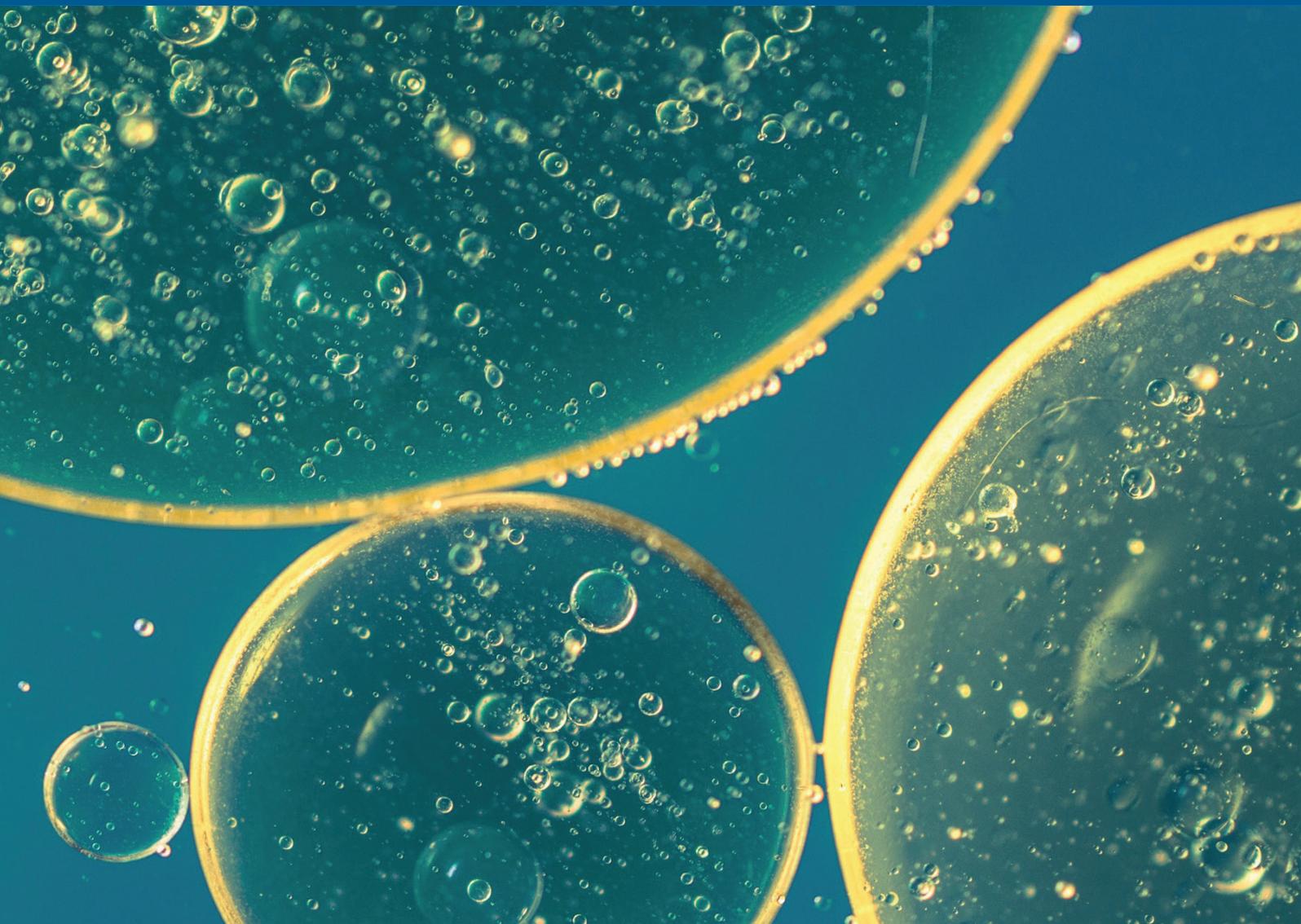




universität
wien

Grundlagen der Biologie

Vorbereitungsliteratur für das Aufnahmeverfahren





universität
wien



Impressum

Titel:

Grundlagen der Biologie
Vorbereitungsliteratur für das Aufnahmeverfahren

Autoren:

Ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Helmut Spreitzer
Ass.-Prof. Dr. Barbara Hamilton
Univ.-Prof. Mag. Mag. Dr. Sylvia Kirchengast
Sarah Kainz, BSc

Herausgeber:

Universität Wien
Universitätsring 1
1010 Wien

Stand: März 2020

Erstellt im Zuge des Open Education Austria Projekts.

Mit der freundlichen Unterstützung des Center for Teaching and Learning der Universität Wien.

Lizenziert unter der CC-BY-SA 3.0 AT Lizenz



Dieses Werk ist unter einer Creative Commons Lizenz vom Typ Namensnennung - Weitergabe unter gleichen Bedingungen 4.0 International zugänglich. Um eine Kopie dieser Lizenz einzusehen, konsultieren Sie <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/> oder wenden Sie sich brieflich an Creative Commons, Postfach 1866, Mountain View, California, 94042, USA.

Inhaltsverzeichnis

1. Begriffe und Größen	10
1.1. Gesetze, Regeln, Modelle und Theorien	10
1.1.1. Gesetze und Regeln	10
1.1.2. Modelle	11
1.1.3. Hypothesen und Theorien	11
1.2. Stöchiometrie	11
1.3. Kernchemie und Entstehung der Elemente	12
1.3.1. Bausteine	12
1.4. Atombau	12
1.5. Das Periodensystem der Elemente (PSE)	13
1.5.1. Periodische Eigenschaften der s- und p-Blockelemente	14
1.5.2. Ionisierungsenergie	14
1.5.3. Elektronegativität	15
1.5.4. Metall- und Nichtmetallcharakter	15
1.6. Chemische Bindungen	15
1.6.1. Die Atombindung / Kovalente Bindung	16
1.6.2. Die Ionenbindung	19
1.6.3. Metallbindung	20
1.6.4. Schwache Wechselwirkungen	20
1.7. Protonen und Elektronenübertragungsreaktionen	21
1.7.1. Säuren und Basen	21
1.7.2. Redoxreaktionen	22
1.8. Funktionelle Gruppen und Trivialnamen	23
1.8.1. Nomenklatur aliphatischer und aromatischer Kohlenwasserstoffe	23
1.8.2. Funktionelle Gruppen	25
1.9. Biomoleküle - Kohlenhydrate	26
1.9.1. Monosaccharide	27
1.9.2. Dissaccharide	29
1.9.3. Polysaccharide	29
1.10. Biomoleküle - Lipide	30
1.10.1. Fette	30
1.10.2. Membranbildende Lipide: Phospholipide und Steroide	31
1.11. Biomoleküle - Proteine	32
1.11.1. Aufbau einer Aminosäure	33
1.11.2. Peptidbindung	33
1.11.3. Eigenschaften Aminosäuren	33
1.11.4. Räumliche Struktur der Proteine	34
1.12. Biomoleküle - Nukleinsäuren	35
1.12.1. Die Bestandteile der Nucleotid-Monomere	35
1.12.2. Die Struktur der Polynucleotide DNA und RNA	36
2. Die Struktur der Zelle	38
2.1. Prokaryotische und Eukaryotische Zellen	39
2.1.1. Die drei Hauptreiche (Domänen) der Lebewesen.	39
2.1.2. Prokaryotische Zellen	39

2.1.3. Eukaryotische Zellen	40
2.2. Kompartimente eykarotischer Zellen	41
2.2.1. Der Zellkern	41
2.2.2. Das Endomembransystem	42
2.2.3. Ribosomen	44
2.2.4. Mitochondrien und Chloroplasten	44
2.2.5. Peroxisomen	46
2.2.6. Das Cytoskelett	46
2.3. Zell-Zell-Kommunikation	48
3. Evolution	51
3.1. Wegbereiter der Evolutionstheorie	51
3.1.1. Felsen und Fossilien	51
3.1.2. Lamarck	52
3.2. Über die Entstehung der Arten	52
3.2.1. Charles Darwin	52
3.2.2. Reise auf der HMS Beagle	52
3.2.3. On the Origin of Species	53
3.2.4. Darwins Idee der natürlichen Selektion	53
3.2.5. Näheres zur natürlichen Selektion	54
3.3. Wissenschaftliche Argumente für die Evolutionstheorie	54
3.3.1. Raubdruck bei Guppys	54
3.3.2. Fossilbelege	55
3.3.3. Homologien	56
3.4. Stammbäume	57
3.4.1. Konvergente Evolution	58
4. Phylogenie	61
4.1. Phylogenie und die Beziehung zu Verwandtschaftsverhältnissen	61
4.1.1. Nomenklatur und Klassifikation	61
4.1.2. Klassifikation und Phylogenie	61
4.2. Die Rekonstruktion der Evolution	62
4.2.1. Homologien und Analogien	62
4.2.2. Kladistik	62
4.2.3. Näheres zu Stammbäumen	63
4.3. Molekularbiologie, Genetik und andere neuere Entwicklungen	64
5. Blütenpflanzen	67
5.1. Aufbau und Funktion	67
5.1.1. Grundorgane	67
5.1.2. Abschlussgewebe	68
5.1.3. Leitgewebe	68
5.1.4. Grundgewebe	69
5.2. Pflanzenwachstum	70
5.2.1. Primäres Wachstum	70
5.2.2. Primäres und sekundäres Wachstum der Sprossachse	72
5.2.3. Sekundäres Dickenwachstum	72

5.3. Morphogenese und die Molekular-biologie	72
5.3.1. Zellteilung und Zellstreckung	73
5.3.2. Musterbildung	74
5.3.3. Der Einfluss der Gene und der Positionsinformation	74
6. Tierische Form und Funktion	78
6.1. Grundlagen	78
6.1.1. Grundlegende Anforderungen an den Körper	78
6.1.2. Tierische Gewebe	78
6.1.3. Koordination und Kontrolle	80
6.2. Regulation des inneren Milieus	80
6.2.1. Homöostase	80
6.3. Thermoregulation	80
6.3.1. Endothermie und Ektothermie	81
6.3.2. Wärmeabgabe und -Aufnahme	81
6.3.3. Physiologischer Thermostat	82
6.4. Energiebedarf in Abhängigkeit bestimmter Parameter	82
6.4.1. Grundlagen	82
6.4.2. Faktoren, die die Stoffwechselrate beeinflussen	83
6.4.3. Torpor und Energiesparen	83
7. Die Ernährung der Tiere	86
7.1. Nährstoffe	86
7.1.1. Versorgung mit Nährstoffen	86
7.1.2. Hauptstadien der Nährstoffverarbeitung	86
7.1.3. Intra- und extrazeluläre Verdauung	87
7.2. Organe zur Nahrungsverarbeitung bei Säugern	87
7.2.1. Mundhöhle	87
7.2.2. Magen	87
7.2.3. Dünndarm	88
7.2.4. Dickdarm	89
7.3. Evolutionäre Anpassungen an Ernährungsformen	89
7.4. Energiehaushalt	90
8. Ökologie	93
8.1. Ökologie und ihre Verbindungen mit anderen Disziplinen	93
8.1.1. Damals und heute	93
8.1.2. Ökologie und Evolutionsbiologie	93
8.1.3. Ökologie und Umweltschutz	94
8.2. Wechselwirkung von Organismen mit ihrer Umwelt	94
8.2.1. Aus- und Verbreitung	94
8.2.2. Biotische und abiotische Faktoren	95
8.2.3. Klima	96
8.3. Aquatische Biome	98
8.3.1. Zonen und Schichten	98
8.3.2. Näheres zu Seen	99
8.3.3. Feuchtgebiete	100
8.3.4. Bäche und Flüsse als Lebensräume	100

8.3.5. Flussmündungsgebiete mit Gezeitenfluss	101
8.4. Terrestrische Biome	101
8.4.1. Eigenschaften und Störungen terrestrischer Biome	102
9. Zellyzyklus & Genetik	105
9.1. Der Zellyzyklus	105
9.1.1. Die wichtigsten Vorgänge des Zellzyklus	105
9.1.2. Die Mitose	106
9.1.3. Die Kontrolle des Zellzyklus	107
9.2. Genetik	109
9.2.1. Chromosomensätze	109
9.2.2. Die Meiose	110
9.2.3. Mendel'sche Vererbungslehre (die Basis der Genetik)	112

Chemische Grundlagen

Der Ursprung jeder Wirkung einer Substanz, sei es ein Arzneistoff oder ein Lebensmittelbestandteil, liegt in den Wechselwirkungen, die diese Verbindung mit den Zielstrukturen des menschlichen Organismus auslöst. Diese Wechselwirkung wiederum ist eine Folge der physikalisch-chemischen Eigenschaften der daran beteiligten Moleküle, die sich wiederum von deren chemischer Struktur ableiten. Das Basiswissen der Chemie ist eine Grundlage der Biologie, die zum Verständnis der chemischen Reaktionen in der Zelle unumgänglich ist.

Ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Helmut Spreitzer

Ass.-Prof. Dr. Barbara Hamilton

1. Begriffe und Größen

Um die Geschehnisse der Natur oder eines Experiments beschreiben zu können, benötigt man Begriffe, welche auf Grund gemeinsamer, festgelegter Eigenschaften definiert wurden.

So definiert der Begriff Molekül ein Teilchen, das aus mindestens zwei Atomen besteht, welche über eine Bindung verknüpft sind. Die Summenformel eines Moleküls gibt zwar die Anzahl und die Art der Atome, die das Molekül aufbauen an, nicht jedoch die genaue Anordnung der Atome und deren Bindungen. Erst eine Strukturformel erlaubt ein Verständnis über den tatsächlichen Aufbau des Moleküls.

Summenformel



Aussage

atomare Zusammensetzung

Lewis-Formel

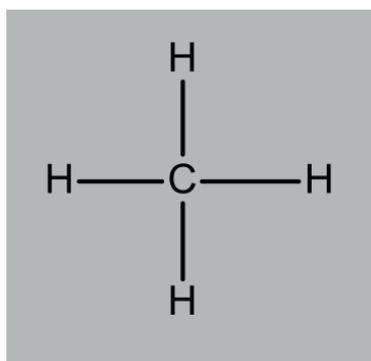


Abbildung 1.1: Anzahl und Art der Bindungen zwischen den Atomen

Ein weiterer Teil dieser Begriffe stellen sogenannte „Größen“ dar, deren Eigenschaften quantifizierbar sind. Deren Kenntnis bildet die Grundlage der „chemischen“ Fachsprache. Möchte man etwas quantitativ (lat.: *quantitas* – Größe, Anzahl) beschreiben, verwendet man Größen, wobei jede Größe durch eine Bedeutung, einen Wert (Einheit) und ein Formelzeichen gekennzeichnet ist. Dadurch können die Eigenschaften und Dimensionen von Objekten bestimmt werden. Die Basiseinheiten, aus denen sich beinahe alle anderen Einheiten ableiten, sind im Internationalen Einheitensystem festgelegt.

1.1. Gesetze, Regeln, Modelle und Theorien

1.1.1. Gesetze und Regeln

Naturwissenschaftliche **Gesetze** führen unter gleichbleibenden Bedingungen immer zu den gleichen Ergebnissen. So besagt das „Gesetz von der Erhaltung der Masse“, dass bei chemischen Reaktionen die Summe der Massen der Ausgangsstoffe gleich der Massen der Produkte ist. Solche Gesetze gelten allerdings nur, wenn die sogenannten Gültigkeitsbedingungen genau eingehalten werden. Beispielsweise gilt das „Gesetz von Boyle und Mariotte“, welches besagt, dass das Produkt aus Druck und Volumen konstant ist, nur dann, wenn es sich um ein ideales Gas handelt und die Temperatur konstant bleibt. Diese Gesetze benötigen Fachbegriffe und Größen und werden, wenn möglich, quantitativ als mathematische Formel dargestellt.

$$p \cdot V = n \cdot R \cdot T \quad (R = \text{die universelle Gaskonstante})$$

Größe	Formelzeichen	Wichtige Einheiten	Beziehungen
Masse	m	Kilogramm [kg] Gramm [g]	1 kg = 1000 g
Stoffmenge	n	Mol [mol]	1 mol ~ 6,022·10 ²³ Teilchen
Molare Masse	M	Gramm pro Mol [g·mol ⁻¹]	M = m/n
Volumen	V	Liter [l] Kubikmeter [m ³]	1 m ³ = 1000 l
Dichte	ρ	Kilogramm je Kubikmeter [kg·m ⁻³]	ρ = m/V
Druck	p	Pascal [Pa] Bar [bar]	1 Pa = 1 N·m ⁻² 1 bar = 101325 Pa
Temperatur	T	Kelvin [K] Grad Celsius [°C]	0°C = 273,15 K
Stoffmengen- konzentration	c	Mol pro Liter [mol·l ⁻¹]	c = n/V

Etwas weniger strikt sind **Regeln**, die ebenfalls zum Beschreiben von Zusammenhängen verwendet werden. Ein Beispiel wäre die RGT-Regel (**R**eaktions-**G**eschwindigkeits-**T**emperatur-Regel), welche besagt, dass sich die Reaktionsgeschwindigkeit verdoppelt bis vervierfacht, wenn die Temperatur um etwa 10 K erhöht wird. Dies ist letztlich ein experimenteller Befund (für den es zwar theoretische Erklärungen geben mag; eine präzise quantitative Begründung ist allerdings daraus nicht ableitbar).

1.1.2. Modelle

Bei chemischen Reaktionen können beispielsweise das Auflösen und Neubilden von Bindungen nicht beobachtet werden. Selbst durch den Einsatz modernster bildgebender Verfahren bleiben diese Vorgänge für den Menschen bislang unsichtbar. Mit Hilfe von Modellen können diese Geschehnisse aber in vereinfachter Form dargestellt werden. Da allerdings kein Modell alle Eigenschaften des Originals enthält und nur in bestimmten Bereichen gültig ist, gibt es häufig mehrere Modelle für dasselbe Objekt. Je näher das Modell an das Original herankommt, desto genauer und besser können die Vorhersagen geschehen, gleichzeitig wird es aber umso komplizierter und schwieriger.

