charakteristische mittlere Entfernung vom Atomkern aufweisen und einem bestimmten Energieniveau entsprechen (Abbildung 2.3). Wenn ein Elektron Energie absorbiert, springt es in eine Schale, die sich weiter weg vom Atomkern befindet (die einen größeren Radius aufweist). So kann etwa sichtbares Licht Elektronen bestimmter Energiezustände anregen, auf ein höheres Energieniveau überzuwechseln. Dies ist von biologischer Bedeutung, weil es der erste Schritt der Reaktionsfolge der Photosynthese ist. Wenn ein Elektron Energie verliert, fällt es in eine näher beim Atomkern befindliche Schale zurück. Die überschüssige Energie wird als elektromagnetische Strahlung emittiert. Diese Elektronenübergänge zwischen verschiedenen Energieniveaus sind die Ursache für die Farbigkeit vieler Substanzen.

2.2.5 Elektronenverteilung und chemische Eigenschaften

Das chemische Verhalten eines Atoms wird von der Verteilung der Elektronen in seiner Elektronenschale bestimmt. Im Periodensystem sind die Elemente in Reihen – den Perioden – angeordnet. Die Periode gibt die Zahl der Elektronenschalen (Hauptenergieniveaus) in den Atomen wieder. 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).

Das einzige Elektron des Wasserstoffatoms und die zwei Elektronen des Heliumatoms belegen im Grundzustand die erste Schale (K-Schale). 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 chemische Verhalten eines Atoms hängt in erster Linie von der Zahl der Elektronen in der äußersten besetzten Elektronenschale ab. Diese Elektronenschale 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, die im Periodensystem untereinander stehen, zeigen bei chemischen Reaktionen ähnliches Verhalten. So haben etwa das Fluor (F) und das Chlor (Cl) jeweils sieben Valenzelektronen in ihren Valenzelektronenschalen und beide bilden bei der Reaktion mit Elementen wie Natrium (Abbildung 2.1) oder Lithium ähnliche, als Salze bezeichnete Verbindungen.

2.2.6 Atomorbitale

In der Realität ist es prinzipiell unmöglich, die Energie und den *genauen* Aufenthaltsort eines Elektrons mit beliebiger Genauigkeit zu kennen (Heisenberg'sche Unschärferelation). Man kann lediglich einen Raum angeben, in dem das Elektron mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit anzutreffen ist. Diese Raumelemente, in denen sich ein Elektron mit einer definierten hohen Wahrscheinlichkeit (üblich sind Werte von 90, 95 oder 99 Prozent) aufhält, werden als **Orbitale** bezeichnet.

Jede Elektronenschale eines Atoms hat ein definiertes Energieniveau mit einer festen Anzahl von Orbitalen unterschiedlicher Form und Ausrichtung im Raum. Man kann sich die Orbitale als Komponenten einer Elektronenschale vorstellen. In Abbildung 2.4 sind die Orbitale eines Neonatoms dargestellt. Die erste,

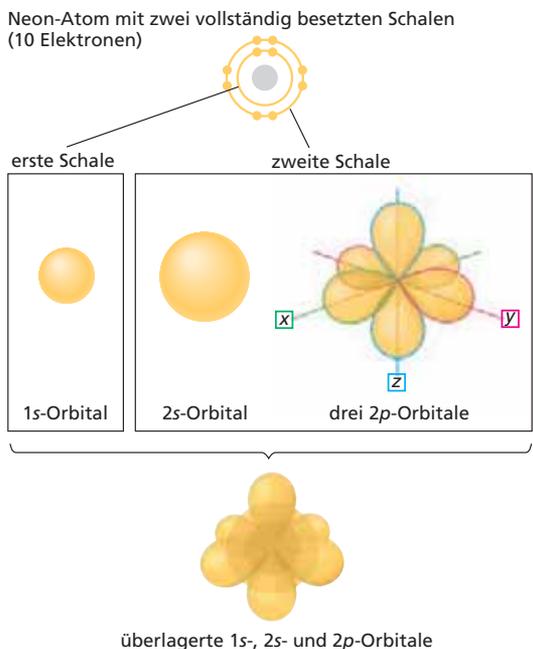


Abbildung 2.4: Atomorbitale.

innerste Elektronenschale umfasst nur ein einziges, sphärisches Orbital, das $1s$ -Orbital heißt. Die zweite Schale umfasst vier Orbitale: ein größeres sphärisches $2s$ -Orbital sowie drei hantelförmige $2p$ -Orbitale. Die dritte und die noch höher energetischen Elektronenschalen umfassen neben einem s - und drei p -Orbitalen weitere Orbitale von noch komplizierterer Geometrie.

Ein einzelnes Orbital kann in jedem Fall höchstens zwei Elektronen beherbergen. Die erste Elektronenschale kann daher bis zu zwei Elektronen in ihrem einzelnen s -Orbital aufnehmen. Die vier Orbitale der zweiten Schale können maximal acht Elektronen aufnehmen, zwei im $2s$ -Orbital und sechs in den $2p$ -Orbitalen. Die Elektronen in den Orbitalen einer Schale (eines Hauptenergieniveaus) besitzen sehr ähnliche Energien.

2.3 Bildung und Eigenschaften von Molekülen hängen von den chemischen Bindungen zwischen den Atomen ab

Atome mit nicht abgeschlossenen Valenzschalen können mit bestimmten anderen Atomen derart in Wechselwirkung treten, dass bei dem Vorgang jeder der Wechselwirkungsteilnehmer seine Valenzschale vervollständigen kann. Diese 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 Kovalenzbindung und die Ionenbindung.

2.3.1 Die Kovalenzbindung

Unter einer **Kovalenzbindung** versteht man die gemeinschaftliche Nutzung eines Valenzelektronenpaares durch zwei Atome (Abbildung 2.5). Atome, die durch kovalente Bindungen zusammengehalten werden, bezeichnet man als ein **Molekül**.

Die gemeinsame Nutzung von Elektronen lässt sich übersichtlich mithilfe der Elementsymbole darstellen. Die um das Elementsymbol gruppierten Punkte symbolisieren die Valenzelektronen. Derartige Formelbilder werden Lewis-Formeln genannt. Die Lewis-Formel eines Wasserstoffmoleküls ist $H:H$ oder (nach Ersatz der Elektronenpaare durch Striche) $H-H$ (Abbildung 2.6 a). Summenformeln hingegen geben nur die atommengenmäßige (stöchiometrische) Zusammensetzung einer chemischen Verbindung an, sagen aber nichts über das Verknüpfungsmuster der beteiligten Atome aus (z. B. H_2).

Durch die Ausbildung von chemischen Bindungen erlangen die beteiligten Atome in vielen Fällen eine vollständig besetzte Valenzschale.

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. Ist die Elektronegativität zweier Atome gleich oder ähnlich hoch, entsteht eine unpolare Bindung, in der die Elektronen verteilt sind. In Verbindungen, in denen Atome auftreten, deren Elektronegativitäten sehr unterschiedlich sind, kommt es zu einer Ungleichverteilung der Bindungselektronen. Dieser Typ der chemischen Bindung heißt **polare Kovalenzbindung**. Die Bindungen zwischen dem Sauerstoff- und den beiden Wasserstoffatomen im Wassermolekül sind beispielsweise stark polar (Abbildung 2.7). Da die Elektronen negativ geladen sind, führt die Ungleichverteilung dazu, dass das Wassermolekül polarisiert ist. Das Sauerstoffatom trägt eine negative Teilladung (Symbol δ^-), die beiden Wasserstoffatome positive (δ^+), das Wassermolekül besitzt deutlichen Dipolcharakter. Im Gegensatz dazu sind die C-H-Bindungen im Methanmole-

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Ein Lithiumatom enthält drei Protonen und vier Neutronen. Wie groß ist seine Atommasse in Dalton?
2. Ein Stickstoffatom enthält sieben Protonen und das häufigste Stickstoffisotop enthält zusätzlich sieben Neutronen. Ein anderes Isotop des Stickstoffs enthält acht Neutronen. Schreiben Sie das Elementsymbol dieses Stickstoffisotops mit Angabe der Ordnungs- und der Massenzahl als hoch- beziehungsweise tiefgestellte Indizes.
3. Wie viele Elektronen besitzt ein Fluoratom? Auf wie viele Elektronenschalen sind diese verteilt? Geben Sie die Orbitale an, die im Grundzustand besetzt sind. Wie viele Elektronen wären nötig, um die Valenzschale abzuschließen (aufzufüllen)?
4. Was wäre, wenn? Was haben zwei oder mehr Elemente, die im Periodensystem in derselben Reihe liegen, gemeinsam? Was ist ihnen gemeinsam, wenn sie in der gleichen Spalte stehen?

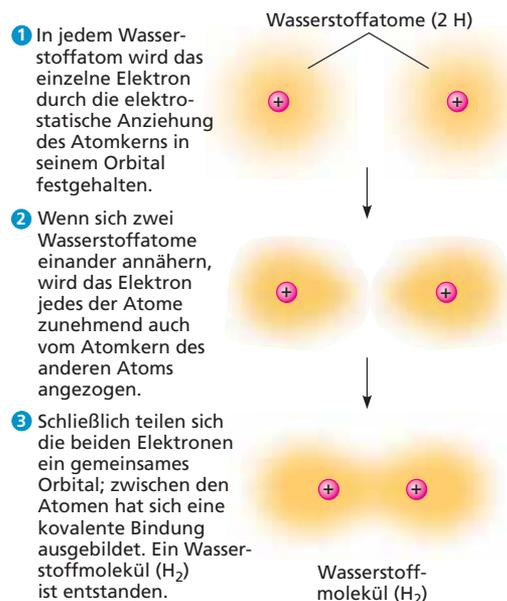


Abbildung 2.5: Bildung einer kovalenten Bindung.

Name und Summenformel	Elektronenschalen-diagramm	Lewis- und Valenzstrich-formeln	raum-füllende 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.		∴∴∴∴ O=O	
(c) Wasser (H ₂ O). Zwei Wasserstoffatome und ein Sauerstoffatom sind durch kovalente Einfachbindungen zu einem gewinkelten Wassermolekül miteinander verbunden.		∴∴:H H 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 2.6: Vier unterschiedliche Moleküle mit kovalenten Bindungen.

MERKE!

Ein Atom oder Molekül mit einer oder mehreren Ladungen heißt Ion. Wenn die Ladung positiv ist, spricht man von einem Kation. Negativ geladene Ionen heißen Anionen.

kül (CH₄) nur sehr wenig polarisiert, weil die Elektronegativitätsdifferenz (δ^{EN}) der Kohlenstoff/Wasserstoff-Bindung viel geringer ist als die einer Sauerstoff/Wasserstoff-Bindung.

2.3.2 Die Ionenbindung

In manchen Fällen ist der Unterschied in dem Bestreben, Elektronen anzuziehen, so groß, dass das elektronegravere Atom ein oder mehrere Elektronen vollständig von seinem Reaktionspartner abzieht (Abbildung 2.8). Wenn ein Natrium- und Chloratom zusammenkommen, geht das einsame Valenzelektron des Natriums auf das Chloratom mit ursprünglich sieben Valenzelektronen über und die resultierenden Ionen gehen mit abgeschlossenen (= vollständig besetzten) Valenzschalen aus der Reaktion hervor.

Das Natriumatom mit elf Protonen, aber nur noch zehn Elektronen trägt daraufhin eine positive Überschussladung, während das Chloratom mit 17 Protonen, aber 18 Elektronen eine Ladung von -1 besitzt. Ein Atom oder Molekül mit einer oder mehreren Ladungen heißt **Ion**. Wenn die Ladung positiv ist, spricht man von einem **Kation**. Negativ geladene Ionen heißen **Anionen**. Aufgrund ihrer entgegengesetzten elektrischen Ladungen ziehen sich Kationen und Anionen wechselseitig an. Die dadurch entstehende Form der chemischen Bindung heißt **Ionenbindung**.

Aus Ionen aufgebaute chemische Verbindungen bezeichnet man allgemein als **Salze** (Abbildung 2.9). Jeder Salzkristall ist ein Aggregat aus einer riesigen Zahl von Kationen und Anionen, die durch ihre elektrische Anziehung in einem regelmäßigen Raumgitter, dem Kristallgitter, zusammengehalten werden. Die Summenformel einer ionischen Verbindung, wie NaCl beim Kochsalz, gibt nur das stöchiometrische Verhältnis der Elemente in einem Kochsalzkristall an.

Der Begriff „Ion“ wird auf Moleküle mit elektrischen Überschussladungen ebenso angewendet wie auf Atome. In dem Salz Ammoniumchlorid (NH₄Cl) ist das Anion das uns schon bekannte Chloridion, das Kation dagegen ein zusammengesetztes Teilchen namens Ammoniumion, NH₄⁺. Es besteht, wie die Formel zu erkennen gibt, aus einem zentralen Stickstoffatom, an das vier Wasserstoffatome gebunden sind. Das Ammoniumion als Ganzes trägt eine positive Gesamtladung (+1), denn es fehlt ein Elektron, um alle Kernladungen zu kompensieren.

2.3.3 Schwache, nicht kovalente Bindungstypen

Die wichtigsten biologischen Großmoleküle werden durch schwache, nicht kovalente 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“.

Eine **Wasserstoffbrückenbindung** kommt zustande, wenn ein kovalent an ein deutlich elektronegatives Atom gebundenes Wasserstoffatom, das eine positive Teilladung trägt, von einem weiteren stark elektronegativen Atom, mit dem es nicht kovalent verknüpft ist, angezogen wird. In der lebenden Zelle sind diese elektronegativen Partneratome meist Sauerstoff- oder Stickstoffatome. Abbildung 2.10 zeigt das Beispiel einer Wasserstoffbrückenbildung zwischen Wasser (H₂O) und Ammoniak (NH₃).

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

Da Sauerstoff (O) elektronegativer als Wasserstoff (H) ist, sind die Bindungselektronen zum Sauerstoffatom hin verschoben (die Bindung ist polarisiert).

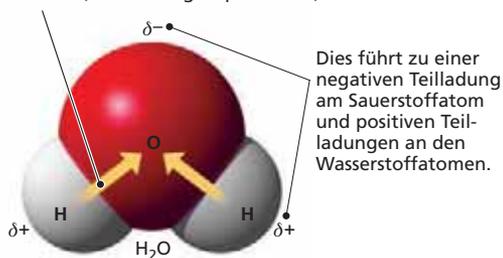


Abbildung 2.7: Polare Kovalenzbindungen in einem Wassermolekül.

Bereiche positiver und negativer Ladung; die daraus resultierenden dynamischen Wechselwirkungen führen zu einer Anziehung zwischen allen Atomen und Molekülen. Diese fluktuierenden Wechselwirkungen sind sehr schwach und werden nach ihrem Entdecker **van der Waals-Wechselwirkungen** genannt. Obgleich jede einzelne dieser Wechselwirkungen schwach ist, summieren sich ihre Effekte bei großen Molekülen.

2.3.4 Molekülform und Molekülfunktion

Ein aus zwei Atomen bestehendes Molekül wie H_2 oder O_2 ist notwendigerweise von linearer Gestalt; die meisten Moleküle aus mehr als zwei Atomen besitzen kompliziertere Strukturen. Die Molekülstruktur wird von der Ausrichtung der an der Bindungsbildung beteiligten Atomorbitale und ansonsten noch weiteren Faktoren bestimmt. Wenn ein Atom kovalente Bindungen ausbildet, ordnen sich in bestimmten Fällen die Orbitale der Valenzschale neu. Bei Atomen mit Valenzelektronen in s - und p -Orbitalen (Abbildung 2.4) können das eine s - und ein, zwei oder auch alle drei p -Orbitale zu energetisch identischen Hybridorbitalen hybridisieren. 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 2.11).

Im Fall des Wassermoleküls (H_2O) bilden zwei der vier Hybridorbitale (sp^3 -Orbitale) in der Valenzschale des Sauerstoffatoms Bindungen zu Wasserstoffatomen aus (Abbildung 2.11 b). Die beiden verbleibenden Hybridorbitale sind mit je einem Elektronenpaar („freie“ Elektronenpaare) besetzt. Das Ergebnis ist ein V-förmiges Molekül, dessen Bindungswinkel im Mittel $104,5^\circ$ beträgt.

Das Methanmolekül (CH_4) besitzt die Form eines regelmäßigen Tetraeders, weil alle vier Hybridorbitale des Kohlenstoffatoms Bindungen zu Wasserstoffatomen ausgebildet haben (Abbildung 2.11 b). Der Kern des C-Atoms liegt in der Mitte des Tetraeders, die vier kovalenten Bindungen zu den H-Atomen weisen in seine Ecken. Größere Moleküle mit mehreren Kohlenstoffatomen – das sind 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.

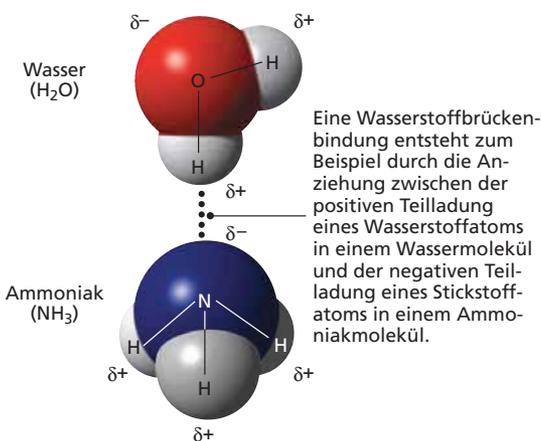


Abbildung 2.10: Eine Wasserstoffbrückenbindung.

Zeichenübung Zeichnen Sie Strukturformeln von fünf Wassermolekülen, bezeichnen Sie die Partiaalladungen mit Symbolen und zeigen Sie, wie die Moleküle untereinander Wasserstoffbrücken ausbilden können.

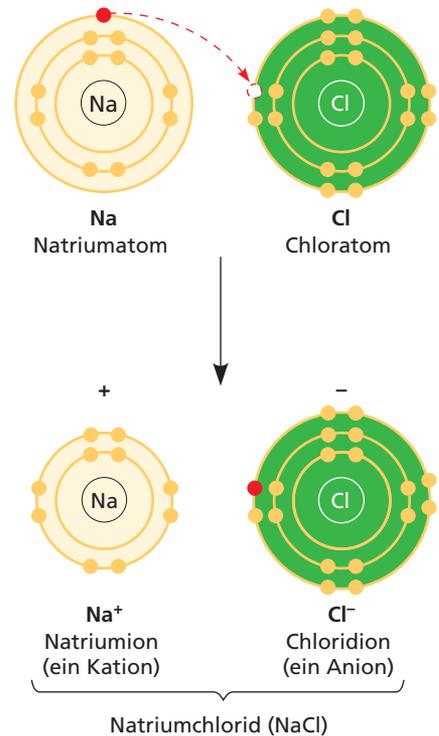


Abbildung 2.8: Elektronenübertragung und Ionenbindung.

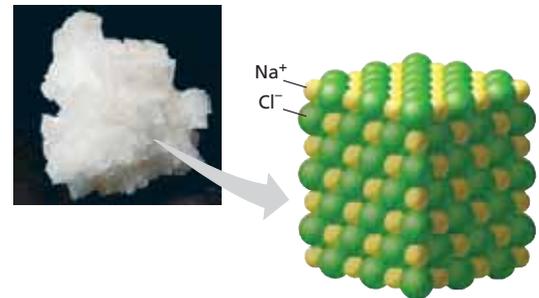
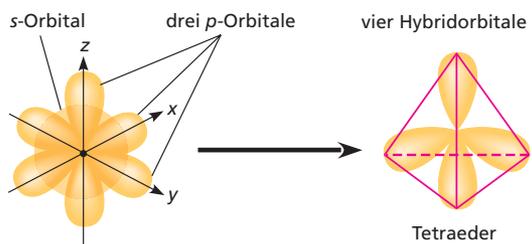


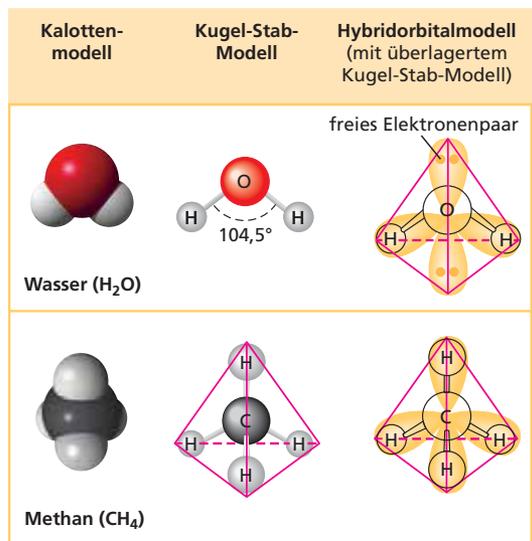
Abbildung 2.9: Ein Kochsalzkristall.

VERSTÄNDNISFRAGEN

- Warum ergibt das folgende Molekül keinen rechten chemischen Sinn? $H-C = C-H$
- Erläutern Sie, was die Ionen in einem Magnesiumchloridkristall ($MgCl_2$) zusammenhält.



(a) Hybridisierung von Orbitalen bei kovalenten Bindungen.



(b) Molekülstrukturmodelle.

Abbildung 2.11: Molekülstrukturen als Folge der Orbitalhybridisierung.**MERKE!**

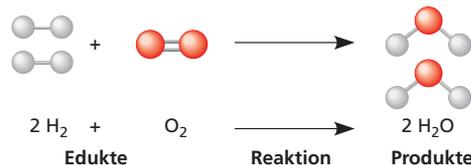
Die Bildung und Auflösung chemischer Bindungen, die mit einer Veränderung der Zusammensetzung oder des Zustandes von Materie einhergeht, wird chemische Reaktion genannt.

VERSTÄNDNISFRAGEN

- Zeichnen Sie unter Verwendung von Lewis-Formeln die Reaktionsgleichung für die zu Beginn dieses Kapitelabschnitts dargestellte Reaktion zwischen Sauerstoff und Wasserstoff.
- Welche Reaktion läuft nach Erreichen des Gleichgewichts schneller ab: die Bildung von Produkten aus Edukten oder die Bildung von Edukten aus Produkten?

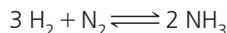
2.4 Chemische Reaktionen führen zur Bildung und Auflösung von chemischen Bindungen

Die Bildung und Auflösung chemischer Bindungen, die mit einer Veränderung der Zusammensetzung oder des Zustandes von Materie einhergeht, wird **chemische Reaktion** genannt. Ein einfaches Beispiel für eine chemische Reaktion ist die Umsetzung von Wasserstoff mit Sauerstoff, die zur Bildung von Wasser führt:



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. Bei der Gleichung einer chemischen Reaktion gibt ein Pfeil an, in welcher Richtung sie verläuft, bzw. welches die Ausgangsstoffe (**Edukte**) 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) etwa zeigt, dass zwei Moleküle Wasserstoff im Rahmen der beschriebenen Reaktion umgesetzt werden. Beachten Sie, dass alle Atome der Edukte in den Produkten wieder auftauchen müssen. Chemische Reaktionen können Materie nicht erschaffen oder vernichten, sondern nur in eine andere stoffliche Form umwandeln. Streng genommen sind alle chemischen Reaktionen prinzipiell reversibel, das heißt in ihrem Verlauf umkehrbar, also sogenannte Gleichgewichtsreaktionen.

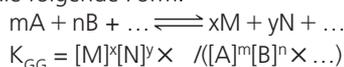
Die Reaktionsprodukte des Reaktionsverlaufs in der einen Richtung können zu Ausgangsstoffen der in umgekehrter Richtung ablaufenden (Rück-)Reaktion werden. So reagieren beispielsweise die Moleküle des Wasserstoffs und des Stickstoffs unter Bildung von Ammoniak. Ammoniak kann durch die Umkehrung der Reaktion in die Elemente Wasserstoff und Stickstoff zerfallen:



Die beiden gegenläufigen einspitzigen Pfeile sind das Symbol für eine Gleichgewichtsreaktion.

Einer der Faktoren, die die Geschwindigkeit einer Reaktion beeinflussen, ist die Teilchendichte im Reaktionsansatz, also die **Konzentration** der Edukte. 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 Reaktionsgefäß ansammeln, steigt die Häufigkeit von Zusammenstößen, die zur Rückreaktion führen können. Laufen Hin- und Rückreaktion mit gleicher Geschwindigkeit ab, ändern sich die Konzentrationen von Produkten und Edukten nicht mehr, der Zustand des **chemischen Gleichgewichts** ist erreicht. Die Ammoniakbildung erreicht ihr Gleichgewicht, wenn das Ammoniak ebenso schnell wieder zerfällt, wie es sich bildet. Bei manchen chemischen Reaktionen liegt das Gleichgewicht so weit auf Seiten der Produkte, dass die Reaktion praktisch vollständig verläuft.

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



K ist die Gleichgewichtskonstante, die Zahlen in eckigen Klammern geben die Konzentration in mol/l nach Erreichen des Gleichgewichtszustandes an.

Kapitel 3

Wasser als Grundstoff für Leben

✓ Vier Eigenschaften des Wassers tragen dazu bei, dass die Erde für das Leben ein geeigneter Ort ist

✓ Die Säure/Base-Bedingungen beeinflussen lebende Organismen



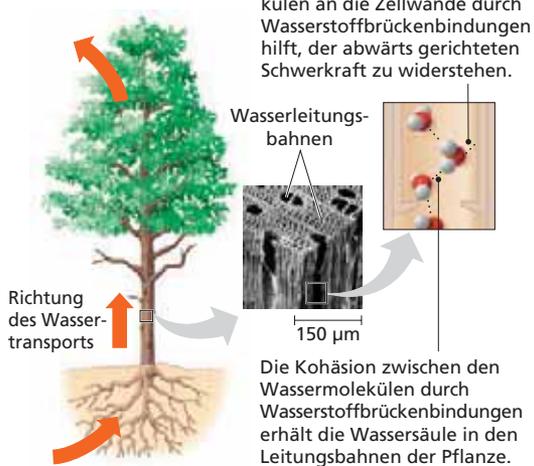


Abbildung 3.1: Wassertransport in Pflanzen.



Abbildung 3.2: Laufen auf dem Wasser.

3.1 Vier Eigenschaften des Wassers tragen dazu bei, dass die Erde für das Leben ein geeigneter Ort ist

3.1.1 Kohäsion

Obwohl sich die Anordnung der Moleküle im flüssigen Wasser beständig ändert, sind in jedem Moment die meisten der Moleküle untereinander durch zahlreiche Wasserstoffbrückenbindungen verknüpft. In ihrer Gesamtheit halten die Wasserstoffbrückenbindungen die Substanz zusammen – ein Phänomen, das man **Kohäsion** nennt.

Die Kohäsion liefert einen Beitrag zum Transport von Wasser bei Pflanzen (Abbildung 3.1). Wenn Wasser aus den Blättern verdunstet, üben die Wasserstoffbrückenbindungen zwischen den Wassermolekülen in den Blattadern einen Sog auf weiter unten befindliche Moleküle aus. Dieser nach oben gerichtete Sog setzt sich durch die wasserleitenden Zellen den ganzen Weg bis hinab in die Wurzeln fort. Die **Adhäsion** von Wassermolekülen an Zellwände durch Wasserstoffbrückenbindungen hilft zusätzlich bei der Überwindung des durch die Schwerkraft ausgeübten Zuges in Richtung auf die Wurzeln.

Im Zusammenhang mit der Kohäsion ist die **Oberflächenspannung** zu erwähnen. An der Grenzfläche zwischen Wasser und Luft befindet sich eine mehr oder minder regelmäßige Anordnung von Wassermolekülen; diese sind durch Wasserstoffbrückenbindungen mit den darunter befindlichen Wasserschichten verknüpft. 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 können auf dem Wasser sitzen oder sogar laufen, ohne dabei die Oberfläche zu durchbrechen (Abbildung 3.2).

3.1.2 Ausgleich von Temperaturunterschieden

Hohe spezifische Wärmekapazität Die Fähigkeit des Wassers, die Temperatur verhältnismäßig stabil zu halten, ist eine Folge seiner hohen spezifischen Wärmekapazität. Diese ist als diejenige Wärmemenge definiert, die zugeführt werden muss, um bei einer bestimmten Menge eines Stoffes eine bestimmte Temperaturänderung zu bewirken. Die spezifische Wärmekapazität des Wassers beträgt ca. $4 \text{ kJ } ^\circ\text{C}^{-1} \text{ kg}^{-1}$, die von Ethanol nur $2,5 \text{ kJ } ^\circ\text{C}^{-1} \text{ kg}^{-1}$. 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.