Im Folgenden werden für die Darstellung eines Moleküls vier Modelle dargestellt. Je nachdem, welchen Zusammenhang man erklären möchte, wählt man das geeignete Modell aus. Summenformel und Lewis-Formel wurden bereits angeführt. Weitere Modelle sind das Stäbchenmodell und das Kalottenmodell. Ersteres wiedergibt eine vereinfachte Struktur indem die räumlichen Anordnungen der Atome im Molekül dargestellt werden. Das Kalottenmodell bietet noch mehr Informationen, da auch der Raumbedarf des Moleküls die Größenverhältnisse der Atome dargestellt werden.

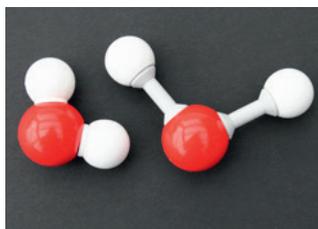


Abbildung 1.2: Kugel-Stab-Modell (rechts) und Kalottenmodell (links) von H_2O .

1.1.3. Hypothesen und Theorien

Hypothesen umfassen Aussagen über Zusammenhänge, deren experimentelle Bestätigung noch ausständig ist.

Werden alle einen Teilbereich betreffende Aussagen, Definitionen, Gesetze und Modelle zu einem System vereint, spricht man von einer **Theorie**. Eine Theorie muss das Ergebnis eines Experiments korrekt

vorhersagen. Sollte das nicht der Fall sein, gilt diese Theorie als falsifiziert.

1.2. Stöchiometrie

Die Stöchiometrie dient der Berechnung von Stoffmengen und Reaktionsgleichungen. Zur Vereinfachung wurde die Stoffmenge n als Größe eingeführt, um nicht umständlich mit den absoluten Massen von Atomen und Molekülen, welche in einem Bereich von 10^{-4} – 10^{-21} g liegen, rechnen zu müssen.

Die Einheit der Stoffmenge ist **mol**. Die Anzahl der Teilchen, die ein Mol eines Stoffes enthält, leitet sich von der Avogadro-Konstante N_A (manchmal auch als Loschmidtsche Zahl bezeichnet) ab:

$$N_A = 6,022 \cdot 10^{23} \text{ mol}^{-1}$$

Somit wird die Stoffmenge, die aus $6 \cdot 10^{23}$ Teilchen besteht, als ein mol bezeichnet. Die Folge ist, dass in gleichen Stoffmengen verschiedener Elemente auch immer die gleiche Anzahl an Teilchen enthalten ist: In 12 g Kohlenstoff sind ebenso wie in 32 g Schwefel $6 \cdot 10^{23}$ Teilchen des jeweiligen Elements enthalten (die relativen Atommasse von Kohlenstoff ist 12, von Schwefel 32; siehe Periodensystem).

Bei Angabe der Menge in mol muss immer definiert werden, um welche Teilchen es sich handelt.

Beispiel: $n(\text{H}_2) = 1 \text{ mol}$ bedeutet 1 mol Wasserstoffmoleküle

Allgemein gilt daher: $n(\text{Stoffmenge}) = m \text{ (in Gramm)} / M$ (molare Masse)

Bei einer Verbindung (Molekül) kann die molare Masse (M) aus der Summe der relativen Atommassen aller Atome (siehe Periodensystem) einfach berechnet werden

Beispiele:

$n(\text{NaCl}) = 1 \text{ mol}$ bedeutet: 1 mol Natriumchlorid; 58,5 g dieses Salzes enthalten $6 \cdot 10^{23}$ Teilchen NaCl (rel. Atommassen (gerundet): Na (Natrium) = 23,0; Cl (Chlorid) = 35,5)

$n(\text{K}_2\text{SO}_4) = 1 \text{ mol}$ bedeutet: 1 mol Kaliumsulfat = 174 g (die molare Masse von Kaliumsulfat ergibt sich aus der Summe der rel. Atommassen (gerundet): K (Kalium) = 39; S (Schwefel) = 32; O (Sauerstoff) = 16; somit: $2 \cdot 39 + 32 + 4 \cdot 16 = 174$)

1.3. Kernchemie und Entstehung der Elemente

1.3.1. Bausteine

Das kleinste, chemisch nicht weiter zerlegbare Elementarteilchen nennt man Atom. Atome bestehen aus einem positiv geladenen Atomkern, der sich wiederum aus den positiv geladenen Protonen und den neutralen Neutronen aufbaut sowie der negativ geladenen Elektronenhülle.

 Atome bestehen aus dem positiv geladenen Atomkern, der fast die gesamte Masse des Atoms ausmacht und einer negativ geladenen Elektronenhülle.

Die Kernbestandteile, Protonen und Neutronen, nennt man Nukleonen. Der Kern bestimmt die atomare Stabilität oder die Radioaktivität und hat nur einen sehr geringen Einfluss auf das chemische Verhalten. Für dieses ist im Wesentlichen die Atomhülle, sprich die Verteilung der Elektronen darin, verantwortlich. Die Atomhülle wird aus den negativ geladenen Elektronen aufgebaut und bestimmt den Radius eines Atoms. Der Radius eines Atoms beträgt in etwa 10^{-10} m, im Vergleich dazu liegt der Durchmesser des Atomkerns bei etwa 10^{-15} m.

Protonen und Neutronen haben näherungsweise die relative Masse 1. Da die Masse der Nukleonen etwa 1836mal größer ist, als die eines Elektrons, bedeutet dies, dass sich die Masse eines Atoms de facto auf den Atomkern konzentriert.

Die Kernladungszahl Z eines Atoms gibt die Anzahl der Protonen im Kern an. Sie entspricht weiter der Ordnungszahl im Periodensystem und charakterisiert damit ein chemisches Element. Das bedeutet, dass man einen Stoff, der sich aus Atomen mit gleicher Kernladungszahl zusammensetzt, als Element bezeichnet.

 Subatomare Teilchen eines Atoms sind die Kernbestandteile positiv geladenen Protonen und die Neutronen, sowie die Hülle mit den negativ geladenen Elektronen.

Ein ungeladenes Atom hat immer die gleiche Anzahl Elektronen wie Protonen. Aus der Summe der Protonen und Neutronen ergibt sich die Massenzahl A .

Kernladungszahl Z = Anzahl der Protonen = Ordnungszahl

Massenzahl A = Kernladungszahl Z + Anzahl der Neutronen N

Bei der Darstellung eines Elements schreibt man die Massenzahl links oben vor das Elementsymbol, die Kernladungszahl links unten.

${}^{12}_6\text{C}$ Kernladungszahl des Kohlenstoffs 6, Massenzahl des Isotops 12, das bedeutet: sechs Protonen, sechs Neutronen im Kern

Obwohl alle Atome eines Elements immer dieselbe Anzahl an Protonen und somit die gleiche Kernladungszahl (Ordnungszahl) besitzen, kann die Neutronenzahl im Kern variieren. Folglich existieren Elemente mit gleichen Ordnungszahlen aber unterschiedlichen Massenzahlen (unterschiedliche Anzahl an Neutronen). Diese nennt man Isotope. Isotope unterscheiden sich in ihrer Atommasse, jedoch nur geringfügig in ihren chemischen Eigenschaften, da diese überwiegend von der Elektronenhülle bestimmt werden.

Beispiele für Wasserstoff(isotope):

${}^1_1\text{H}$ Kernladungszahl des Wasserstoffs ist 1, Massenzahl des Isotops 1, das bedeutet 1 Proton, 0 Neutron im Kern

${}^2_1\text{H}$ Kernladungszahl des Wasserstoffs ist 1, Massenzahl des Isotops 2, das bedeutet 1 Proton, 1 Neutron im Kern (dieses Wasserstoffisotop wird als Deuterium bezeichnet)

${}^3_1\text{H}$ Kernladungszahl des Wasserstoffs ist 1, Massenzahl des Isotops 3, das bedeutet 1 Proton, 2 Neutronen im Kern (dieses Wasserstoffisotop wird als Tritium bezeichnet)

Ionen

Nimmt ein Atom Elektronen auf oder gibt Elektronen ab und ist folglich elektrisch geladen, spricht man von Ionen. Die Ladung ergibt sich aus der Summe der vorhandenen positiven Kernladung (Protonen) und den negativen Ladungen der Elektronen in der Hülle. Bei der Darstellung schreibt man die Ladungszahl rechts oben nach dem Elementsymbol, die Atomzahl rechts unten.

1.4. Atombau

Eines der ersten Experimente, die eine nähere Vorstellung über den Atombau lieferten, war der Rutherford'sche Streuversuch.

Bei diesem Versuch wurde eine Goldfolie mit α -Teilchen beschossen. Ein um diese Goldfolie angebrachter Detektor registrierte die auftreffenden α -Teilchen. Auffallend bei diesem Experiment war, dass nahezu alle Teilchen die Goldfolie durchdrangen, ohne abgelenkt zu werden. Lediglich ein sehr kleiner Anteil (ca. 1:100.000) wurde entweder reflektiert oder abgelenkt.

Aus dieser Beobachtung zog Rutherford den Schluss, dass dies nur möglich sein könne, wenn sich nahezu die gesamte Masse des positiven Atomkerns auf sehr kleinem Raum befindet. Dies war ein fundamentaler Erkenntnisgewinn über den Atomaufbau.

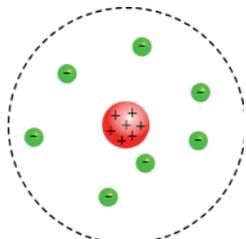


Abbildung 1.3: Rutherford-Atommodell

Er meinte allerdings auch, dass die Elektronen auf kreisförmigen bzw. elliptischen Bahnen um den Atomkern kreisen. Die dafür nötigen Kräfte, die elektrostatische Anziehungskraft und die Zentrifugalkraft, sollten dabei ein Gleichgewicht bilden. Damit hätte er das Modell eines Sonnensystems mit Planeten, die die Sonne umkreisen, auf Atome übertragen.

Diese Ansicht war allerdings nicht haltbar, da man sehr bald zeigen konnte, dass nach diesem Modell die kreisenden Elektronen ständig Energie in Form von Licht abstrahlen müssten und letztlich in kurzer Zeit in den Atomkern „fallen“ würden.

Nils Bohr, Schüler Rutherfords, stellte ein Atommodell auf, das dem Rutherford'schen im Grunde zwar ähnlich war, er aber von den Gesetzen der klassischen Physik Abstand nahm.

Folgende Postulate wurden formuliert:

- Elektronen können den Atomkern auf stabilen konzentrischen Bahnen umkreisen, ohne Strahlung abzugeben und dadurch Energie zu verlieren.
- Die Anzahl der Bahnen (Elektronenschalen) ist begrenzt. Jede dieser Bahnen entspricht einem Energieniveau E der Elektronen. Je größer der Radius der Elektronenschale, desto höher das Energieniveau der darauf befindlichen Elektronen.
- Nur beim Übergang eines Elektrons von einer stationären Bahn auf eine andere, wird Energie in Form von elektromagnetischer Strahlung emittiert oder absorbiert.

Dies bedeutet, dass jede Elektronenschale einen bestimmten Energiezustand des Elektrons beschreibt. Die einzelnen stationären Zustände sind durch die Hauptquantenzahl n beschrieben, wofür nur ganze Zahlen ($n = 1, 2, 3, \dots$) eingesetzt werden dürfen. Jede Bahn besitzt somit einen Wert von n und deshalb ein bestimmtes Energieniveau. Die Hauptenergieniveaus

(Elektronenschalen) werden außerdem mit den Buchstaben K, L, M, N usw. bezeichnet und können immer nur von einer gewissen Anzahl Elektronen besetzt werden, wobei s, p und d Bezeichnungen der Orbitale sind. Die hochgestellte Zahl gibt die maximale Anzahl an Elektronen in den betreffenden Orbitalen an.

Mit Hilfe von Orbitalen kann der Raum, in dem sich der wahrscheinliche Aufenthaltsort von Elektronen mit einer Wahrscheinlichkeit von 90% befindet, dargestellt werden. Die Kenntnis über die Atomorbitale ermöglichte erst ein Verständnis über die Atombindungen, den Bau und die Geometrie von Molekülen und selbst viele makroskopische Eigenschaften sind nur durch die genaue Kenntnis der Orbitale möglich.

1.5. Das Periodensystem der Elemente (PSE)

Das Periodensystem soll den Aufbau der Elemente und deren Eigenschaften in einen sinnvollen Zusammenhang darstellen.

Dabei werden die Elemente gemäß steigender Protonenzahl (Ordnungszahl = Kernladungszahl) in horizontal gelegene Perioden und vertikal angeordnete Gruppen eingeteilt.

Alle Atome gleicher Kernladung (gleiche Anzahl an Protonen) bilden ein Element und stehen somit an selber Stelle im PSE.

Die Perioden entsprechen der Zahl der Elektronenschalen.

Innerhalb der 16 Gruppen, welche senkrecht angeordnet sind, werden die Elemente nach ihren Gruppennummern geordnet. Die Gruppennummer entspricht der Anzahl der Valenzelektronen (Außenelektronen) eines Elements, welche hauptsächlich für die chemischen Eigenschaften verantwortlich sind. Daher haben Elemente einer Gruppe ähnliche Eigenschaften.

Man spricht von Haupt- und Nebengruppen und sie werden mit römischen Ziffern gekennzeichnet.

Für die Hauptgruppen findet man auch Trivialnamen: Alkalimetalle (für die 1. HG), Erdalkalimetalle (für die 2. HG), Borgruppe (3. HG), Kohlenstoffgruppe (4. HG), Stickstoffgruppe (5. HG), Chalkogene (Erzbildner, 6. HG), Halogene für die 7. HG und Edelgase für die 8. HG

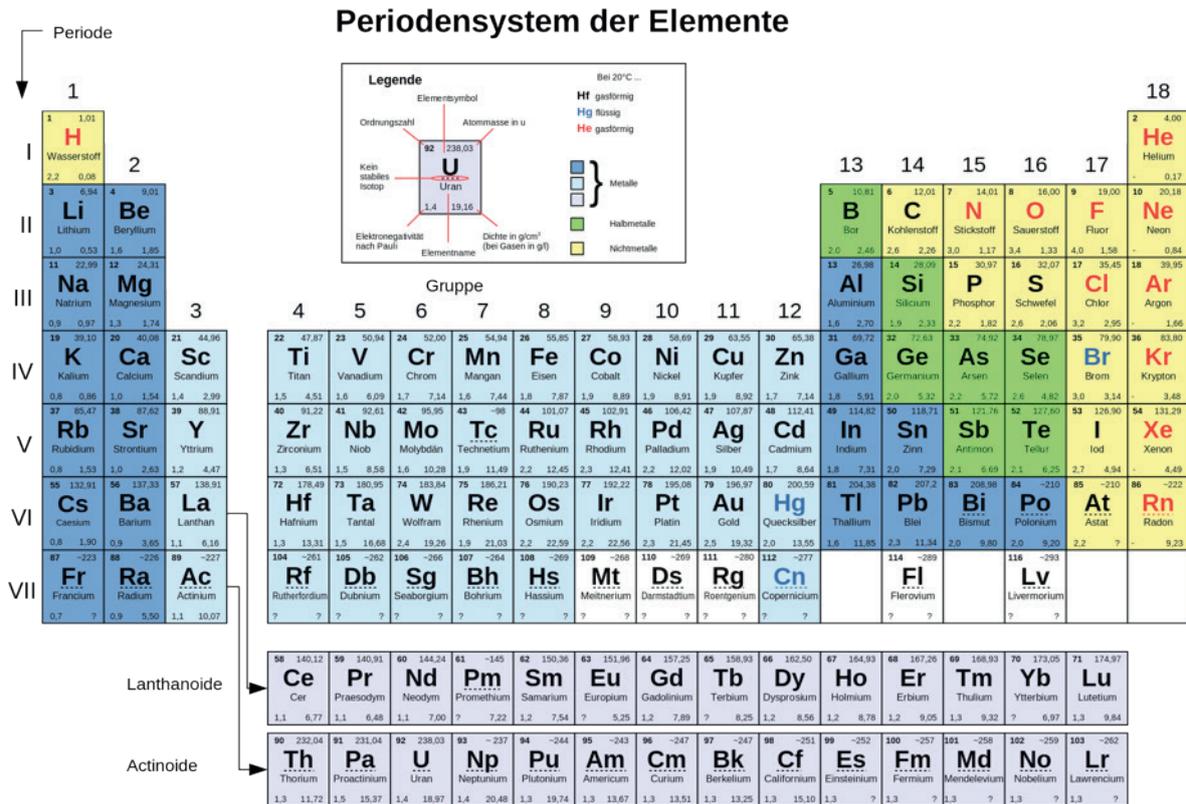


Abbildung 1.4: Das Periodensystem der Elemente

Wie bereits erwähnt, unterscheidet man zwischen Haupt- und Nebengruppen.

Die 44 Hauptgruppenelemente sind auf 8 Hauptgruppen aufgeteilt. Es kommen Metalle, Halbmetalle und Nichtmetalle vor. Entsprechend ihrer Elektronenkonfiguration (Verteilung der Elektronen auf die Orbitale) enthalten die Hauptgruppenelemente des s- bzw. p-Blocks ausschließlich s- bzw. p-Elektronen als Valenzelektronen.

Zwischen den beiden Hauptgruppen, findet man die 10 Nebengruppen, auch d-Block genannt. Die Elemente, auch Übergangselemente genannt, enthalten als Valenzelektronen ausschließlich Elektronen in d-Orbitalen. Alle Nebengruppenelemente sind Metalle. Zusätzlich gibt es auch noch die inneren Übergangselemente welche in den Gruppen Lanthanoide und Actinoide zusammengefasst sind. Die Eigenschaften innerhalb der Nebengruppen ändern sich wesentlich schwächer als bei den Hauptgruppenelementen.

1.5.1. Periodische Eigenschaften der s- und p-Blockelemente (Hauptgruppenelemente)

Ein Beispiel dafür wäre der Atomradius der Hauptgruppenelemente: Dieser nimmt innerhalb einer Periode ab, weil die Kernladung zunimmt, die Zahl der Elektronenschalen aber gleich bleibt. Die Elektronen durch eine

höhere Kernladung stärker angezogen und die Atome schrumpfen bzw. die Radien werden kleiner.