Die hohe spezifische Wärmekapazität lässt sich – wie viele andere seiner Eigenschaften – auf die Ausbildung von Wasserstoffbrückenbindungen zurückführen. Ein Joule Wärme ruft eine vergleichsweise geringe Temperaturerhöhung hervor, weil ein großer Teil dieser Energie notwendig ist, um die Wasserstoffbrückenbindungen aufzulösen, bevor die Temperatur ansteigen kann. Eine große Menge Wasser kann aufgrund der hohen spezifischen Wärmekapazität eine sehr große Wärmemenge absorbieren und speichern – zum Beispiel Sonnenwärme des Tages – und sich dabei um einige Grade erwärmen. Während der Nacht und während des Winters kann das sich abkühlende Wasser die darüber liegende Luft langsam erwärmen. Das ist der Grund, warum Küstengebiete im Allgemeinen ein milderes Klima aufweisen als landeinwärts gelegene Regionen. Da Lebewesen in erster Linie aus Wasser bestehen, sind sie aufgrund der Wärmekapazität gut in der Lage, Schwankungen der eigenen Temperatur zu widerstehen.

MERKE!

Die Verdampfungswärme ist diejenige Wärmemenge, die einer Flüssigkeit zugeführt werden muss, um sie in die Gasphase zu überführen.

MERKE!

Wenn eine Flüssigkeit verdampft, entsteht die Verdunstungskälte durch Abkühlung des zurückbleibenden, noch nicht verdampften Anteils des Flüssigkeitsvolumens.

Abkühlung durch Verdunstung Die Moleküle einer beliebigen Flüssigkeit bleiben eng beieinander, weil sie sich gegenseitig anziehen. Moleküle, die sich schnell genug bewegen (genügend kinetische Energie haben), um diese Anziehungskräfte zu überwinden, können der Flüssigkeit entweichen und in die Gasphase übertreten. Dieser Übergang von der flüssigen in die gasförmige Phase wird **Verdunstung** oder **Verdampfung** genannt. Selbst bei niedrigen Temperaturen können die schnellsten Teilchen in die Gasphase entweichen (Dampfdruck der Flüssigkeit). Ein Glas Wasser wird bei Zimmertemperatur schließlich vollständig verdampfen. Falls die Flüssigkeit erhitzt wird, nimmt die mittlere Bewegungsenergie 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. Wasser besitzt eine im Vergleich zu anderen Flüssigkeiten hohe Verdampfungswärme. Um 1 g Wasser bei 25 °C zu verdampfen, ist eine Energiemenge von 2.430 J notwendig. Das ist beinahe doppelt so viel, wie für die Verdampfung von 1 g Ethanol notwendig ist. Die große Verdampfungswärme des Wassers ist eine weitere Eigenschaft, die von den zwischenmolekularen Wasserstoffbrückenbindungen herrührt. Diese müssen überwunden werden, damit die Moleküle aus der Flüssigkeit entweichen können.

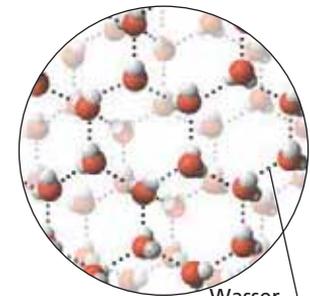
Wenn eine Flüssigkeit verdampft, kühlt der zurückbleibende, noch nicht verdampfte Anteil des Flüssigkeitsvolumens ab. Diese **Verdunstungskälte** kommt dadurch zustande, dass die „schnellsten“ Moleküle (jene mit der größten kinetischen Energie) am wahrscheinlichsten in die Gasphase übertreten; dabei nehmen sie einen Großteil ihrer Energie mit.

Die Verdunstungskälte des Wassers trägt zur Stabilisierung der Temperaturen in Seen und Teichen bei und bildet weiterhin einen Mechanismus, der bei landlebenden Organismen ein Überhitzen verhindert. Die Verdunstung von Wasser aus den Blättern einer Pflanze verhindert, dass sich der Pflanzenkörper in der Sonnenhitze zu stark erwärmt. Die Verdunstung von Schweiß auf der menschlichen Haut hilft, an heißen Tagen eine Überhitzung zu vermeiden, wenn bei körperlicher Anstrengung ein Überschuss an Wärmeproduktion vorliegt.

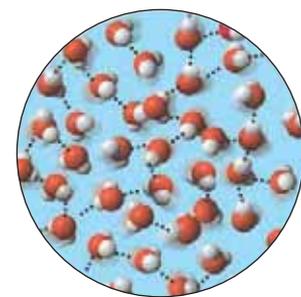
3.1.3 Aufschwimmendes Eis als Garant für den Lebensraum Wasser

Wasser ist eine von den wenigen bekannten Substanzen, die im festen Zustand eine geringere Dichte besitzen als im flüssigen. Dies ist der Grund, warum Eis auf flüssigem Wasser schwimmt und nicht darin absinkt. Bei 0 °C erstarrt die Anordnung der Wassermoleküle zu einem Kristallgitter, in dem jedes Wassermolekül an seinem Gitterplatz durch H-Brücken mit vier weiteren Wassermolekülen in Kontakt steht (Abbildung 3.3). Die Wasserstoffbrücken halten die Moleküle auf „Armeslänge“ voneinander entfernt – weit genug, um Eis eine ca. zehn Prozent geringere Dichte als flüssigem Wasser von 4 °C zu verleihen. Wasser hat bei 4 °C seine größte Dichte. Ab 4 °C dehnt sich Wasser langsam aus, da die Bewegungen der Moleküle zunehmen.

Die Fähigkeit von Eis, aufgrund seiner geringeren Dichte beim Schmelzen auf dem Wasser zu treiben, ist ein bedeutsamer Umweltfaktor für die Entwicklung von Leben. Falls Eis schwerer wäre und zu Boden sänke, würden schließlich alle Teiche, Seen und sogar die Meere vollständig durchfrieren. Wenn Wasser sich abkühlt, 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 es dem Leben, unter der gefrorenen Oberfläche zu existieren.



Wasserstoffbrückenbindungen
Eis: stabile Wasserstoffbrückenbindungen



flüssiges Wasser
fluktuierende Wasserstoffbrückenbindungen

Abbildung 3.3: Eis: Kristallstruktur und aufschwimmende Barriere. Das hier gezeigte Meereslebewesen ist ein Krill unterhalb des antarktischen Eispanzers.

Was würde bei starker Temperaturniedrigung beziehungsweise -erhöhung mit der wässrigen Umwelt der Garme passieren, falls Wasser keine Wasserstoffbrückenbindungen ausbildete?



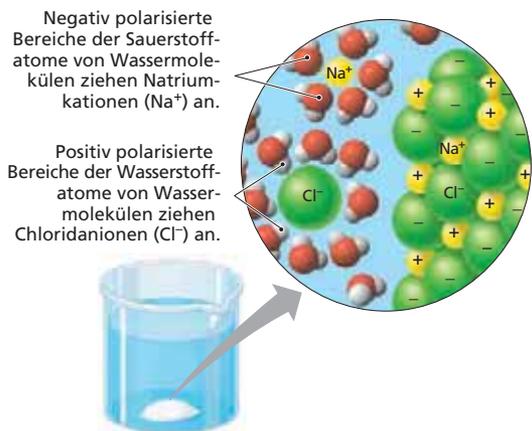


Abbildung 3.4: Die Auflösung von Kochsalz in Wasser.

Was würde passieren, wenn man diese Lösung für eine lange Zeit erhitzte?

3.1.4 Des Lebens Lösungsmittel

Eine Flüssigkeit, die eine homogene Mischung von zwei oder mehr Stoffen ist, wird als **Lösung** bezeichnet. Die mengenmäßig überwiegende Komponente wird **Lösungsmittel** genannt und die im Unterschuss vorliegende ist die **gelöste Substanz**. Eine **wässrige Lösung** ist eine, bei der Wasser als Lösungsmittel dient.

Wir wollen als Beispiel annehmen, dass ein Löffel Kochsalz (Natriumchlorid) in Wasser gegeben wird (Abbildung 3.4).

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.

Viele Verbindungen, die aus polaren Molekülen bestehen, wie etwa Zucker, lösen sich ebenfalls in Wasser, wobei die Teilchen des Lösungsgutes von Wassermolekülen umgeben werden, die Wasserstoffbrückenbindungen mit ihnen ausbilden. Selbst Moleküle, die so groß sind wie die von Proteinen, können wasserlöslich sein, wenn sie ionisierbare und/oder polare Bereiche an ihren Oberflächen tragen.

Hydrophile und hydrophobe Substanzen Alle Stoffe, die eine Affinität für Wasser haben, werden **hydrophil** genannt (gr. *hydor*, Wasser + *philos*, liebend).

Es gibt natürlich auch Stoffe, die keine Affinität für Wasser haben. Stoffe, die aus ungeladenen (nicht ionischen) oder unpolaren Teilchen bestehen oder die aus sonstigen Gründen nicht befähigt sind, Wasserstoffbrücken auszubilden, lösen sich nicht in Wasser und scheinen es sogar abzustößen. Man nennt diese Stoffe **hydrophob** (gr. *phobos*, Furcht). Ein Beispiel aus der heimischen Küche ist Salatöl, das sich bekanntermaßen nicht dauerhaft mit Wasser oder wasserlöslichen Substanzen wie Essig vermischen lässt. Das hydrophobe Verhalten der Öltröpfchen beruht auf dem weitgehenden Fehlen polarer Bindungen in seinen Molekülen.

Konzentrationen wässriger Lösungen Um Reaktionen zwischen in Wasser gelösten Stoffen verstehen zu können, muss man die Konzentration (Stoffmenge pro Volumen) der in der Lösung vorliegenden Stoffe kennen.

Wenn man Experimente durchführt, zieht man die Molmassen der betreffenden Stoffe heran. Diese setzt die Masse in Beziehung zur Teilchenzahl. Die **Molekülmasse** ist die Summe aller Atommassen der Verbindung. Bei Rohrzucker (Saccharose, Summenformel $\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$) beispielsweise ist die Masse des Kohlenstoffatoms 12 Dalton, die des Wasserstoffatoms 1 Dalton und die des Sauerstoffs 16 Dalton. $12 \times 12 + 22 \times 1 + 11 \times 16 = 342$ Dalton. Das Abwiegen kleiner Molekülmengen ist nicht praktikabel und auch nicht nützlich. In der Chemie ist daher eine Stoffmenge allgemein üblich, die als **Mol** bezeichnet wird. In Analogie dazu, dass „ein Dutzend“ eine Menge von zwölf meint, bezeichnet ein Mol immer $6,022 \times 10^{23}$ Teilchen. Diese Zahl (Avogadro-Zahl) entspricht gerade der Anzahl an Teilchen, deren Masse in Gramm der Atom- oder Molekülmasse in Atommasseneinheiten (Dalton) entspricht. $6,022 \times 10^{23}$ Kohlenstoffatome (das heißt 1 mol C-Atome) der angenäherten Masse von 12 Dalton wiegen daher gerade 12 Gramm. Diese Beziehung ist von größter praktischer Bedeutung.

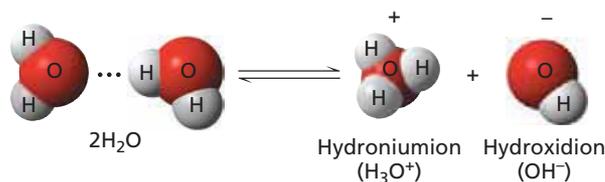
Kennt man die Molmasse einer Verbindung, so lässt sich daraus augenblicklich die in einer gewissen Menge des Stoffes vorhandene Teilchenzahl ableiten. Unser Rohrzucker mit seiner Molmasse von 342 **Dalton** sagt uns, dass 342 g Rohrzucker $6,022 \times 10^{23}$ Rohrzuckermoleküle enthalten. Benötigt man im Labor ein Mol Rohrzucker, wiegt man einfach 342 g 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.

Wie würden wir vorgehen, um 1 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 1 l-Marke an einem kalibrierten Gefäß auf. Die **Molarität** einer Lösung gibt an, wie viele Mole in 1 l Lösung (aber nicht 1 l Lösungsmittel!) vorliegen.

3.2 Die Säure-/Base-Bedingungen beeinflussen lebende Organismen

Bei der Wechselwirkung von Wassermolekülen untereinander kommt es gelegentlich vor, dass ein Wasserstoffion (H^+), das im Grunde nichts anderes als ein Wasserstoffatomkern (Proton) ist, von einem Wassermolekül abgespalten und gleichzeitig von einem der freien Elektronenpaare am Sauerstoffatom eines anderen Moleküls eingefangen wird. Das Wassermolekül, welches das Wasserstoffion abgespalten hat, ist nun ein Hydroxidion (OH^-); es ist einfach negativ geladen. Das Wassermolekül, welches das Proton aufgenommen hat, ist nunmehr ein Hydroniumion (H_3O^+). Als chemische Reaktionsgleichung stellt sich diese Protolysereaktion wie folgt dar:

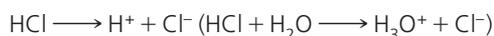


Aus Gründen der Vereinfachung ist es üblich, in Reaktionsgleichungen H^+ zu schreiben. Dabei handelt es sich in wässrigen Lösungen tatsächlich aber immer um das Hydroniumion H_3O^+ .

Wie an dem Gleichgewichts(doppel)pfeil erkenntlich ist, handelt es sich um eine reversible Reaktion, die einen dynamischen Gleichgewichtszustand erreicht. 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. Die Konzentration der Hydroxid- und Hydroniumionen in reinem Wasser beträgt jeweils nur 10^{-7} M (bei 25 °C).

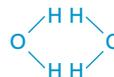
3.2.1 Effekte einer pH-Wertveränderung

Säuren und Basen 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 also ein Wasserstoffionendonator. Gibt man beispielsweise Chlorwasserstoff (HCl) in Wasser, so dissoziieren Wasserstoffionen ab. Zurück bleiben Chloridionen. Die Lösung von HCl in Wasser heißt Salzsäure:



VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Was versteht man unter Elektronegativität und wie beeinflusst diese die Wechselwirkungen zwischen Wassermolekülen?
2. Warum ist es unwahrscheinlich, dass zwei benachbarte Wassermoleküle sich in der folgenden Anordnung befinden würden?



3. Was wäre, wenn? Welche Wirkung auf die Eigenschaften des Wassers hätte es, wenn Sauerstoff und Wasserstoff gleiche Elektronegativitäten besäßen?
4. Beschreiben Sie, wie die Eigenschaften des Wassers zur Aufwärtsbewegung von Wasser innerhalb eines Baumes beitragen.
5. Wie kann das Gefrieren von Wasser Steine sprengen?
6. Wie würden Sie vorgehen, um eine halbmolare (0,5 M) Natriumchloridlösung herzustellen? Wie groß sind die Konzentrationen der einzelnen Ionen in der fertigen Lösung?
7. Was wäre, wenn? Die Beine eines Wasserläufers (Abbildung 3.2) sind mit einer hydrophoben Substanz überzogen. Worin könnte ihr Vorteil für das Tier bestehen? Was würde passieren, wenn die Substanz hydrophil wäre?

MERKE!

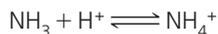
Eine Säure ist eine chemische Verbindung, die in einer chemischen Reaktion Wasserstoffionen abgibt.

MERKE!

Eine Base ist ein Stoff, der zur Aufnahme von Wasserstoffionen befähigt ist.

Diese H⁺-Ionenquelle bewirkt eine Ansäuerung der Lösung. Die saure Lösung enthält mehr H⁺- als OH⁻-Ionen.

Ein Stoff, der durch eine gegenläufige Protolysereaktion zu einer Herabsetzung der Hydroniumionenkonzentration einer wässrigen Lösung führt, wird **Base** genannt. Basen sind Wasserstoffionenakzeptoren. Ammoniak (NH₃) beispielsweise wirkt als Base, weil das freie Elektronenpaar am Stickstoffatom ein Wasserstoffion aufnehmen kann; es bildet sich das Ammoniumion (NH₄⁺):



Andere Basen dissoziieren in Hydroxidionen, die als (starke) Basen wirken und die Wasserstoffionen von Wassermolekülen oder von anderen als Säuren fungierenden Stoffen übernehmen. Ein Beispiel hierfür ist das Natriumhydroxid (NaOH), dessen wässrige Lösung Natronlauge heißt und stark ätzend wirkt:



In jedem Fall bewirkt die Base eine Verminderung der H⁺-Ionenkonzentration. Lösungen, deren Gehalt an OH⁻-Ionen größer ist als ihr Gehalt an H⁺-Ionen, werden Basen oder Laugen genannt. Eine Lösung, die gleiche Konzentrationen an H⁺- und OH⁻-Ionen enthält, wird neutral genannt, weil sie weder sauer noch basisch (alkalisch) reagiert.

Die pH-Wertskala In wässrigen Lösungen von 25 °C beträgt das Produkt der Konzentrationen von H⁺- und von OH⁻-Ionen 10⁻¹⁴:

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

Die eckigen Klammern bedeuten definitionsgemäß die molare Konzentration des in der Klammer stehenden Stoffes. In einer neutralen Lösung bei Standardtemperatur beträgt [H⁺] = [OH⁻] = 10⁻⁷ mol/l. Setzt man so viel Säure zu, dass [H⁺] auf 10⁻⁵ mol/l ansteigt, so sinkt [OH⁻] folglich auf 10⁻⁹ mol/l ab, da das Produkt beider weiterhin 10⁻¹⁴ mol²/l² ist. Die von der Säure freigesetzten Wasserstoffionen verbinden sich vorzugsweise mit den Hydroxidionen zu neutralen Wassermolekülen, wodurch die Konzentration an freiem OH⁻ absinkt. Eine Base (Lauge) hat den gegenteiligen Effekt und bewirkt durch ihre Funktion als Wasserstoffionenakzeptor eine Erhöhung der OH⁻-Ionenkonzentration. Kennt man die Konzentration entweder der H⁺- oder der OH⁻-Ionen in einer wässrigen Lösung, lässt sich die Konzentration der jeweils anderen Ionensorte aus der obigen Beziehung leicht berechnen.

Da die H⁺- und die OH⁻-Ionenkonzentration einer Lösung über einen Bereich von vielen Zehnerpotenzen variieren kann, hat man der Übersichtlichkeit halber eine logarithmische Skala entwickelt, die sogenannte **pH-Wertskala** (Abbildung 3.5). Der pH-Wert einer Lösung ist als der negativ dekadische Logarithmus (= Logarithmus zur Basis 10) der Wasserstoffionenkonzentration definiert:

$$\text{pH} = -\log [\text{H}^+]$$

In reinem Wasser oder einer neutral reagierenden wässrigen Lösung gilt [H⁺] = 10⁻⁷ M; dies führt uns zu folgender Beziehung:

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

Der pH-Wert einer neutralen Lösung bei 25 °C beträgt also 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 liegen im pH-Wertbereich zwischen 6 und 8. Es gibt jedoch einige Ausnahmen wie den stark sauren Magensaft des Menschen, der einen pH-Wert von etwa 2 aufweist.

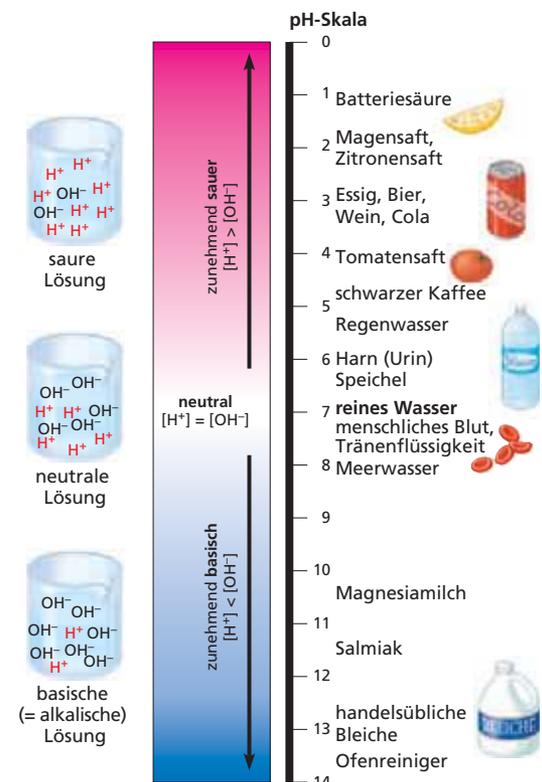
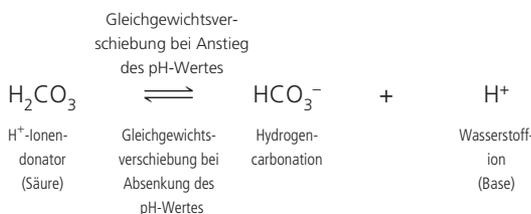


Abbildung 3.5: Die pH-Wertskala und die angenäherten pH-Werte einiger wässriger Lösungen.

Machen Sie sich klar, dass eine Veränderung um eine pH-Werteinheit eine Änderung der H^+ - und der OH^- -Ionenkonzentration um das Zehnfache bedeutet. Eine Lösung mit einem pH-Wert von 3 ist also nicht doppelt so sauer wie eine mit einem pH-Wert von 6, sondern 1.000-mal so sauer (drei Zehnerpotenzen). Selbst wenn sich der pH-Wert einer Lösung nur leicht ändert, kann dies tatsächlich einer substanzialen Veränderung der H^+ - und OH^- -Ionenkonzentrationen entsprechen.

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

Für den verhältnismäßig gleichbleibenden pH-Wert in physiologischen Flüssigkeiten, wie z. B. Blut, sind Stoffe verantwortlich, die als **Puffer** bezeichnet werden. Puffer sind Stoffe, die einer pH-Wertveränderung einer Lösung, also Konzentrationsveränderungen der H^+ - und OH^- -Ionen, entgegenwirken. Sie tun dies, indem sie Wasserstoffionen aus der Lösung abfangen, wenn deren Konzentration sich erhöht, oder Wasserstoffionen abdissoziieren, wenn deren Konzentration fällt. Puffer bestehen aus einer schwachen Säure (HA) und ihrer konjugierten Base (A^-). Im Blut und anderen biogenen Lösungen gibt es mehrere Puffersysteme, die zur Aufrechterhaltung des physiologischen pH-Wertes beitragen. Eines dieser Puffersysteme ist der Hydrogencarbonatpuffer, der sich formal von der zweibasigen Kohlensäure (H_2CO_3) ableitet. Diese bildet sich durch die Reaktion von Kohlendioxid mit Wasser (zum Beispiel im Blutplasma). Die instabile Kohlensäure dissoziiert augenblicklich zu Hydrogencarbonationen (HCO_3^-):



Das chemische Gleichgewicht zwischen der Kohlensäure und dem Hydrogencarbonat verschiebt sich je nachdem, ob der Lösung Wasserstoffionen entzogen oder zugefügt werden, nach links oder rechts. Falls die H^+ -Ionenkonzentration im Blut zu fallen beginnt (wenn also der pH-Wert ansteigt), verschiebt sich das Protolysegleichgewicht nach rechts. Es zerfallen mehr Kohlensäuremoleküle dissoziativ und füllen den Vorrat an Hydroniumionen wieder auf. Beginnt die H^+ -Ionenkonzentration im Blut aber zu steigen (der pH-Wert abzusinken), verläuft die Reaktion von rechts nach links. Die basisch wirkenden Hydrogencarbonationen nehmen H^+ -Ionen auf, es bildet sich H_2CO_3 , das sofort zu H_2O und CO_2 zerfällt. Das Kohlensäure-/Hydrogencarbonatpuffersystem besteht aus einer schwachen Säure und einer ebenfalls schwachen Base im Gleichgewicht. Die meisten anderen Puffersysteme bestehen ebenfalls aus Säure/Base-Paaren.

3.2.2 Gefährdungen der Wasserqualität auf der Erde

Führt man sich die Abhängigkeit allen Lebens vom Wasser vor Augen, so stellt sich die Kontamination von Flüssen, Seen, Meeren und dem Regen als schwerwiegendes Umweltproblem dar. Viele Gefährdungen der Wasserqualität sind Folgen menschlicher Aktivitäten, wie zum Beispiel die Verbrennung fossiler Brennstoffe (Kohle, Erdöl, Erdgas). Diese Praxis, seit ihrem Beginn im Rahmen der industriellen Revolution Anfang des 19. Jahrhunderts stetig

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Im Vergleich zu einer basischen Lösung vom pH-Wert 9 weist das gleiche Volumen einer sauren Lösung vom pH-Wert 4 _____-mal so viele Wasserstoffionen (H^+) auf.
2. HCl ist eine starke Säure, die in Wasser praktisch vollständig dissoziiert: $\text{HCl} \rightarrow \text{H}^+ + \text{Cl}^-$. Berechnen Sie den pH-Wert einer 0,01 M HCl-Lösung.
3. Was wäre, wenn? Was würde, ausgehend von (a) einem Liter reinen Wassers und (b) einem Liter verdünnter Essigsäure passieren, wenn man jeweils 0,01 mol einer starken Säure zusetzte? Wie verhielte sich der pH-Wert der Lösung? Verwenden Sie die entsprechenden Reaktionsgleichungen, um das Ergebnis zu erklären.

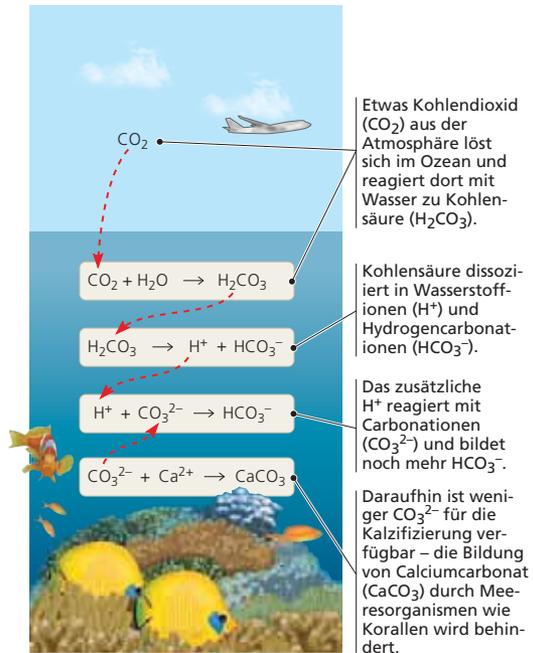


Abbildung 3.6: Anthropogenes CO₂ in der Atmosphäre und sein Schicksal im Ozean.

im Ansteigen begriffen, setzt Gase frei, darunter reichlich Kohlendioxid. Die chemische Reaktion von CO₂ 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, außerdem ändert sich die Oberflächentemperatur durch den Treibhauseffekt.

Das Verbrennen fossiler Brennstoffe ist außerdem 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 gehen vielerorts nieder. Auch unkontaminierter Regen reagiert sauer und besitzt einen pH-Wert von ca. 5,6, der auf die Bildung und Dissoziation von Kohlensäure durch die Reaktion mit Kohlendioxid 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, in Deutschland zum Beispiel in den 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 betroffen. In den 1980er Jahren gab es eine breite öffentliche Diskussion der Problematik, als es in Teilen Europas infolge des sauren Regens zu einem drastischen und daher nicht mehr ignorierbaren Waldsterben kam.

Das als Hauptprodukt der Verbrennung fossiler Brennstoffe anfallende Kohlendioxid ruft andere Probleme hervor. Seine Freisetzung in die Atmosphäre hat sich ständig erhöht und soll sich, Voraussagen zufolge, bis zum Jahr 2065 gegenüber dem Wert von 1880 verdoppeln. Etwa die Hälfte des Kohlendioxids verbleibt in der Luft und verhindert wie eine „Schutzdecke“ die Abstrahlung von Wärmestrahlung in den Weltraum („Treibhauseffekt“).

Wenn sich CO₂ im Meerwasser löst, reagiert ein kleiner Teil mit Wasser zu Kohlensäure (H₂CO₃, siehe oben), die den pH-Wert senkt, dies wird als **Meeresansäuerung** bezeichnet (Abbildung 3.6). 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. Schon heute sehen wir, dass Korallenriffe massiv durch die Ansäuerung absterben.

Kapitel 4

Kohlenstoff und die molekulare Vielfalt des Lebens

- ✓ Die organische Chemie befasst sich mit dem Studium von Verbindungen des Kohlenstoffs
- ✓ Kohlenstoffgerüste erlauben die Bildung vielgestaltiger Moleküle
- ✓ Eine kleine Anzahl funktioneller Gruppen bildet den Schlüssel zur Funktion von Biomolekülen



MERKE!

Die organische Chemie ist der Zweig der Chemie, der sich mit den Verbindungen des Kohlenstoffs befasst.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Zu welchen Schlussfolgerungen gelangte Stanley Miller, als er unter den Reaktionsprodukten seines berühmten Experimentes Aminosäuren fand?
2. Was wäre, wenn? Als Miller das in Abbildung 4.1 beschriebene Experiment ohne elektrische Entladungen durchführte, fand er keine organischen Reaktionsprodukte. Was könnte die Erklärung für dieses Ergebnis sein?

4.1 Die organische Chemie befasst sich mit dem Studium von Verbindungen des Kohlenstoffs

Der Zweig der Chemie, der sich mit den Verbindungen des Kohlenstoffs befasst, wird **organische Chemie** genannt. Die Vielfalt organischer Verbindungen reicht vom Methan (CH_4), der einfachsten aller organischen Verbindungen, bis zu sehr großen Makromolekülen wie den Proteinen, die aus Tausenden von Atomen zusammengesetzt sind. Die meisten organischen Verbindungen enthalten neben Kohlenstoffatomen zusätzlich noch Wasserstoffatome.

Abbildung 4.1 stellt ein berühmt gewordenes Experiment vor, das zeigen sollte, wie diese komplexen organischen Verbindungen auf der frühen Erde aus anorganischen Verbindungen entstanden sein könnten.

Die Zahl der bekannten Kohlenstoffverbindungen übertrifft die Zahl der bekannten Verbindungen aller übrigen Elemente. Viele organische Verbindungen weisen eine Komplexität im Bau auf, die sich bei „anorganischen“ Verbindungen so nicht zeigt. Die Grundlage der organischen Chemie ist die einzigartige chemische Vielseitigkeit des Elementes Kohlenstoff.

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 ähnelten. Ein Reaktionskolben mit Wasser sollte den Urozean („Ursuppe“) nachahmen. Das Wasser wurde kontinuierlich erhitzt, so dass ein Teil verdampfte und in einen zweiten, höher gelegenen Kolben gelangte, der die sauerstofflose „Uratmosphäre“ enthielt, die aus einem Gasgemisch bestand. In dieser synthetischen Atmosphäre wurden durch elektrische Entladungen Funken erzeugt, die die Blitze von Gewittern simulieren sollten (siehe Abbildung).

Ergebnis Miller konnte eine Reihe von organischen Verbindungen beziehungsweise einige ihrer Vorstufen nachweisen, die verbreitet in Lebewesen zu finden sind. Dazu gehörten Stoffe wie Formaldehyd (HCHO), Blausäure (HCN) und komplexere Verbindungen wie Aminosäuren, gewisse heterozyklische Verbindungen sowie langkettige Kohlenwasserstoffe.

Schlussfolgerung Organische Verbindungen, die einen ersten Schritt im Hervorbringen von Leben darstellen, könnten auf der frühen Erde abiotisch spontan entstanden sein und sich angereichert haben. (Wir werden diese Hypothese im Detail in Kapitel 25 erörtern.)

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

Was wäre, wenn? Wie könnten die relativen Mengen der Produkte HCN und HCHO ausgesehen haben, falls Miller die Ammoniakkonzentration in seinem Ansatz erhöht hätte?

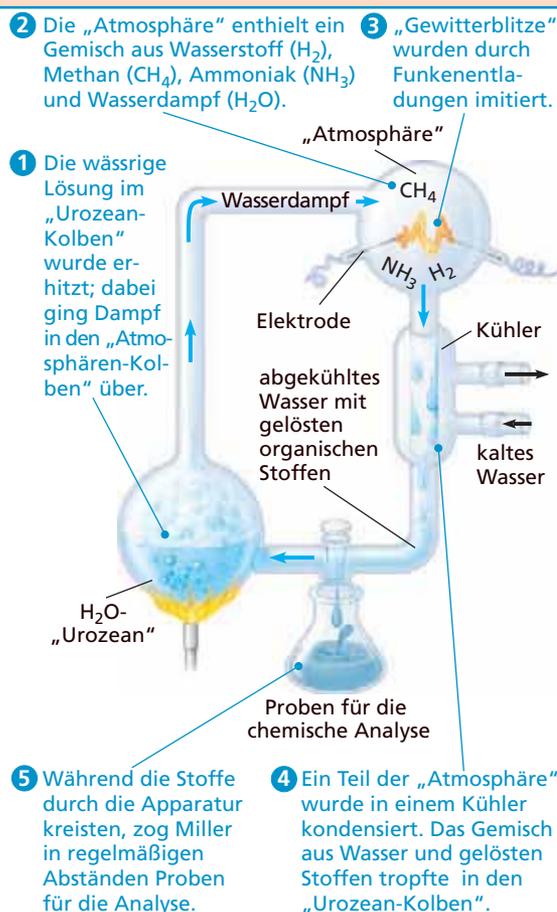


Abbildung 4.1: Können sich organische Verbindungen unter Bedingungen bilden, von denen angenommen wird, dass sie jenen auf der frühen Erde ähnlich sind?

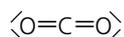
4.2 Kohlenstoffgerüste erlauben die Bildung vielgestaltiger Moleküle

4.2.1 Die Bindungsbildung des Kohlenstoffs

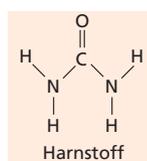
Kohlenstoffatome besitzen sechs Elektronen; zwei davon besetzen die erste Elektronenschale, die übrigen vier die zweite. Der Kohlenstoff bildet für gewöhnlich ein Elektronenoktett in der zweiten Schale, indem die Atome kovalente Bindungen ausbilden, durch die sie Zugriff auf weitere vier Elektronen erlangen. Es können Einfach-, Doppel- oder Dreifachbindungen sein. Jedes Kohlenstoffatom kann somit als Verzweigungspunkt dienen, von dem bis zu vier Seitenzweige abgehen können. Diese Vierbindigkeit ermöglicht die Bildung großer Moleküle von komplexer Struktur.

Wenn ein Kohlenstoffatom vier kovalente Einfachbindungen ausbildet, weisen die vier gleichartigen Hybridorbitale in die Ecken eines gedachten Tetraeders (siehe Abbildung 2.11 b). Die Bindungswinkel in regelmäßig tetraedrischen Molekülen wie Methan (CH_4) betragen $109,5^\circ$. Das Ethanmolekül (C_2H_6) besitzt die Gestalt zweier, an ihren Spitzen zusammenhängender Tetraeder (Abbildung 4.2 a). Bei Molekülen mit noch mehr Kohlenstoffatomen weist jede Gruppe, bei der ein C-Atom mit vier anderen Atomen verbunden ist, ebenfalls tetraedrische Gestalt auf. Sind aber zwei Kohlenstoffatome durch eine Doppelbindung miteinander verknüpft, liegen alle an diese Atome gebundenen weiteren Atome in einer Ebene. Ethen (C_2H_4) ist ein Beispiel für ein solch flaches Molekül (Abbildung 4.2 b).

Im Kohlendioxidmolekül (CO_2) ist ein einzelnes Kohlenstoffatom jeweils durch Doppelbindungen mit zwei Sauerstoffatomen verbunden. Die Strukturformel für CO_2 ist wie folgt:



Die Anordnung der Elektronenpaare führt zur Vervollständigung der erwähnten Elektronenoktette in den Valenzschalen der beteiligten Atome. Kohlendioxid spielt eine bedeutende Rolle als Kohlenstoffquelle aller organischen Verbindungen in Organismen.



Beim Harnstoff weist jedes der Atome die erforderliche Anzahl kovalenter Bindungen auf, um das Elektronenoktett der Valenzschale zu vervollständigen. In diesem Fall ist das Kohlenstoffatom sowohl zwei Einfachbindungen mit zwei Stickstoffatomen als auch eine Doppelbindung mit dem Sauerstoffatom eingegangen.

4.2.2 Molekulare Vielfalt durch Variation des Kohlenstoffgerüsts

Ketten aus Kohlenstoffatomen bilden die Gerüste organischer Verbindungen (Abbildung 4.3). Die Molekülgerüste variieren in ihrer Größe und können unverzweigt, verzweigt oder ringförmig geschlossen sein. Manche dieser Kohlenstoffgerüste weisen Doppelbindungen auf, die in ihrer Zahl und Stellung im Molekül variieren. Weiterhin können Atome anderer Elemente an geeigneten Stellen mit dem Gerüst verknüpft sein.

Kohlenwasserstoffe Alle in den Abbildungen 4.2 und 4.3 aufgeführten Verbindungen sind **Kohlenwasserstoffe**, das heißt organische Verbindungen, die nur aus Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen zusammengesetzt sind. Kohlenwasserstoffe sind die Hauptbestandteile des Erdöls.

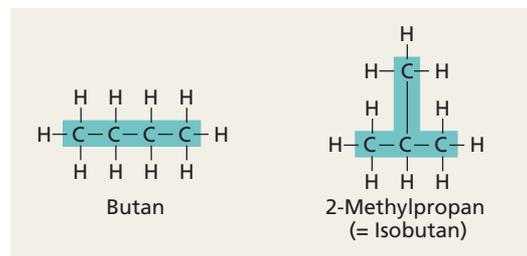
Obwohl reine Kohlenwasserstoffe in Lebewesen vergleichsweise selten sind, weisen viele der organischen Verbindungen in einer Zelle Bereiche auf, die

Name und Summenformel	Strukturformel	Kugel-Stab-Modell
(a) Ethan. C_2H_6		
(b) Ethen (= Ethylen). C_2H_4		

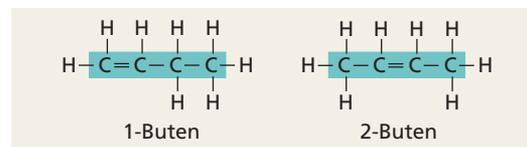
Abbildung 4.2: Die Struktur von Ethan und Ethen.



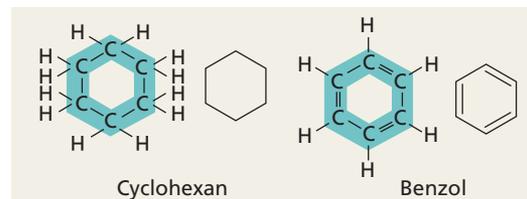
(a) Länge.



(b) Verzweigungsgrad.

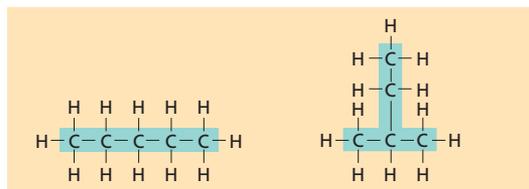


(c) Doppelbindungen.

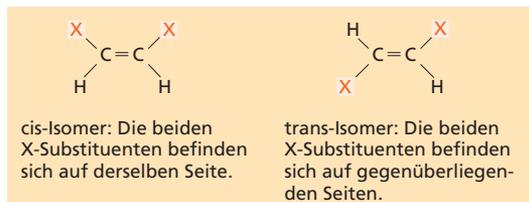


(d) Ringe. In den abstrahierten Strukturformeln (jeweils rechts) symbolisiert jede Ecke ein Kohlenstoffatom (einschließlich der/des daran gebundenen Wasserstoffatom(e)s).

Abbildung 4.3: Variationen von Kohlenstoffgerüsten.



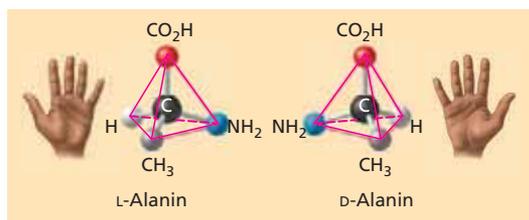
(a) **Strukturisomere** Links: n-Pentan; rechts: 2-Methylbutan (= Isopentan).



cis-Isomer: Die beiden X-Substituenten befinden sich auf derselben Seite.

trans-Isomer: Die beiden X-Substituenten befinden sich auf gegenüberliegenden Seiten.

(b) **Geometrische Isomere** (= cis/trans-Isomere)



(c) **Enantiomere** (= Spiegelbildisomere)

Abbildung 4.4: Drei Formen der Isomerie.

Zeichenübung Es gibt drei Isomere der Summenformel C_5H_{12} . Zeichnen Sie das dritte, unter (a) nicht dargestellte Isomer.

nur aus Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen gebildet werden. So sind etwa die als Fette bezeichneten Moleküle durch lange Kohlenwasserstoffketten gekennzeichnet, die an einen Nichtkohlenwasserstoffanteil gebunden sind. Weder Erdöl noch Fette lösen sich in Wasser. Beide Stoffgruppen gehören zu den hydrophoben Substanzen. Dies ist darauf zurückzuführen, dass die große Mehrheit ihrer Bindungen praktisch unpolare Kohlenstoff-Wasserstoff-Bindungen sind. Ein anderes Merkmal von Kohlenwasserstoffen ist, dass sie reaktionsträge sind und die Reaktionen, die sie eingehen, mit einem hohen Energieumsatz verbunden sind. Das Benzin unserer Autos besteht ebenso wie Heizöl und Erdgas aus Kohlenwasserstoffen und Fettmoleküle dienen Tieren als Energiespeicher.

Isomere Isomere sind Verbindungen, die identische Summenformeln, jedoch verschiedene Strukturen und infolgedessen unterschiedliche Eigenschaften besitzen.

Strukturisomere (= Konstitutionsisomere, Stellungsisomere) weisen bei gleicher Summenformel Unterschiede darin auf, wie die Atome miteinander verknüpft sind. Die Zahl der möglichen Isomere steigt mit einer Vergrößerung des Kohlenstoffgerüsts einer organischen Verbindung dramatisch an. Es gibt nur drei mögliche Isomere der Summenformel C_5H_{12} (von denen zwei in Abbildung 4.4a wiedergegeben sind), aber bereits 18 Oktane der Summenformel C_8H_{18} . Strukturisomere können sich auch in der Lage (Stellung) von im Molekül möglicherweise vorhandenen Doppelbindungen unterscheiden.

Geometrische Isomere (= cis/trans-Isomere) differieren voneinander in der Anordnung der Substituenten an $C=C$ -Doppelbindungen. Um die Achse einer Einfachbindung ist im Allgemeinen freie Drehbarkeit gewährleistet. Im Gegensatz dazu erlauben Doppelbindungen eine solche freie Rotation um die Bindungsachse nicht. Die Fixierung der Substituenten im Raum ist die Ursache für die geometrische Isomerie. Betrachten wir zur Verdeutlichung die Moleküle in Abbildung 4.4 b. Die Anordnung, bei der beide X-Substituenten auf derselben Seite liegen, wird als cis-Isomer bezeichnet, diejenige, bei der die X-Substituenten auf gegenüberliegenden Seiten liegen, als trans-Isomer. Dieser scheinbar geringe Unterschied im räumlichen Bau der Moleküle kann dramatische Auswirkungen auf die biologischen Aktivitäten haben. So ist die durch Licht verursachte Umwandlung des Retinals im Sehfärbstoff Rhodopsin von einem cis- in ein trans-Isomer die molekulare Grundlage des Sehvorganges im Auge (für Einzelheiten siehe Kapitel 50).

Enantiomere sind Isomere, die sich spiegelbildlich zueinander verhalten. Sie bilden eine spezielle Klasse von Stereoisomeren. In den Kugel-/Stabmodellen von Abbildung 4.4 c trägt das in der Tetraedermittelpunkt befindliche zentrale C-Atom vier verschiedene Substituenten. Man spricht von einem chiral substituierten Kohlenstoffatom (asymmetrisches C-Atom) oder von einem **Chiralitätszentrum** des Moleküls. Die vier Substituenten können auf zweierlei Weise um das Chiralitätszentrum herum gruppiert werden. Die beiden Anordnungen verhalten sich wie Bild und Spiegelbild oder, anders ausgedrückt, wie die links- und rechts-händige Version eines Moleküls. Für gewöhnlich ist nur ein Enantiomer eines Enantiomerenpaares biologisch aktiv, das andere inaktiv. Manchmal haben auch beide eine (dann unterschiedliche) biologische Wirkung.

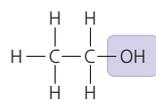
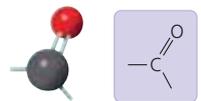
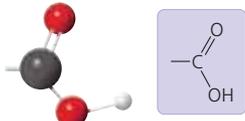
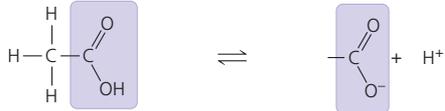
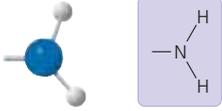
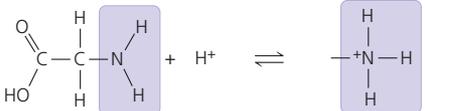
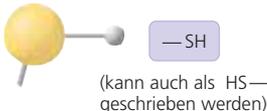
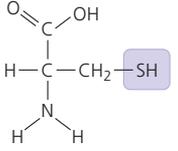
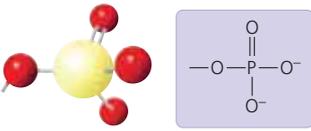
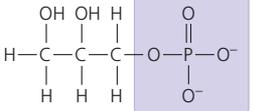
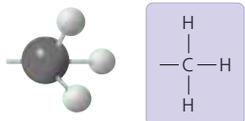
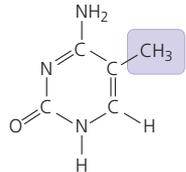
Die Enantiomerie ist für die Pharmazie wichtig, weil enantiomere Formen eines Medikamentenwirkstoffs nicht die gleiche Spezifität oder sogar deutlich verschiedene Wirkungen entfalten können. Beispiele sind das Schmerzmittel Ibuprofen und das Asthmamedikament Albuterol. In manchen Fällen kann ein Enantiomer sogar schädlich sein.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Zeichnen Sie die Strukturformel von C_2H_4 .
2. Welche der Moleküle in Abbildung 4.3 sind Isomere? Geben Sie für jedes der Molekülpaare den Isomerentyp an.
3. In welcher Hinsicht sind sich Benzin und Fette ähnlich?
4. Was wäre, wenn? Sind isomere Formen des Propan (C_3H_8) denkbar? Zeichnen Sie gegebenenfalls Strukturformeln der Isomere.

► Abbildung 4.5: Näher betrachtet

Einige biochemisch bedeutsame chemische Gruppen.

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: Carbonsäure (oder auch organische Säure) Wirkt als Säure (=Protonendonor), 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.

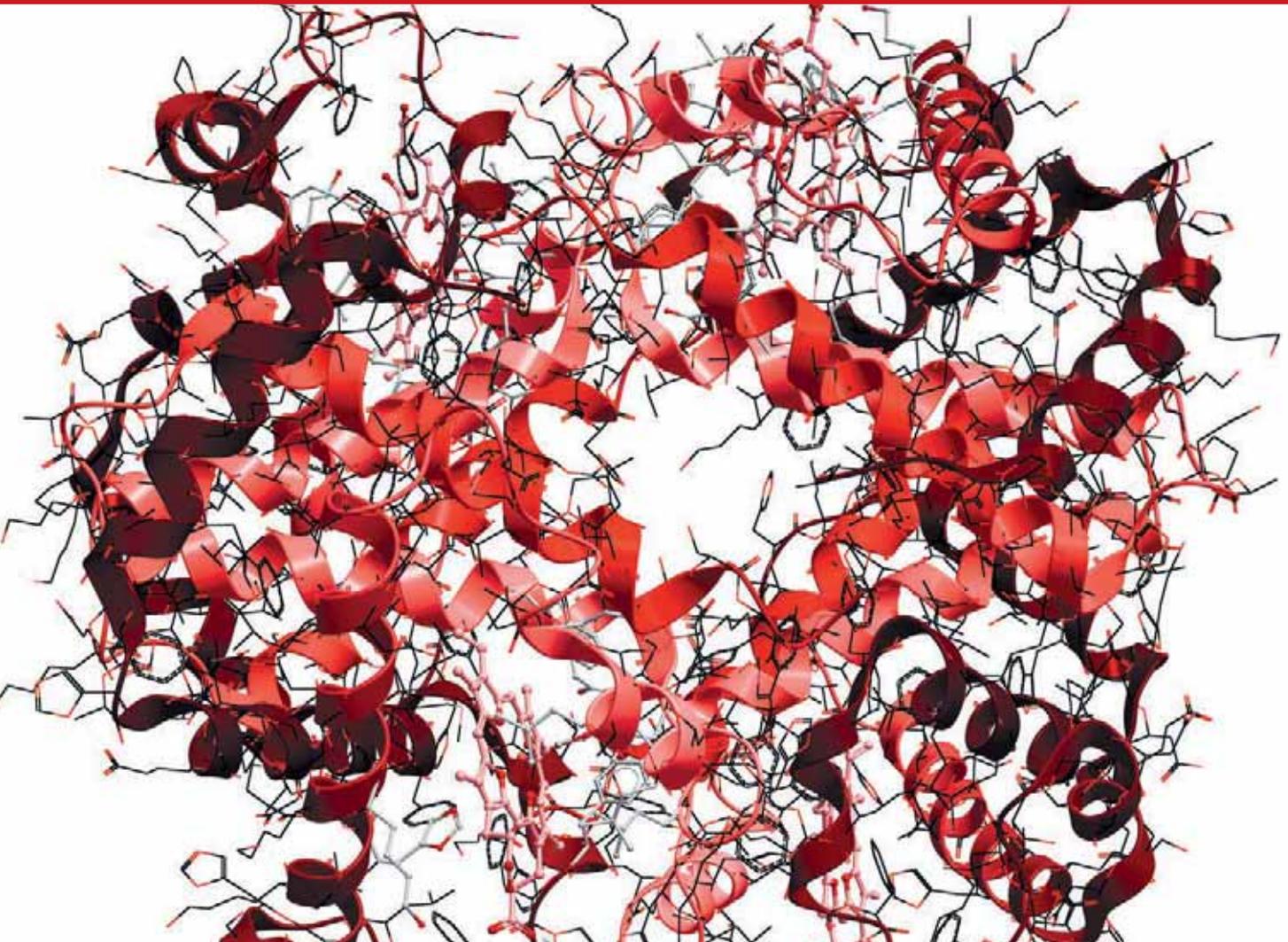
4.3.2 Die chemischen Elemente des Lebens: Eine Rückschau

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 ausbilden, ein essenzielles Merkmal der Struktur komplexer organischer Verbindungen. Unter diesen Elementen ist der Kohlenstoff geradezu virtuos bei der Bildung kovalenter Bindungen. Seine Vielseitigkeit ermöglicht die grandiose Vielfalt organischer Moleküle, die alle besondere Eigenschaften haben, die sich aus der jeweiligen Konfiguration des Kohlenstoffgerüsts und aus den daran gebundenen funktionellen Gruppen ergeben. Die Biodiversität auf der Erde basiert auf den sich daraus ergebenden vielfältigen Strukturen.

Kapitel 5

Struktur und Funktion biologischer Makromoleküle

- ✓ Makromoleküle sind aus Monomeren aufgebaute Polymere
- ✓ Kohlenhydrate dienen als Energiequelle und Baumaterial
- ✓ Lipide: Eine heterogene Gruppe hydrophober Moleküle
- ✓ Proteine: Funktionsvielfalt durch Strukturvielfalt
- ✓ Nucleinsäuren speichern und übertragen die Erbinformation



5.1 Makromoleküle sind aus Monomeren aufgebaute Polymere

Ein **Polymer** (gr. *polys*, viele und *meros*, Teil) ist ein kettenförmiges Molekül, das aus zahlreichen, mehr oder minder gleichen, sich wiederholenden Baueinheiten zusammengesetzt ist, die durch kovalente Bindungen miteinander verknüpft sind. Die sich wiederholenden Einheiten, die als Bausteine des Polymers dienen, heißen **Monomere** (gr. *monos*, ein).

5.1.1 Synthese und Abbau von Polymeren

Die chemischen Mechanismen, durch welche Zellen Polymere aufbauen und wieder abbauen, sind in allen Fällen grundsätzlich sehr ähnlich (Abbildung 5.1). Die Monomere treten in Reaktionen zusammen, bei denen Wasser abgespalten wird und die dabei übrig bleibenden Molekülreste kovalent miteinander verbunden werden. Dieser Reaktionstyp wird als **Kondensation** bezeichnet. Hierbei spaltet das eine Molekül eine OH-Gruppe ab, das andere ein H-Atom; beides zusammen wird als H_2O – Wasser – freigesetzt. Diese Reaktion wiederholt sich bei der Bildung eines Polymers ständig, wenn neue Monomere an die sich bildende Molekülkette angefügt werden. Die Kondensationsreaktionen werden von Enzymen katalysiert. **Enzyme** sind spezialisierte Makromoleküle, die chemische Reaktionen beschleunigen.

Die **Hydrolyse** (gr. *hydor*, Wasser und *lysis*, Spaltung) ist die Umkehrung der Kondensation – also die Bindungsspaltung durch eine Reaktion mit Wasser. Die Bindungen zwischen den Monomeren werden aufgelöst und das Wasserstoffatom eines Wassermoleküls an das eine und die OH-Gruppe an das andere Monomer angefügt. 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 zu den Monomeren. Diese werden dann in den Blutkreislauf aufgenommen und im Körper verteilt. In den Zellen können die Monomere dann erneut in Kondensationsreaktionen eintreten, um neue Polymere zu erzeugen.

5.1.2 Die Vielfalt der Polymere

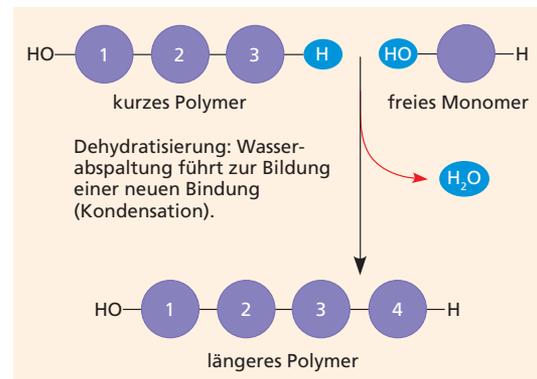
Worin liegt die Ursache für die Vielfalt der biologischen Makromoleküle? Diese Moleküle bestehen aus nur 40 bis 50 allgemein verbreiteten verschiedenen Monomeren. Der Aufbau eines riesigen Repertoires von Polymeren aus einer so begrenzten Anzahl von Monomeren ist vergleichbar mit dem Aufbau von Wörtern und Sätzen aus den 26 Buchstaben des Alphabets. Entscheidend ist die Anordnung der Bausteine oder Buchstaben – die spezielle, lineare Abfolge der Baueinheiten. Proteine zum Beispiel setzen sich aus 20 verschiedenen Typen von Aminosäuren zusammen, die in einer definierten Abfolge kovalent miteinander verbunden und im Regelfall Hunderte bis Tausende von Aminosäuren lang sind.

5.2 Kohlenhydrate dienen als Energiequelle und Baumaterial

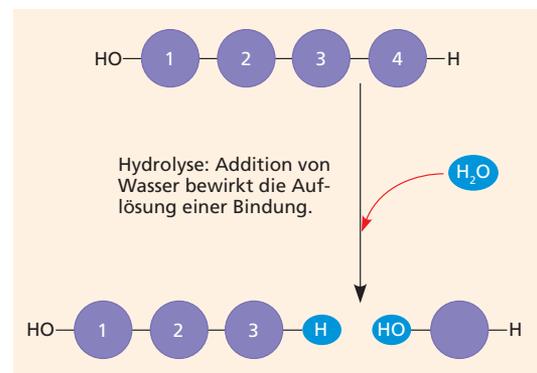
Kohlenhydrate sind Zucker und die aus ihnen gebildeten Polymere.

5.2.1 Zucker

Monosaccharide (gr. *monos*, einzeln und *sakcharon*, Zucker) haben generell die Summenformel $C_nH_{2n}O_n$ (Abbildung 5.2). Sie weisen alle eine Carbonylgruppe



(a) Dehydratisierungsreaktion bei der Synthese eines Polymers.



(b) Hydrolyse eines Polymers.

Abbildung 5.1: Synthese und Abbau von Polymeren.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Nennen Sie die vier Klassen biologischer Moleküle.
2. Wie viele Wassermoleküle sind notwendig, um ein Polymer von zehn Monomeren Länge vollständig zu hydrolysieren?
3. Was wäre, wenn? Nehmen Sie an, Sie essen eine Portion grüne Bohnen. Welche Reaktionen müssen ablaufen, damit die Aminosäuren, aus denen sich die Proteine gebildet haben, in Proteine des eigenen Körpers umgewandelt werden können?