Innerhalb einer Gruppe nimmt der Radius von oben nach unten zu, da es jeweils zum Aufbau einer neuen Elektronenschale kommt.

Durch Aufnahme oder Abgabe von Elektronen entstehen aus Atomen Ionen. Dadurch verändert sich der Radius. So ist der Ionenradius von Kationen (positiv geladene Ionen) kleiner als der entsprechende Atomradius, da sich die Zahl der Elektronen verringert und der Kern diese stärker anziehen kann. Bei Anionen (negativ geladene Ionen) steigt die Zahl der Elektronen, die Anziehungskraft des Kerns sinkt, somit steigt der Ionenradius im Vergleich zum Atomradius. Allgemein nehmen die Ionenradien innerhalb einer Gruppe von oben nach unten zu.

1.5.2. Ionisierungsenergie

Ionisierung bedeutet die Entfernung eines Elektrons aus der Hülle eines Atoms im Gaszustand. Die Energie, die dafür nötig ist, bezeichnet man als 1. Ionisierungsenergie (IE).



Die Ionisierungsenergie ist eine charakteristische periodische Eigenschaft und ist abhängig von dem Energiegehalt des jeweiligen Elektrons bzw. seinem

Abstand zum Atomkern. Je höher der Energiegehalt (d.h. je größer der Abstand zw. Atomkern und Elektron ist), desto geringer ist die Ionisierungsenergie. Im Allgemeinen nimmt die Ionisierungsenergie mit steigender Kernladung zu und mit zunehmendem Atomradius ab.

Das bedeutet, dass die Ionisierungsenergie innerhalb einer Periode von links nach rechts tendenziell zunimmt (Kernladung steigt, Atomradius nimmt ab). Innerhalb einer Gruppe nimmt die IE mit steigender Ordnungszahl von oben nach unten tendenziell ab. Die Kernladung wird durch die Zahl der Schalen zunehmend abgeschirmt, wodurch die äußeren Elektronen tendenziell leichter abgegeben werden.

Metalle besitzen deshalb eine relativ niedrige, Nichtmetalle eine relativ hohe Ionisierungsenergie.

Edelgase (8. HG) besitzen die höchste Ionisierungsenergie. Sie beschreiben einen energetisch sehr stabilen Zustand. Elemente der 1. HG (Alkalimetalle) besitzen die niedrigste Ionisierungsenergie. Durch Abgabe eines Elektrons erreichen sie die angestrebte stabile Edelgas-Konfiguration (volle äußere Elektronenschale).

1.5.3. Elektronegativität

Bei einer Bindung zwischen zwei gleichen Atomen erfolgt eine symmetrische Aufteilung des bindenden Elektronenpaares. Kommt es allerdings zu einer Bindung zwischen zwei unterschiedlichen Atomen, so wird das Bindungselektronenpaar unterschiedlich stark, entsprechend der effektiven Kernladung, von den jeweiligen Partnern angezogen. Das Elektronenpaar verschiebt sich dann zu dem Atom mit der größeren Kernladung. In Folge trägt dieses dadurch eine negative Partialladung.

Die Elektronegativität ist somit ein Maß für jene Fähigkeit eines Atoms, innerhalb einer kovalenten Bindung das bindende Elektronenpaar anzuziehen. Sie ist vom Anteil der positiven Kernladung abhängig und nimmt innerhalb einer Periode des PSE von links nach rechts mit steigender Protonenzahl (steigende Kernladung) zu und innerhalb einer Gruppe von oben nach unten mit steigendem Atomradius und damit zunehmender Abschirmung des Kerns ab.



Die Elektronegativität ist ein Maß für die Fähigkeit eines Atoms ein bindendes Elektronenpaar an sich zu ziehen.

Die höchste EN besitzt Fluor (EN=4,0), die niedrigste besitzt Francium (EN=0,7).

Die Elektronegativitätsdifferenz zwischen zwei Bindungspartnern bestimmt daher auch die

Bindungspolarität und damit die Höhe des Ionenanteils einer Bindung.

1.5.4. Metall- und Nichtmetallcharakter

Gemäß ihrer elektrischen Leitfähigkeiten wurden die Elemente in Metalle, Halbmetalle und Nichtmetalle eingeteilt.

Metalle sind gute elektrische Leiter. Ihre Leitfähigkeit nimmt mit ansteigender Temperatur ab. Sie weisen eine niedrige Ionisierungsenergie und deshalb eine hohe Tendenz zur Bildung von Kationen auf. Ihre Oxide reagieren in Wasser basisch. Auch alle Elemente der Nebengruppen sind Metalle.

Nichtmetalle werden auch Isolatoren genannt und leiten folglich keinen elektrischen Strom. Sie besitzen eine tendenziell hohe Elektronegativität und bilden häufig Anionen und Moleküle aus. Ihre Oxide reagieren sauer.

Halbmetalle, wie Bor, Silicium, Germanium, Arsen und Tellur, sind nur schwache elektrische Leiter. Ihre Leitfähigkeit nimmt allerdings mit steigender Temperatur zu. Entsprechend ihrer Namensgebung bilden sie den Übergang zwischen metallisch und nichtmetallisch.

Innerhalb einer Periode nimmt der Metallcharakter von links nach rechts ab, in der Gruppe von oben nach unten hin zu (umgekehrt gilt es für die Nichtmetalle).

Diese Eigenschaften können jedoch nicht immer streng getrennt werden. So kommen Phosphor und auch Zinn in mehreren Formen vor.

Die Reaktivität gegenüber Wasser steigt mit dem Metallcharakter.

1.6. Chemische Bindungen

Fast alle Elemente kommen in der Natur in Form chemischer Verbindungen vor. Nur wenige, wie die Edelgase und Gold, liegen ungebunden vor.

Um die chemisch-physikalischen Eigenschaften von Verbindungen verstehen zu können, bedarf es der Untersuchung der jeweiligen Bindung, da deren Art erst Auskunft über die Struktur und damit auch über die Eigenschaften eines Stoffes ermöglicht.

Die verschiedenen Bindungsarten sind:

- Ionenbindung
- Atombindung (polar/unpolar)
- Metallbindung
- schwache Wechselwirkungen

1.6.1. Die Atombindung / Kovalente Bindung

Die Atombindung wird hauptsächlich zwischen Elementen mit ähnlicher Elektronegativität ausgebildet. Im Gegensatz zur Ionenbindung werden die Atome unter einem ganz bestimmten Bindungswinkel und Abstand mit einander verbunden. Sie ist somit eine gerichtete Bindung.

In kovalenten Bindungen teilen sich die Bindungspartner Valenzelektronen um eine stabile Edelgaskonfiguration zu erreichen.

Es war bereits bekannt, dass die Elektronenkonfiguration der Edelgase, deren äußerste Elektronenschale mit allen 8 Elektronen besetzt ist, sehr stabil und energiearm ist und somit immer angestrebt wird. Nach der Theorie von Lewis können alle Elemente diesen Zustand erreichen, indem sie die Elektronen der äußeren, nicht vollständig besetzten Schale gemeinsam nützen. Aus dem Elektronenpaar, welches somit zwei Atomen gemeinsam gehört, ergibt sich die kovalente Bindung, auch Elektronenpaarbindung oder Atombindung genannt.

Ausgenommen von Wasserstoff, welches maximal zwei Elektronen aufnehmen kann und somit die Konfiguration von Helium ($1s^2$) anstrebt, wollen alle anderen Atome 8 Außenelektronen, ein Oktett (ns^2np^6) (Oktettregel), erreichen.

Wie viele Bindungen ein Atom eingehen kann, ist immer von der Anzahl seiner Valenzelektronen und der Oktettregel abhängig.

Durch Einsetzen eines Bindestriches (Valenzstrich) für das gemeinsame, bindende Elektronenpaar zwischen den Atomen, kann das Molekül formelmäßig dargestellt werden.

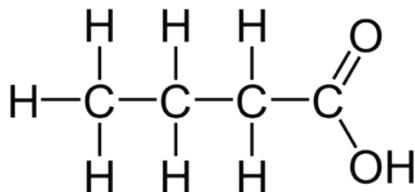


Abbildung 1.5: Buttersäure (Summenformel: $C_4H_8O_2$)

Bei Elektronenpaaren, welche nicht der Bindung zwischen den Atomen dienen, bezeichnet man als freie Elektronenpaare.

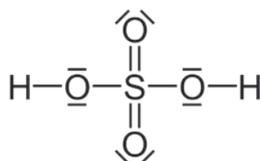


Abbildung 1.6: Schwefelsäure (Summenformel: H_2SO_4) einschließlich der Außenelektronen

Atome können auch über mehr als ein Elektronenpaar miteinander verbunden sein, man spricht dann von Doppel- bzw. Dreifachbindungen.

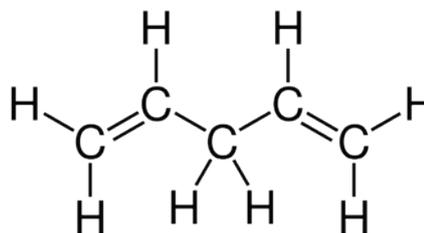


Abbildung 1.7: Pentadien (Summenformel: C_5H_8) mit zwei Doppelbindungen

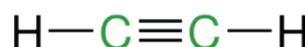


Abbildung 1.8: Acetylen (Summenformel: C_2H_2) mit einer Dreifachbindung

Mesomerie

Kann ein Molekül nur durch mehrere Lewis-Formeln korrekt dargestellt werden, da die wahre Elektronenverteilung zwischen den einzelnen Darstellungen liegt, spricht man von Mesomerie. Sie wird durch einen Resonanzpfeil (Doppelpfeil) gekennzeichnet. Die einzelnen Formeln nennt man mesomere Grenzstrukturen. Entscheidend ist, dass es sich dabei nicht um eine Hin- und Rückreaktion handelt sondern die tatsächliche Form des Moleküls nur durch eine Überlagerung aller mesomeren Grenzstrukturen vermittelt wird.

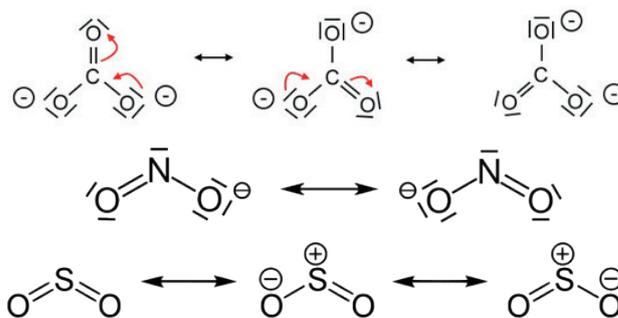


Abbildung 1.9: Mesomere Grenzstrukturen des Carbonat-anions (CO_3^{2-}), des Nitritanions (NO_2^-) und von Schwefeldioxid (SO_2)

Hybridisierung

Der Vorgang der Hybridisierung ist ein rein mathematisches Verfahren zur erleichterten Darstellung und besitzt keine physikalische Realität.

Die Elektronenkonfiguration von Kohlenstoff im Grundzustand $1s^2 2s^2 2p^2$ bedeutet, dass die einfach besetzten p-Orbitale zur Überlappung mit einem Wasserstoff zur Verfügung stehen. Allerdings würde das bei einem

CH_2 -Molekül zu einem Bindungswinkel von 90° führen, da die beiden $2p$ -Orbitale senkrecht angeordnet sind. Der wahre Bindungswinkel liegt aber bei 109° . Erst in diesem Winkel ist die Wechselwirkung zwischen den H-Atomen am geringsten, somit energieärmer und erstrebenswert.

Damit das Kohlenstoffatom vier Bindungen ausbilden kann, muss es energetisch angeregt (Valenzzustand) werden, indem ein Elektron aus dem $2s$ -Orbital in das höher liegende, leere $2p$ -Orbital angehoben wird. Die dafür nötige Energie (Promotionsenergie) kommt aus der Molekülbildung.

Es entstehen aus dem $2s$ - und den drei $2p$ -Orbitalen vier neue, äquivalente sp^3 -hybridisierte Orbitale, welche nach den Ecken eines Tetraeders ausgerichtet sind, die Winkel betragen jeweils 109° .

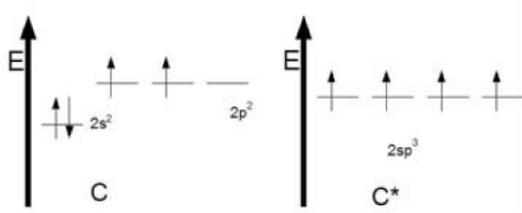


Abbildung 1.10: Der Hybridisierungsvorgang

Die Winkel im sp^3 -hybridisierten C-Atom betragen jeweils $109,5^\circ$:

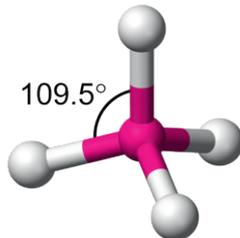


Abbildung 1.11: sp^3 Hybridisiertes C-Atom

Durch die sp^3 -Hybridisierung kommt es beim Kohlenstoffatom zu einer Winkelbildung zum Bindungspartner.

Bei Überlappung eines $1s$ -Orbitals (Wasserstoff) mit einem sp^3 -Hybridorbital kommt es zur $s-sp^3$ - σ (sigma)-Bindung. Die daraus resultierende Form des Methanmoleküls stimmt nun auch mit den experimentellen Daten überein.

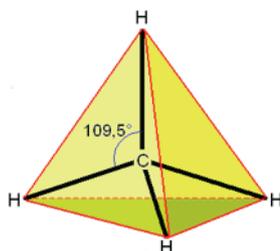


Abbildung 1.12: Pyramidale Struktur von Methan

Einfachbindungen

Werden mehrere sp^3 -hybridisierte Kohlenstoffatome über Einfachbindungen miteinander verknüpft, spricht man von Alkanen. Es kommt zu einer sp^3-sp^3 - σ (sigma)-Bindung. Diese Bindung ist freidrehbar, die C-C-Bindungen bilden immer einen Tetraederwinkel von $109,5^\circ$.

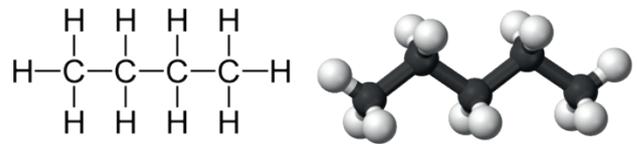


Abbildung 1.13: Butan (C_4H_{10}); ersichtlich sind die Tetraederwinkel der C-Atome

Elektronenpaare, die nicht an der Bindung teilnehmen werden freie Elektronenpaare genannt.

Ebenfalls sp^3 -hybridisiert sind das Sauerstoffatom in Molekülen wie Wasser (H_2O) oder Stickstoff in Ammoniak (NH_3). Dabei sind die sogenannten freien Elektronenpaare in die Ecken des Tetraeders gerichtet. Am Beispiel von NH_3 ist erkenntlich, dass die Bindungswinkel dann eine leichte Abweichung von der idealen Tetraederform aufweisen.

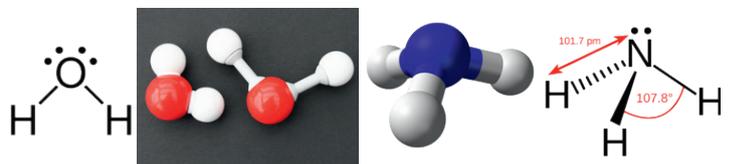


Abbildung 1.14: Strukturen von H_2O und NH_3

Doppelbindungen

Neben der sp^3 -Hybridisierung gibt es auch Hybridisierungen, bei denen nur Teile der Orbitale beteiligt sind. Bei der sp^2 -Hybridisierung sind ein s - und nur zwei p -Orbitale beteiligt, die dann drei gleichwertige sp^2 -Hybridorbitale ausbilden, welche in einer Ebene mit einem Winkel von je 120° dazwischen liegen. Das dritte nicht an der Hybridisierung beteiligte p -Orbital steht senkrecht dazu (in der folgenden Abb. das p_z -Orbital).

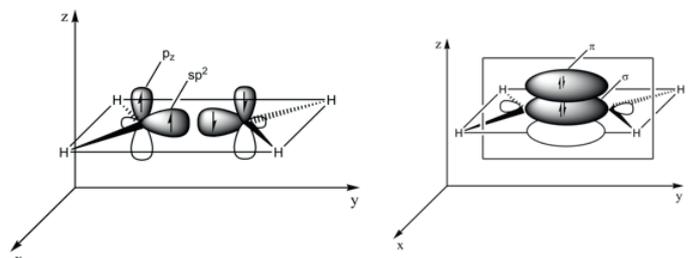


Abbildung 1.15: Doppelbindungen

Es steht somit neben den drei sp^2 -hybridisierten Orbitalen auch ein p_z -Orbital zur Bindung zur Verfügung. Kommt es zur sp^2 - sp^2 - σ -Bindung und einer p - p - π -Bindung zwischen zwei Kohlenstoffatomen, spricht man von einer Doppelbindung.

Im Gegensatz zur σ -Bindung, welche auf Grund der rotationssymmetrischen Überlappung frei drehbar ist, besitzt die π -Bindung eine Knotenebene und die π -Elektronenwolke verteilt sich ober- und unterhalb der Bindungsachse, wodurch dieser Bindungstyp nicht mehr frei drehbar ist. Die Geometrie einer Doppelbindung ist planar trigonal.

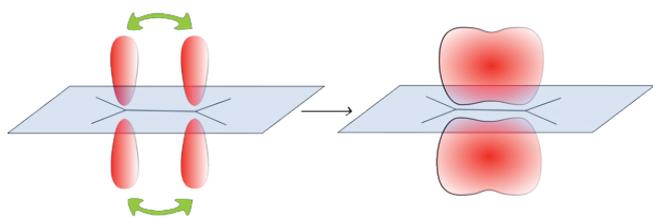


Abbildung 1.16: Doppelbindungen

Durch die eingeschränkte Drehbarkeit ergeben sich je nach räumlicher Anordnung unterschiedliche Strukturen: cis- oder trans-konfigurierte Doppelbindungen:

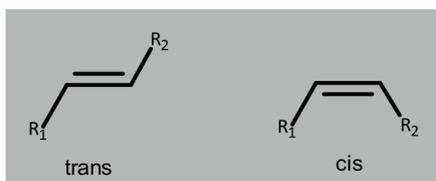


Abbildung 1.17: trans: R_1 und R_2 befinden sich gegenüber liegend; cis: R_1 und R_2 sind auf der gleichen Seite

Sind in einem Molekül mehrere Doppelbindungen durch jeweils eine Einfachbindung getrennt, dann spricht man von konjugierten Doppelbindungen.