Aldosen (Aldehydzucker) Carbonylgruppe am Ende des Kohlenstoffgerüsts		Ketosen (Ketozyucker) Carbonylgruppe innerhalb des Kohlenstoffgerüsts	
Triosen: 3C-Zucker (C₃H₆O₃)			
<p>Glycerinaldehyd Glucose-Abbauprodukt</p>	<p>Dihydroxyacetone Glucose-Abbauprodukt</p>		
Pentosen: 5C-Zucker (C₅H₁₀O₅)			
<p>Ribose RNA-Bestandteil</p>	<p>Ribulose Photosynthese-Zwischenprodukt</p>		
Hexosen: 6C-Zucker (C₆H₁₂O₆)			
<p>Glucose Hauptenergiequelle für Organismen</p>	<p>Galactose</p>	<p>Fructose Energiequelle für Organismen</p>	

($\geq C=O$) sowie mehrere Hydroxylgruppen ($-OH$) auf. Je nach Stellung der Carbonylgruppe im Molekül ist der Zucker entweder eine Aldose (ein Aldehyd) oder eine Ketose (ein Keton). Die Kohlenhydrate kennzeichnende Endung in der chemischen Fachsprache ist -ose. Die weitere Klassifizierung von Kohlenhydraten richtet sich nach der Anzahl von C-Atomen im Molekül.

Die Einfachzucker gewinnen zusätzlich an Vielfalt durch die räumliche Anordnung einzelner Molekülteile um ihre Chiralitätszentren (Kohlenstoffatome mit vier verschiedenen Substituenten). Glucose und Galactose beispielsweise unterscheiden sich in der räumlichen Anordnung ihrer Substituenten an lediglich einem ihrer vier asymmetrischen Kohlenstoffatome; sie sind mithin Isomere (siehe lila unterlegten Bereich in Abbildung 5.2). Obgleich es übersichtlich ist, Kohlenhydrate mit linearen Kohlenstoffgerüsten zu zeichnen, liegen die meisten Zucker in wässriger Lösung fast ausschließlich in Form geschlossener Ringe vor (Abbildung 5.3).

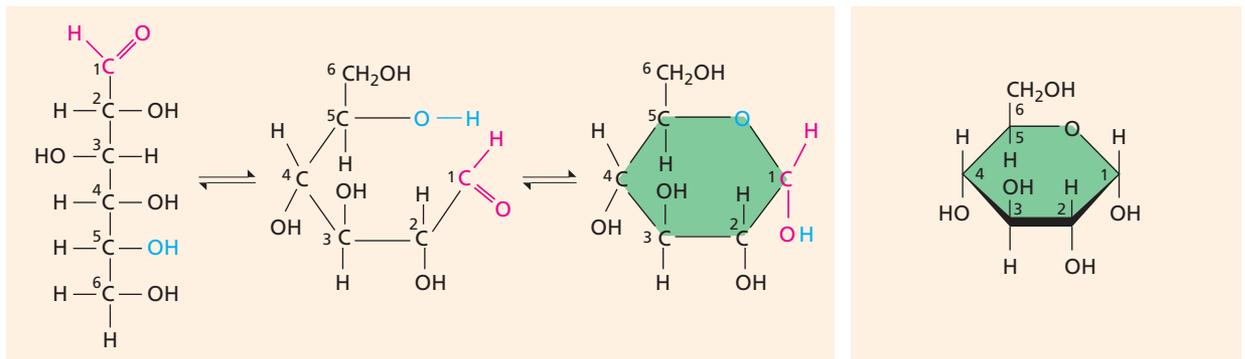
Ein **Disaccharid** (Zweifachzucker) besteht aus zwei, durch eine **glycosidische Bindung** miteinander verknüpften Monosacchariden. Die glycosidische Bindung ist kovalent, sie bildet sich bei der Kondensationsreaktion der Monosaccharide. Maltose (Malzzucker) ist ein Beispiel für ein Disaccharid, das sich durch die Reaktion von zwei Glucosemolekülen unter Wasserabspaltung bildet (Abbildung 5.4 a). Das häufigste Disaccharid ist die Saccharose, die als Haushaltszucker allgemein verbreitet ist. Sie besteht aus einem Glucose- und einem Fructose-Monomer (Abbildung 5.4 b). Lactose ist ein weiteres Disaccharid, bei dem eine Glucose mit einer Galactose verbunden ist.

5.2.2 Polysaccharide

Polysaccharide sind Makromoleküle, Polymere aus einigen hundert bis einigen tausend Monosaccharidresten, die durch glycosidische Bindungen miteinander verknüpft sind. Der Aufbau und die Funktion eines Polysaccharids werden von seinen Monosaccharideinheiten und der Art ihrer glycosidischen Verknüpfung bestimmt.

Speicherpolysaccharide Pflanzen lagern **Stärke** – eine polymerisierte Form der Glucose – in Form von Körnchen in die Plastiden ihrer Zellen ein. Da die Glucose die Hauptenergiequelle der Zellen ist, stellt die Stärke gespeicherte Energie dar.

Abbildung 5.2: Struktur und Klassifizierung einer Auswahl von Monosacchariden.

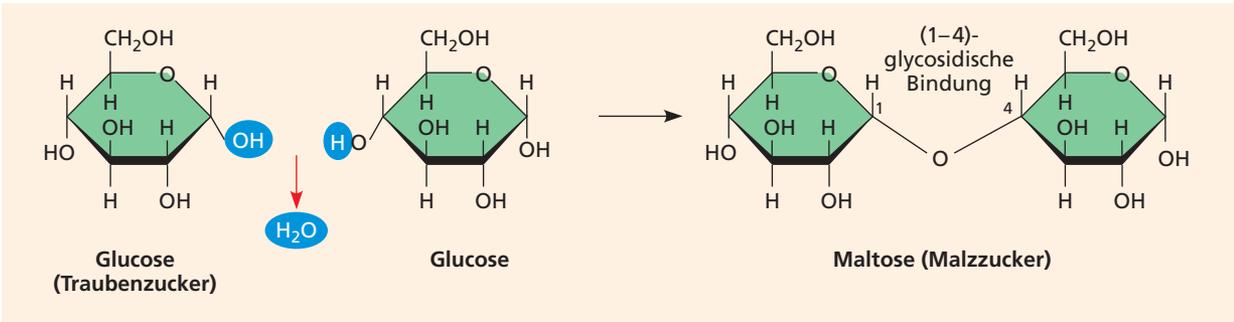


(a) Offenkettige lineare Form und Ringform.

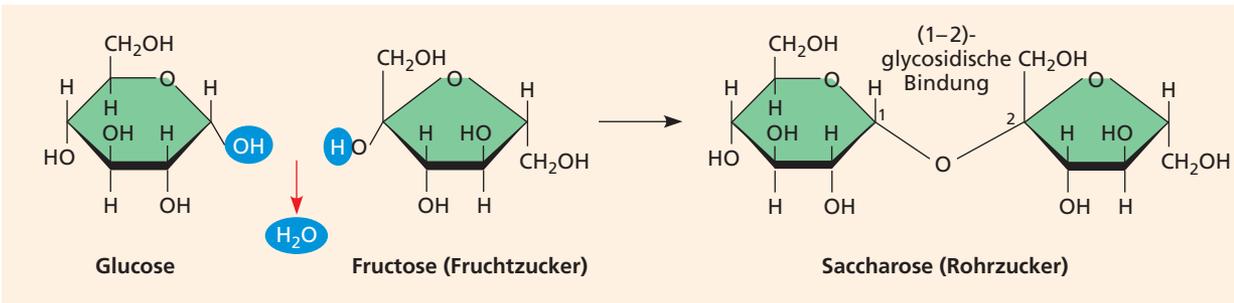
(b) Vereinfachte Ringstrukturformel.

Abbildung 5.3: Offenkettige und Ringform der Glucose.

Zeichenübung Beginnen Sie mit der offenkettigen Form der Fructose (Abbildung 5.2) und zeichnen Sie die Ringform der Fructose in zwei Schritten. Nummerieren Sie die C-Atome. Verbinden Sie C-5 mit dem Sauerstoffatom am C-2. Vergleichen Sie die Zahl der Kohlenstoffatome in den Molekülringen der Fructose und der Glucose.



(a) Die Dehydratisierungsreaktion bei der Synthese der Maltose. Bei dieser Glycosidbildung wird das C-1 des einen Glucoserestes mit dem C-4 des zweiten kovalent verknüpft.



(b) Die Kondensationsreaktion bei der Synthese der Saccharose.

Abbildung 5.4: Beispiele für Disaccharidsynthesen.

(a) Stärke

Speicherstrukturen (Plastide) mit Stärkegranula in der Wurzelknollenzelle einer Kartoffel

Amylose (unverzweigt)

Amylopectin (etwas verzweigt)

Glucosemonomer

(b) Glykogen

Glykogengranula im Muskelgewebe

Glykogen (verzweigt)

(c) Cellulose

Zellwand

Pflanzenzelle, von einer Zellwand umgeben

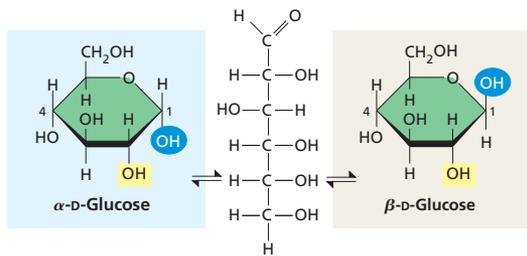
Cellulosemikrofibrillen in einer pflanzlichen Zellwand

Mikrofibrille (ein Bündel aus etwa 80 Cellulosemolekülen)

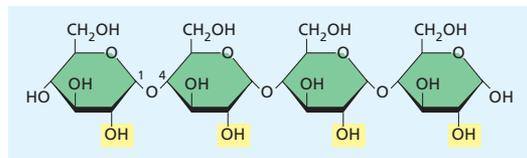
Cellulosemolekül (unverzweigt)

Wasserstoffbrückenbindungen zwischen parallel angeordneten Cellulosemolekülen halten diese zusammen

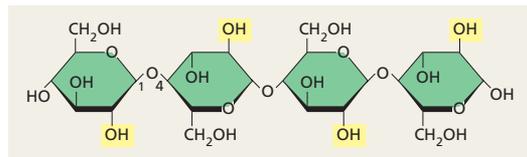
Abbildung 5.5: Speicherpolysaccharide bei Tieren und Pflanzen.



(a) Die Ringstrukturen von α - und von β -Glucose.



(b) Stärke: 1–4-Verknüpfung von α -Glucoseresten.



(c) Cellulose: 1–4-Verknüpfung von β -Glucoseresten.

Abbildung 5.6: Die Strukturen der Stärke und der Cellulose.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Schreiben Sie die Strukturformel eines Kohlenhydrats 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?

Die meisten der Glucosereste in Stärkemolekülen sind durch 1–4-glycosidische Bindungen kovalent miteinander verbunden. Der Bindungswinkel der glycosidischen Bindung lässt das Polymer eine helikale (schraubenförmige) Konformation einnehmen. Amylose mit unverzweigten Molekülketten (Abbildung 5.5 a) und Amylopectin, das eine verzweigte Variante darstellt.

Tiere speichern Glucose in Form des Polysaccharids **Glycogen** („tierische Stärke“), das ebenfalls eine Polyglucose ist, aber gegenüber dem Amylopectin einen noch höheren Verzweigungsgrad aufweist (Abbildung 5.5 b). Der Mensch und andere Wirbeltiere lagern Glycogen hauptsächlich in der Leber und in Muskelzellen ein. Durch Hydrolyse des Glycogens wird bei Bedarf Glucose freigesetzt.

Strukturpolysaccharide Das Polysaccharid **Cellulose** ist ein Hauptbestandteil pflanzlicher Zellwände. So wie die Stärke ist auch die Cellulose eine Polyglucose. Der Unterschied beruht darauf, dass die Glucose in zwei stereochemisch verschiedenen Ringformen vorliegen kann (Abbildung 5.6 a). Wenn es bei der Glucose zur Ringbildung kommt, kann die Verknüpfung so erfolgen, dass die Hydroxylfunktion am C-1 oberhalb oder unterhalb der Ringebene zu liegen kommt. In der Stärke sind alle Glucosereste α -konfiguriert (Abbildung 5.6 b). Im Gegensatz dazu besitzen die Glucosereste in der Cellulose β -Konfiguration, was dazu führt, dass die Glucosereste relativ zu ihren Nachbarn gedreht vorliegen (Abbildung 5.6 c).

Während Stärkemoleküle eine vorwiegend helikale (spiralgewundene) Konformation einnehmen, sind Cellulosemoleküle gestreckt. Cellulosemoleküle sind auch niemals verzweigt und einige der Hydroxylgruppen an den Untereinheiten vermögen Wasserstoffbrückenbindungen mit anderen Cellulosemolekülen auszubilden, wenn diese parallel zueinander liegen. In der pflanzlichen Zellwand lagern sich parallel angeordnete Cellulosemoleküle zu Mikrofibrillen zusammen (Abbildung 5.7). Die kabelartigen Mikrofibrillen bilden ein festes Baumaterial für die Pflanze und sind auch für den Menschen von Bedeutung, da Cellulose der Hauptbestandteil von Papier und der ausschließliche Inhaltsstoff der Baumwollfasern ist.

Nur wenige Organismen verfügen über Enzyme, die Cellulose verdauen (Cellulasen). Der Mensch kann Cellulose nicht verdauen; die in unserer Nahrung enthaltene Cellulose passiert den Verdauungstrakt und wird ausgeschieden (Ballaststoff).

5.3 Lipide: Eine heterogene Gruppe hydrophober Moleküle

Die **Lipide** sind hydrophobe Moleküle, die keine kovalent verbundenen Polymere sind, sich jedoch leicht zu großen Aggregaten zusammenlagern.

5.3.1 Fette

Ein Fettmolekül besteht aus Glycerin und Fettsäuren (Abbildung 5.8). **Glycerin** ist ein dreiwertiger Alkohol, dessen drei C-Atome jeweils eine OH-Gruppe tragen. Eine **Fettsäure** ist eine langkettige Carbonsäure, deren aliphatisches Kohlenstoffgerüst häufig aus 16 oder 18 Kohlenstoffatomen besteht. 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) von der wässrigen Essiglösung eines Salatdressings.

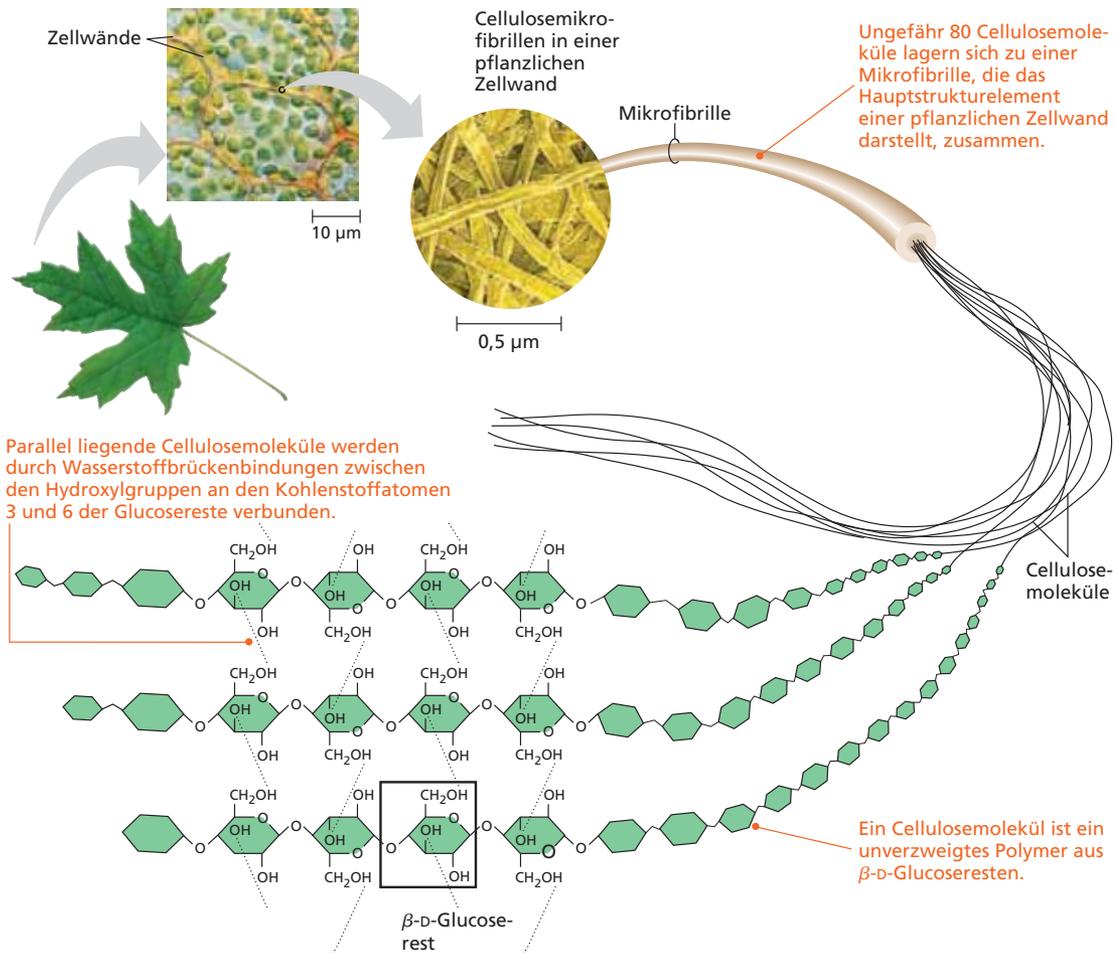


Abbildung 5.7: Die Anordnung von Cellulosemolekülen in pflanzlichen Zellwänden.

In einem Lipidmolekül 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.

Die einzelnen Fettsäuren können sich in der Länge (Zahl der Kohlenstoffatome) sowie gegebenenfalls in der Zahl und der Stellung von Doppelbindungen unterscheiden. Falls überhaupt keine Doppelbindungen (—C=C—) im Molekül vorhanden sind, ist die maximale Zahl von Wasserstoffatomen an die C-Atome gebunden und man spricht von einer gesättigten Fettsäure (Abbildung 5.9 a). Eine ungesättigte Fettsäure demgegenüber besitzt eine oder auch mehrere C=C -Doppelbindungen. Falls die Doppelbindung cis-konfiguriert ist, weist das Molekül an dieser Stelle eine Abwinkelung auf (Abbildung 5.9 b).

Die meisten tierischen Fette sind gesättigt, besitzen also keine Doppelbindungen in den Kohlenwasserstoffketten. Aufgrund ihrer Kompaktheit lassen sich diese Moleküle dicht zusammenpacken. Gesättigte Fette wie Butter sind bei Zimmertemperatur fest. Im Gegensatz dazu sind pflanzliche Fette, aber auch die Fette von Fischen im Allgemeinen ungesättigt. Die Abknickungen an den cis-Doppelbindungen verhindern, dass sich die Moleküle dieser Öle genannten flüssigen Fette dicht genug zusammenlagern, um sich bei Zimmertemperatur zu verfestigen. Die Hauptfunktion von Fetten liegt in der Speicherung von Energie

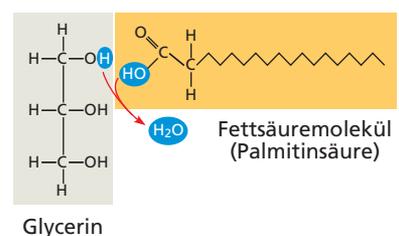


Abbildung 5.8: Kondensationsreaktion bei der Synthese eines Fettmoleküls.

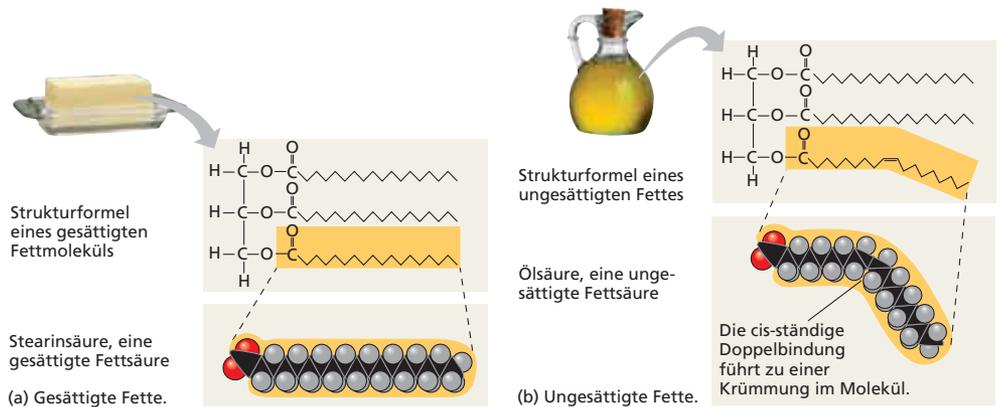


Abbildung 5.9: Beispiele für gesättigte und ungesättigte Fette und Fettsäuren.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Vergleichen Sie die Struktur eines Fettmoleküls mit der eines Phospholipidmoleküls.
2. Warum werden die Geschlechtshormone des Menschen zu den Lipiden gerechnet?
3. Was wäre, wenn? Stellen Sie sich eine Membran vor, die ein Öltröpfchen umgibt, wie es zum Beispiel in den Zellen vieler Pflanzensamen der Fall ist. Beschreiben und erläutern Sie, welche Form diese annehmen könnte.

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. Außerdem isoliert eine Fettschicht unterhalb der Haut den Körper thermisch. Dieses Unterhautfettgewebe ist bei Walen, Robben und den meisten anderen wasserlebenden Säugetieren besonders dick und schützt sie so gegen Auskühlung.

5.3.2 Phospholipide

Zellen sind ohne eine andere Art der Lipide, die **Phospholipide** (Abbildung 5.10), nicht vorstellbar. Sie sind die Hauptbestandteile aller Zellmembranen. Ein Phospholipidmolekül ähnelt einem Fettmolekül, doch trägt es nur zwei mit dem Glycerinrest veresterte Fettsäurereste. Die dritte Hydroxylfunktion des Glycerins ist mit einem Phosphorsäurerest verestert. Dieser trägt eine negative elektrische Ladung. Zusätzliche niedermolekulare Gruppen, die eine Hydroxylgruppe tragen und sogar elektrisch geladen sein können, sind mit dem Phosphorylrest verknüpft, was zur Vielfalt der Phospholipide beiträgt.

Die beiden Enden eines Phospholipids verhalten sich gegenüber Wasser unterschiedlich. Der Kohlenwasserstoffanteil der Acylreste verhält sich hydrophob und weicht dem Wasser aus. Die Phosphorsäuregruppe und daran gegebenenfalls befindliche Kopfgruppen verhalten sich hydrophil. Wenn Phospholipide und Wasser zusammengebracht werden, organisieren sich die Phospholipide zu doppelschichtigen Aggregaten, deren hydrophile Bereiche zum Wasser weisen, während sich die hydrophoben Anteile vom Wasser weg und aufeinander zu orientieren (Abbildung 5.11).

An der Oberfläche einer Zelle sind die Phospholipide zu einer vergleichbaren Doppelschicht angeordnet. Diese Membran bildet eine Grenzfläche zwischen der Zelle und ihrer Umgebung.

5.3.3 Steroide

Cholesterin als verbreiteter Bestandteil tierischer Zellmembranen sowie zahlreiche daraus hervorgehende Hormone gehören zur Gruppe der **Steroide**. Das ist eine Gruppe von Lipiden, die ein Kohlenstoffgerüst aus vier kondensierten Ringen aufweisen (Abbildung 5.12). Die einzelnen Steroide unterscheiden sich in den funktionellen Gruppen, die an verschiedenen Stellen an das Ringsystem gebunden sein können, sowie in manchen Fällen im chemischen Charakter und der Konformation einiger der Ringe.

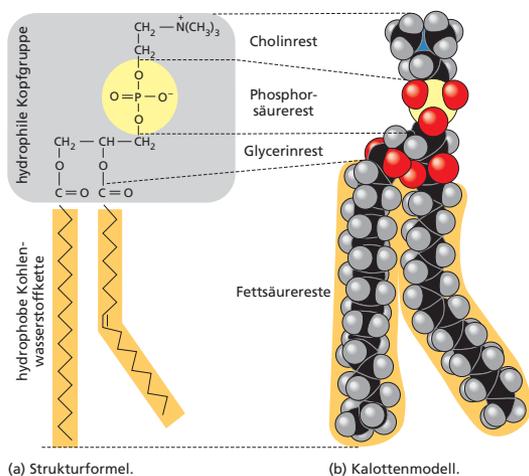


Abbildung 5.10: Die Struktur eines Phospholipidmoleküls.

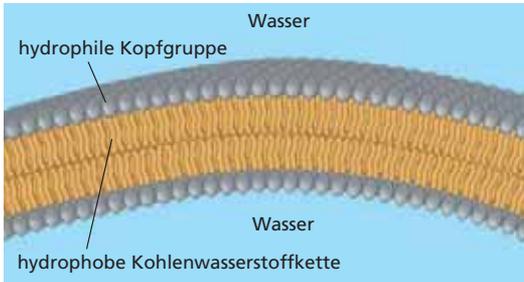


Abbildung 5.11: Ausbildung einer Lipiddoppelschicht durch spontane Assoziation von Phospholipiden in einer wässrigen Umgebung.

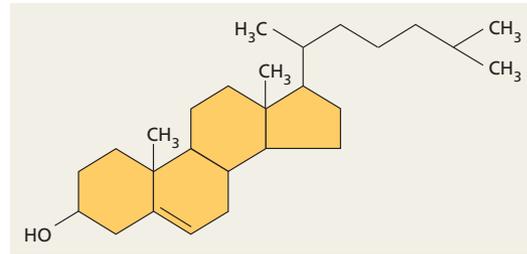


Abbildung 5.12: Cholesterin, ein Steroid.

5.4 Proteine: Funktionsvielfalt durch Strukturvielfalt

Proteine spielen bei praktisch allem, was einen Organismus ausmacht, eine wichtige Rolle. Manche Proteine – die Enzyme – beschleunigen chemische Reaktionen, andere sind strukturgebend beziehungsweise stützend und wiederum andere sind an Transportvorgängen, der zellulären Kommunikation, Bewegungsvorgängen oder der Abwehr fremder Substanzen und Organismen beteiligt.

Ein Mensch verfügt über mehrere tausend unterschiedliche Proteinsorten, jede mit einer spezifischen Molekülstruktur und -funktion.

5.4.1 Polypeptide

Alle Proteine bestehen aus linearen Polymeren, die aus dem gleichen Satz von 20 verschiedenen Aminosäuren aufgebaut werden. Aus Aminosäuren aufgebaute Polymere heißen allgemein **Polypeptide**. Ein **Protein** kann aus einer oder mehreren Polypeptidketten bestehen. Jede davon ist zu einer spezifischen Raumstruktur gefaltet.

Aminosäuren Aminosäuren sind organische Verbindungen, die sowohl eine Carboxyl- als auch eine Aminogruppe enthalten (siehe Kapitel 4). Das nebenstehende Formelbild zeigt die generalisierte Formel einer α -Aminosäure. Im „Zentrum“ des Moleküls liegt ein chiral substituiertes Kohlenstoffatom, das als α -Kohlenstoffatom bezeichnet wird. Die vier daran gebundenen Substituenten sind die Aminogruppe, die Carboxylgruppe, ein Wasserstoffatom sowie ein von Aminosäure zu Aminosäure unterschiedlicher Rest R. Der Rest R wird auch als Seitenkette der Aminosäure bezeichnet.

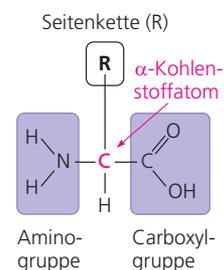


Abbildung 5.13 zeigt die 20 Aminosäuren, die lebende Zellen nutzen, um ihre Proteine aufzubauen.

Die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Seitenkette bestimmen den speziellen Charakter einer Aminosäure.

Polymere aus Aminosäuren Die Kondensation einer Carboxyl- mit einer Aminogruppe unter Abspaltung eines Wassermoleküls führt zur Ausbildung einer **Peptidbindung** (Abbildung 5.15). Wiederholt sich dieser Vorgang viele Male, so entsteht ein Polypeptid, das heißt ein Polymer mit zahlreichen Peptidbindungen zwischen den Monomeren. An einem Ende der Polypeptidkette

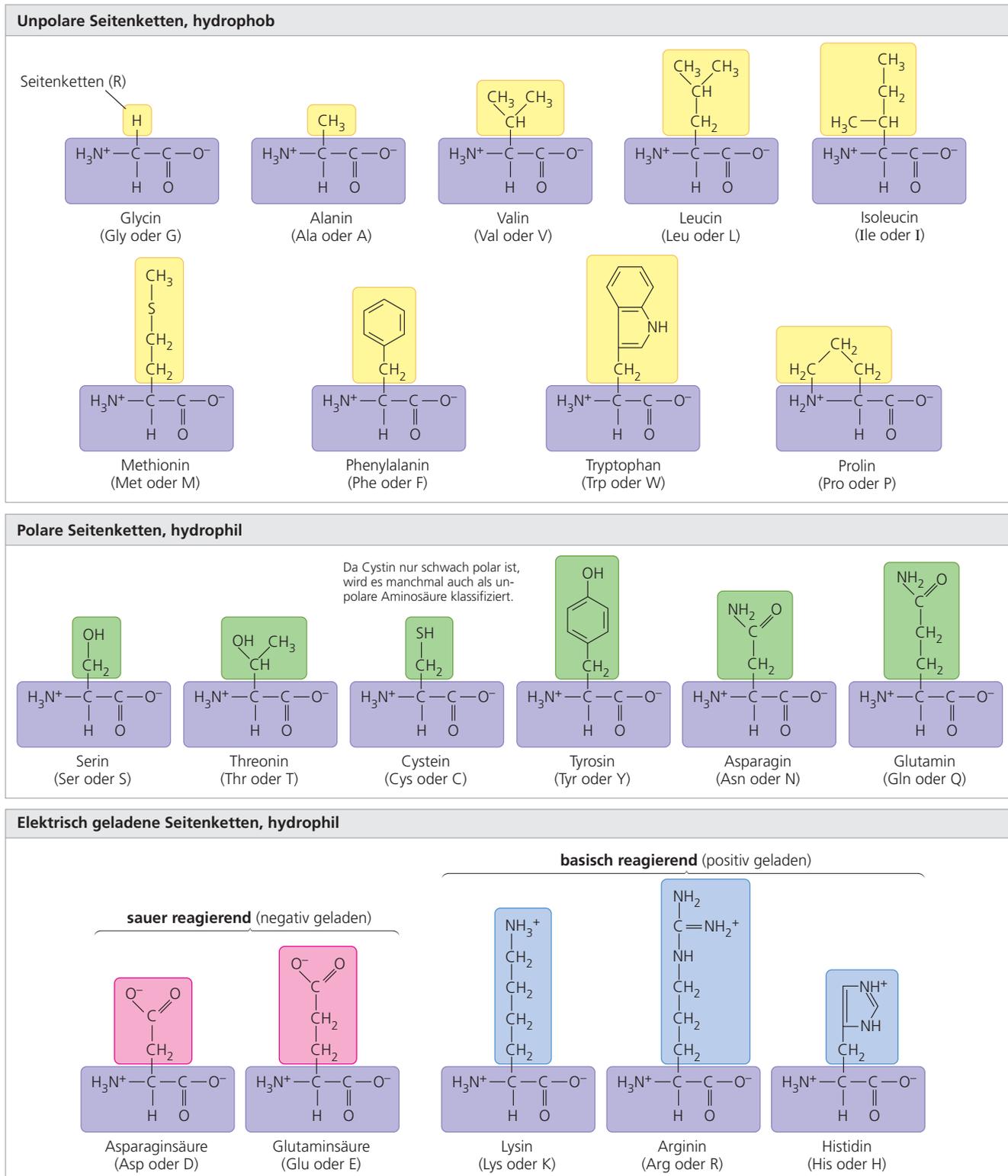


Abbildung 5.13: Die 20 Aminosäuren von Proteinen. In Klammern die Abkürzungen der jeweiligen Aminosäuren im Drei- und im Einbuchstabencode.

befindet sich eine freie Aminogruppe (N-Terminus), an dem anderen eine Carboxylgruppe (C-Terminus). Die Größe einzelner Polypeptidketten variiert von wenigen Aminosäureresten bis hin zu tausend oder mehr. Jedes Polypeptid besitzt eine einzigartige, ihm eigene lineare Aminosäuresequenz.

5.4.2 Proteinstruktur und Proteinfunktion

Die vier Ebenen der Proteinstruktur Die spezielle Aktivität eines Proteins ergibt sich aus seiner Raumstruktur. Proteine besitzen insgesamt vier Strukturerebenen, die als Primär-, Sekundär-, Tertiär- und Quartärstruktur bezeichnet werden und in Abbildung 5.14 dargestellt sind.

Obgleich er im Alltag gemeinhin so verwendet wird, ist der Begriff „Polypeptid“ eigentlich nicht synonym mit Protein. Selbst bei einem Protein, das nur aus einer einzigen Polypeptidkette besteht, ist das Verhältnis beider Begriffe zueinander etwa vergleichbar mit einem Garnfaden und dem daraus gewebten Kleidungsstück mit seiner besonderen Form und Größe. Ein funktionelles Protein ist nicht einfach eine Polypeptidkette, sondern eine oder mehrere Polypeptidketten, die in definierter Weise zu einem Molekül mit einer charakteristischen Struktur gefaltet sind.

Die Sichelzellenanämie: Eine Abweichung in der Primärstruktur Selbst leichte Änderungen der Aminosäuresequenz (zum Beispiel durch Mutationen) können unter Umständen die Molekülgestalt und die Funktion eines Proteins in Mitleidschaft ziehen. So wird etwa die Sichelzellenkrankheit (Sichelzellenanämie), eine vererbliche Krankheit des Blutes, durch den Austausch eines einzigen Glutamatrestes gegen Valin in der Primärstruktur des roten Blutfarbstoffs Hämoglobin verursacht. Gesunde rote Blutzellen (Erythrocyten) sind scheibchenförmig mit Eindellungen an der Ober- und Unterseite. Sichelzell-Hämoglobin verklumpt jedoch zu langen Fäden, die die roten Blutzellen in charakteristischer Weise sichelförmig deformieren (Abbildung 5.16). Die Sichelzellenanämie ist ein schlagendes Beispiel für die dramatischen Folgen einer einzigen Punktmutation.

Welche Faktoren bestimmen die Struktur eines Proteins? Die Struktur eines Proteins hängt neben der Aminosäuresequenz auch von physikalischen und chemischen Umgebungsfaktoren ab. Der pH-Wert, die Ionenstärke („Salzkonzentration“) der Lösung, die Temperatur sowie weitere Umgebungsparameter sind wesentlich. Werden sie geändert, verliert das Protein unter Umständen seine native (funktionelle) Form, ein Vorgang, der als **Denaturierung** bezeichnet wird (Abbildung 5.17).

Denaturierende Reagenzien lösen Wasserstoffbrückenbindungen oder hydrophobe bzw. ionische Wechselwirkungen. Säuren und Basen wirken unter anderem denaturierend durch Protolysereaktionen. Denaturierend wirkt auch Hitze, welche die Polypeptidkette derart in thermische Schwingungen versetzt, dass die Faltung kollabiert, indem die schwachen Wechselwirkungen überwunden werden. Das Eiweiß eines Hühnereies wird beim Kochen undurchsichtig und fest, weil die denaturierten Proteine darin unlöslich werden (präzipitieren) und sich verfestigen. Die meisten Proteine denaturieren bei Temperaturen deutlich unter 100 °C. Ein Protein kann mitunter in seine funktionelle Konformation zurückkehren (renaturieren), wenn das Denaturierungsmittel entfernt wird.

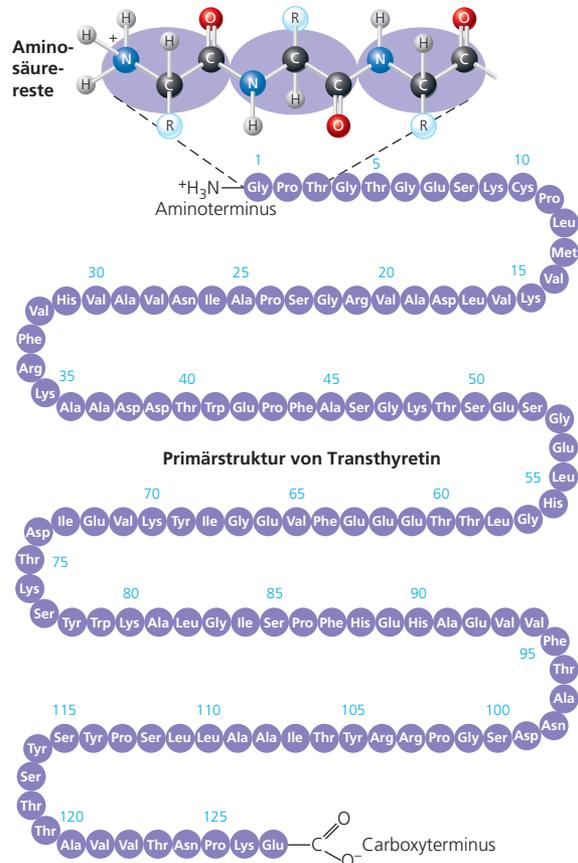
VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Warum funktioniert ein denaturiertes Protein nicht mehr normal?
2. Welche Teile einer Polypeptidkette sind an der Ausbildung derjenigen Bindungen beteiligt, die die Sekundärstrukturelemente zusammenhalten? Welche an der Ausbildung der Tertiärstruktur?
3. Was wäre, wenn? Wie würde eine Mutation, die die Primärstruktur eines Proteins verändert, möglicherweise dessen Funktion in Mitleidschaft ziehen?

► Abbildung 5.14: Näher betrachtet Die vier Ebenen der Proteinstruktur.

Primärstruktur

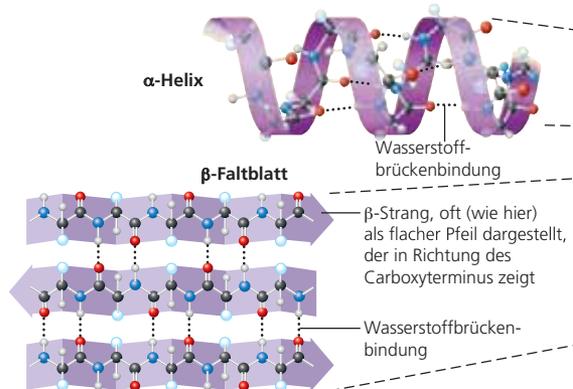
Lineare Kette aus Aminosäureresten



Die **Primärstruktur** eines Proteins ist gleich seiner Aminosäuresequenz. Wir wollen als Beispiel das Transthyretin betrachten, ein globuläres Protein des Blutes, das dem Transport von Vitamin A und den Schilddrüsenhormonen im Körper dient. Jede der vier identischen Polypeptidketten, die zusammen das Transthyretin ausmachen, besteht aus 127 Aminosäureresten. Hier ist die Aminosäuresequenz einer der Ketten gezeigt. Jede der 127 Positionen entlang der Molekülkette wird von einer bestimmten der 20 proteinogenen Aminosäuren, hier mit ihrem Dreibuchstabenkürzel bezeichnet, besetzt. Die Primärstruktur verhält sich wie die Buchstabenfolge eines sehr langen Wortes. Statistisch gibt es 20^{127} Möglichkeiten, eine Polypeptidkette von 127 Aminosäureresten Länge zu erzeugen. Die Primärstruktur eines Proteins wird nicht durch die zufällige Verknüpfung von Aminosäuren festgelegt, sondern durch die ihr zugrunde liegende Erbinformation.

Sekundärstruktur

Durch Wasserstoffbrückenbindungen zwischen Atomen des Polypeptidgerüsts stabilisierte Abschnitte



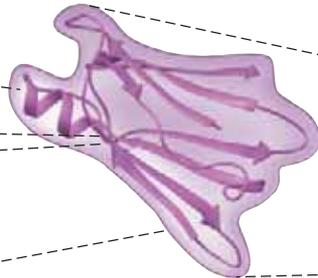
Die meisten Proteine weisen in ihren Polypeptidketten Bereiche auf, welche durch die Wiederholung eines Musters (zum Beispiel Faltblatt) gekennzeichnet sind und zur Formbildung des Proteins beitragen. Die resultierende Form wird als die **Sekundärstruktur** des Proteins bezeichnet und durch Wasserstoffbrückenbindungen zwischen sich wiederholenden Bestandteilen des Polypeptidgerüsts (nicht der Seitenketten der Aminosäuren) stabilisiert. Sowohl die Sauerstoffatome als auch die Stickstoffatome des Grundgerüsts tragen aufgrund ihrer Elektronegativität negative Partialladungen (siehe *Abbildung 2.10*). Wasserstoffatome von Aminogruppen, die durch die kovalente Bindung an Stickstoffatome schwach positiv polarisiert sind, besitzen eine Affinität für die negativ polarisierten Sauerstoffatome von räumlich nahen Peptidbindungen. Einzel betrachtet sind diese Wasserstoffbrückenbindungen schwach; da sie aber über einen relativ ausgedehnten Bereich der Polypeptidkette immer wieder auftreten, stabilisieren sie in diesem Teil des Proteins eine bestimmte Form. Ein derartiges Sekundärstrukturelement ist die **α-Helix**, eine schraubenartig verdrehte Kette, die durch Wasserstoffbrückenbindungen zwischen jedem vierten Aminosäurerest zusammengehalten wird (siehe *Abbildung*). Obwohl das Transthyretin nur einen α-helikalen Bereich aufweist (siehe weiter unten unter Tertiärstruktur), finden sich in anderen globulären Proteinen mehrere bis viele solcher α-helikaler Abschnitte, die durch nicht helikale Regionen voneinander getrennt sind. Einige Faserproteine, wie etwa α-Keratin, das Strukturprotein der Haare, sind zum größten Teil α-helikal. Das andere Sekundärstrukturelement ist das **β-Faltblatt**. Wie an der Formelzeichnung zu erkennen, sind bei diesem Strukturelement zwei oder mehr Bereiche der Polypeptidkette Seite an Seite zueinander ausgerichtet und untereinander durch Wasserstoffbrücken verbunden. Die beteiligten Bereiche des Peptidgerüsts können dabei parallel oder antiparallel zueinander orientiert sein. Faltblattstrukturen bilden die Kernbereiche vieler globulärer Proteine, darunter die Seidenproteine, aus denen Spinnennetze bestehen. Das Zusammenspiel so vieler Wasserstoffbrückenbindungen führt dazu, dass Fäden aus Spinnenseide eine höhere Zugfestigkeit besitzen als ein gleich schwerer Stahlfaden.

▼ Die Spinne sondert aus ihren Hinterleibsdrüsen Fäden aus Spinnenseide aus. Diese bestehen aus einem Strukturprotein, das viele β-Faltblattbereiche enthält, die die Elastizität und Stabilität des Spinnennetzes bewirken.



Tertiärstruktur

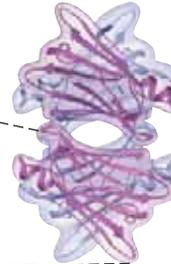
Dreidimensionale Gestalt zur Stabilisierung der Wechselwirkungen zwischen den Seitenketten



Transthyretin-Untereinheit

Quartärstruktur

Verbindung von zwei oder mehr Polypeptiden (nicht bei allen Proteinen)

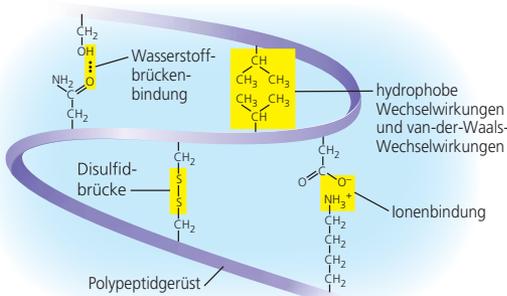


Transthyretin-Tetramer
(vier identische Untereinheiten)

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 zusammenschließen 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 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 4.5). 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.

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.

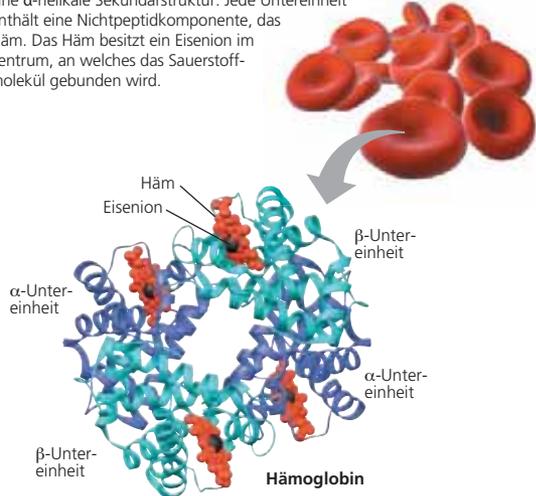


Manche Proteine bestehen aus zwei oder mehr Polypeptidketten, die sich zu einem einzigen funktionellen Makromolekül zusammenlagern. Ein solches multimeres Protein wird durch die so genannte Quartärstruktur beschrieben. Die Monomere werden nur durch nicht kovalente Wechselwirkungen zusammengehalten. Als 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.



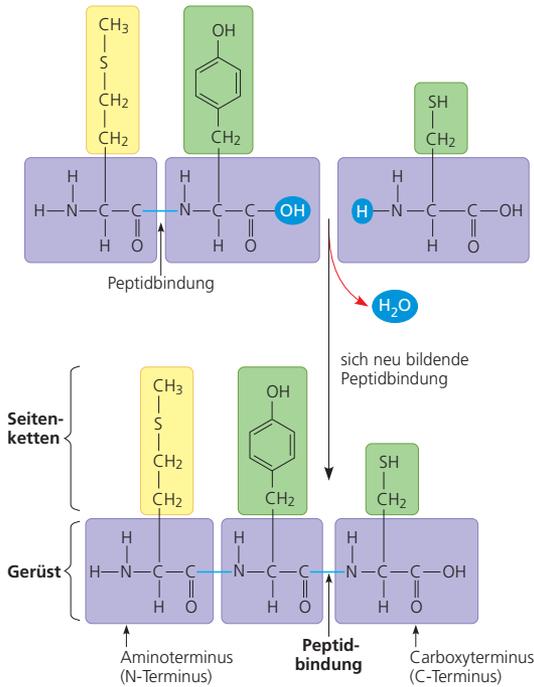


Abbildung 5.15: Bildung einer Polypeptidkette. Das Polypeptid weist ein durchgehendes Rückgrat (Gerüst, lila unterlegt) auf, von welchem die Seitenketten der Aminosäurereste abzweigen.

Zeichenübung Markieren Sie in Teil (a) die Carboxyl- und die Aminogruppe, welche die in (b) dargestellte neue Peptidbindung ausbilden.

Primärstruktur	normales Hämoglobin Val His Leu Thr Pro Glu Glu 1 2 3 4 5 6 7	
Zellform der roten Blutzellen	Normale Zellen sind mit freien Hämoglobinmolekülen angefüllt; jedes kann Sauerstoff binden.	
Primärstruktur	Sichelzellenhämoglobin Val His Leu Thr Pro Val Glu 1 2 3 4 5 6 7	
Zellform der roten Blutzellen	Die abnorm gestalteten Hämoglobinfilamente deformieren die Zellen zur Sichelform.	

Abbildung 5.16: Eine einzige Aminosäuresubstitution in einem Protein ist die Ursache der Sichelzellenanämie.

5.5 Nucleinsäuren speichern und übertragen die Erbinformation

Die beiden Nucleinsäuretypen **Desoxyribonucleinsäure (DNA)** und **Ribonucleinsäure (RNA)** versetzen Lebewesen in die Lage, ihre komplexen Bestandteile von einer Generation an die nächste weiterzugeben.

Die DNA ist das Genmaterial, das ein Lebewesen von seinen Eltern erbt. Jedes Chromosom enthält ein einziges, langes DNA-Molekül, auf dem viele hundert Gene lokalisiert sein können. Wenn sich eine Zelle durch Teilung vermehrt, werden zuvor die DNA-Moleküle kopiert und von einer Zellgeneration an die nächste weitergegeben. In der Primärstruktur der DNA ist die Information gespeichert, welche die allermeisten Aktivitäten der Zelle vorgibt.

Nucleinsäuren sind Makromoleküle. Aufgrund ihrer Polymerstruktur werden sie auch als **Polynucleotide** bezeichnet (Abbildung 5.18 a), die aus sich vielfach wiederholenden Monomeren, den Nucleotiden, bestehen. Ein **Nucleotid** ist seinerseits aus drei Komponenten zusammengesetzt: einem stickstoffhaltigen, heterozyklischen Molekülteil, der Nucleinbase und einem fünfgliedrigen Zuckerrest (Ribose oder Desoxyribose) sowie einem Phosphorsäurerest („Phosphatgruppe“; Abbildung 5.18 b). Der Verbund aus Base und Zucker ohne Phosphatgruppe wird als Nucleosid bezeichnet.

Nucleotidmonomere Um ein Nucleotid aufzubauen, wollen wir zunächst die beiden Nucleosidkomponenten, die Base und den Zucker, in Augenschein nehmen (Abbildung 5.18 c). Man unterscheidet zwei Gruppen von Nucleinbasen, die sich jeweils vom Pyrimidin und vom Purin ableiten. Die drei Nucleinbasen Cytosin (C), Thymin (T) und Uracil (U) sind Abkömmlinge des **Pyrimidins**. Die beiden vom **Purinmolekül** abgeleiteten Nucleinbasen dagegen sind bityklisch und heißen Adenin (A) und Guanin (G). Die einzelnen Pyrimidin- und Purinbasen unterscheiden sich durch ihre Ringsubstituenten. Adenin, Guanin und Cytosin finden sich sowohl in der DNA als auch in der RNA; dagegen ist das Thymin DNA-spezifisch und das Uracil RNA-spezifisch.

Die Nucleinbasen sind kovalent mit Zuckerresten verknüpft. Im Fall der RNA ist dies die **Ribose**, im Fall der DNA die **Desoxyribose** (Abbildung 5.18 c). Der einzige Unterschied zwischen der Ribose und der Desoxyribose besteht darin, dass Letzterer das Sauerstoffatom am C-2 fehlt. Zur eindeutigen Zuordnung der Zucker-/Kohlenstoffatome werden sie durchnummeriert und mit einem Strich (') versehen. 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“ (Abbildung 5.18 b). Das resultierende Molekül ist ein Nucleosidmonophosphat. Der Begriff Nucleotid kann sich sowohl nur auf die Monophosphate als auch, allgemeiner, auf alle drei Varianten beziehen: Mono-, Di- und Triphosphate.

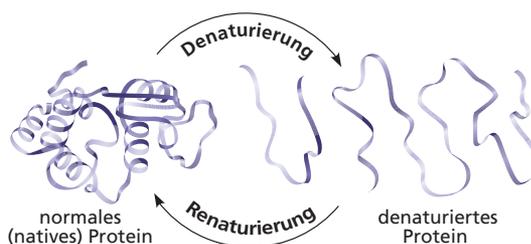


Abbildung 5.17: Denaturierung und Renaturierung eines Proteins.

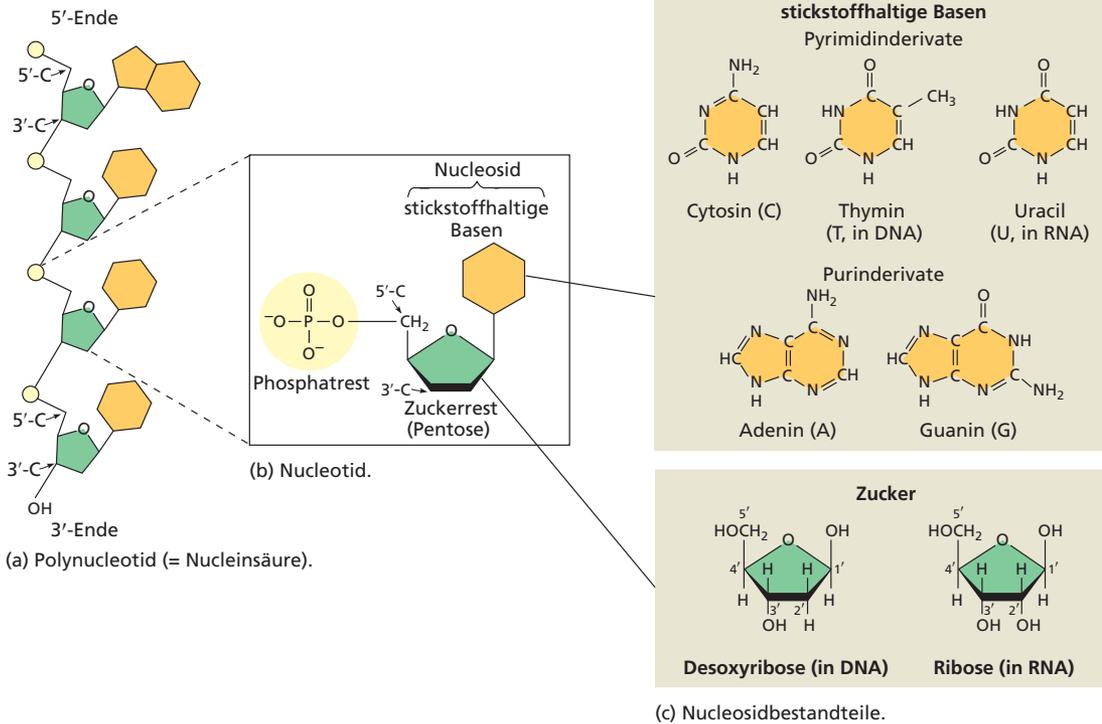


Abbildung 5.18: Bestandteile von Nucleinsäuremolekülen.

Nucleotidpolymere (Polynucleotide) Nun können wir uns der Frage zuwenden, wie diese Nucleotide zu Polynucleotiden verknüpft werden. Benachbarte Nucleotide werden durch Phosphodiesterbindungen verbunden. Folglich verknüpft ein einziger Phosphorylrest jeweils zwei Zuckerreste von zwei Nucleosiden über Esterbindungen, wobei die Orthophosphorsäure die Säurefunktion und die 5'- beziehungsweise 3'-OH-Gruppen der (Desoxy-)Ribose die Alkoholfunktion beisteuern. Aus der Wiederholung resultiert die regelmäßige, über die ganze Länge des Moleküls verlaufende Zucker/Phosphat-Kette (Abbildung 5.18 a). Die Polymerkette hat ein 5'-Ende mit einem freien Phosphat am 5'-C-Atom des „ersten“ Zuckerrestes und ein 3'-Ende mit einem freien Phosphat am 3'-C des „letzten“ Zuckerrestes. Ein Nucleinsäurestrang besitzt also einen Richtungssinn, der konventionsgemäß in 5' → 3'-Richtung angegeben und gelesen wird. Entlang dieses Zucker/Phosphat-Rückgrates sind über die gesamte Länge etwa rechtwinklig zur Längsachse die Nucleinbasen gebunden.

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 nahezu unbegrenzt. Die Bedeutung eines Gens für die Zelle liegt in der spezifischen Abfolge der vier DNA-Basen.

Die DNA-Doppelhelix Die RNA-Moleküle von Zellen bestehen ganz überwiegend aus einzelnen Polynucleotidketten, wie die in Abbildung 5.18 gezeigte. Im Gegensatz dazu bestehen die DNA-Moleküle aus zwei Polynucleotidketten, die wendelförmig (wie eine Spirale) um eine gedachte gemeinsame Achse verlaufen. Diese Anordnung wird als **Doppelhelix** (= Doppelwendel) bezeichnet (Abbildung 16.4). Auf die Struktur von DNA und RNA wird in Kapitel 16 detailliert eingegangen.

MERKE!

Der einzige Unterschied zwischen der Ribose und der Desoxyribose besteht darin, dass Letzterer das Sauerstoffatom am C-2 fehlt.

MERKE!

DNA-Moleküle bestehen aus zwei Polynucleotidketten, die als Doppelhelix um eine gedachte gemeinsame Achse verlaufen.

VERSTÄNDNISFRAGEN

- Gehen Sie zurück zu Abbildung 5.18 und nummerieren Sie alle Kohlenstoffatome in den Zuckerresten der obersten drei Nucleotide. Umkreisen Sie die Nucleinbasen und versehen Sie die Phosphatgruppen mit einem Sternchen.

5.6 Biologie im Wandel durch Genomik und Proteomik

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 Fokus 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 1970er Jahren entwickelt. Man begann die Gensequenzen, eine nach der anderen, zu studieren, 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 Genen ist? Um die genetische Basis eines lebenden Organismus zu verstehen, wäre die gesamte DNA-Sequenz, das *Genom* eines Organismus, äußerst hilfreich. Ungeachtet dieser zunächst scheinbar unmöglichen Idee schlugen in den späten 1980er Jahren 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 schwerwiegender Nebeneffekt des menschlichen Genomprojekts war die rasche Entwicklung schneller und weniger teurer Sequenziermethoden. Dieser Trend hat dafür gesorgt, dass sich die Kosten für das Sequenzieren von einer Million Basen von etwa 5.000 Euro auf heute weniger als 10 Cent verringert haben. Die Sequenzierung eines vollständigen menschlichen Genoms, die zu Beginn mehr als 10 Jahre erfordert hat, 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 angegangen, alternativ durch den Genomvergleich unterschiedlicher Spezies. Dieser Ansatz heißt **Genomik**. Die ähnlich gelagerte Analyse großer Zahlen von Proteinen mit ihren Sequenzen heißt **Proteomik**. Aminosäuresequenzen können entweder biochemisch bestimmt oder über die codierenden DNA-Sequenzen abgeleitet werden.