Es ist aber auch möglich, dass Doppelbindungen direkt benachbart auftreten, dann bezeichnet man sie als Kumulene.

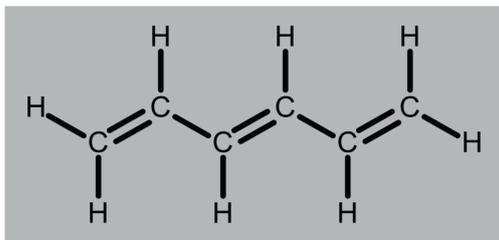


Abbildung 1.18: Hexatrien (konjugierte Doppelbindung)

Dreifachbindungen

Sind die Kohlenstoffatome nur sp -hybridisiert stehen sogar zwei freie p_z -Orbitale zur Überlappung zur Verfügung. Zwischen den beiden sp -Hybridorbitalen liegt ein Winkel von 180° vor, die beiden nicht hybridisierten

p -Orbitale stehen flächensymmetrisch mit 90° zu einander.

Bei der ebenfalls nicht frei drehbaren Dreifachbindung kommt es folglich zu einer sp - sp - σ -Bindung und zwei p - p - π -Bindungen. Die Geometrie ist linear.



Polare Atombindungen

Die ideale kovalente Bindung kann nur zwischen Atomen gleicher Elemente bzw. identen Atomgruppen entstehen, da dadurch die Aufteilung der Elektronen gleichmäßig erfolgt und sich keine Polarität ergibt. Ist ein Molekül von verschiedenen Atomen aufgebaut, haben somit die Bindungspartner unterschiedliche Elektronegativität, kommt es zur Verschiebung der gemeinsamen Elektronenpaare hin zum elektronegativeren Partner. Man spricht nun von einer polaren Atombindung und es entstehen Partialladungen. Der elektropositivere Bindungspartner trägt eine mit δ^+ gekennzeichnete positive Partialladung, der elektronegativere eine mit δ^- gekennzeichnete negative Partialladung. Je größer die Elektronegativitätsdifferenz der Bindungspartner, desto polarer ist eine Atombindung.

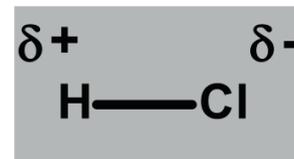


Abbildung 1.19: Polarisierung der HCl-Bindung

Innerhalb einer Gruppe des Periodensystems nimmt die Elektronegativität von oben nach unten hin ab und somit auch die Polarität homologer Verbindungen.

Das Chlorwasserstoffmolekül ist über eine σ -Bindung zwischen zwei Atomen mit einer hohen Elektronegativitätsdifferenz verbunden. Die Elektronendichte verschiebt sich daher sehr stark zum elektronegativeren Chloratom, welches daraufhin eine negative Partialladung erhält. Es entsteht ein permanenter Dipol.

Beim Tetrachlormethan sind die vier Chloratome symmetrisch um das Kohlenstoffatom angeordnet und es kommt daher zu keiner Ladungsverschiebung.

Das Wassermolekül

Beim Wassermolekül überlappen die beiden sp^3 -hybridisierten Sauerstofforbitale mit je einem $1s$ -Orbital des Wasserstoffs. Die übrigen zwei sp^3 -Hybridorbitale werden von je einem freien Elektronenpaar des Sauerstoffatoms eingenommen. Die freien Elektronenpaare beanspruchen einen größeren Raum als die bindenden Elektronenpaare, da sie sich stärker abstoßen. Dadurch kommt es zur Verschiebung von der idealen Tetraederform und der Bindungswinkel zwischen den bindenden

Paaren wird kleiner (105°). Diese gewinkelte Form ist auch der Grund für die Ausbildung eines Dipols.

Das Ammoniakmolekül

Im Ammoniakmolekül können die drei sp^3 -hybridisierten Orbitale des Stickstoffs mit je einem $1s$ -Orbital des Wasserstoffs überlappen. Das freie Elektronenpaar des Stickstoffatoms besetzt das letzte freie sp^3 -Hybridorbital. Wieder kommt es zur Verschiebung der Bindungswinkel, da das freie Elektronenpaar mehr Platz einnimmt. Der Bindungswinkel beträgt nun 107° .

1.6.2. Die Ionenbindung

Ionen entstehen durch die Aufnahme (negative Ionen – Anionen) bzw. durch die Abgabe (positive Ionen – Kationen) von Elektronen.

Kationen bilden sich vorzugsweise aus den Elementen der I. und II. Hauptgruppe des Periodensystems, da sie



Elemente die ein Elektron aufnehmen oder abgeben werden als Ionen bezeichnet. Anionen haben Elektronen aufgenommen und sind negativ geladen. Kationen sind Ionen die ein Elektron abgegeben haben und damit positiv geladen sind.

nur eine geringe Ionisierungsenergie benötigen, um Edelgaskonfiguration zu erreichen.

Anionen werden vorwiegend von Elementen der VI. und VII. Hauptgruppe gebildet.

Durch Aufnahme bzw. Abgabe von Elektronen ändern sich die Elektronenhülle und damit der Teilchenradius und das Volumen. Anionen sind immer größer als ihre neutralen Atome, Kationen immer kleiner.

Die Ionenbindung findet zwischen Metallen mit niedriger Ionisierungsenergie und Nichtmetallen mit hoher Elektronenaffinität statt. Es kommt zur ungerichteten Anziehung zwischen positiven und negativen Ionen und dabei zur vollständigen Übertragung der Elektronen. Die elektrostatischen Anziehungskräfte wirken in alle Richtungen und führen zur Ausbildung von dreidimensionalen stabilen Ionenkristallen.

Die Koordinationszahl eines Ionengitters gibt die Anzahl der Ionen-umgebenden gegensätzlich geladenen Ionen an. Bei NaCl (Kochsalz) beträgt diese Zahl 6, das bedeutet, dass jedes Natrium-Ion von sechs Chlor-Ionen umgeben ist und jedes Chlor-Ion von sechs Natrium-Ionen, s. Abb. Na^+ (rot) und Cl^- (grün).

Die Gitterstruktur wird durch die Anordnung der Ionen nach Ladung und Größe bestimmt.

Bezieht man die Größenverhältnisse von Anionen und Kationen, sowie deren Abstände zu einander mit ein, kommt man von dem vereinfacht dargestellten Gittermodell zum Packungsmodell.

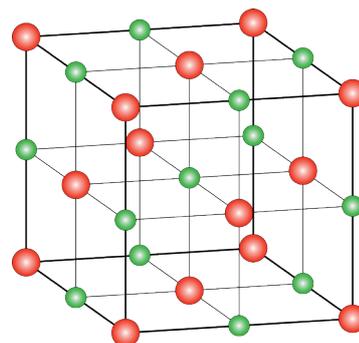


Abbildung 1.20: Kristallgitter von NaCl

Ionenverbindungen sind nach außen immer neutral. Jedes zweifach geladenen Kation muss mit einem zweifach oder zwei einfach geladenen Anionen verbunden werden, damit die Summe neutral ist. Salze wie NaCl oder AgBr nennt man AB-Verbindungen, MgCl_2 oder CuCl_2 nennt man AB_2 -Verbindungen.

Eigenschaften von Ionenbindungen

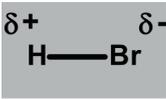
Alle Substanzen, die aus Ionen bestehen, bezeichnet man als salzartige Stoffe. Da bei Normaltemperatur ihre Ionen fest an die Gitterplätze gebunden und nicht frei beweglich sind, leiten sie den elektrischen Strom nicht. Ionen zeigen allerdings eine Eigenschwingung um ihre Gitterplätze. Wird sehr viel Energie zugeführt, kann die Eigenschwingung so groß werden, dass sie die Bindungskräfte überwindet. Die Ionen sind dann in einer Schmelze beweglich und können, ebenso wenn sie in Wasser gelöst sind, elektrischen Strom leiten.

Anhand des sogenannten Coulombschen Gesetzes kann gezeigt werden, dass die Stabilität des Gitters mit Zunahme der Ladungsgröße und Verringerung des Abstandes zwischen den Ladungsschwerpunkten steigt. Auch ziehen kleine Ionen mit hoher Ladungsdichte einander stärker an als vergleichsweise solche mit großem Radius und niedriger Ladungszahl.

Mit der Zunahme der Gitterenergie steigt auch die Schmelztemperatur eines Salzes.

Ionengitter sind überaus stabil, was zu dem spröden und harten Charakter von Salzen führt. Bei zu großer Beanspruchung brechen Salze entlang bestimmter Gitterebenen.

Beim Lösen von Salzen in Wasser treten die randständigen Ionen mit den Dipol-Wassermolekülen in Wechselwirkung und es bildet sich in der Folge eine Hydrathülle aus (= Hydratation). Es kommt zur Abschwächung der Gitterkräfte. Die hydratisierten Ionen verlassen den Gitterverband und sind in der wässrigen Phase nun frei beweglich. Je nach Radius und Ladung besitzen die Ionen unterschiedlich große Hydrathüllen.

Elektronegativitätsdifferenz		Art der Bindung
$\Delta EN = 0$		unpolare Atombindung
$\Delta EN < 1,7$		polare Atombindung
$\Delta EN > 1,7$	Na^+Cl^-	Ionenbindung

1.6.3. Metallbindung

Die Eigenschaften von Metallen sind gute Leitfähigkeit von elektrischer Strom und Wärme, gute Verformbarkeit und typischer metallischer Glanz. Die chemischen Bindungen in Metallen können mit dem Elektronengasmodell gut dargestellt werden. Bei diesem Modell wird angenommen, dass die Valenzelektronen die Atome verlassen haben und sich um die Atomrümpfe gasartig anordnen. Die Atomrümpfe sind positiv geladen und bilden die Gitterstruktur der Metalle. Sie werden von dem negativ geladenen, delokalisierten Elektronengas umgeben und dadurch zusammengehalten.

Man spricht also von einer Metallbindung, wenn es zu Wechselwirkungen zwischen den positiv geladenen Metall-Ionen (Atomrümpfe) und den delokalisierten Elektronen kommt. Dabei bildet sich ein Metallgitter. Die gute Leitfähigkeit liegt an den frei beweglichen Elektronen.

Bei zunehmender Temperatur nimmt die Leitfähigkeit von Metallen ab, da die Gitterschwingungen größer werden und damit der Elektronenfluss durch die zunehmende gegenseitige Abstoßung behindert wird.

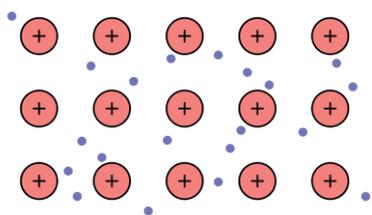


Abbildung 1.21: Metallbindung

1.6.4. Schwache Wechselwirkungen

Auch wenn Moleküle nach außen hin neutral sind, kann es zu Wechselwirkungen zwischen ihnen kommen. Diese Wechselwirkungen sind allerdings deutlich schwächer als andere chemische Bindungen.

Van-der-Waals-Kräfte

Van-der-Waals-Kräfte beschreiben die Anziehungskräfte zwischen Molekülen oder Edelgasatomen, wobei es drei Stärken bzw. Abstufungen gibt:

Die stärkste Van-der-Waals-Kraft ist die Dipol-Dipol-Wechselwirkung, gefolgt von den Wechselwirkungen zwischen einem Dipol und einem unpolaren Molekül. Die schwächste ist die Wechselwirkung zwischen unpolaren Molekülen bzw. Atomen.

Dipol-Dipol-Wechselwirkungen

Verbindungen wie Wasser bestehen aus polaren Molekülen. Sie besitzen einen permanenten Dipol und richten ihre Partialladungen entsprechend der elektrostatischen Anziehungskraft nach einander aus. Damit verbunden ist eine Energieminimierung. Somit muss bei Änderung des Aggregatzustandes diese Van-der-Waals-Energie aufgebraucht oder abgegeben werden.

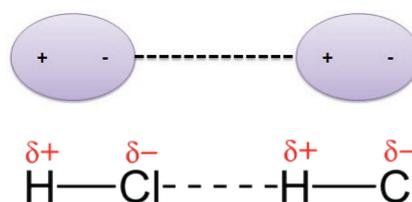


Abbildung 1.22: Dipol-Dipol-Wechselwirkung

Wechselwirkungen zwischen Dipolmolekül und unpolarem Molekül

Der permanente Dipol induziert im unpolaren Molekül einen Dipol in dem es zu kurzzeitiger Verschiebung der Elektronen kommt (=induzierter Dipol).

Wechselwirkungen zwischen unpolaren Molekülen oder Atomen

Auf Grund einer kurzzeitigen unsymmetrischen Ladungsverteilung, kann ein temporärer Dipol induziert werden und somit ziehen einander sogar unpolare Moleküle an. Dieser Dipol kann in einem dynamischen Prozess auch benachbarte Dipole induzieren.

Wasserstoffbrückenbindungen

Wasserstoffbrückenbindungen können nur von Elementen mit einer sehr starken Elektronegativität gebildet werden (N, O, F). Dabei besteht die Möglichkeit einer inter- oder intramolekularen Wasserstoffbrückenbildung.

Beim Wassermolekül kommt es zwischen den Wasserstoff- und Sauerstoffatomen benachbarter Moleküle zur Ausbildung von Wasserstoffbrücken.

Zunächst ziehen die stark elektronegativen Sauerstoffatome die Elektronen der O-H-Bindung an. Am Sauerstoff kommt es folglich zu einer negativen (δ^-), am Wasserstoff zu einer positiven Partialladung (δ^+). Die positivierten Wasserstoffatome bilden nun Brücken mit den freien Elektronenpaaren am Sauerstoff der benachbarten Wassermoleküle. Es kommt zur Bildung

großer Molekülverbände und auch wenn Wasserstoffbrücken zwar eine geringe Bindungsenergie haben, beeinflussen sie aber beispielsweise die Siedetemperatur stark.

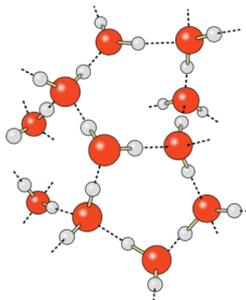


Abbildung 1.23: Wasserstoffbrückenbindung

1.7. Protonen und Elektronenübertragungsreaktionen

1.7.1. Säuren und Basen

S. Arrhenius definierte die Begriffe Säuren und Basen erstmals. Säuren sind nach seiner Definition Wasserstoffverbindungen und geben in wässriger Lösung H^+ -Ionen ab. Basen besitzen Hydroxylgruppen und geben beim Lösen in Wasser hydratisierte OH^- -Ionen ab.

Mit seiner Beschreibung konnten jedoch die basischen Eigenschaften von Substanzen wie Ammoniak (NH_3) in nicht wässrigen Systemen nicht ausreichend erklärt werden.

Mit Einführung der **Brönsted-Lowry-Theorie**, kamen neue Erkenntnisse. Nach Entwicklung des Donator-Akzeptor-Prinzips wurden die Begriffe neu definiert. Die Definition beruht nicht mehr auf der bestimmten Art einer Verbindung, sondern ihrer Funktion, nämlich ihrer Fähigkeit zur Abgabe oder Aufnahme von Protonen.

Säuren besitzen die Fähigkeit zur Protonen-Abgabe (Protonen-Donator)

Basen die Fähigkeit zur Protonen-Aufnahme (Protonen-Akzeptor).

Eine Säure-Basen-Reaktion ist somit die Übertragung von Protonen (H^+) zwischen den Reaktionspartnern, man spricht auch von Protolyse.

Säuren und Basen können sowohl aus neutralen Molekülen (Neutralsäuren und -basen), als auch aus Ionen (Anionensäuren und -basen, Kationensäuren und -basen) bestehen.

Säure-Base-Gleichgewichte

Das Oxonium-Ion

Bei einer Säure-Basen-Reaktion in Wasser entsteht bei der Abgabe eines Protons durch eine Säure spontan ein Hydroxonium-Ion (H_3O^+); synonyme Bezeichnungen sind Hydronium-Ion bzw. Oxonium-Ion. Das passiert, weil freie Protonen in wässrigen Lösungen nicht existent sein können. Durch den sehr kleinen Atomradius und das hohe Ionenpotential lagern sich Protonen stets an Teilchen mit einem freien Elektronenpaar, wie dem Wassermolekül, an.

Auch das Oxonium-Ion liegt nicht völlig frei vor, sondern bildet mit drei weiteren Wassermolekülen Wasserstoffbrücken aus. Es entsteht ein $H_9O_4^+$ -Ion.

Das Ionenprodukt des Wassers und der pH-Wert

Reines Wasser leitet in geringer Menge Strom. Die dafür nötigen frei-vorliegenden Ionen werden bei der Eigendissoziation von Wasser gebildet. Bei dieser

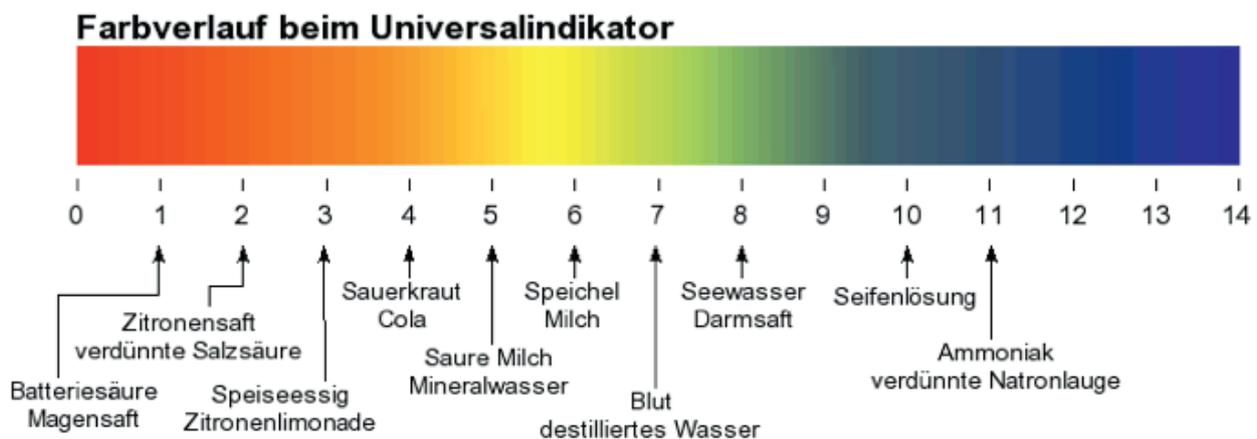


Abbildung 1.24: Typische pH-Werte und Universalindikator

Autoprotolyse entstehen aus zwei Wassermolekülen ein Oxonium-Ion und ein Hydroxy-Ion.