Die vielleicht wichtigsten Auswirkungen hatten Genomik und Proteomik im Rahmen der Biologie auf unser Evolutionsverständnis. Neben bestätigenden Belegen für die Evolution durch das Studium von Fossilien und der Charakteristika gegenwärtig existierender Spezies hat die Genomik dabei geholfen, Beziehungen zwischen unterschiedlichen Organismengruppen zu klären, die vorher so nicht aufgelöst werden konnten und die fundierte Rückschlüsse auf die Evolution ermöglichen. Die Molekularbiologie hat der Biologie ein neues Werkzeug in die Hand gegeben, mit dem evolutionäre Verwandtschaftsgrade genau festgestellt werden können.

Teil II

Die Zelle

6 Die Struktur von Zellen

7 Struktur und Funktion
biologischer Membranen

8 Konzepte des Stoffwechsels

9 Zellatmung: Die Gewinnung
chemischer Energie

10 Photosynthese

11 Zelluläre Kommunikation

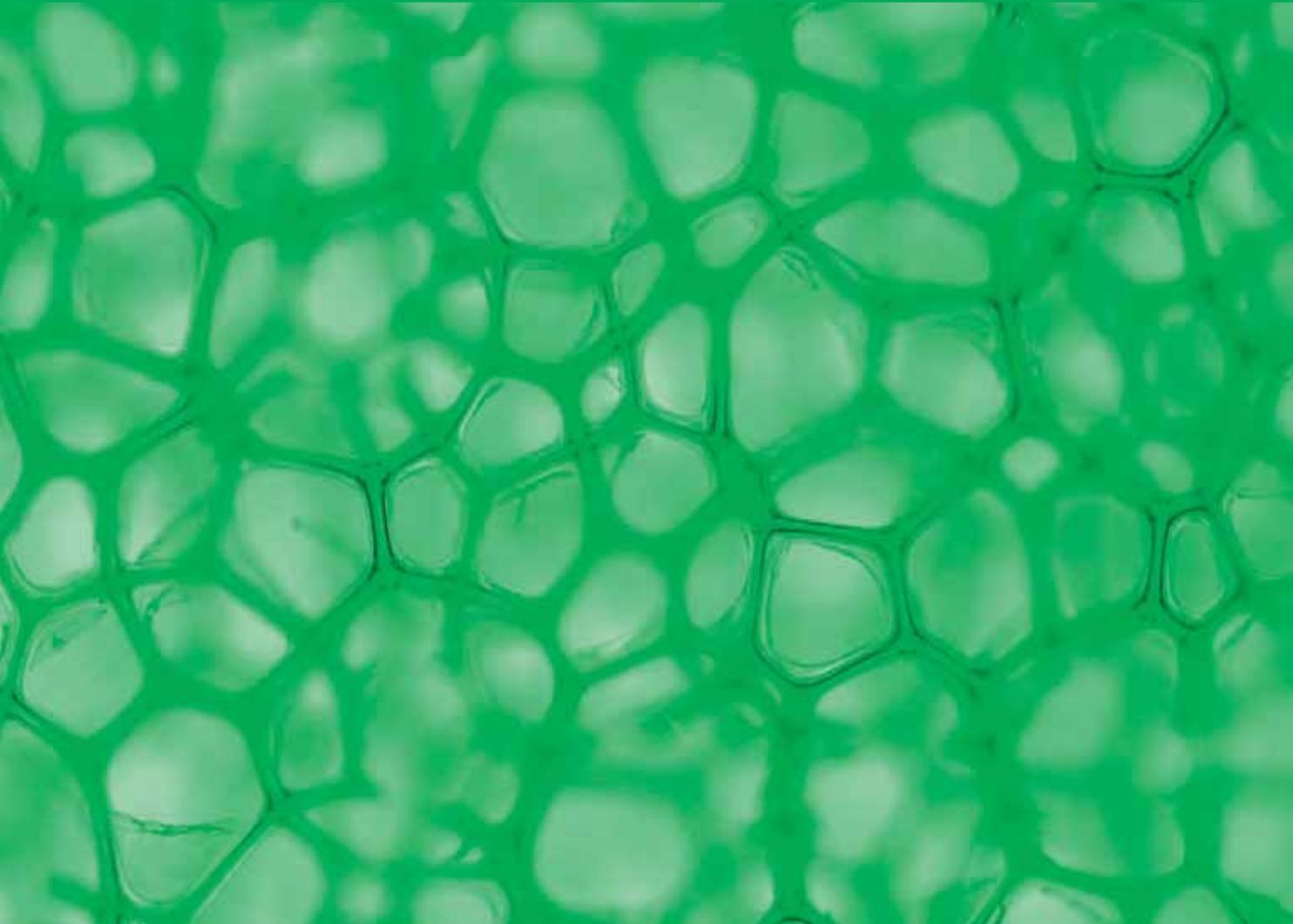
12 Der Zellzyklus

Teil III

Kapitel 6

Die Struktur von Zellen

- ✓ Untersuchung von Zellen mittels Mikroskopie und Biochemie
- ✓ Eukaryotische Zellen sind kompartimentiert
- ✓ Die genetischen Anweisungen einer eukaryotischen Zelle sind im Zellkern codiert und werden von den Ribosomen umgesetzt
- ✓ Das Endomembransystem der Zelle: Regulation und Teil des Stoffwechsels
- ✓ Mitochondrien und Chloroplasten: Kraftwerke der Zelle
- ✓ Das Cytoskelett: Organisation von Struktur und Aktivität
- ✓ Zell-Zell-Kommunikation



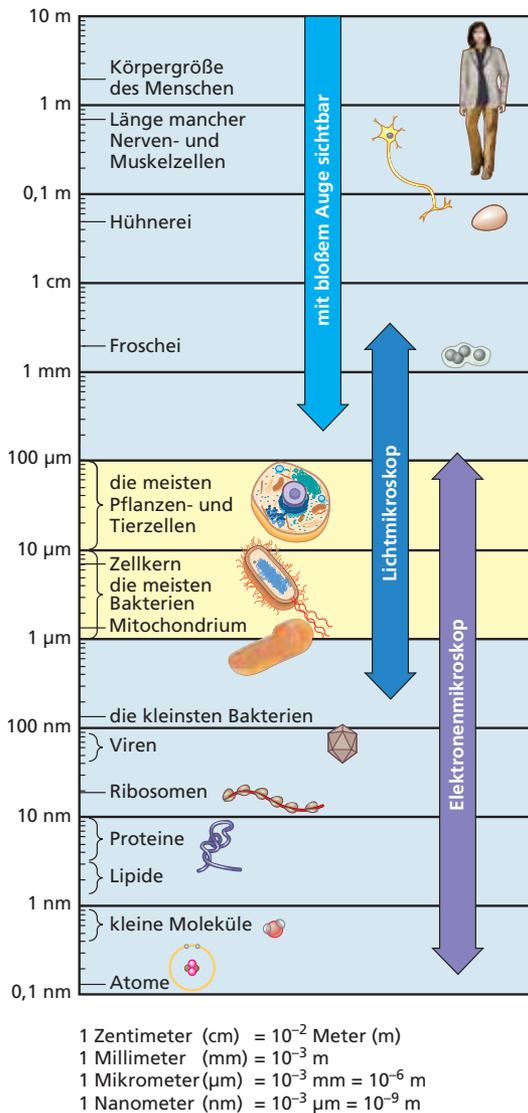


Abbildung 6.1: Das Größenspektrum von Zellen.

6.1 Untersuchung von Zellen mittels Mikroskopie und Biochemie

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 mit der Erfindung des Mikroskops um das Jahr 1590 und seiner technischen Verbesserungen im 17. Jahrhundert verbunden. 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 im Unterricht benutzt haben – Lichtmikroskope. Beim **Lichtmikroskop (LM)** wird sichtbares Licht durch das Untersuchungsmaterial und durch Systeme aus Glaslinsen geleitet. Die Linsen beugen das Licht derart, dass ein vergrößertes Abbild erzeugt wird, das von den Okularen projiziert und vom Auge aufgefangen werden kann. Eine Abbildung auf einen Film oder den lichtempfindlichen Sensor einer analogen oder digitalen Kamera ist ebenso möglich.

Zellen von Lebewesen wurden erstmals von Robert Hooke im Jahr 1665 beobachtet, als dieser mit einem Mikroskop den Aufbau der Borke (Korkgewebe) eines Eichenbaumes untersuchte. Ungeachtet dieser frühen Entdeckungen blieb die „Geografie der Zelle“ für lange Zeit danach großenteils „unkartiert“. Die meisten subzellulären Strukturen, einschließlich der von Membranen umgebenen **Organellen**, sind einfach zu klein oder von nicht ausreichendem Kontrast, um ohne Zuhilfenahme spezieller, erst im 20. Jahrhundert entwickelter Techniken sichtbar zu sein (Abbildung 6.1).

Die Zellbiologie machte ab etwa 1950 rasche Fortschritte, als kommerzielle Elektronenmikroskope verfügbar wurden. Statt Licht benutzt ein **Elektronenmikroskop (EM)** einen Elektronenstrahl, um das untersuchte Objekt zu durch- oder zu beleuchten. Mit dem Elektronenmikroskop ist die Beobachtung lebender Zellen nicht möglich – ein entscheidender Nachteil. Der Begriff Ultrastruktur (von Zellen) bezieht sich auf die elektronenmikroskopische Ebene, also auf zellanatomische Strukturen, die nur das Elektronenmikroskop sichtbar machen kann. Man unterscheidet zwei verschiedene Typen des Elektronenmikroskops.

Das **Rasterelektronenmikroskop (REM** oder SEM, engl. *scanning electron microscope*) ist besonders für die detaillierte Betrachtung und Untersuchung von Oberflächen geeignet. Das REM verfügt über eine im Vergleich zu Lichtmikroskopen sehr große Schärfentiefe, die den Bildern einen räumlichen Charakter verleiht.

Das **Transmissionselektronenmikroskop (TEM** = Durchstrahlungselektronenmikroskop) wird eingesetzt, um die innere Ultrastruktur von Zellen zu erforschen.

Das Elektronenmikroskop zeigt viele Organellen und andere subzelluläre Strukturen, die in diesem Detailreichtum im Lichtmikroskop nicht darstellbar wären. Doch bietet das Lichtmikroskop gewisse Vorteile, insbesondere die Möglichkeit, lebende Zellen zu betrachten. Weiterhin ist der Zeitaufwand bei der Herstellung elektronenmikroskopischer Präparate immer sehr hoch, in der Lichtmikroskopie aber sehr variabel.

Mikroskope gehören zu den wichtigsten Werkzeugen in der Cytologie (Zellbiologie), dem Teilgebiet der Biologie, das sich mit dem Aufbau, der Funktion und den Eigenschaften von Zellen befasst.

6.1.2 Zellfraktionierung

Eine nützliche Technik zum Studium des Aufbaus und der Abläufe innerhalb von Zellen ist die **Zellfraktionierung**. Dabei werden Zellen zerteilt und die Organellen und andere Zellbestandteile mehr oder weniger intakt voneinander getrennt, so dass schließlich eine Reihe von Fraktionen entsteht, in der verschiedene, typische Komponenten der Zelle stark konzentriert vorliegen. Das wichtigste Instrument hierbei ist die Zentrifuge, mit der Zellhomogenate bei verschiedenen Rotationsgeschwindigkeiten durch die Zentrifugalkraft aufgetrennt werden.

6.2 Eukaryotische Zellen sind kompartimentiert

Die grundlegenden strukturellen und funktionellen Einheiten jedes Lebewesens sind Zellen. Es gibt zwei Typen – prokaryotische und eukaryotische Zellen. Die beiden Organismendomänen Archaea und Bacteria sind vom prokaryotischen Typ, das heißt Prokaryoten. Protisten, Pilze, Pflanzen und Tiere sind Eukaryoten.

6.2.1 Vergleich prokaryotischer mit eukaryotischen Zellen

Alle Zellen haben gewisse Merkmale gemeinsam: Sie sind von einer Grenzschicht, der *Plasmamembran*, umgeben. Die Membran umhüllt eine gelartige Flüssigkeit, das **Cytosol**, in das die Organellen und andere Zellbestandteile eingebettet sind. Alle Zellen (mit wenigen Ausnahmen wie den roten Blutzellen) enthalten Chromosomen, die Träger der Erbinformation in Form von DNA. Weiterhin enthalten alle Zellen Ribosomen, supramolekulare Komplexe, in denen die Proteinbiosynthese stattfindet. Ein Unterschied zwischen **pro-** und **eukaryotischen Zellen** besteht in der Lokalisation der zellulären DNA, was sich in der Namensgebung der Zelltypen widerspiegelt. In **eukaryotischen Zellen** ist der Großteil der DNA in einem Organell, dem **Zellkern**, eingeschlossen, der von einer Doppelmembran umgeben ist (Abbildung 6.2). (Das Wort *eukaryotisch* leitet sich aus dem Griechischen ab: *eu-*, wahr und + *karyon*, Kern.) In **prokaryotischen Zellen** (gr. *pro-*, vor und + *karyon*, Kern) liegt die DNA in einem als **Nucleoid** bezeichneten Bereich der Zelle konzentriert vor, sie ist aber nicht von einer eigenen Membran umgeben (Abbildung 6.3). Das Innere einer prokaryotischen Zelle wird als Cytoplasma bezeichnet. Derselbe Begriff bezeichnet den Inhalt einer eukaryotischen Zelle ohne den Zellkern. Das Cytoplasma einer eukaryotischen Zelle enthält zahlreiche Organellen mit jeweils charakteristischen Formen und Funktionen. Diese von Membranen umgebenen Gebilde fehlen in prokaryotischen Zellen (Prokaryoten). Das Vorliegen oder Fehlen eines Zellkerns ist mithin nur ein Beispiel für die strukturellen Unterschiede beider Zelltypen und die deutlich unterschiedliche Komplexität ihrer inneren Organisation.

Eukaryoten sind im Allgemeinen viel größer als die Zellen von Prokaryoten (Abbildung 6.1). Die Größe ist ein Aspekt der Zellstruktur, der mit der Funktion im Zusammenhang steht. Die Logistik des Zellstoffwechsels begrenzt die Zellgröße. Am unteren Ende der Größenskala bekannter Lebensformen liegt eine Gruppe von Bakterien, die Mycoplasmen heißen. Sie haben Zelldurchmesser von 0,1–1,0 µm. Sie stellen vielleicht die kleinsten Einheiten mit genügend DNA dar, um einen Stoffwechsel betreiben zu können, und enthalten ausreichend Enzyme und andere Zellausstattung zum Lebenserhalt und für die Fortpflanzung. Typische Bakterien haben Größen von 1–5 µm – sind also etwa zehnmal größer als die Mycoplasmen. Typische Eukaryoten haben Größen von 10–100 µm, allerdings mit erheblichen Abweichungen.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Was wäre, wenn? Welchen Mikroskoptyp würden Sie wählen, um (a) die Gestaltveränderungen weißer Blutzellen zu untersuchen, (b) um die Details der Oberflächenbeschaffenheit von Haaren zu untersuchen, (c) um die Detailstruktur eines Organells zu untersuchen?

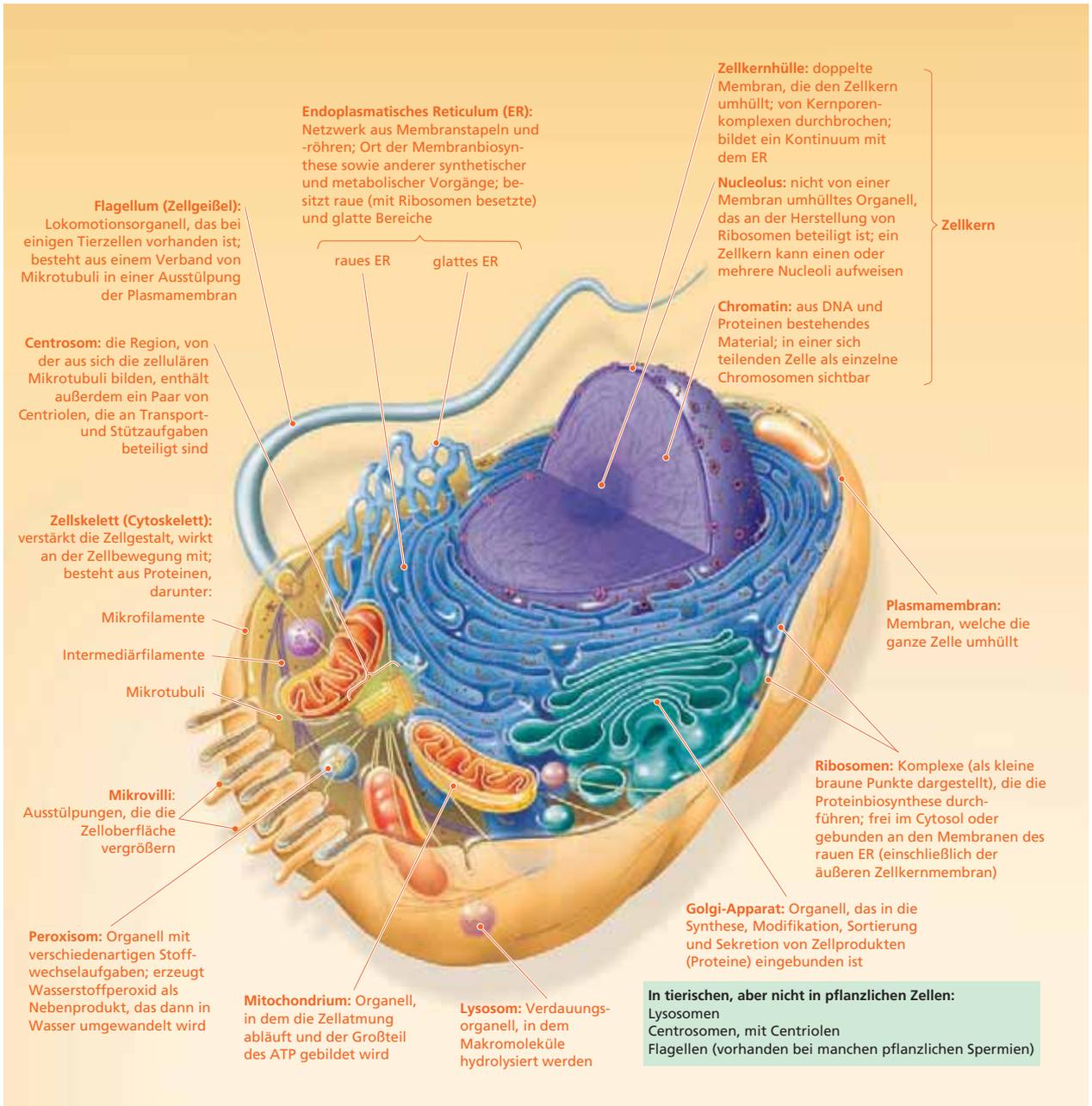
MERKE!

Bei eukaryotischen Zellen ist die DNA von einem Zellkern umgeben. In prokaryotischen Zellen kommt die DNA frei in einem Bereich des Cytoplasmas vor, dem Nucleoid.

► **Abbildung 6.2: Näher betrachtet**
Tier- und Pflanzenzellen.

(a) Tierzelle.

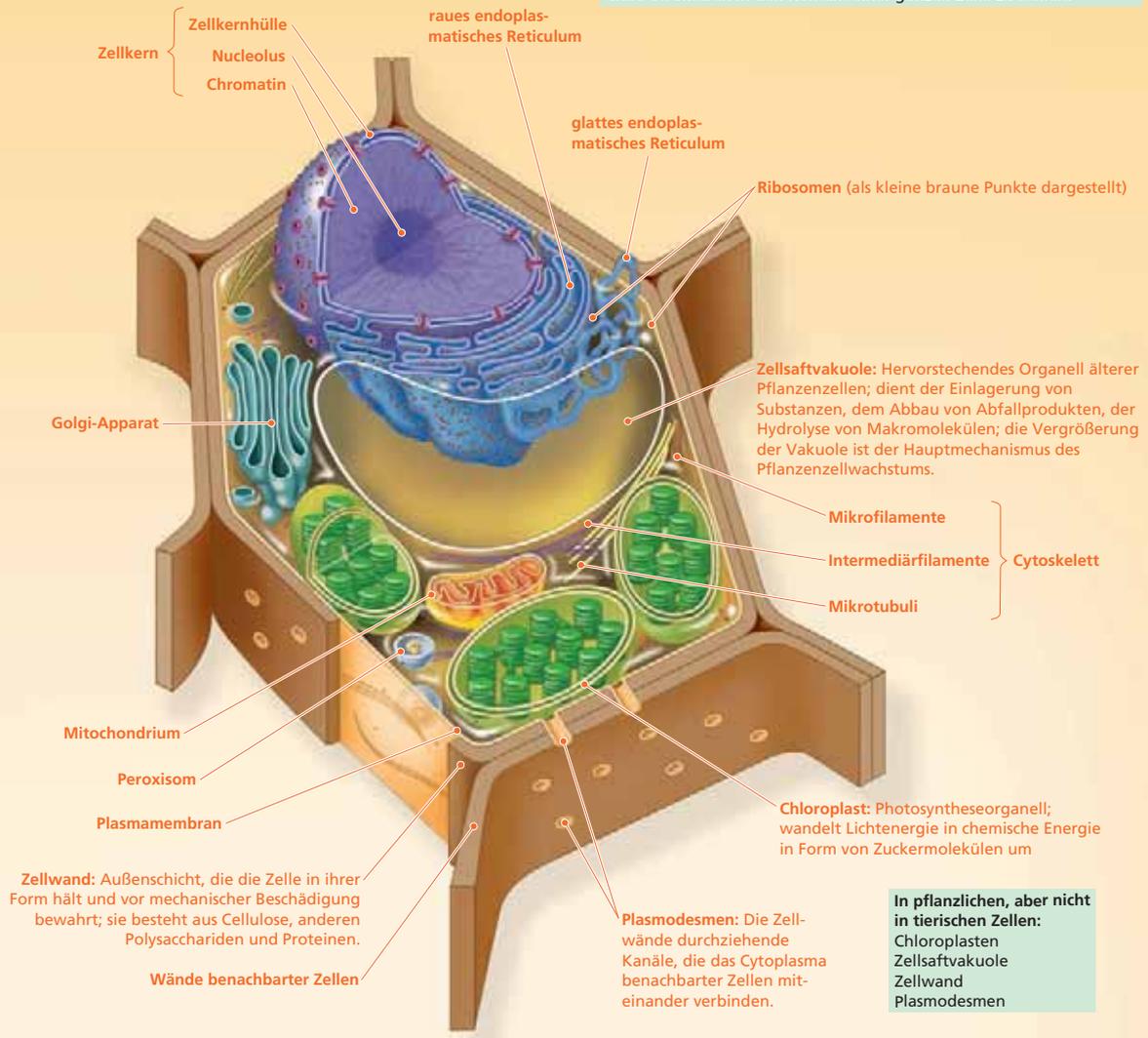
In dieser Zeichnung einer idealisierten typischen Tierzelle sind die meisten allgemein verbreiteten Zellstrukturen zusammengefasst (keine wirkliche Zelle sieht genauso aus). Wie aus dieser Anschnittzeichnung ersichtlich, enthält die Zelle eine Vielzahl von Komponenten, darunter Organellen („kleine Organe“), die in der Regel von Membranen umgeben sind. Das augenfälligste Organell in einer Tierzelle ist normalerweise der Zellkern. Die meisten Stoffwechsellleistungen der Zelle vollziehen sich im Cytoplasma, also dem Gesamtbereich zwischen Zellkern und Plasmamembran. Das Cytoplasma beherbergt zahlreiche Organellen und andere Zellbestandteile, die in ein gelartiges Medium – das Cytosol – eingebettet sind. Ein Großteil des Cytoplasmas wird von einem als endoplasmatisches Reticulum (ER) bezeichneten Membranlabyrinth durchzogen.



(b) Pflanzenzelle.

Diese Zeichnung einer idealisierten Pflanzenzelle enthüllt, was gleich ist und worin die Unterschiede zwischen den Zellen von Tieren und Pflanzen bestehen. Zusätzlich zu den meisten Dingen, die man auch in Tierzellen findet, verfügt eine Pflanzenzelle über Organellen, die Plastiden heißen. Der wichtigste Plastidentyp ist der Chloroplast, in dem die Photosynthese abläuft. Viele Pflanzenzellen besitzen große Zellsaftvakuolen; manche können eine oder mehrere kleine Vakuolen enthalten. Neben anderen Aufgaben erfüllen die Vakuolen Funktionen, die in Tierzellen den Lysosomen zufallen. Jenseits der Plasmamembran einer pflanzlichen Zelle befindet sich eine dicke Zellwand, die von Kanälen durchbrochen wird, die Plasmodesmen genannt werden.

Falls Sie den Rest des Kapitels schon jetzt durchblättern, so werden Sie feststellen, dass Abbildung 6.2 wiederholt in verkleinerter Form als Orientierungsskizze auftritt. In allen Fällen ist ein bestimmtes Organell herausgehoben, wobei die Farbgebung jener in der Abbildung 6.2 entspricht. Wenn wir uns die verschiedenen Organellen näher ansehen, werden Ihnen diese Orientierungsskizzen dabei helfen, diese Strukturen in den Kontext einer ganzen Zelle zu stellen.



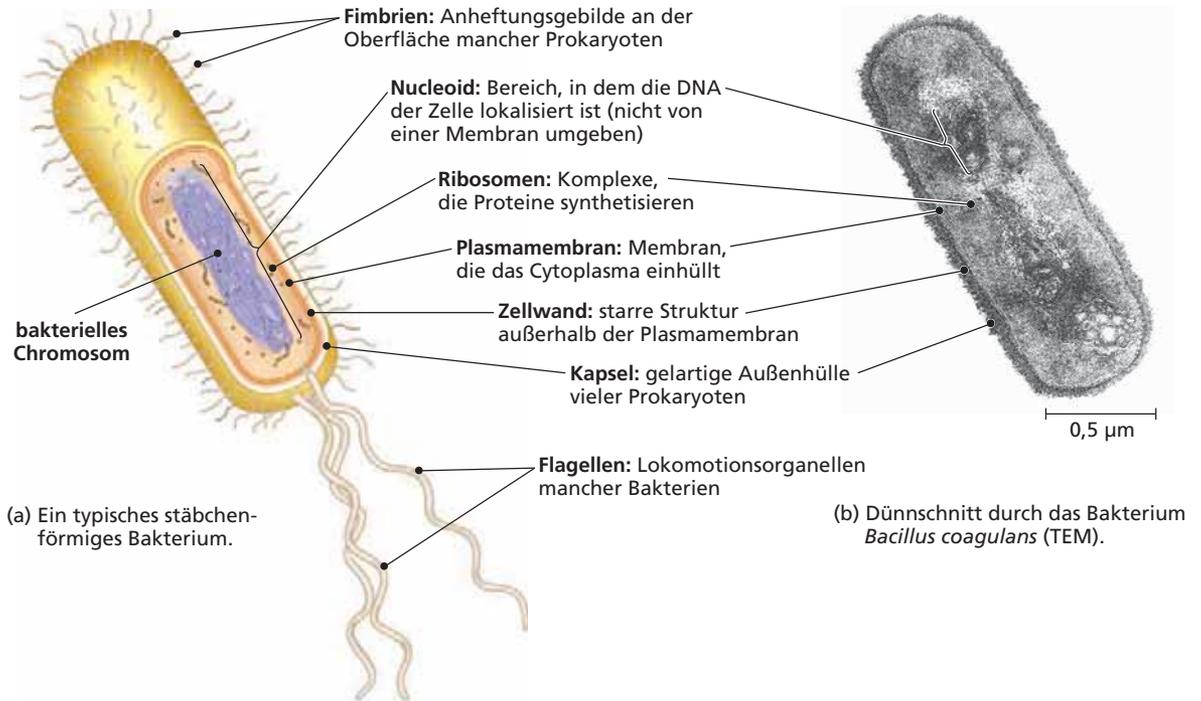


Abbildung 6.3: Eine prokaryotische Zelle. Ohne einen echten Zellkern und andere, Membran-umhüllte Organellen, wie sie eine eukaryotische Zelle besitzt, ist ein Prokaryot generell von viel einfacherem Bau. Nur Bakterien und Archaea sind Prokaryoten.

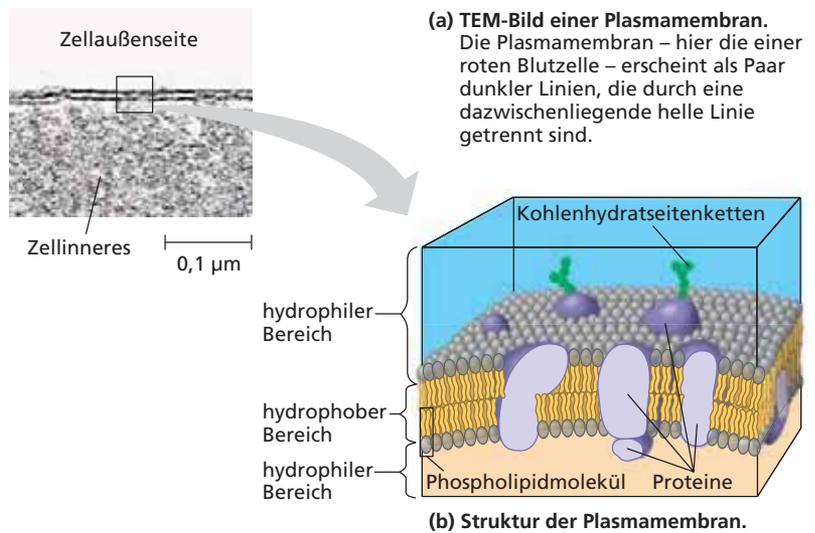


Abbildung 6.4: Die Plasmamembran.



Beschreiben Sie die Komponenten eines Phospholipidmoleküls (siehe ggf. Abbildung 5.10), die es zu einem Hauptbestandteil der Plasma- und anderer Zellmembranen machen.

Als Abgrenzung zur Umgebung dient bei jeder Zelle die **Plasmamembran**. Sie bildet eine selektive Barriere, die den hinreichenden Durchtritt von Sauerstoff, Nährstoffen und Abfallprodukten gewährleistet, um die gesamte Zelle zu versorgen (Abbildung 6.4). Nimmt eine Zelle (oder ein beliebiger anderer Körper) an Größe zu, wächst das Volumen proportional stärker als die Oberfläche (die Oberfläche gehorcht einem Wachstumsgesetz zweiter, das Volumen dem einer dritten Potenz). Ein kleinerer Körper besitzt relativ zu einem großen die größere Oberfläche (sein Oberflächen/Volumen-Verhältnis ist größer).

Die Notwendigkeit, die Oberfläche ausreichend groß zu halten, um das eingeschlossene Volumen versorgen zu können, liefert einen Erklärungsansatz für die mikroskopische Größe der meisten Zellen und die langgestreckte Gestalt anderer, größerer Zelltypen wie Nervenzellen mit langen Ausläufern. Größere Lebewesen verfügen im Allgemeinen nicht über größere Zellen, sondern über eine größere Anzahl von Zellen. Ein hinreichend hohes Oberflächen/Volumen-Verhältnis ist für Zellen, die große Stoffmengen mit der Umgebung austauschen – wie Darmzellen – von besonderer Bedeutung. Derartige Zellen verfügen oft über zahlreiche, lange, dünne Fortsätze an ihren Oberflächen, die Mikrovilli heißen. Sie vergrößern die Oberfläche stark ohne eine nennenswerte Vergrößerung des Volumens.

6.2.2 Die eukaryotische Zelle im Überblick

Zusätzlich zur Plasmamembran, die ihre äußere Abgrenzung darstellt, besitzt ein Eukaryot ein ausgedehntes und ausgefeiltes System innerer Membranen, die den Zellkörper in Kompartimente – die schon früher erwähnten Organellen – untergliedern. Die Zellkompartimente schaffen verschiedene Reaktionsräume für spezielle Stoffwechsell Aufgaben. Auf diese Weise können in der Zelle inkompatible Vorgänge gleichzeitig ablaufen, ohne sich gegenseitig zu stören. Die Plasma- und die Organellmembranen nehmen auch unmittelbar am Stoffwechsel der Zelle teil, weil viele Enzyme fest in Membranen eingebettet sind, wo sie oft funktionelle Verbände mit anderen Enzymen und Proteinen nicht enzymatischer Natur bilden.

6.3 Die genetischen Anweisungen einer eukaryotischen Zelle sind im Zellkern codiert und werden von den Ribosomen umgesetzt

6.3.1 Der Zellkern: Die Informationszentrale der Zelle

Der **Zellkern** beherbergt die weitaus meisten Gene einer eukaryotischen Zelle (eine geringe Anzahl von Genen findet sich in eigenen Genomen der Mitochondrien und Plastiden). Er ist in vielen eukaryotischen Zellen das augenfälligste Organell. In tierischen Zellen hat er einen typischen Durchmesser von etwa 5 µm. Die **Zellkernhülle** umschließt den Zellkern (Abbildung 6.5) und grenzt seinen Inhalt weitgehend vom Cytoplasma ab.

Die Zellkernhülle ist eine doppelte Membran. Die Zellkernhülle ist von zahlreichen Kernporen durchsetzt, deren Durchmesser ca. 100 nm (0,1 µm) beträgt. An den Rändern der Kernporen stehen die innere und die äußere Membran der Kernhülle miteinander in Kontakt. Ein kompliziert gebautes Gebilde aus zahlreichen Proteinen namens Kernporenkomplex kleidet jede Kernpore aus und gibt ihr ihre Form. Der **Kernporenkomplex** spielt eine wichtige Rolle bei der Regulation des Ein- und Austritts von Makromolekülen wie RNA und Proteinen in den und aus dem Zellkern. Die Kernporen sind gewissermaßen Zollstationen, die den Warenverkehr des Zellkerns kontrollieren. Mit Ausnahme der Kernporenbereiche ist die Innenseite der Kernhülle (die innere Zellkernmembran) von der **Kernlamina** ausgekleidet. Die Kernlamina ist ein netzartiges Maschenwerk aus Proteinfilamenten, das für die Formgebung des Zellkerns verantwortlich ist. Sie bildet eine mechanische Stütze der Kernhülle, stellt also ein molekulares Skelett des Zellkerns dar. Es gibt außerdem viele Hinweise auf eine Zellkernmatrix – ein Gerüst aus Fasern, das sich durch das gesamte Zellkerninnere erstreckt.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Beschreiben Sie, nachdem Sie Abbildung 6.2 gründlich studiert haben, knapp den Aufbau und die Funktion des Zellkerns, der Mitochondrien, der Chloroplasten und des endoplasmatischen Retikulum.
2. Was wäre, wenn? Stellen Sie sich eine langgestreckte Zelle vor (wie etwa eine Nervenzelle), die die Maße $125 \times 1 \times 1$ hat. Die Maßeinheit spielt hierbei keine Rolle.

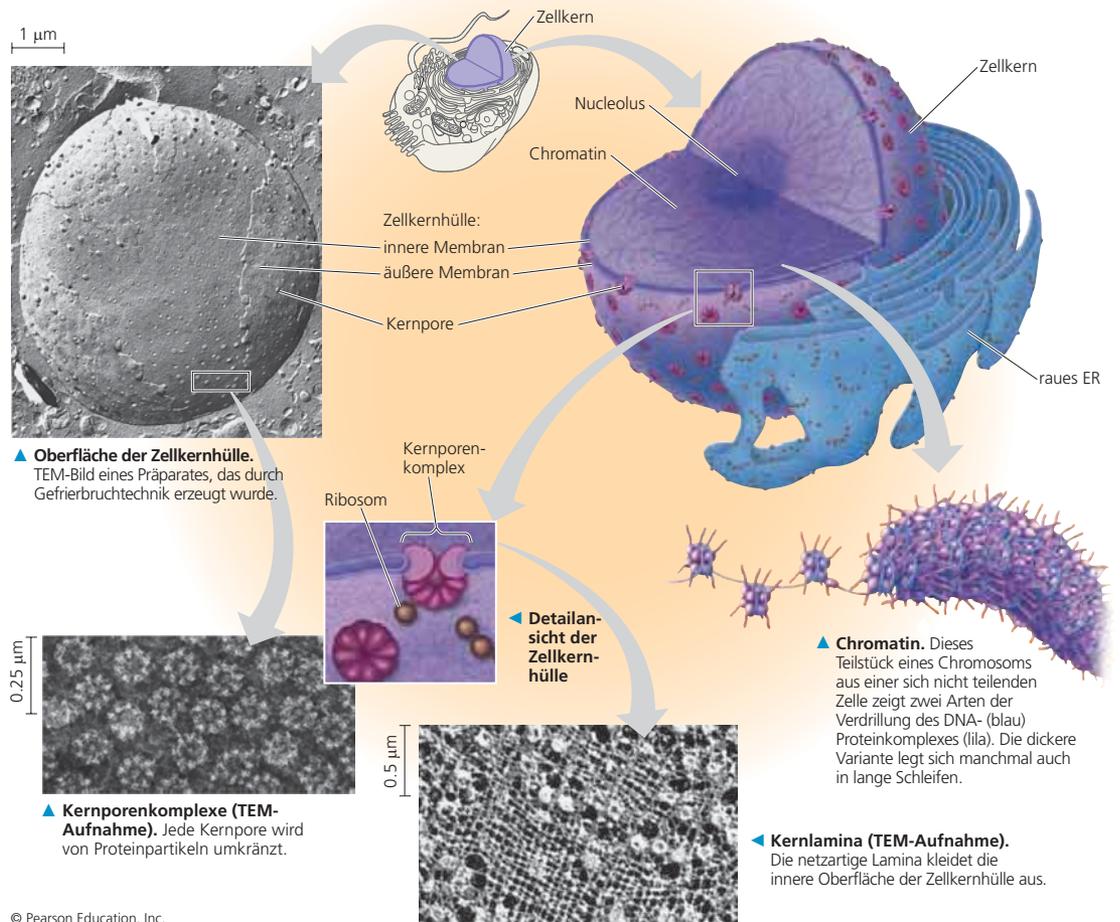


Abbildung 6.5: Der Zellkern und die Zellkernhülle. Innerhalb des Zellkerns befinden sich die Chromosomen, die in der Interphase als unstrukturierte Chromatinmasse (DNA plus assoziierte Proteine) erscheinen, sowie ein oder mehrere Nucleoli. Der Nucleolus ist der Ort der Ribosomenbildung. Die Zellkernhülle, die aus zwei Membranen besteht, die durch einen engen Spalt getrennt sind, ist von Poren durchzogen und innen von der Kernlamina ausgekleidet.

Innerhalb des Zellkerns ist die DNA in diskrete Einheiten, die **Chromosomen**, aufgeteilt. Die Chromosomen sind diejenigen Gebilde, die die stoffliche Grundlage der genetischen Information darstellen. Jedes Chromosom besteht aus einem als **Chromatin** bezeichneten Verbundmaterial aus Proteinen und DNA. Angefärbtes Chromatin (gr. *chroma*, Farbe) erscheint für gewöhnlich als diffuse Masse, und dies sowohl im Licht- als auch im Elektronenmikroskop. In Vorbereitung der Zellteilung rollen sich die dünnen Chromatinfasern auf (sie kondensieren). Jede eukaryotische Art besitzt eine für sie charakteristische Anzahl von Chromosomen. Menschliche Zellen enthalten beispielsweise 46 Chromosomen. Ausnahmen sind die Geschlechts- oder Fortpflanzungszellen (Eizellen und Samenzellen), die je 23 Chromosomen – also gerade die Hälfte der gewöhnlichen Körperzellen – enthalten.

Ein hervorstechendes Gebilde, das sich in einem nicht in Teilung befindlichen Zellkern findet, ist der **Nucleolus** (lat. „Kernchen“; Plur. Nucleoli). An diesem Ort wird ein spezieller RNA-Typ, die ribosomale RNA (rRNA) synthetisiert.

rRNA-Gene der DNA dienen als Matrize für die Herstellung dieser RNA-Sorte. Im Nucleolusbereich werden diese RNA-Moleküle mit speziellen, aus dem Cytoplasma importierten Proteinen (ribosomale Proteine) zu Untereinheiten eines Ribosoms zusammengefügt. Dabei entstehen große und kleine ribosomale Untereinheiten, die sich in ihren molekularen Zusammensetzungen unterscheiden und zusammen funktionsfähige Ribosomen bilden. Neuere Untersuchungen weisen darauf hin, dass dem Nucleolus möglicherweise auch eine Funktion bei der Regulation zellulärer Vorgänge wie der Zellteilung zukommt.

6.3.2 Ribosomen: Die Proteinfabriken der Zelle

Die **Ribosomen** – kompliziert gebaute Gebilde aus ribosomalen Ribonucleinsäuren (rRNA) und einer Reihe verschiedener Proteine – sind Zellbestandteile, die die Proteinbiosynthese durchführen. Zellen mit hohen Proteinsyntheseraten besitzen eine große Anzahl von Ribosomen.

Ribosomen liegen entweder frei, das heißt im Cytosol suspendiert vor oder sie sind an die Außenseite des endoplasmatischen Reticulums (ER) beziehungsweise die äußere Zellkernhülle gebunden. Membrangebundene und freie Ribosomen sind strukturell identisch, jedes Ribosom kann frei oder membranständig vorkommen. Tatsächlich wird die Membranassoziation von der mRNA des Translationskomplexes vermittelt, hängt also von dem zu bildenden Protein und nicht vom Ribosom ab. Die meisten der Proteine, die an freien Ribosomen gebildet werden, üben ihre Funktion im Cytosol der Zelle aus. Beispiele dafür sind die Enzyme, die die Anfangsschritte des Zuckerabbaus (Glycolyse) katalysieren. Die membrangebundenen Ribosomen sind im Allgemeinen mit der Herstellung von Proteinen befasst, die für den Einbau in Membranen, für das Innere bestimmter Organellen wie zum Beispiel Lysosomen (Abbildung 6.2) oder für den Export aus der Zelle bestimmt sind.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Welche Rolle spielen die Ribosomen bei der Ausführung der genetischen Instruktionen der Zelle?
2. Beschreiben Sie den molekularen Aufbau der Nucleoli und erläutern Sie ihre Funktion.

6.4 Das Endomembransystem der Zelle: Regulation und Teil des Stoffwechsels

Viele der verschiedenen Membranen einer eukaryotischen Zelle sind Teile des **Endomembransystems**, das in der Zelle eine Reihe unterschiedlicher Aufgaben erfüllt. Zu diesen Aufgaben gehören die Synthese von Proteinen, ihre Modifikation, der Einbau in Membranen und der Transport zum Bestimmungsort in Organellen oder aus der Zelle heraus, weiterhin Stoffwechsel und Transport von Lipiden sowie die Entgiftung toxisch wirkender Stoffe. Die Membranen dieses Systems stehen entweder in direktem Kontakt miteinander oder sind durch Transportvesikel (lat. *vesicula*, Bläschen; winzige, von einer Membran umschlossene Miniorganellen) funktionell miteinander verbunden. Ungeachtet dieser Beziehungen sind die verschiedenen inneren Membranen weder in ihrem chemischen Aufbau noch in ihrer Funktion identisch. Darüber hinaus sind weder die Dicke noch die molekulare Zusammensetzung oder die von einer bestimmten Membran ausgeführten chemischen Reaktionen streng festgelegt, sondern sie werden im Laufe der Existenz der Membran unter Umständen mehrfach umgewidmet. Zum Endomembransystem eines Eukaryoten gehören die Zellkernhülle, das endoplasmatische Reticulum (ER), der Golgi-Apparat, die Lysosomen, die Vakuole(n), die Endosomen sowie gegebenenfalls noch andere, zellspezifische Organellen. Die Plasmamembran sowie die Membranen der Mitochondrien und der Plastiden gehören definitionsgemäß nicht zum Endomembransystem, sondern werden gesondert betrachtet.

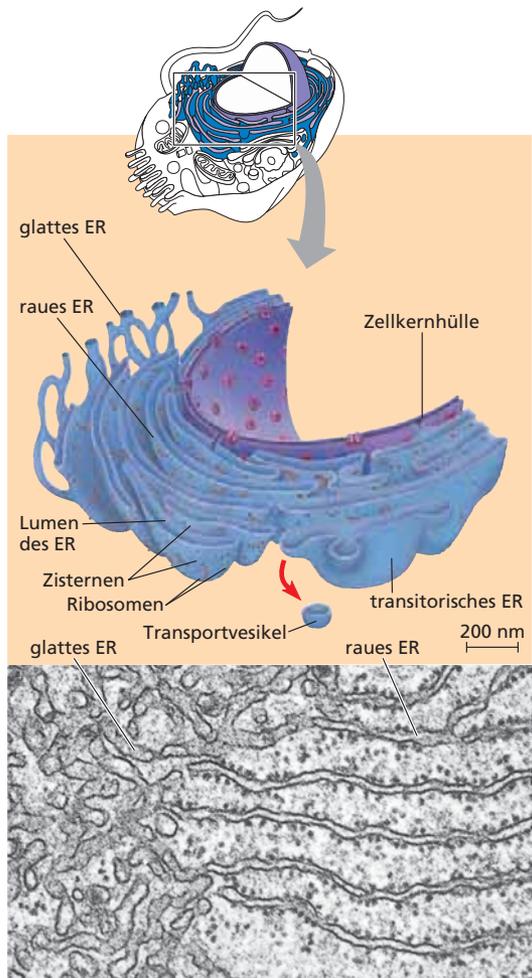


Abbildung 6.6: Das endoplasmatische Reticulum (ER). Als Membransystem aus miteinander verbundenen Tubuli und abgeflachten Membransäcken (Zisternen) setzt sich das ER in der äußeren Zellkernhülle fort (vgl. Anschnittzeichnung). Die ER-Membranen umschließen ein zusammenhängendes Kompartiment, das ER-Lumen. Das auf seiner Außenseite mit Ribosomen besetzte raue ER ist auf elektronenoptischen Aufnahmen vom glatten ER, dem die Ribosomen fehlen, zu unterscheiden (Fotografie unten in der Abbildung).

6.4.1 Das endoplasmatische Reticulum: Die biosynthetische Fabrik

Das **endoplasmatische Reticulum (ER)** ist ein ausgedehntes Netzwerk aus Membranen, das in vielen eukaryotischen Zellen mehr als die Hälfte der Gesamtmembranfläche stellt (gr. *endo*, innen und *plasma*, Gebilde, lat. *reticulum*, Netz, Netzwerk). Das Membrannetzwerk des ER besteht aus Membrantubuli und abgeplatteten Membranbereichen, die als Zisternen bezeichnet werden (lat. *cisterna*, Brunnen, Sammelbehälter). Die ER-Membran umschließt und definiert einen Innenraum des Organells, das ER-Lumen, der durch die Membran vom Cytosol getrennt ist. Da sich die ER-Membran in der äußeren Zellkernhülle fortsetzt, gehört der Raum zwischen den beiden Zellkernmembranen strukturell zum ER-Lumen (Abbildung 6.6).

Man unterscheidet zwei funktionell verschiedene Bereiche des ER, die kontinuierlich ineinander übergehen können. Das **glatte ER** verdankt seinen Namen der Tatsache, dass sich an diesen Membranbereichen keine außen anhaftenden Ribosomen finden. Das **raue ER** trägt auf seiner Membranaußenseite Ribosomen, die diesen Membranbereichen in elektronenmikroskopischen Bildern ein raues, körniges Aussehen verleihen.

Die Funktionen des glatten ER Das glatte ER ist an verschiedenen Stoffwechselvorgängen beteiligt, die von Zelltyp zu Zelltyp variieren. Dazu gehören die Synthese von Lipiden, der Kohlenhydratstoffwechsel und die Detoxifizierung von Medikamentenwirkstoffen und Giften.

Das glatte ER enthält die Enzyme für die Lipidbiosynthese (Öle, Phospholipide, Steroide). Zu den vom glatten ER in Tierzellen gebildeten Stoffen gehören bei den Wirbeltieren die Geschlechtshormone und die verschiedenen, von der Nebenniere sezernierten Steroidhormone. Die Zellen, die diese Hormone herstellen und ausschütten – zum Beispiel in den Hoden und den Eierstöcken – sind reich an glattem ER, ein Strukturmerkmal, das der Funktion dieser Zellen entspricht.

Die Funktionen des rauhen ER Viele Zelltypen sezernieren Proteine, die von am rauhen ER verankerten Ribosomen synthetisiert werden. So stellen etwa bestimmte Zellen der Bauchspeicheldrüse das Proteinormon Insulin her und schütten es in den Blutstrom aus.

Sekretorische Proteine und Membranproteine verlassen das ER verpackt in Vesikel, die vom sogenannten transitorischen ER gebildet und abgeschnürt werden (Abbildung 6.9). Vesikel, die Stoffe von einem Ort der Zelle zu einem anderen bringen, heißen **Transportvesikel**.

6.4.2 Der Golgi-Apparat: Fracht- und Umbauzentrum

Nach dem Verlassen des ER gelangt ein Großteil der Transportvesikel zum **Golgi-Apparat** (nach Camillo Golgi, italienischer Physiologe, 1843–1926). Man kann sich den Golgi-Apparat als Fabrik, Lagerhaus, Sortieranlage und Frachtzentrum vorstellen. Hier werden die Produkte des ER, zum Beispiel Proteine, chemisch modifiziert und an andere Zielorte weitertransportiert.

Der Golgi-Apparat besteht aus abgeflachten Membranstapeln – Golgi-Zisternen –, die wie aufgeschichtetes Fladenbrot aussehen (Abbildung 6.7). Eine einzelne Zelle kann viele – sogar Hunderte – dieser Membranstapel enthalten.

Der Membranstapel des Golgi-Apparates besitzt eine Polarität. Die auf gegenüberliegenden Seiten eines Membranstapels liegenden Membranen unterscheiden sich in ihrer Dicke und in ihrer chemischen Zusammensetzung.

Vom ER an den Golgi-Komplex übergebene Produkte (meist Proteine) werden bei der Durchwanderung des Membranstapels chemisch modifiziert.

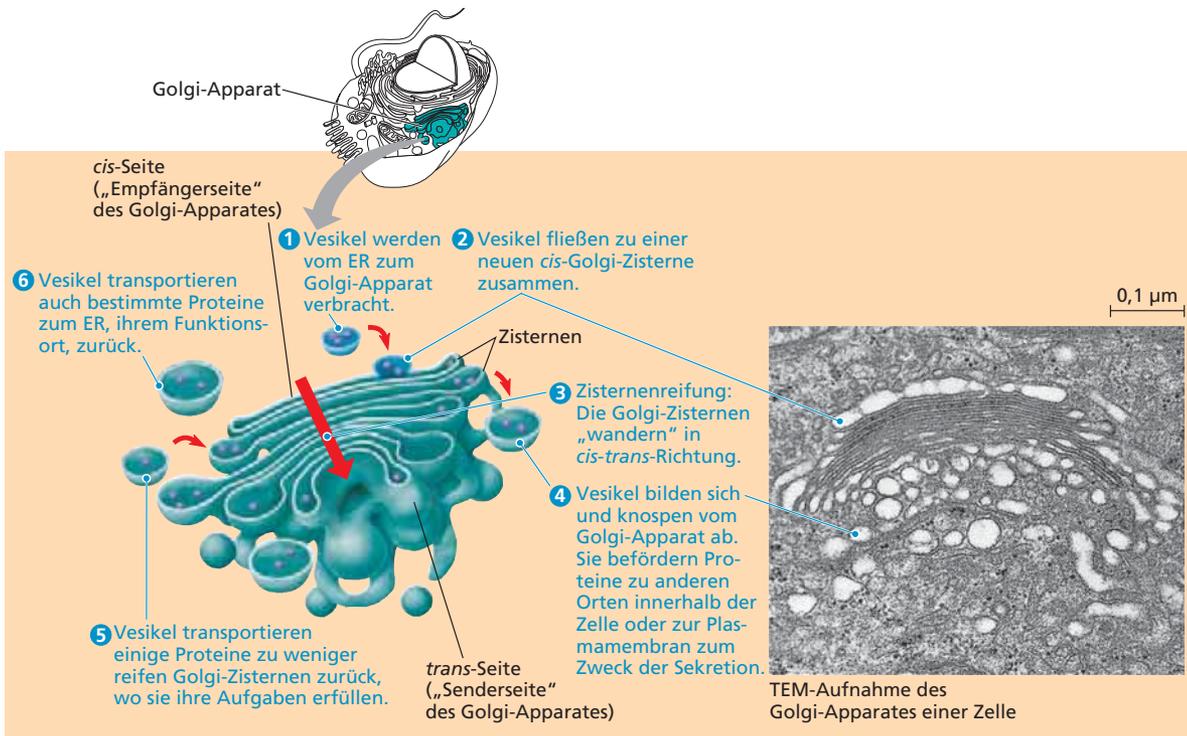


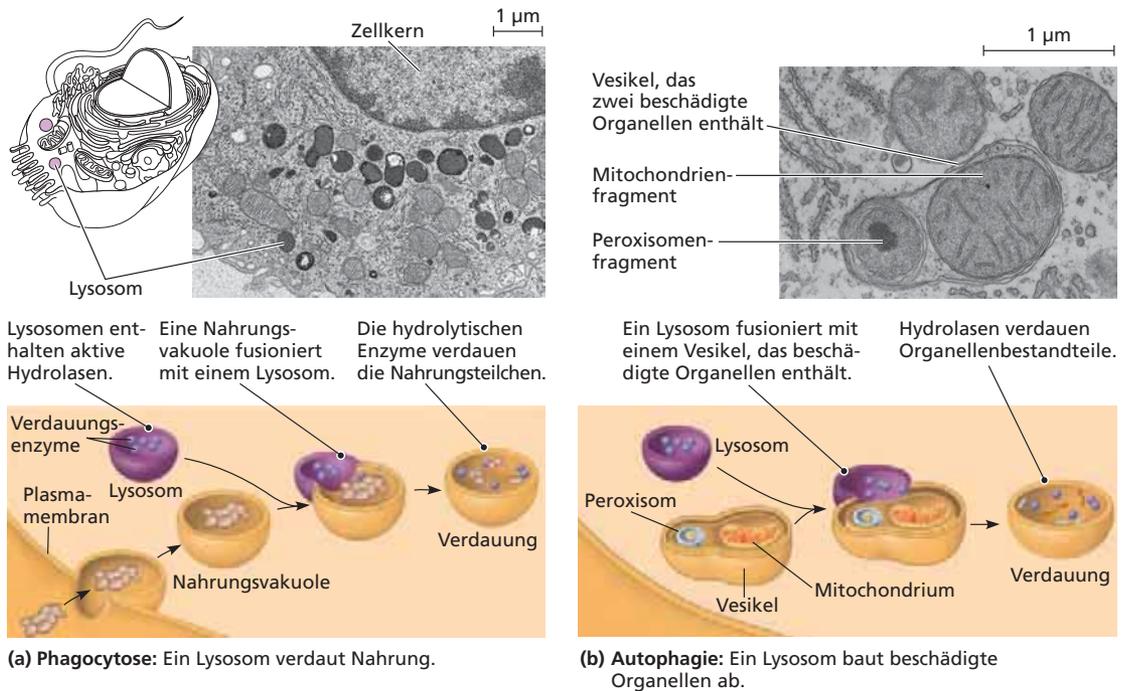
Abbildung 6.7: Der Golgi-Apparat. Der Golgi-Apparat der Zelle besteht aus abgeflachten Membransäcken (Zisternen), die – anders als die Zisternen des ER – nicht direkt miteinander in Verbindung stehen (siehe Anschnittzeichnung oben). Ein Golgi-Membranstapel nimmt Transportvesikel auf und schnürt andere ab.

Über die Nachbearbeitung hinaus synthetisiert der Golgi-Apparat bestimmte Makromoleküle auch selbst. Viele der von Zellen sezernierten Polysaccharide werden im Golgi-Apparat gebildet. Dazu gehören z. B. die Pectine und andere Polysaccharide pflanzlicher Zellen, die, außer der Cellulose, in die Zellwände eingebaut werden.

Indem ein Golgi-Stapel seine Produkte durch das Abknospen von Vesikeln an der *trans*-Seite entlässt, werden diese bezüglich ihrer Zielorte in der Zelle sortiert und in entsprechende Vesikel verpackt. Molekulare „Adressaufkleber“ wie Phosphatreste, die im Verlauf der Modifikation angefügt worden sind, fungieren wie Postleitzahlen. Die vom Golgi-Apparat abgehenden Vesikel weisen an ihren Oberflächen spezifische Erkennungs-Moleküle auf, die als Andockstellen für Rezeptoren auf den Zielmembranen dienen.

6.4.3 Lysosomen: Kompartimente der Verdauung

Ein **Lysosom** ist ein in tierischen Zellen vorkommendes Organell, das viele hydrolytische Enzyme enthält, mit deren Hilfe Makro- und andere Moleküle zerlegt werden können. Lysosomale Enzyme arbeiten nur bei niedrigen pH-Werten. Falls ein Lysosom platzt oder seine Membran ein Loch aufweist, durch das der Inhalt austreten kann, verlieren die freigesetzten Enzyme im neutralen Cytosol ihre Wirkung, so dass der Schaden begrenzt wird. Der Zerfall einer größeren Zahl von Lysosomen kann jedoch eine Zelle total zerstören.



(a) **Phagozytose:** Ein Lysosom verdaut Nahrung.

(b) **Autophagie:** Ein Lysosom baut beschädigte Organellen ab.