Die Lage des Gleichgewichts wird mit Hilfe des Massenwirkungsgesetzes ermittelt. Im chemischen Gleichgewicht sind Hin- und Rückreaktion gleich schnell. Die Konzentration des Wassers wird als konstant angesehen. Man gibt die beiden Geschwindigkeitskonstanten an und fasst diese zur temperaturabhängigen Gleichgewichtskonstante K_w zusammen. Sie gibt das Ionenprodukt des Wassers an. Abhängig von der Temperatur liegt dieses bei 22° bei $K_w = 10^{-14} \text{ mol}^2/\text{l}^2$.



Der pH-Wert ist der negative dekadische Logarithmus der H_3O^+ -Ionen Konzentration.

Die Konzentration der H_3O^+ -Ionen $[\text{H}_3\text{O}^+] = 10^{-7} \text{ mol/l}$ die Konzentration der OH^- -Ionen $[\text{OH}^-]$ ist ebenfalls 10^{-7} mol/l . Durch Zusatz einer Säure wird die Konzentration an H_3O^+ -Ionen erhöht, der pH – Wert sinkt. Durch Zugabe einer Base, steigt die Konzentration an OH^- -Ionen, wodurch der pH – Wert steigt.

pH-Wert

pH-Wert und Konzentrationen von Säuren und Basen (eine wässrige Lösung von HCl bezeichnet man als Salzsäure, eine wässrige Lösung von NaOH als Natronlauge):

pH = $-\lg c(\text{H}_3\text{O}^+)$		Konzentrationen (H_3O^+) in $\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$
0	1 molare HCl	$c(\text{H}_3\text{O}^+) = 10^0$
1	0,1 molare HCl	$c(\text{H}_3\text{O}^+) = 10^{-1}$
2	0,01 molare HCl	$c(\text{H}_3\text{O}^+) = 10^{-2}$
3	0,001 molare HCl	$c(\text{H}_3\text{O}^+) = 10^{-3}$
7	Neutralpunkt, reines Wasser	$c(\text{H}_3\text{O}^+) = 10^{-7}$
12	0,01 molare NaOH	$c(\text{H}_3\text{O}^+) = 10^{-12}$
13	0,1 molare NaOH	$c(\text{H}_3\text{O}^+) = 10^{-13}$
14	1 molare NaOH	$c(\text{H}_3\text{O}^+) = 10^{-14}$

Korrespondierende Säuren und Basen (abgekürzt korr. Säure/Base)

Die Abgabe von Protonen einer Säure (HA) funktioniert nur wenn eine Base (B) zur Verfügung steht, wobei diese Protonen-Übertragung immer eine reversible Reaktion darstellt. Das bedeutet, dass aus der H^+ -abgebenden Säure eine Base wird, die wieder ein Proton aufnehmen kann bzw. aus der H^+ -aufnehmenden Base wird eine Säure, die wieder dieses Proton abgeben

kann. Man spricht somit von einem korrespondierenden Säure-Basen-Paar.

In wässrigen Lösungen kann auch Wasser als Reaktionspartner sowohl für Säuren als auch Basen dienen. Wasser nimmt je nachdem Protonen auf oder gibt sie ab.

Amphoterie

Verbindungen, die sowohl Protonen aufnehmen als auch abgeben können, bezeichnet man als Ampholyte oder amphotere Verbindungen. Sie können deshalb einen sauren und basischen Charakter besitzen. Bestimmt wird der Charakter vom jeweiligen Reaktionspartner. Das heißt, gegenüber starken Säuren zeigen sie basisches Verhalten, gegenüber starken Basen hingegen fungieren sie als Protonendonatoren.

korrespond. Base	Ampholyt	korrespond. Säure
OH^-	H_2O	H_3O^+
NH_2^-	NH_3	NH_4^+
CO_3^{2-}	HCO_3^-	H_2CO_3
PO_4^{3-}	HPO_4^{2-}	H_2PO_4^-

pH-Werte von Säuren und Basen im Alltag

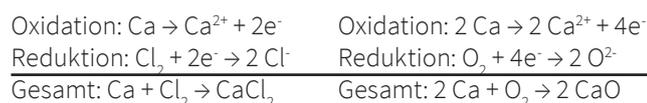
pH-Wert	Flüssigkeit
0	3,5%ige Salzsäure
2	Magensaft
2	Zitronensaft
3	Essig
3	Cola
4	Wein
4,5	saure Milch
5	Bier
5,5	Hautoberfläche
6	Mineralwasser
6,4	Speichel
7	reines Wasser
7,4	Blut
8,2	Meerwasser
10	Waschmittellauge
12,6	Baukalklösung
14	3%ige Natronlauge

1.7.2. Redoxreaktionen

Redoxreaktionen sind chemische Reaktionen, bei denen immer ein Oxidationsvorgang und ein Reduktionsvorgang gleichzeitig ablaufen. Ursprünglich beschrieb **A. De Lavoisier** die, bei Verbrennungsprozessen stattfindende Oxidation als Aufnahme von Sauerstoff, den umgekehrten Vorgang, die Sauerstoffabgabe, als Reduktion. Da es jedoch auch Verbrennungsprozess-ähnliche Reaktionen ohne Mitwirkung

von Sauerstoff gibt, mussten die Begriffe Reduktion und Oxidation erweitert werden.

Bei dem Vergleich von Reaktionen von Metallen mit Sauerstoff oder mit Halogenen fiel auf, dass die Metalle Elektronen abgeben, die Reaktionspartner diese aufnehmen. Die Abgabe der Elektronen führte zur Oxidation des Metalls. Sauerstoff bzw. das Halogen nehmen die Elektronen auf und werden in einem zweiten Schritt reduziert. Die Reaktionen laufen immer gleichzeitig ab, da freie Elektronen sehr reaktiv sind.



Der Begriff Redoxreaktion wird somit als Elektronenübertragungsreaktion neu definiert. Man spricht auch von Donator-Akzeptor-Reaktionen, ähnlich wie bei Säure-Base-Reaktionen, wobei im Gegensatz zu Protonen hier Elektronen übertragen werden. Das bedeutet, dass man unter Oxidation die Abgabe von Elektronen, unter Reduktion die Aufnahme von Elektronen versteht.



Bei einer Reduktionsreaktion nimmt ein Atom oder Molekül Elektronen auf. Bei einer Oxidationsreaktion werden Elektronen abgegeben. Beide Reaktionen können nur gekoppelt als Donator-Akzeptor-Reaktion ablaufen.

Betrachtet man die Redoxreaktion von Chlor und Calcium, wird das Calcium durch Chlor oxidiert. Man bezeichnet Chlor daher als Oxidationsmittel oder auch Elektronenakzeptor. Calcium reduziert Chlor und wird als Reduktionsmittel oder Elektronendonator bezeichnet.



Oxidationsmittel oxidieren ihre Reaktionspartner und werden selbst reduziert. Reduktionsmittel reduzieren andere und werden dabei selbst oxidiert.

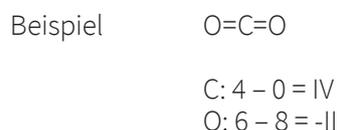
Während einer Redoxreaktion bilden sich immer zwei korrespondierende Redoxpaare. Die Redoxpaare der Donatoren und die der Akzeptoren stehen meist im Gleichgewicht miteinander.

Oxidationszahlen

Zur Beschreibung von Redoxreaktionen verwendet man formal die Oxidationszahlen. Sie werden als römische Ziffern über die Elementsymbole geschrieben und ändern sich entsprechend einer Oxidation oder Reduktion.

Zur Bestimmung der Oxidationszahlen stellt man die Lewis-Formel einer Verbindung auf und ordnet gedanklich jedem Element nach gewissen Regeln die entsprechenden Elektronen zu. Zwischen zwei Atomen unterschiedlicher Elektronegativität, wird die Elektronenpaare-Bindung heterolytisch gespalten und man ordnet die Bindungselektronen dem elektronegativeren Atom zu. Handelt es sich um zwei gleiche Bindungspartner, werden die Elektronen gemäß einer homolytischen Bindungsspaltung auf beide Partner aufgeteilt. Freie Elektronenpaare bleiben bei dem entsprechenden Atom.

Die Oxidationszahl (OZ) ergibt sich aus der Anzahl der Außenelektronen eines Elements minus der Anzahl der zugeordneten Elektronen. Die höchst mögliche OZ ergibt sich aus der Gruppennummer eines Elements im PSE. Ausnahmen sind Fluor und Sauerstoff.



Negative OZ erhalten ein negatives Vorzeichen.

Einige Regeln zum leichteren Ermitteln der OZ:

- Atome in Elementarsubstanzen haben immer eine OZ 0 (O_2 , H_2 , P_4 , C, Na, Mg, Zn)
- Bei einfach geladenen Ionen entspricht die OZ der Ladung des Ions ($\text{Mg}^{2+} \rightarrow \text{II}$, $\text{Al}^{3+} \rightarrow \text{III}$, $\text{S}^{2-} \rightarrow -\text{II}$, $\text{Cl}^- \rightarrow -\text{I}$, $\text{Fe}^{2+} \rightarrow \text{II}$, $\text{Fe}^{3+} \rightarrow \text{III}$)
- Fluor hat in Verbindungen immer die OZ -I
- Wasserstoff hat in Verbindungen immer die OZ +I
- Sauerstoff hat in Verbindungen immer die OZ -II (Ausnahme Peroxide: -I)
- Die Summe aller OZ eines Teilchens (Molekül oder Ion) entspricht dessen Ladung. Bei neutralen Molekülen ist diese Summe naturgemäß 0.

Bei der Oxidation kommt es zur Erhöhung der OZ des Elements, bei der Reduktion zur Erniedrigung der OZ.

1.8. Funktionelle Gruppen und Trivialnamen

IUPAC regelt die genaue Namensgebung von Verbindungen. Häufig aber werden Trivialnamen verwendet, entweder aus historischen Gründen oder aber der Einfachheit halber.

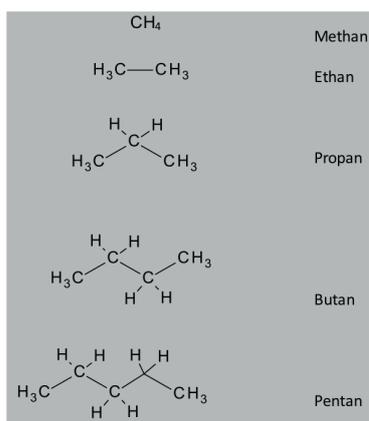
1.8.1. Nomenklatur aliphatischer und aromatischer Kohlenwasserstoffe

Kohlenwasserstoffe sind unpolare organische Verbindungen. Sie bestehen nur aus Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen, welche über Atombindungen miteinander verknüpft sind.

Aliphatische Kohlenwasserstoffe können kettenförmige, verzweigte oder unverzweigte Strukturen einnehmen. Diese können sowohl gesättigt als auch ungesättigt sein.

Bei den **gesättigten** Kohlenwasserstoffen sind die Kohlenstoffatome ausschließlich über Einfachbindungen miteinander verknüpft. Der Name der jeweiligen Verbindung ergibt sich aus dem Stamm eines Zahlenwortes, gemäß der Anzahl der Kohlenstoffatome, und der Endung „-an“. Diese Bezeichnung gibt an, dass keine Mehrfachbindung im Molekül enthalten ist. Man nennt die gesättigten aliphatischen Kohlenwasserstoffe im Allgemeinen Alkane.

n	Name	n	Name	n	Name
1	Methan	5	Pentan	9	Nonan
2	Ethan	6	Hexan	10	Decan
3	Propan	7	Heptan	11	Undecan
4	Butan	8	Octan	12	Dodecan

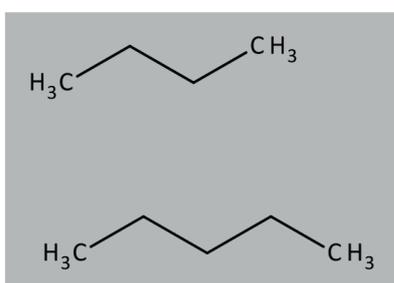


n = Anzahl der Kohlenstoffe in der Kette

Skelettformeln

Bei der vereinfachten Darstellung von Molekülen in Form sogenannter Skelettformeln handelt es sich um eine abstrahierende Schreibweise, bei der C- und H-Atome nicht ausgeschrieben, sondern impliziert (vorausgesetzt) werden.

Butan und Pentan in der Skelettformelschreibweise:



Bei den **ungesättigten** Kohlenwasserstoffen sind mindestens zwei Kohlenstoffe durch Mehrfachbindungen miteinander verknüpft. Bei den **Alkenen** sind sie durch eine Doppelbindung verbunden, welche durch die Endung „-en“ gekennzeichnet wird.



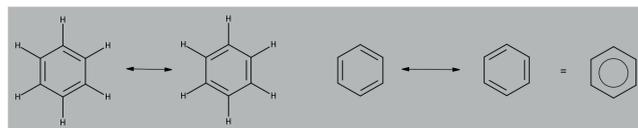
Im Falle der **Alkine** sind sie durch eine Dreifachbindung verbunden. Sie tragen die Endung „-in“.



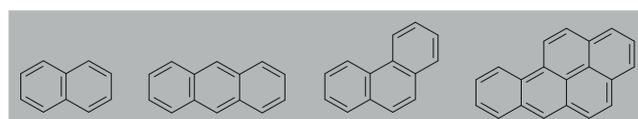
Aromatische Kohlenwasserstoffe sind ringförmige, ungesättigte organische Verbindungen. Alle Atome des Rings sind sp^2 -hybridisiert und liegen in einer Ebene. Die p-Orbitale stehen senkrecht zu dieser Ebene und sind von je einem Elektron besetzt. Sie überlappen ober- und unterhalb der Ebene und führen dadurch zu einem gemeinsamen π -System, in dem die Elektronen über den Ring verteilt delokalisiert sind. Die Darstellung erfolgt als mesomere Grenzstruktur.

Den Grundkörper der Aromaten bildet der Benzen-Ring (Benzol).

Die übliche Darstellung von Benzen erfolgt durch die beiden mesomeren Grenzstrukturen (in den Darstellungen rechts wird auf das Einschreiben der H-Bindungen bzw. H-Atome verzichtet). Daraus folgt, dass das „reale“ Benzen genau genommen weder der linken noch der rechten Darstellung entspricht sondern einer Überlagerung beider. Dies bedeutet, dass alle C-C-Bindungen gleich lang sind und alle Bindungswinkel des Ringes 120° betragen und die „reale“ Struktur eigentlich am besten folgendermaßen wiedergegeben wird:

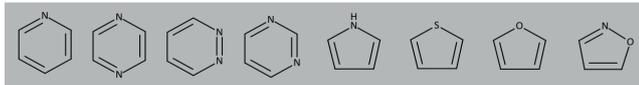


Unter **kondensierten Benzenen** versteht man Systeme, die aus mehreren, an einer Seite miteinander verbunden Benzenringen aufgebaut sind. Sie werden auch polycyclische aromatische Kohlenwasserstoffe (PAK) genannt und besitzen größtenteils Trivialnamen.



Naphthalen Anthracen Phenanthren Benzopyren

Heteroaromaten sind aromatischen Verbindungen, welche an Stelle eines oder mehrerer Kohlenstoffatome Stickstoff-, Sauerstoff- oder Schwefelatome (Heteroatome) besitzen.



Pyridin/Pyrazin/Pyridazin/Pyrimidin/Pyrrol/Thiophen/Furan/Isoxazol

1.8.2. Funktionelle Gruppen

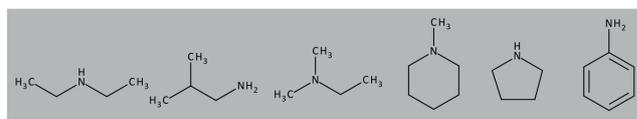
Organische Verbindungen besitzen Atome oder Atomgruppen in Form von funktionellen Gruppen. Diese sind größtenteils für die chemischen und physikalischen Eigenschaften der Verbindungen verantwortlich.

Beispiele für Funktionelle Gruppen:

Name der funkt. Gruppe	Struktur der funkt. Gruppe	Stoffklasse
Halogen		Halogenalkane
Amino-Gruppe		Amine
Hydroxy-Gruppe		Alkohole
Ether-Gruppe		Ether
Aldehyd-Gruppe		Aldehyde
Keto-Gruppe		Ketone
Carboxy-Gruppe		Carbonsäure

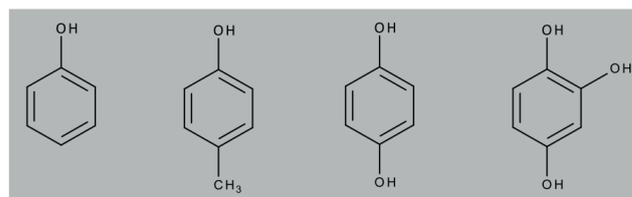
Halogenalkane entstehen aus Alkanen durch den Austausch eines oder mehrerer Wasserstoffatome gegen Halogenatome; X = F, Cl, Br, I

Amine sind organische Verbindungen, bei denen die Wasserstoffatome teilweise bis völlig gegen organische Reste ausgetauscht werden. Man unterteilt die Amine in drei Gruppen: In primäre, sekundäre und tertiäre Amine, wobei die primäre Amine einen, sekundäre Amine zwei und tertiäre Amine drei organische Reste tragen. Sie können auch Teil eines Ringes sein. Im Folgenden sieht man drei offenkettige und zwei cyclische Amine: sek./prim./tert./tert./sek. sowie das primäre Amin mit einem aromatischen Ring (=Anilin).



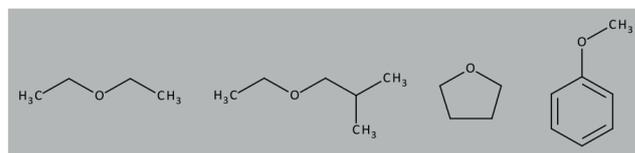
Alkohole tragen als namensgebende Einheit ein Hydroxy-Gruppe. Je nach Anzahl der Hydroxy-Gruppen (an unterschiedlichen C-Atomen) im Molekül spricht man von ein-, zwei-, dreiwertige etc. Alkoholen. Ethanol (C_2H_5OH) ist ein Vertreter eines einwertigen Alkohols, Glycerin z.B. ist der einfachste dreiwertigen Alkohol mit 3 C-Atomen.

Phenole besitzen einen Benzenring an den mindestens eine OH-Gruppe gebunden ist. Zu dieser Stoffklasse gehören auch mehrfach substituierte Hydroxybenzene, wie die zweiwertigen und dreiwertigen Phenole:



Bei **Ether**-Verbindungen sind zwei organische Reste über ein Sauerstoffatom miteinander verbunden. Sind die organischen Reste gleich, spricht man von symmetrischen Ethern, sind sie ungleich von unsymmetrischen Ethern. Das Sauerstoffatom kann auch Bestandteil eines Rings sein, man bezeichnet diese dann als cyclische Ether, aromatische Ether bezeichnet man auch als Phenoether:

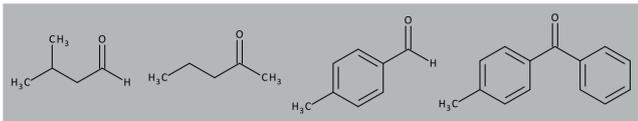
Exemplarische Beispiele:



Zu den **Carbonylverbindungen** (auch **CO-** od. **Keto-Gruppe** genannt: ein Kohlenstoffatom, das einen doppelt gebundenen Sauerstoff trägt) gehören zwei Gruppen: Die **Aldehyde** und die **Ketone**.

Aldehyde sind organische Verbindungen, bei denen der Kohlenstoff der CO-Gruppe einen Wasserstoff und einen organischen Rest trägt, welche entweder aliphatisch oder aromatisch sein kann. Ketone tragen zwei organische Reste an dem Kohlenstoffatom der CO-Gruppe.

Beispiele für Aldehyde und Ketone.



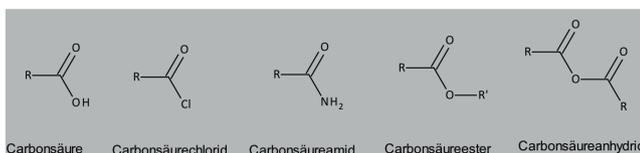
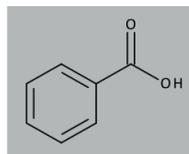
Carbonsäuren sind organische Verbindungen und besitzen mindestens eine Carboxy-Gruppe im Molekül. Man unterscheidet zwischen Monocarbonsäuren und mehrwertigen Di- und Tricarbonsäuren. Die gesättigten aliphatischen unverzweigten Monocarbonsäuren ergeben die homologe Reihe der Alkansäuren. Trägt ein Molekül eine Carboxy-Gruppe, wird diese Substanz als Carbonsäure bezeichnet.

Bei gesättigten Verbindungen ergibt sich der Name aus dem Alkan, einschließlich des Kohlenstoffatoms der Carboxygruppe, und der Endung „-säure“. Viele Carbonsäuren tragen auf Grund ihrer häufigen Verwendung auch Trivialnamen (s. Tab.).

Anzahl C-Atome	Chemische Bezeichnung	Trivialname
1	Methansäure	Ameisensäure
2	Ethansäure	Essigsäure
3	Propansäure	Propionsäure
4	Butansäure	Buttersäure
5	Pentansäure	Valeriansäure
6	Hexansäure	Capronsäure
7	Heptansäure	Önanthsäure
8	Octansäure	Caprylsäure
9	Nonansäure	Pelargonsäure
10	Decansäure	Caprinsäure

Bekanntestes Beispiel für eine aromatische Carbonsäure ist die Benzoesäure:

Typische **Carbonsäurederivate** erhält man durch Ersatz der HO-Gruppe; im Folgenden exemplarische Beispiele:



1.9. Biomoleküle - Kohlenhydrate

Kohlenhydrate

Kohlenhydrate (Saccharide) sind energiereiche, organische Polyhydroxycarbonylverbindungen, die aus den chemischen Elementen Kohlenstoff (C), Wasserstoff (H) und Sauerstoff (O) aufgebaut sind. Dazu zählen unter anderem die Verbindungen Traubenzucker und Rohrzucker, aber auch Cellulose und Stärke. Sie unterscheiden sich in ihren Molekülgrößen und daraus resultierenden Eigenschaften.

Bildung von Kohlenhydraten

Beim Vorgang der Photosynthese produziert die Pflanze aus energiearmen anorganischen Verbindungen mit Hilfe des Sonnenlichtes Kohlenhydrate für die Energiegewinnung. Die hergestellten Einfachzucker (Monosaccharide) dienen als Bausteine für alle weiteren Kohlenhydrate.

Photosynthese: $6 \text{CO}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} + \text{Lichtenergie} \leftrightarrow \text{Traubenzucker } \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2$

Bei der Aufnahme von Kohlendioxid (CO_2) aus der Luft und Wasser (H_2O) aus der Erde, kann die Pflanze in ihren Blattgrünkörperchen (Chloroplasten) mit Hilfe von Chlorophyll und Sonnenlicht Glukose (Traubenzucker) bilden. Dieser Vorgang geschieht unter Abgabe von Sauerstoff (O_2), welcher vom Menschen ebenfalls zum Überleben benötigt wird.

Nimmt der Mensch Kohlenhydrate auf, werden diese unter Sauerstoffaufnahme wieder zu Kohlendioxid und Wasser gespalten. Man nennt diesen Vorgang Atmung, es wird dabei Energie frei.

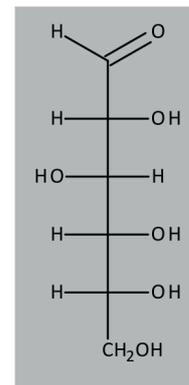


Abb.: D-Glukose, der wohl bekannteste Zucker, dargestellt in der Fischer-Projektion (s. später)

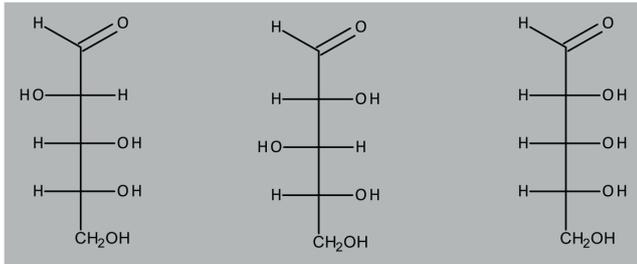
Einteilung der Kohlenhydrate

Je nach Anzahl der Zuckerbausteine und der damit steigenden Molekülgröße unterteilt man die Kohlenhydrate in drei Gruppen: Mono-, Oligo- und Polysaccharide.



Kohlenhydrate sind Verbindungen mit mehreren Hydroxyl-Gruppen und einer Carbonylgruppe.

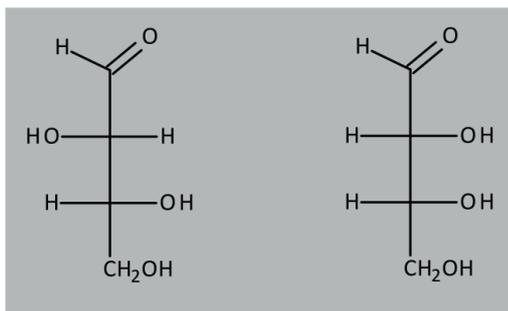
Die meisten Zuckerbausteine sind aus sechs Kohlenstoffatomen aufgebaut und werden deshalb als Hexosen bezeichnet. Davon abweichend sind Arabinose, Xylose oder Ribose, die nur ein C-5 Skelett besitzen. Man bezeichnet diese Zucker daher als Pentosen.



D-Arabinose D-Xylose D-Ribose
(Beispiele für Pentosen)

1.9.1. Monosaccharide

Monosaccharide, auch Einfachzucker genannt, bestehen aus nur einem einzigen Zuckerbaustein, die allgemeine Summenformel lautet: $C_n(H_2O)_n$. Man bezeichnet sie mit einem Trivialnamen und der Endung „-ose“. Sie besitzen ein Kohlenstoffgerüst aus 4 bis 7 Kohlenstoffatomen. Daran sind mehrere Hydroxy-Gruppen und eine Aldehyd- oder Keto-Gruppe geknüpft. Je nach Anzahl der C-Atome spricht man von Tetrosen (4 C-Atome), Pentosen (5 C-Atome), Hexosen (6 C-Atome) und Heptosen (7-C-Atome). Sie unterscheiden sich alle in Schmelzpunkt und Löslichkeit in Wasser.

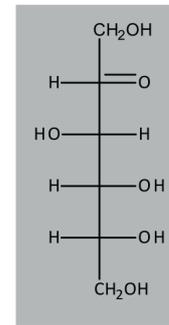


D-Threose und D-Erythrose (Beispiele für Tetrosen)

Da die Zucker bei gleicher Summenformel $C_n(H_2O)_n$ in unterschiedlichen Strukturen auftreten können, spricht man von Isomeren.

Monosaccharide tragen entweder am C_1 -Atom eine Aldehyd-Gruppe oder am C_2 -Atom eine Keto-Gruppe.

Demgemäß bezeichnet man sie als Aldosen (z.B. Glucose) oder Ketosen (z.B. Fructose).



D-Fructose

Exkurs: Stereoisomere – Enantiomere – Diastereomere

Zwei Moleküle mit einer bestimmten Summenformel und gleichem strukturellen Aufbau können sich allerdings im räumlichen Bau unterscheiden (Beispiel Milchsäure). Man spricht in diesem Fall von Stereoisomeren. Die beiden, im folgenden Beispiel angeführten stereoisomeren Milchsäuremoleküle unterscheiden sich wie Bild und Spiegelbild und können nicht zur Deckung gebracht werden. Man spricht in diesem Fall von Chiralität (chiro (gr.) = Hand) bzw. Händigkeit. Damit trägt man der Tatsache Rechnung, dass ebenso wie die rechte und linke Hand grundsätzlich von gleicher Struktur sind, sie dennoch nicht zur Deckung gebracht werden können. Eine andere Bezeichnung für das gleiche Phänomen ist Enantiomerie; demgemäß kann man bei den beiden Milchsäurestrukturen auch von Enantiomeren sprechen. Grundlage für die Enantiomerie bei Milchsäure ist die Tatsache, dass das zentrale C-Atom vier unterschiedliche Reste trägt, man spricht in diesem Fall von einem asymmetrischen C-Atom.

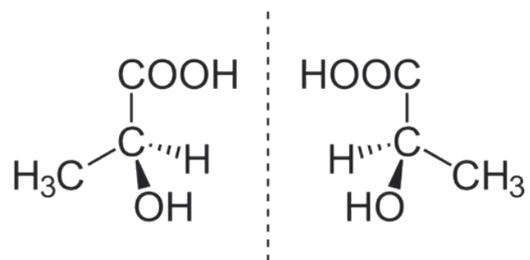


Abbildung 1.25: Bild und Spiegelbild von Milchsäure

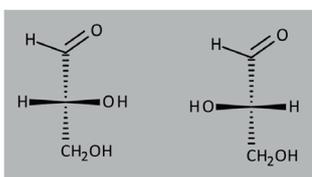
Zuckerketten sind aus einer Reihe von asymmetrischen C-Atomen aufgebaut und demgemäß können auch eine Vielzahl von Stereoisomeren gebildet werden. Nicht alle dieser Stereoisomeren verhalten sich jedoch wie Bild und Spiegelbild, man spricht in diesen Fällen von Diastereomeren.

Zusammenfassend bedeutet dies, dass stereoisomere Strukturen sich entweder enantiomer oder diastereomer zueinander verhalten müssen.

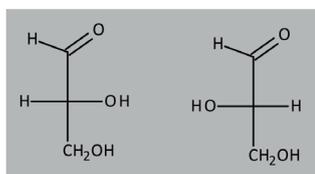


Enantiomere sind Verbindungen mit einem asymmetrischen C-Atom die die gleiche Summenformel aufweisen und wie Bild und Spiegelbild zueinander stehen. Ihre Strukturen sind nicht zur Deckung zu bringen.

Eine häufig gewählte Form der Darstellung von Zuckern ist die sogenannte Fischer Projektion. Sie bezieht sich auf Glycerinaldehyd. Im folgenden Beispiel liegt das zentrale C-Atom in der Schreibebeine, die waagrecht Bindungen liegen über der Schreibebeine, die senkrechten Bindungen weisen nach hinten. Trägt das C-Atom bei dieser Darstellung die OH-Gruppe auf der rechten Seite, liegt die D-Form vor, liegt sie auf der linken Seite, spricht man von der L-Form.



D-Glycerinaldehyd & L-Glycerinaldehyd
Darstellungen in der Fischer-Projektion



Stereochemische Darstellungen von
D- und L-Glycerinaldehyd

Die Zuordnung von Zuckern zur D- bzw. L-Reihe erfolgt nach Betrachtung der Konfiguration gemäß der Fischer-Projektion bei dem asymmetrischen C-Atom, welches am weitesten vom C₁-Atom entfernt ist. Bei Fructose und Glucose ist dies das C₅-Atom (Formelabb. s.o.)

Die D,L-Nomenklatur bzw. Fischer-Projektion von Zuckern wird nach wie vor häufig angewandt, da eine sehr rasche Zuordnung möglich ist.

Nach folgenden Regeln wird die Verbindung in der Fischer-Projektion dargestellt:

- Die längste Kohlenstoffkette wird vertikal aufgestellt, wobei das am höchsten oxidierte C-Atom oben steht
- Die horizontalen Bindungen zeigen aus der Schreibebeine zum Betrachter heraus, die vertikalen hinter die Schreibebeine

- Steht die OH-Gruppe am weitest entfernten chiralen C-Atom rechts, handelt es sich um einen Zucker der D-Reihe, steht sie hingegen links, liegt ein L-Zucker vor.
- Wird die Fischer-Projektion auf Moleküle mit mehreren chiralen C-Atomen, wie Glucose, angewendet, bestimmt jenes chirale Zentrum die Nomenklatur, welches am weitesten vom C₁-Atom entfernt steht

D-Glucose (Traubenzucker)

Tatsächlich liegt die D-Glucose aber nicht in der oben angeführten offenkettigen Form vor, sondern reagiert zu einer stabilen Ringform. Der dadurch gebildete 6-Ring wird in Anlehnung an den heterocyclischen Baustein Pyran auch als Pyranose bezeichnet. Diese Ringform wird mit Hilfe der Haworth-Schreibweise am besten dargestellt. Ähnlich wie bei der Fischer-Projektion wird die räumliche Struktur auf eine Ebene gebracht, wobei die Hydroxy-Gruppe zwei unterschiedliche Positionen einnehmen kann: Oberhalb (beta-Form) oder unterhalb (alpha-Form) der Ringebene. Das bedeutet, dass erneut zwei Stereoisomere entstehen. Die offenkettige Form und die beiden Pyranose-Form stehen miteinander im Gleichgewicht, wobei in wässriger Lösung Glucose zu 99,75% in Ring-Formen und nur zu 0,25% in der offenkettigen Form vorliegt. Betreffend die Ringformen liegt die Glucose zu 63,6% in der energetisch günstigeren beta-Form und nur zu 36,4% in der alpha-Form vor.

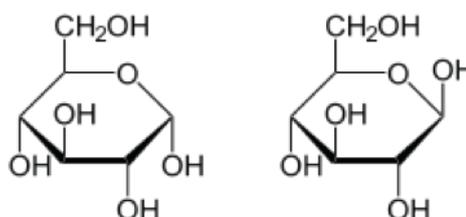


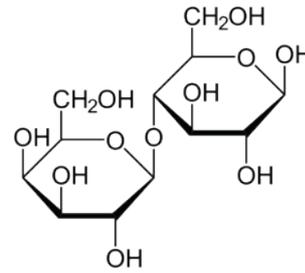
Abbildung 1.26: α -D-Pyranose, β -D-Pyranose in der Haworth-Darstellung

Glucose ist ein süßer, gut wasserlöslicher Einfachzucker und bildet den Grundbaustein für viele Oligo- (z.B. Saccharose) und Polysaccharide (z.B. Cellulose). Man findet ihn vor allem in Obst, Gemüse, Honig und Süßigkeiten. Für den Menschen ist Glucose sowohl für die Energieversorgung als auch als Baustein von Glykogen besonders wichtig. So wird bei einem Überangebot von Glucose diese in Form des Polysaccharids Glykogen in Leber- und Muskelzellen gespeichert und bei Bedarf wieder daraus freigesetzt.

D-Fructose (Fructozucker)

Fructose, auch Fructozucker genannt, ist ebenfalls ein natürlich vorkommender, sehr süßer Einfachzucker. Es handelt sich hier allerdings um eine Ketohexose (Formelabb. s.o.).

D-Fructose ist die physiologische wichtigste Ketose und findet sich wie D-Glucose, in Obst, Gemüse, Honig und Süßigkeiten. Fructose ist in Form des Disaccharids Saccharose (Rohr- oder Rübenzucker) weit verbreitet.