Abbildung 6.8: Lysosomen. Lysosomen verdauen (hydrolysieren) in die Zelle aufgenommenes Material und gewinnen zelleigenes Material zur Wiederverwertung zurück. (a) Oben: In diesem Makrophagen (einer weißen Blutzelle) einer Ratte erscheinen die Lysosomen sehr dunkel, weil sie das Kontrastierungsmittel, das mit einem der Verdauungsprodukte reagiert, angereichert haben (TEM-Aufnahme). Makrophagen verreiben sich Bakterien und Viren ein und zerstören sie mithilfe ihrer Lysosomen. Unten: Diese Schemazeichnung zeigt das Lysosom einer Protistenzelle bei der Fusion mit einer Nahrungsvakuole. (b) Oben: Im Cytoplasma dieser Rattenleberzelle ist eine Vesikel erkennbar, die zwei beschädigte Organellen eingeschlossen hat. Solche Vesikel werden als multivesikuläre Körper bezeichnet. Sie fusionieren schließlich mit einem Lysosom in einem Vorgang, der der Bildung eines Phagolysosoms homolog ist. Man spricht aufgrund der Herkunft des Verdauungsgutes aus der Zelle selbst von Autophagie (TEM-Aufnahme). Unten: Die Schemazeichnung zeigt die Fusion einer Vesikel mit einem Lysosom. Die Herkunft der Doppelmembran dieser Vesikel ist noch ungeklärt. Die äußere Membran fusioniert mit der Membran des Lysosoms. Die innere Membran wird zusammen mit den beschädigten Organellen abgebaut.

Lysosomen entstehen aus Vesikeln, die an der Seite des Golgi-Apparates abgeschnürt werden und zunächst mit dem Endosom verschmelzen. Ebenso fusionieren von der Plasmamembran kommende Vesikel mit dem Endosom, das schließlich zum Lysosom reift (Abbildung 6.7). Die lysosomalen Enzyme werden als inaktive Vorstufen gebildet und erst im Lysosom selbst durch den niedrigen pH-Wert aktiviert.

Lysosomen führen die intrazelluläre Verdauung durch. Amöben und andere Protisten fressen, indem sie sich noch kleinere Organismen und andere Nahrungsteilchen einverleiben (der Vorgang heißt **Phagozytose** (gr. *phagein*, ich esse + *kytos*, Gefäß, Hohlkörper)). Die dabei gebildete Nahrungsvakuole fusioniert mit Lysosomen der Zelle zum Phagolysosom (Abbildung 6.8 a unten). Die lysosomalen Enzyme besorgen dann die Verdauung. Die Verdauungsprodukte, wie zum Beispiel Kohlenhydrate und Aminosäuren, treten in das Cytosol über und dienen der Zelle als Nährstoffe. Manche Zellen des Menschen sind ebenfalls zur Phagozytose befähigt. Dazu gehören die Makrophagen – ein Typ von weißen Blutzellen, der den Körper gegen Bakterien und andere Eindringlinge verteidigt, indem er sie durch Phagozytose aufnimmt und dann zerstört (Abbildung 6.8 a oben).

6.4.4 Vakuolen: Vielseitige Mehrzweckorganellen

Vakuolen sind Organellen, deren genaue Funktion vom Zelltyp abhängt. **Nahrungsvakuolen** bilden sich bei der Phagocytose, sie wurden bereits erwähnt (Abbildung 6.8 a). Viele Protisten des Süßwassers besitzen **kontraktile Vakuolen**, die überschüssiges Wasser aus der Zelle pumpen und dadurch ein Platzen der Zelle verhindern und die richtige Elektrolytkonzentration und den richtigen osmotischen Druck in der Zelle aufrechterhalten. Bei Pflanzen und Pilzen, die keine Lysosomen besitzen, erfüllen die Vakuolen ähnliche Aufgaben wie die Lysosomen tierischer Zellen als Orte hydrolytischen Verdauens. Ausdifferenzierte Pflanzenzellen enthalten im Allgemeinen eine große **Zellsaftvakuole** (Abbildung 6.9).

Die Zellsaftvakuole der Pflanzenzelle ist ein vielseitiges Kompartiment. Sie kann Reserven wichtiger organischer Verbindungen aufnehmen und lagern, zum Beispiel einen Vorrat an Proteinen in den Speicherzellen von Pflanzensamen (Beispiel: Leguminosensamen wie Erbsen und Bohnen). Sie stellt außerdem den Hauptspeicherort der Pflanze für Ionen wie Kalium (K^+) und Chlorid (Cl^-) dar. Viele Pflanzenzellen nutzen ihre Vakuolen auch als Deponie für Stoffwechselabfälle – Stoffe, die nicht weiter verwertet oder abgebaut werden, aber die Zellen schädigen könnten, wenn sie sich im Cytosol oder in anderen Organellen als der Vakuole anhäufen. Manche Vakuolen enthalten Farbstoffe, die die Gewebe färben. Den Vakuolen kommt eine wesentliche Rolle beim Wachstum von Pflanzenzellen zu. Wachsende Zellen vergrößern ihre Vakuolen, indem sie Wasser absorbieren und in die Vakuole leiten. Dies erlaubt es den Zellen, sich bei minimalem Aufwand für die Produktion neuen Cytoplasmas entscheidend zu vergrößern. Das Cytosol nimmt oft nur ein kleines Volumen zwischen der ausgedehnten Zellsaftvakuole und der Plasmamembran ein. Das Oberflächen-/Volumen-Verhältnis von Plasmamembran und Cytosol ist deshalb selbst bei großen Pflanzenzellen günstig, weil es hoch ist.

6.5 Mitochondrien und Chloroplasten: Kraftwerke der Zelle

Lebewesen beziehen Energie aus ihrer Umwelt durch Umwandlung. In eukaryotischen Zellen stellen die Mitochondrien und Chloroplasten Energie in einer für die Zelle verwertbaren Form bereit. **Mitochondrien** (Einzahl: das Mitochondrium) sind die Organellen der Zellatmung, also des Stoffwechselvorganges, der den größten Anteil an ATP aus dem oxidativen Abbau von Kohlenhydraten, Fetten und Proteinen liefert. In den nur in Pflanzen und Algen vorkommenden **Chloroplasten** findet die Photosynthese statt. Sie wandeln Lichtenergie (die Sonnenstrahlung in der freien Natur) in chemische Energie um, indem sie durch Absorption die Synthese organischer Verbindungen (Kohlenhydrate und Ähnliches) aus Kohlendioxid und Wasser betreiben.

Mitochondrien besitzen zwei Membranen, die ihren Innenraum vom Cytosol trennen, Chloroplasten besitzen im Regelfall sogar drei. Die Membranproteine von Mitochondrien und Plastiden werden nicht von Ribosomen des ER hergestellt, sondern von freien Ribosomen des Cytosols sowie in manchen Fällen von Ribosomen in den Organellen selbst. Die beiden hier besprochenen Organelltypen enthalten jeweils eine kleine Menge DNA in Form eines einzelnen ringförmigen Chromosoms. Diese DNA codiert die Gene einiger Organellspezifischer Proteine, die direkt in den Organellen synthetisiert werden. Die Mehrzahl der Proteine wird jedoch aus dem Cytosol importiert und von Genen im Zellkern codiert. Mitochondrien und Plastiden sind somit halbautonome Organellen, die wachsen und sich durch Zellteilung vermehren.

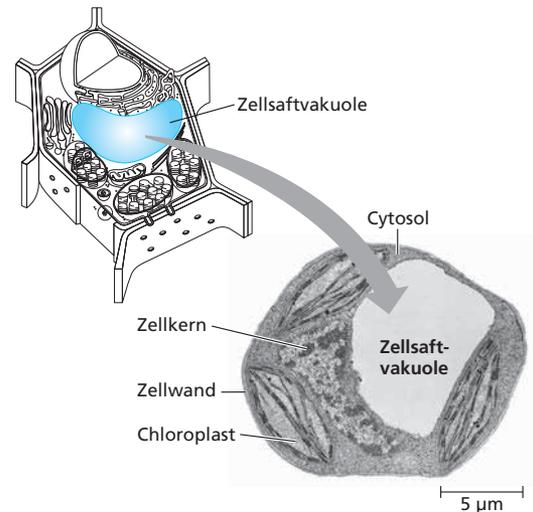


Abbildung 6.9: Die pflanzliche Zellsaftvakuole. Die Zellsaftvakuole ist normalerweise das größte Organell einer Pflanzenzelle. Das Cytoplasma ist im Allgemeinen auf eine schmale Zone am Rand, zwischen der Vakuolenmembran und der Plasmamembran, beschränkt (TEM-Aufnahme).

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Beschreiben Sie die strukturellen und funktionellen Unterschiede zwischen rauem und glattem endoplasmatischem Reticulum.
2. Beschreiben Sie, welche Funktionen die Transportvesikel im Rahmen des Endomembransystems der eukaryotischen Zelle haben.

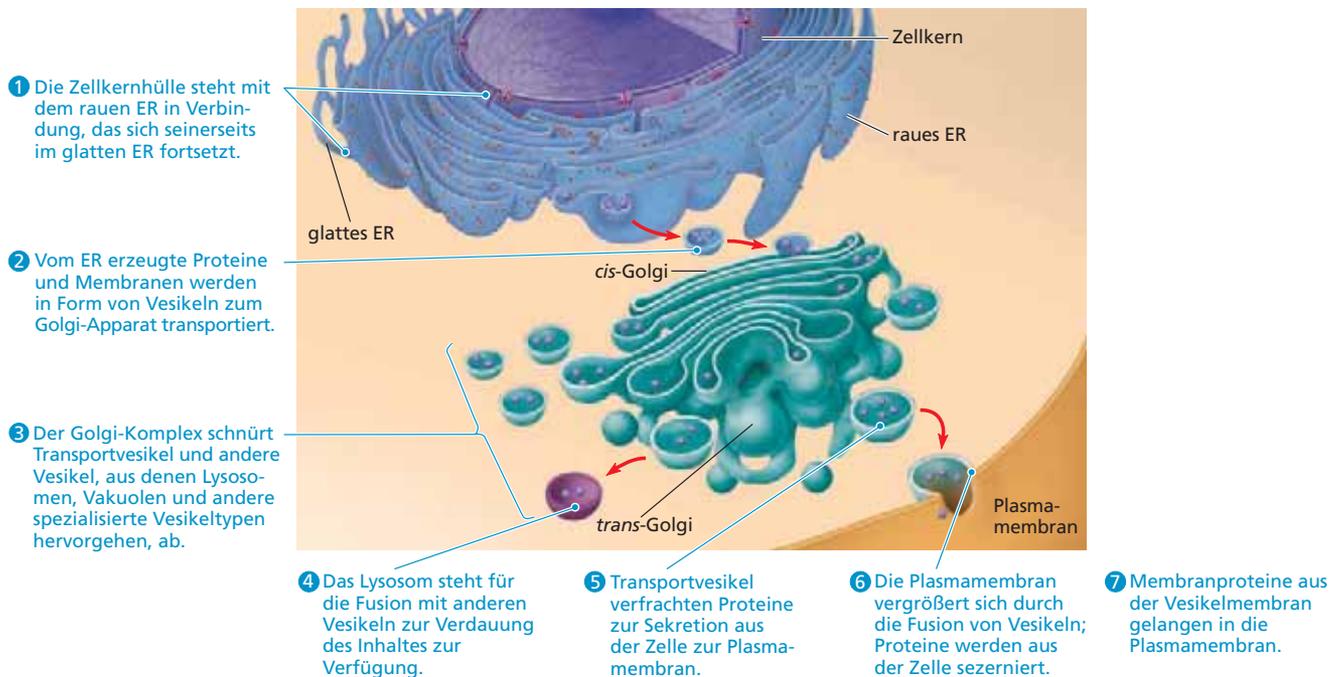
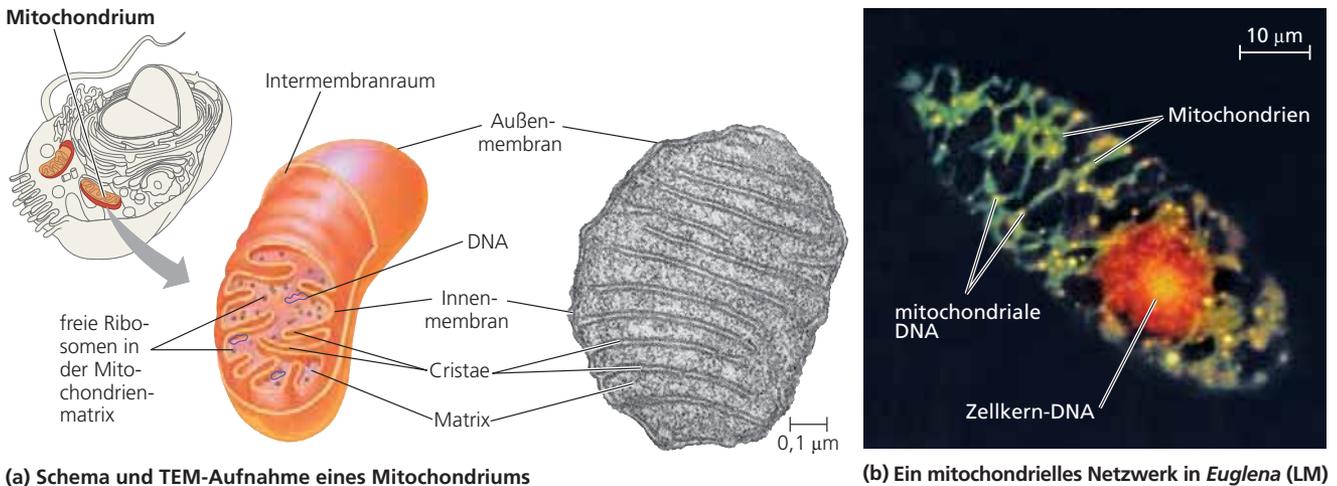


Abbildung 6.10: Rückschau: Die Beziehungen ausgewählter Organellen des Endomembransystems untereinander. Die roten Pfeile geben die Wege einiger Transportvesikel an.

6.5.1 Mitochondrien: Umwandlung chemischer Energie

Mitochondrien finden sich in fast allen eukaryotischen Zellen, einschließlich denen von Pflanzen, Tieren, Pilzen und den meisten Protisten. Manche Zellen besitzen ein einzelnes, großes Mitochondrium, öfter findet man aber Zellen mit Hunderten oder gar Tausenden von kleinen tubulären Mitochondrien. Die Zahl der Mitochondrien korreliert mit der metabolischen Aktivität des Zelltyps. Mitochondrien sind 1–10 µm lang. Zeitrafferfilme lebender Zellen zeigen, dass sich die Mitochondrien in der Zelle umherbewegen und dabei ihre Form verändern und sogar fusionieren und sich teilen. Auf elektronenmikroskopischen Aufnahmen erscheinen die Mitochondrien in den notwendigerweise toten Zellen zylinder- über eiförmig bis fast rund.

Das Mitochondrium fällt durch seine zwei Membranen auf. Jede ist eine typische Lipiddoppelschicht mit dem charakteristischen Besatz eingebetteter Membranproteine (Abbildung 6.11). Die äußere, das Organell begrenzende Membran ist glatt, die innere dagegen vielfach gefaltet (invaginiert). Die eingestülpten Membranteile heißen **Cristae** (Einzahl: *Crista*). Die Innenmembran teilt das Innere des Mitochondriums in zwei (Sub-)Kompartimente. Das eine ist der Membranzwischenraum, also der Raum zwischen der inneren und der äußeren Membran. Das andere Subkompartiment des Organells ist das von der Innenmembran eingeschlossene Volumen, die **Matrix**. Sie beherbergt viele verschiedene Enzyme sowie die mitochondriale DNA (mtDNA) und die Ribosomen des Organells. Die Matrixenzyme katalysieren einige Schritte der Zellatmung. Andere an der Zellatmung beteiligte Enzyme – einschließlich derer, die das ATP bilden, sind in die innere Membran eingebettet. Als stark gefaltete Struktur verleihen die Cristae der inneren Mitochondrienmembran eine große Oberfläche, was der Produktivität der Zellatmung zugute kommt.



(a) Schema und TEM-Aufnahme eines Mitochondriums

(b) Ein mitochondrielles Netzwerk in *Euglena* (LM)

Abbildung 6.11: Das Mitochondrium – Ort der Zellatmung. (a) Aus der Zeichnung und aus der elektronenmikroskopischen Aufnahme (TEM) sind die innere und die äußere Membran des Mitochondriums ersichtlich. Die Cristae sind Einfaltungen der inneren Membran, die die verfügbare Membranoberfläche vergrößern. Die Anschnittzeichnung lässt die beiden von den Membranen begrenzten Subkompartimente des Organells erkennen: den Membranzwischenraum (Intermembranraum) und die Matrix. Die meisten Enzyme der Atmung sind in die innere Membran eingebettet. (b) Die lichtmikroskopische Aufnahme von *Euglena gracilis* zeigt eine vollständige Zelle des einzelligen Eukaryoten bei deutlich geringerer Vergrößerung als in der TEM (beachten Sie die Maßstäbe!). Die mitochondriale Matrix ist grün eingefärbt. Die Mitochondrien bilden ein verzweigtes röhrenförmiges Netzwerk. Die DNA im Zellkern ist rot eingefärbt, mitochondriale DNA-Moleküle erscheinen als hellgelbe Flecken.

6.5.2 Chloroplasten: Umwandlung von Lichtenergie

Chloroplasten sind spezialisierte Mitglieder einer Familie eng verwandter Pflanzenorganellen. Diese Organellen bezeichnet man als **Plastiden** (Sammelname). Andere Vertreter sind Amyloplasten (farblose Plastiden, die Stärke speichern und die insbesondere in Wurzeln, Knollen und anderen Speichergeweben vorkommen), Chromoplasten, die andere Pigmente als Chloroplasten enthalten und bei Blüten und Früchten für gelbe, orange und rote Farbtöne verantwortlich sind. Chloroplasten enthalten den grünen Farbstoff Chlorophyll (Blattgrün), außerdem Enzyme und andere Komponenten des photosynthetischen Apparates. Diese linsenförmigen, 2–5 µm großen Organellen finden sich in den Blättern und anderen grünen Teilen höherer Pflanzen sowie in den Zellen einzelliger Pflanzen (Abbildung 6.12).

Das Innere eines Chloroplasten ist vom Cytosol durch eine Hülle aus zwei Membranen abgesondert, nur durch einen engen Spaltraum getrennt. Innerhalb des Chloroplasten findet sich ein weiteres Membransystem in Form von abgeflachten, miteinander verbundenen Membranstapeln, den **Thylakoiden**. In einigen Bereichen sind die Thylakoide wie Münzstapel aufgeschichtet. Diese Membranstapel werden **Grana** genannt (Einzahl: Granum). Das flüssige Medium, das die Thylakoide umgibt, heißt das **Stroma** und enthält neben zahlreichen Enzymen die DNA und die Ribosomen des Organells. Durch die Membranen wird der Chloroplast in drei Subkompartimente untergliedert: den Membranzwischenraum, das Stroma und den Thylakoidinnenraum.

6.5.3 Peroxisomen: Weitere Oxidationen

Das Peroxisom ist ein spezialisiertes Stoffwechselkompartiment, das von einer einzigen Membran umgeben ist. Peroxisomen enthalten Enzyme, die letztlich Wasserstoff auf elementaren Sauerstoff (O_2) übertragen und dabei Wasserstoffperoxid (H_2O_2) produzieren.

VERSTÄNDNISFRAGEN

1. Beschreiben Sie die gemeinsamen Merkmale von Chloroplasten und Mitochondrien. Beziehen Sie sowohl die Funktion als auch die Membranen der Organellen in Ihre Betrachtung mit ein.
2. Was wäre, wenn? Einer Ihrer Mitschüler spricht sich dafür aus, Mitochondrien, Chloroplasten und Peroxisomen in das Endomembransystem der eukaryotischen Zelle einzubeziehen. Nennen Sie Argumente gegen diese Klassifizierung. Welche sprechen gegebenenfalls dafür?

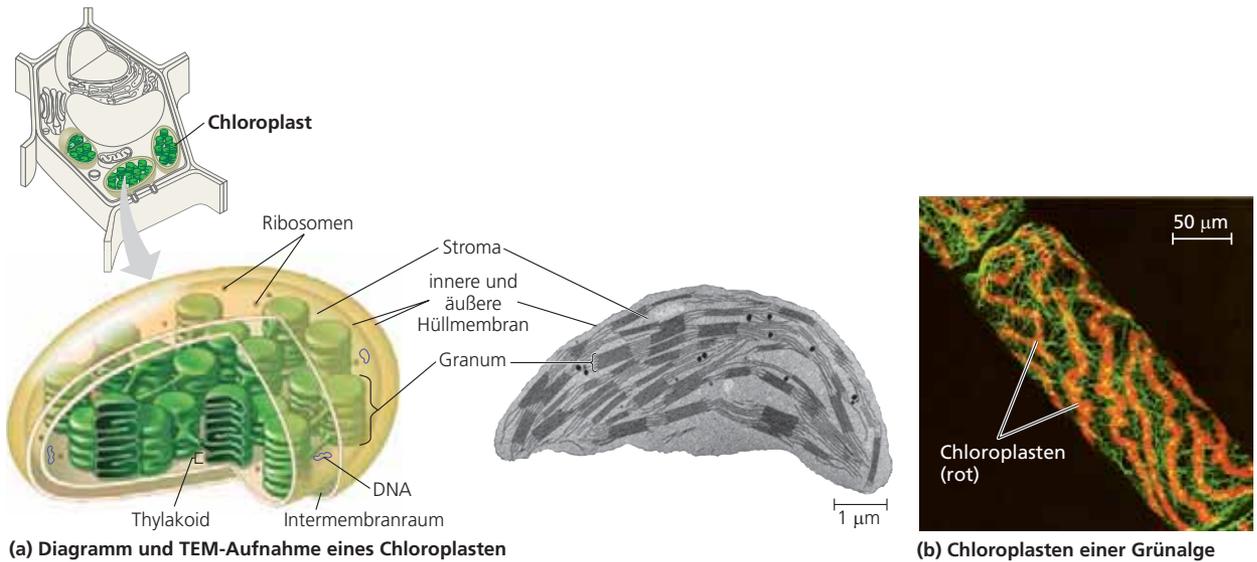


Abbildung 6.12: Der Chloroplast – Ort der Photosynthese. (a) Ein typischer Chloroplast ist von zwei Membranen umgeben, die durch einen schmalen Intermembranraum voneinander getrennt sind. Rechts im Bild: elektronenmikroskopische Aufnahme eines einzelnen Chloroplasten im Querschnitt. (b) Die Fluoreszenzaufnahme zeigt eine ganze Zelle der Grünalge *Spirogyra crassa*. Unter natürlichem Umgebungslicht erscheinen Chloroplasten grün, aber im Ultravioletten fluoreszieren sie rot, wie hier gezeigt.

6.6 Das Cytoskelett: Organisation von Struktur und Aktivität

In der Frühzeit der Elektronenmikroskopie gingen die Biologen davon aus, dass sich die Organellen in eukaryotischen Zellen frei im Cytosol umherbewegen. Technische Verbesserungen der Mikroskopie führten dann jedoch zur Entdeckung des **Cytoskeletts** – eines Maschenwerks aus Molekülfasern, das sich durch das ganze Cytoplasma erstreckt. Das Cytoskelett spielt eine wesentliche Rolle bei der inneren Organisation und Koordination der Aktivitäten einer Zelle. Es besteht aus drei Typen supramolekularer Strukturen: Mikrotubuli, Mikrofilamenten und Intermediärfilamenten.

6.6.1 Funktionen des Cytoskeletts: Stütze, Motilität und Regulation

Die offensichtlichste Funktion des Cytoskeletts liegt in der mechanischen Festigung der Zelle und insofern der Gestaltgebung. Dies ist bei tierischen Zellen, die ja keine Zellwände besitzen, besonders wichtig. Die bemerkenswerte Festigkeit und Widerstandsfähigkeit des Cytoskeletts als Ganzem beruht auf seiner Architektur. Wie die Kuppel eines Gebäudes wird das Zellskelett durch die Gesamtheit gegensätzlicher Kräfte, die auf seine Bestandteile einwirken, stabilisiert. Es kann in einem Teil der Zelle rasch abgebaut werden und an einem neuen Ort wieder entstehen. Dabei ändert sich die Gestalt der Zelle.

Mehrere Formen der Motilität (aktive Beweglichkeit) rühren ebenfalls von Änderungen des Cytoskeletts her. Der Begriff zelluläre Motilität umfasst sowohl Ortswechselbewegungen der ganzen Zelle als auch begrenzte Bewegungen einzelner Zellbereiche. Die zelluläre Motilität macht im Allgemeinen eine Wechselwirkung des Cytoskeletts mit speziellen Motorproteinen erforderlich. Diese rufen die Verbiegungen der Cilien (Zellwimpern) und Flagellen (Zellgeißeln) hervor. Innerhalb der Zelle werden Vesikel und andere Organellen

durch Motorproteine oftmals entlang von „Schienen“ aus Cytoskelettfasern zu ihren Zielorten befördert. Die Vesikel, die vom ER abknospen und zum Golgi-Apparat wandern, tun dies oft entlang von cytoskelettalen Schienensträngen. Die Cytoplasmastromung, die in vielen großen Pflanzenzellen beobachtbar ist und die Stoffe in diesen Zellen in einem Kreisverkehr führt, ist ein weiterer zellulärer Bewegungsvorgang, der durch das Cytoskelett hervorgerufen wird.

Das Cytoskelett ist außerdem an der Regulation biochemischer Aktivitäten in der Zelle als Reaktion auf mechanische Reize beteiligt.

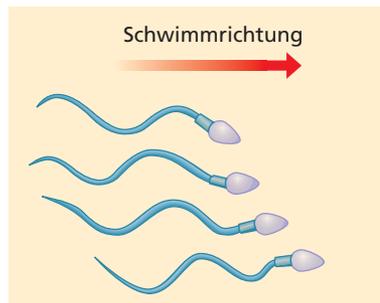
6.6.2 Cytoskelettkomponenten

Mikrotubuli Alle eukaryotischen Zellen enthalten **Mikrotubuli**, das sind hohle Stäbe von 25 nm Durchmesser und Längen zwischen 200 und 2.500 nm (0,2–2,5 μm). Die Wandungen dieser Röhren bestehen aus einem globulären Protein namens Tubulin. Jedes Tubulinmolekül besteht seinerseits aus zwei nicht kovalent verbundenen Untereinheiten namens α - und β -Tubulin, es ist also ein Hetero-Dimer. Mikrotubuli werden durch Anlagerung von Tubulindimeren an den Enden verlängert. Durch Dissoziation von Tubulindimeren können sie wieder verkürzt werden. Die Tubulindimere sind also wiederverwendbar.

Mikrotubuli geben der Zelle Form und üben eine stützende Wirkung aus. Außerdem dienen sie als Schienen, entlang derer Organellen mit der Hilfe von Motorproteinen laufen können.

Centrosomen und Centriolen In Tierzellen wachsen die Mikrotubuli aus einem Centrosom hervor – einem Bereich der Zelle, der oftmals in der Nähe des Zellkerns liegt und auch als „Mikrotubulus-Organisationszentrum“ bezeichnet.

(a) **Flagellenbewegung.** Ein Flagellum (Zellgeißel) führt normalerweise eine wellenförmige Bewegung aus. Diese treibt die Zelle in Richtung der gedachten Mittelachse der Zellgeißel. Die Vorwärtsbewegung eines menschlichen Spermiums liefert ein Beispiel für eine Lokomotion mithilfe eines Flagellums.



(b) **Cilienbewegung.** Cilien (Zellwimpern) führen eine Vor-und-zurück-Bewegung aus. Der schnelle Kraftschlag treibt die Zelle in einer senkrecht zur Cilienachse liegenden Richtung voran. Während der langsameren Rückholbewegung verbiegt sich das Cilium und schwenkt seitwärts, in größerer Nähe zur Zelloberfläche. Ein dichter Besatz aus Cilien, die mit einer Rate von 40–60 Schlägen pro Sekunde arbeiten, überzieht die Zellen des Süßwasserprotozoons *Colpidium* sp. (kolorierte raster-elektronenmikroskopische Aufnahme).

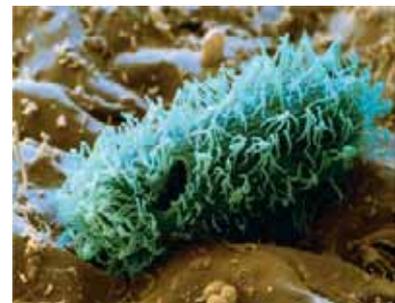


Abbildung 6.13: Vergleich der Schlagbewegungen von Flagellen (Zellgeißeln) und Cilien (Zellwimpern).