Lactose (bestehend aus D-Glucose und D-Galactose)

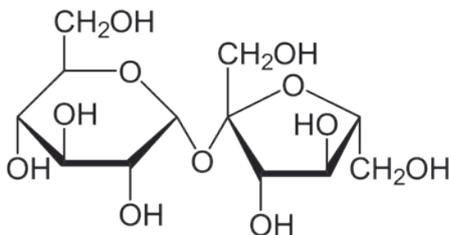
Abbildung 1.27: Disaccharadie in der Haworth-Darstellung

1.9.2. Dissaccharide

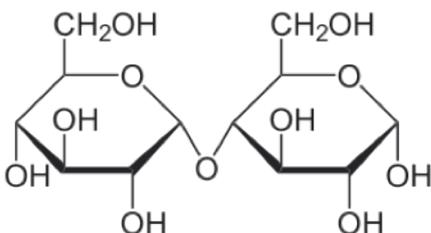
Die allgemeine Summenformel für Disaccharide lautet: $C_{12}H_{22}O_{11}$

Disaccharide bzw. Zweifachzucker bestehen aus zwei Monosacchariden, die über eine glykosidische Bindung miteinander verknüpft wurden. Bei der Bildung der Disaccharide erfolgt eine H_2O -Abspaltung und in Analogie zur α - und β -Glucose spricht man bei Disacchariden je nach Art der glykosidischen Verknüpfung von α - oder β -Disacchariden.

Bekannte Beispiele für Zweifachzucker sind Saccharose (Rübenzucker), Maltose (Malzzucker) oder Lactose (Milchzucker). Saccharose besteht aus Glucose und Fructose, Maltose aus zwei Glucose-Bausteinen und Lactose aus einem Glucose- und einem Galaktose-Baustein.



Saccharose (links der D-Glucose-Baustein, rechts die D-Fructose)



Maltose (bestehend aus zwei D-Glucose-Bausteinen)

1.9.3. Polysaccharide

Polysaccharide können aus 100 bis 1000 Einfachzucker aufgebaut sein und stellen somit makromolekulare Naturstoffe dar, deren allgemeine Summenformel $(C_6H_{10}O_5)_n$ lautet.

Aufbau und Größe unterliegen naturgemäß einer großen Variabilität. Die wichtigsten in der Natur vorkommenden Polysaccharide sind Stärke, Glycogen und Cellulose. Auch hier gilt, dass die Verknüpfungen der jeweiligen Zuckerbausteine über α - oder β -glykosidische Bindungen erfolgen. Je nachdem kann ein Mehrfachzucker von der menschlichen Darmflora verdaut, d.h. in seine Einfachzucker gespalten werden oder nicht: So kann der menschliche Organismus α -glykosidisch verknüpfte Polysaccharide durch geeignete Enzyme (α -Glucosidasen) abbauen und daher für die Energiegewinnung nützen. Sind die Polysaccharide hingegen aus β -glykosidisch verknüpften Einfachzuckern aufgebaut, können sie vom Menschen nicht verdaut und damit auch nicht verwertet werden.

Stärke bildet das Speicherkohlenhydrat der Pflanzen und entsteht aus α -glykosidisch verknüpften α -D-Glucose-Einheiten. Es handelt sich um ein Stoffgemisch aus 25% Amylose und 75% Amylopektin.

Amylose besteht aus 250 bis 350 α -D-Glucose-Einheiten, welche α -(1,4)-glykosidisch verknüpft wurden. Sie bildet eine unverzweigte, spiralige Struktur und löst sich in Wasser.

Den Hauptteil der Stärke macht Amylopektin mit 70-80% aus und besteht aus ca. 600 bis 6000 α -D-Glucose-Einheiten. Sie bildet verzweigte Ketten und legt sich um den Amylose-Kern. Amylopektin ist nur in heißem Wasser löslich, quillt aber in kaltem Wasser auf und bildet einen Kleister.

Besonders Kartoffeln, Getreide und Hülsenfrüchte enthalten viel Stärke. Da die Stärke erst zu α -D-Glucose-Bausteinen abgebaut werden muss, kommt es zu einer langsamen Versorgung mit Glucose und damit zu einer Energieversorgung über längere Zeit.

Die beim Abbau von Stärke zunächst entstehenden größeren Bruchstücke nennt man Dextrine, die noch aus 20 bis 30 Glucose-Bausteine aufgebaut sind. Sie lösen sich in Wasser und schmecken süßlich.

Glykogen bildet das Speicherkohlenhydrat bei Mensch und Tier und befindet sich in der Leber und der Muskulatur. Glykogen besteht aus α -glykosidisch verknüpften D-Glucose-Einheiten, ist sehr stark verzweigt und kann deshalb, wenn nötig, viele Glucosemoleküle speichern. Bei kurzfristig erhöhtem Glucosebedarf wird Glykogen gespalten und dient damit der Energieversorgung.

Cellulose ist der Gerüststoff pflanzlicher Zellwände. Dieses Polysaccharid muss eine andere Struktur aufweisen, um diese Funktion besitzen zu können. Im Gegensatz zu Stärke oder Glykogen besteht Cellulose aus β -glykosidisch verknüpften D-Glucosebausteinen. Daher entsteht eine langgestreckte Polysaccharidkette, aufgebaut aus 8000 bis 12000 Glucose-Bausteinen. Es bilden sich zwischen den benachbarten Ketten Wasserstoffbrückenbindungen aus. Die Substanz ist faserig, nicht wasserlöslich und quillt kaum. Um Cellulose spalten zu können wird das Enzym Cellulase (eine β -Glukosidase) benötigt, welches Säugetiere nicht besitzen.

1.10. Biomoleküle - Lipide

Zu den Lipiden zählt man die Fette, Phospholipide und Steroide. Sie sind chemisch betrachtet eine heterogene Gruppe von Molekülen, die keine kovalente verbundenen Polymere, sondern aufgrund ihrer physikalisch-chemischen Eigenschaften, Aggregarte bilden.

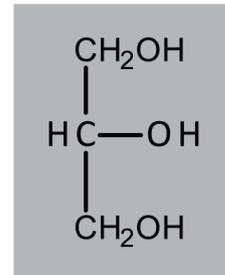
1.10.1. Fette

Fette sind Verbindungen, die aus den Estern des Glycerins mit drei Fettsäuren entstehen. Fettmoleküle kommen in vielen Zellen von Pflanzen, Tieren und Menschen vor und werden als Energiespeicher genutzt.

Fette und Öle sind auf Grund ihrer apolaren Struktur nicht in Wasser löslich. Sie lösen sich allerdings in vielen organischen Lösungsmitteln. Durch Natron- oder Kalilauge können die Fette gespalten werden. Bei dieser alkalischen Esterhydrolyse, auch Verseifung genannt, werden die Grundbausteine Glycerin und die Fettsäuren (in Form ihrer Salze) freigesetzt. Die Salze der Fettsäuren besitzen einen hydrophilen „Kopf“ und einen lipophilen „Schwanz“ und können daher Micellen bilden, welche Schmutz und Fettpartikel einschließen. Natriumsalze der Fettsäuren werden als Kernseife und die Kaliumsalze der Fettsäuren als Schmierseife verwendet.

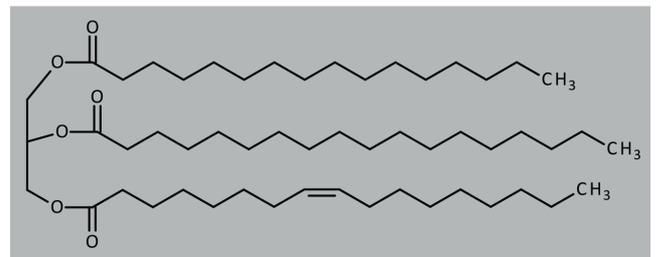
Zu den einfachen Lipiden gehören die Neutralfette. Häufig spricht man allerdings einfach nur von „Fetten“. Sie bestehen aus den Elementen Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff. Gebildet werden sie immer aus zwei Bausteinen, dem Glycerin (Glycerol) und einer oder mehrerer Fettsäure.

Bausteine der Fette



Glycerin

Bei Glycerin handelt es sich um den dreiwertigen Alkohol. Dies bedeutet, dass diese Verbindung drei Hydroxylgruppen (-OH) besitzt. Jede dieser Hydroxylgruppen kann mit einer Fettsäure über eine Esterbindung verknüpft werden. Sind drei Fettsäuren an ein Glycerin gebunden, spricht man von einem Triglycerid.



Neutralfett bestehen aus einer Palmitin-, Stearin- und Ölsäure

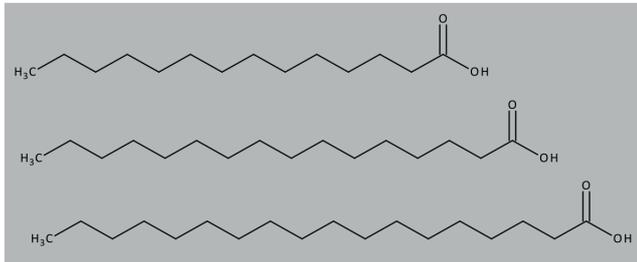
Fettsäuren

Fettsäuren bilden unverzweigte Ketten mit gerader Anzahl an Kohlenstoffatomen. Am ersten Kohlenstoffatom befindet sich eine Carboxylgruppe (-COOH). Enthält die Verbindung keine Doppelbindung spricht man von gesättigten Fettsäuren. Ungesättigte besitzen mindestens eine Doppelbindung.

☞ Neutralfette sind Verbindungen zwischen dem Molekül Glycerin mit drei Fettsäuren. Die Hydroxyl-Gruppen des Glycerins bilden eine Estherbindung mit den Carboxyl-Gruppe der Fettsäuren.

Gesättigte Fettsäuren

Gesättigte langkettige Fettsäuren (14 bis 18 C-Atome)



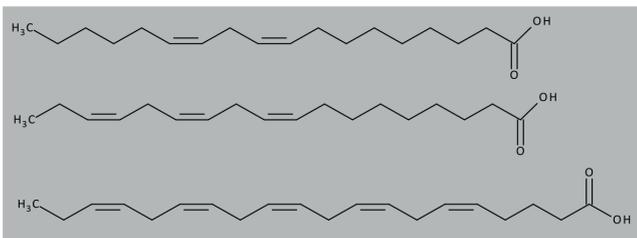
Myristinsäure C14), Palmitinsäure (C16) und Stearinsäure (C18)

Einfach ungesättigte Fettsäure (besitzt eine Doppelbindung)



Ölsäure

Mehrfach ungesättigte Fettsäuren



Linol- und Linolensäure sowie die 5-fach ungesättigte Fettsäure (eine ω -3-Fettsäure aus Fischölen)

Schmelzpunkte der Fette

Nicht alle Fette haben denselben Schmelzpunkt. Mit Änderung der Kettenlänge, sowie der Anzahl an Doppelbindungen einer Fettsäure, ändert sich auch der Schmelzpunkt. Nimmt die Kettenlänge zu – steigt er, nimmt die Zahl an Doppelbindungen zu – sinkt er. Folglich besitzen kurzkettige Fettsäuren einen Schmelzpunkt zwischen +16 und -8°C, sie sind bei Raumtemperatur flüssig. Bei langkettigen Fettsäuren liegt der Schmelzpunkt zwischen +55 und +70°C, bei Raumtemperatur sind sie fest. Der Schmelzpunkt einer mittelkettigen Fettsäure liegt dazwischen.

Flüssige Fette (Öle) haben eine größere Anzahl an Doppelbindungen in den Fettsäuren und meist kürzere Fettsäureketten als feste Fette.

Der Schmelzpunkt sinkt außerdem mit Zunahme der Doppelbindungen. Das liegt daran, dass es infolge der Doppelbindung zu einen „Knick“ in der Kette kommt, was wiederum dazu führt, dass die Fettsäuren weniger dicht aneinander liegen. Es wird eine geringere Energie benötigt, um ihren Aggregatzustand zu verändern – der Schmelzpunkt liegt niedriger. Besitzen Fettsäuren hingegen keine Doppelbindung, liegen die Fettsäuren dicht aneinander und es ist mehr Energie nötig, sie zu „trennen“ und der Schmelzpunkt steigt.

Öle besitzen hauptsächlich ungesättigte Fettsäuren und sind daher bei Zimmertemperatur flüssig. Feste Fette bestehen aus gesättigten und langkettigen Fettsäuren, weiche Fette aus kurzkettigen Fettsäuren. Besitzen Fette einen niedrigen Schmelzpunkt, sind sie im Verdauungstrakt flüssig und können daher leichter verdaut werden.

1.10.2. Membranbildende Lipide: Phospholipide und Steroide

Ohne dieser beiden Molekültypen wäre die am Anfang der Evolution stehende Bildung einer Zellstruktur nicht vorstellbar, sie sind die Grundbausteine von biologischen Membranen.

Ein **Phospholipidmolekül** ähnelt einem Fettmolekül mit dem Unterschied, dass die dritte Hydroxyl-Gruppe keine Fettsäure sondern einen Phosphorsäurerest trägt (mit Phosphorsäure anstelle von Fettsäure verestert ist). Diese Phosphorsäure kann mit unterschiedlichen anderen kleinen Molekülen, die auch Ladungen aufweisen können, verknüpft sein.

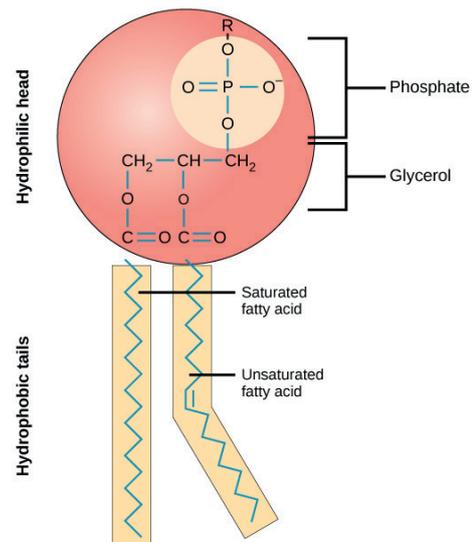


Abbildung 1.28: Die Struktur eines Phospholipidmoleküls, in der Darstellung als gemischte Skelett-/Valenzstrichformel (in der Skelettform werden in der Kohlenwasserstoffkette die Kohlenstoff und Wasserstoffatome nicht als Buchstaben dargestellt)

Durch die Einführung einer polaren, oder im Falle des Cholins geladenen, Kopfgruppe haben Phospholipide eine spezielle Eigenschaft, man sagt sie sind amphipatisch: auf der Seite der beiden Fettsäurereste ist das Molekül hydrophob (wasserabweisend, vermeidet Interaktionen mit Wasser), die Phosphorsäure-Kopfgruppe ist hydrophil (wasserliebend, interagiert mit Wasser). Daraus ergibt sich, dass sich im wässrigen Mileau die Phospholipidmoleküle mit ihren Fettsäureresten spontan geordnet aneinanderlagern um den Kontakt mit Wasser möglichst zu vermeiden und dass zwei dieser spontan gebildeten Phospholipidmonolayer, mit den Fettsäureketten zueinandergerichtet, einem Bilayer bilden.

Phospholipide sind amphipatisch, haben eine hydrophile Kopfgruppe und einen hydrophoben Fettsäureteil. Sie bilden in wässriger Umgebung spontan Lipiddoppelschichten.

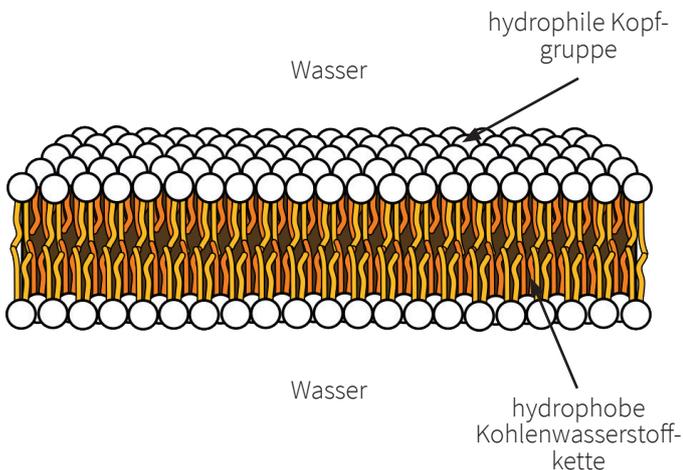


Abbildung 1.29: Lipiddoppelschichten in wässriger Umgebung

Steroide sind eine ganz andere Gruppe von chemischen Substanzen mit vier kondensierten in einer Ebene angeordneten Kohlenwasserstoffringen, weisen aber ebenfalls einen amphipatischen Charakter auf. Sie haben eine polare Hydroxyl-(Kopf)-Gruppe und ein apolares Kohlenwasserstoffgerüst. Cholesterin ist ein in tierischen Membranen weitverbreitetes Steroid, das sich entsprechend ihrer Polarität in den Lipidbilayer einbaut und durch ihre starre Struktur einen Einfluss auf die „Fluidität“ einer Membran ausübt.

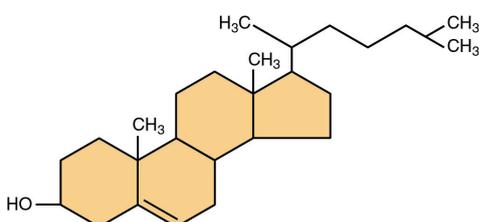


Abbildung 1.30: Cholesterin

1.11. Biomoleküle - Proteine

Eiweißstoffe, auch Proteine genannt, bestehen aus Aminosäuren. Diese bilden die Grundbausteine und sind aus den Elementen Kohlenstoff (C), Wasserstoff (H), Sauerstoff (O), Stickstoff (N) und manchmal Schwefel (S) und Phosphor (P) aufgebaut. Sie besitzen zwei funktionelle Gruppen, eine Amino- und eine Carboxygruppe. Proteine können nur von Pflanzen und Mikroorganismen aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Stickstoff gebildet werden. Die Pflanzen produzieren die Proteine aus den im Zuge der Photosynthese gebildeten Kohlenhydraten sowie wasserlöslichen Stickstoffverbindungen, die aus dem Boden aufgenommen werden.

Die bedeutendsten Stickstoffverbindungen sind die Nitrate (NO_3^- -Verbindungen, Salze der Salpetersäure), sowie die Ammoniaksalze (NH_4^+ -Verbindungen). Sie gelangen im Idealfall über die natürlichen Düngemittel, wie verrottete Pflanzenteile (Kompost) oder Ausscheidungen von Tieren (Jauche, Stallmist) in den Boden und können dann von den Pflanzen aufgenommen werden. Häufig sind allerdings künstliche Dünger aus Ammonium- und Nitratverbindungen nötig, um ausreichend bepflanzen zu können. Ausgewählte Bodenbakterien, wie die Knöllchenbakterien der Schmetterlingsblütler, können sogar elementaren Stickstoff direkt aus der Luft zur Eiweißproduktion verwenden. Im Boden befinden sich außerdem auch Mikroorganismen, welche die Stickstoffverbindungen abbauen und folglich elementaren Stickstoff an die Luft abgeben. Die Pflanzen werden schließlich von den Tieren aufgenommen und dienen dem Menschen, in Form von tierischen Produkten, als Eiweißlieferanten.

Struktur von Proteinen

Die beim Menschen vorkommenden Eiweiße (Proteine) sind aus alpha-Aminosäuren (2-Aminocarbonsäure) aufgebaut. Neben den alpha-Aminosäuren werden aber auch beta- und gamma-Aminosäuren für die Signalübertragung bei der Reizleitung benötigt. Die DNA kodiert für insgesamt 20 verschiedene biogene alpha-Aminosäuren, aus denen alle Proteine aufgebaut sind. Davon sind 8 Aminosäuren essentiell und müssen deshalb mit der Nahrung aufgenommen werden.

Nomenklatur

Jede der 20 biogenen α -Aminosäuren besitzt einen Trivialnamen. Gemäß den Regeln der Fischer-Projektion werden die Aminosäuren als L- oder D-Aminosäure bezeichnet. Im Gegensatz zu den Zuckern, betrachtet man bei den Aminosäuren die Amino-Gruppe am asymmetrischen α -C-Atom.

Zur Abkürzung der Trivialnamen verwendet man entweder eine dreibuchstabigen- oder einbuchstabigen Code, wie zum Beispiel: Alanin – Ala – A

1.11.1. Aufbau einer Aminosäure

Alle Aminosäuren besitzen dieselbe Grundstruktur und unterscheiden sich lediglich in ihrem Rest R, welcher als Seitenkette bezeichnet wird. Die Proteine des menschlichen Organismus sind ausschließlich aus L-Aminosäuren aufgebaut.

Am zentralen Kohlenstoffatom (C-Atom) hängen somit immer:

- eine Aminogruppe (-NH₂)
- eine Carboxylgruppe (-COOH)
- ein Wasserstoffatom (H)
- ein Rest R

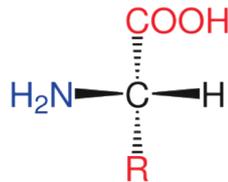


Abbildung 1.31: Fischerprojektion einer L-Aminosäure

Alle Aminosäure tragen am α -C-Atom eine Aminogruppe, eine Carboxylgruppe und ein Wasserstoffatom. Sie unterscheiden sich nur in ihrem 4. Bindungspartner (auch Restgruppe genannt).

Man kann die α -Aminosäuren nach ihren Seitenketten in vier Gruppen unterteilen:

- unpolare Aminosäuren; die Seitenkette besteht nur aus den Elementen Wasserstoff und Kohlenstoff
- polare Aminosäuren; in der Seitenkette finden sich ein Heteroatom, wie O, S, Se oder N.
- saure Aminosäuren; die Seitenkette enthält eine zusätzliche Carboxy-Gruppe.
- basische Aminosäuren; die Seitenkette enthält eine zusätzliche Amino-Gruppe.

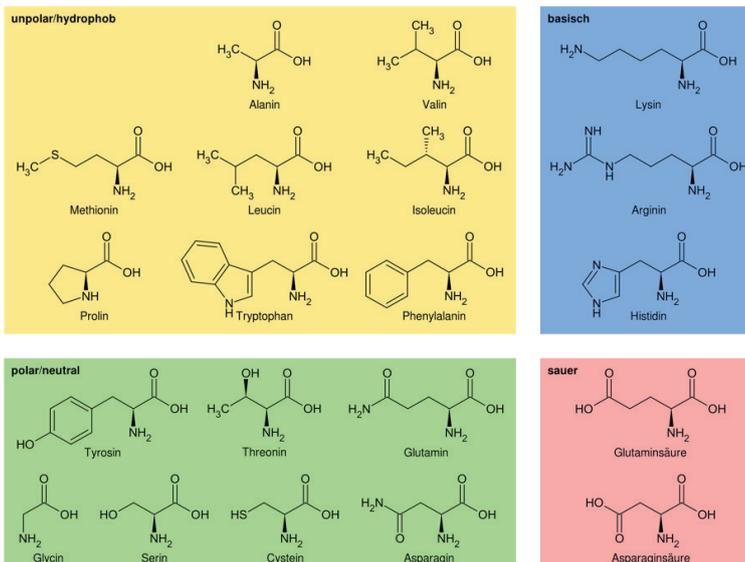


Abbildung 1.32: Überblick über die 20 ess. Aminosäuren

Die kleinste Aminosäure, Glycin, besitzt als Rest nur ein Wasserstoffatom. Alle anderen Aminosäuren besitzen mindestens ein chirales C-Atom.

1.11.2. Peptidbindung

Aminosäuren verbinden sich über die Carboxylgruppe (-COOH) und der Aminosäure einer zweiten Aminosäure (-NH₂) miteinander. Dabei wird formal immer ein Molekül Wasser abgespalten. Man spricht auch von einer Peptidbindung (Säureamidbindung). Es können sich dadurch lange Aminosäureketten (Peptidketten) ausbilden.

Je nach Anzahl der Aminosäuren, welche miteinander verknüpft wurden, spricht man von Dipeptid (zwei AS), Tripeptid (3 AS), Oligopeptid (oligo = wenig, bis zehn AS) oder Polypeptid (poly = viel, mehr als zehn AS). Besonders große Peptide werden als Proteine bezeichnet (ca. 100 – 1000 AS).

Im menschlichen Körper werden ausschließlich L-Aminosäuren in die Proteine eingebaut.

1.11.3. Eigenschaften Aminosäuren

Aminosäuren können sowohl als Basen, als auch als Säuren reagieren. Die Amino-Gruppe fungiert als Base und kann ein Proton aufnehmen, die Carboxy-Gruppe als Säure und kann ein Proton abgeben. Auf Grund dieser Eigenschaften liegen Aminosäuren in wässriger Lösung und als Feststoffe als Zwitterionen vor. Dabei trägt das Stickstoffatom eine positive und die Carboxylat-Gruppe eine negative Ladung.



Abbildung 1.33: Bildung des Zwitterions am Beispiel der Aminosäure Glycin

Aminosäuren spielen im Organismus eine große Rolle. Im Falle des Hämoglobins wird diese amphotere Eigenschaft genutzt, um den pH-Wert des Blutes konstant zu halten. Man spricht von einem Eiweißpuffer. Dieser kann überschüssige H⁺- oder OH⁻-Ionen abfangen und dadurch pH-Wert-Änderungen ausgleichen:

Neben der Pufferwirkung, können Proteine auch Wasser binden und somit darin gelöste Stoffe transportieren. Das Transportprotein Albumin kann beispielsweise wasserunlösliche Fettsäuren, Mineralstoffe oder Vitamine im Blut transportieren. Auch viele Arzneistoffe werden an Albumin gebunden und so zum Wirkort befördert.

Durch Decarboxylierung entstehen aus den Aminosäuren biogene Amine, welche

Bestandteile von Biomolekülen sind oder als Signalfstoffe wirken. Aus der Aminosäure Tyrosin wird so das Hormon Adrenalin gebildet.

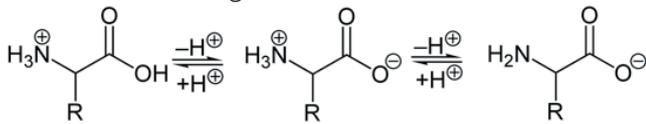


Abbildung 1.34: Amphotere Eigenschaften von Aminosäuren

1.11.4. Räumliche Struktur der Proteine

Proteine besitzen eine sehr komplexe Struktur. Zu Vereinfachung teilt man diese in vier Gruppen:

1. Primärstruktur
2. Sekundärstruktur
3. Tertiärstruktur
4. Quartärstruktur

Die **Primärstruktur** gibt die Art, Anzahl und Abfolge der Aminosäuren (Aminosäuresequenz) einer Peptidkette an. Diese Reihenfolge ist genetisch festgelegt und gibt in weiterer Folge Auskunft über die räumliche Struktur und die Eigenschaften. Da es 20 verschiedene

Aminosäuren gibt, ergeben sich unzählige mögliche Verbindungen.

Die dreidimensionale Struktur eines Proteins wird durch die restlichen Strukturformen (Sekundär-, Tertiär- und Quartär-Struktur) angegeben:

Die **Sekundärstruktur** beschreibt einzelne Abschnitte des Peptids. Sie ergibt sich aus der natürlichen Faltung einer Aminosäurekette bzw. aus deren schraubenförmiger Anordnung. Sie kann entweder die Form einer β -Faltblatt oder α -Helixstruktur annehmen. Beide Formen werden durch die Wasserstoffbrücken, welche sich zwischen den CO- und den NH-Gruppen des Peptidrückgrats ausbilden, stabilisiert.

Die **Tertiärstruktur** beschreibt die gesamte räumliche Struktur einer Peptidkette. Sie wird durch die weiteren Inter- und Intramolekularen Wechselwirkungen, wie Disulfidbrücken, Ionenbindungen, Wasserstoffbrücken und hydrophobe Wechselwirkungen, bestimmt. Die Anordnung der Kette kann dadurch faserförmig (fibrillär) oder knäuelförmig (globulär) sein.

Die **Quartärstruktur** ergibt sich durch das Zusammenfügen von Peptidketten, verschiedener Tertiärstrukturen. Sie werden durch Van-der-Waals-Kräfte und andere Wechselwirkungen zusammengehalten.

 Die Abfolge der Aminosäuren in einer Peptidkette ist genetisch determiniert. Sie bedingt direkt unter Ausbildung von verschiedenen Strukturebenen die räumliche Struktur von Proteinen.

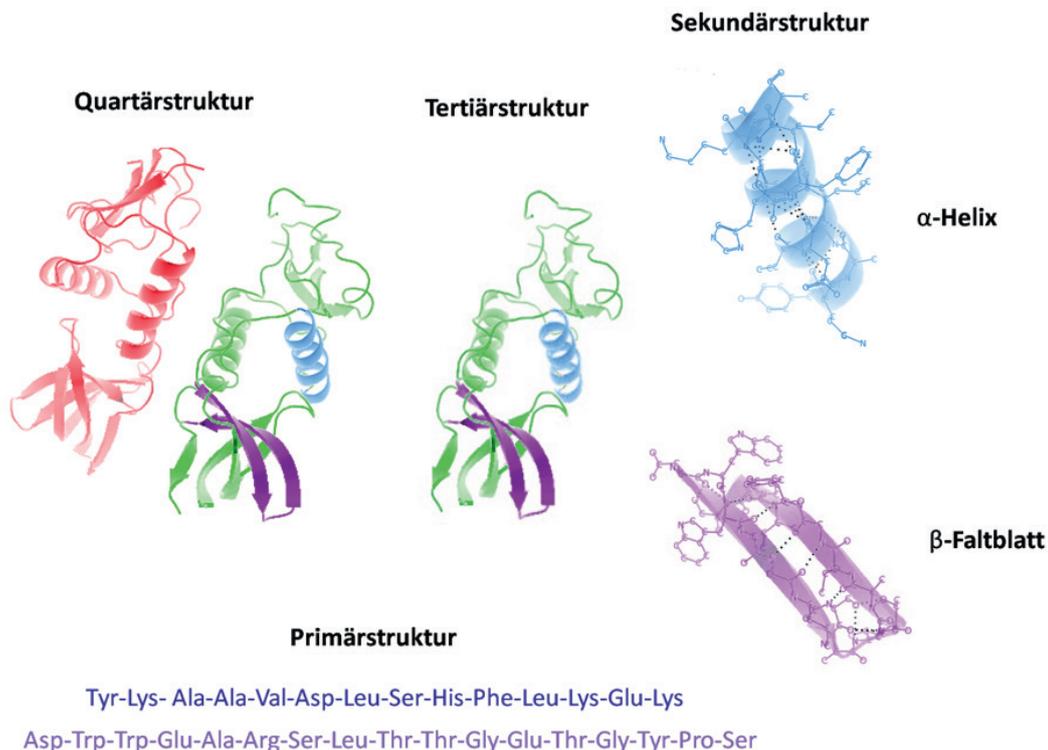


Abbildung 1.35: Räumliche Struktur von Proteinen

1.12. Biomoleküle - Nucleinsäuren

Nucleinsäuren sind langkettige Makromoleküle mit tausenden Einzelbausteinen, dazu gehören **DNA** (Desoxyribonucleinsäuren) und **RNA** (Ribonucleinsäuren). Sie sind immer aus den gleichen Bausteinen (**Nucleotiden**) aufgebaut und bilden lange Ketten (Polynucleotide) mit einer immer wiederkehrenden Abfolge. Ein Nucleotid selber ist seinerseits immer aus den gleichen drei Bestandteilen aufgebaut: einer stickstoffhaltigen Base, einer 5-kohlenstoffhaltigen-Zucker-ring und einem Phosphorsäurerest.

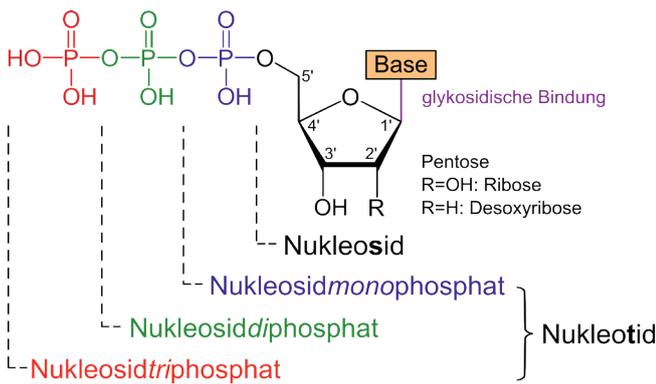


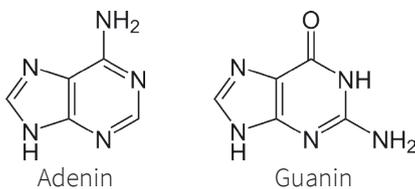
Abbildung 1.36: Nomenklatur eines Nucleotid-Monomers

1.12.1. Die Bestandteile der Nucleotid-Monomere

Nucleinsäure-Basen

Zwei Typen von Basen kommen in den Nucleinsäuren vor: Purine (2-Ringsystem-Basen) und Pyrimidine (1-Ringsystem-Basen) sind die zwei Typen der Basen abgeleitet. Zu den Purinen gehören die Basen Adenin (A) und Guanin (G), die Pyrimidinbasen sind Cytosin (C), Thymin (T) und die nur in RNA vorkommende Base Uracil. Die DNA Basen sind also die vier Basen Adenin (A), Guanin (G), Cytosin (C) und Thymin (T), in der RNA findet Uracil (U) anstelle von Thymin Verwendung (die RNA Basen sind A, G, C und U)

Purine



Pyrimidine



Abbildung 1.37: Die Basen sind Purin und Pyrimidin-Derivate mit unterschiedlichen Ring-substituenten



Nucleotid-Monomere (oder Nucleosidmonophosphate) enthalten die Komponenten Base, 5er-Zucker und Phosphorsäurerest.

Schon sehr früh war bekannt dass Purin- und Pyrimidinbasen in der DNA immer im Verhältnis 50:50 vorkommen.



Als Basenpaarung bezeichnet man die Ausbildung von spezifischen Wasserstoffbrücken zwischen den Basen Guanin und Cytosin bzw. Adenin und Thymin (Adenin und Uracil in der RNA).

Durch die chemische Struktur der Basen können jeweils eine Purin- und eine Pyrimidinbase miteinander durch Ausbildung von Wasserstoffbrücken paaren. Die charakteristische Basenpaarung führt zu der Bildung eines komplementären Stranges. Adenin paart mit Thymin (oder mit Uracil in der RNA) und bildet immer 2 Wasserstoffbrücken aus. Guanin paart unter Ausbildung von drei Wasserstoffbrücken mit Cytosin (A=T od. A=U und G≡C)

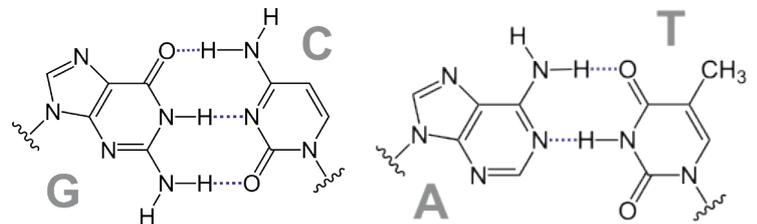


Abbildung 1.38: Die Basenpaarung

Ribosen (5er-Zucker in Ringform)

RNA und DNA unterscheiden sich in den Zuckerbestandteilen. In RNA ist es die Ribose, in DNA ist es die Desoxyribose, die am Kohlenstoff 2 ein Wasserstoff (-H) anstelle der in der Ribose vorhandenen Hydroxylgruppe (-OH) aufweist. Damit fehlt der DNA die frei reaktive Hydroxylgruppe, die demnach die DNA reaktionsträger als RNA macht und damit eine stabilere „bessere“ Speichersubstanz für genetische Information darstellt.

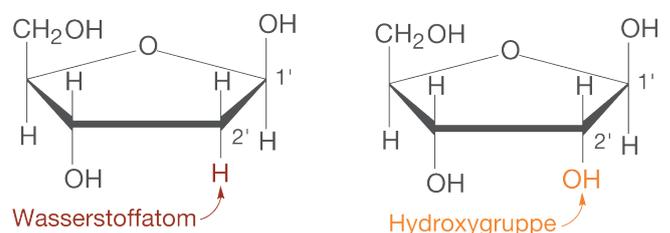


Abbildung 1.39: Desoxyribose und Ribose

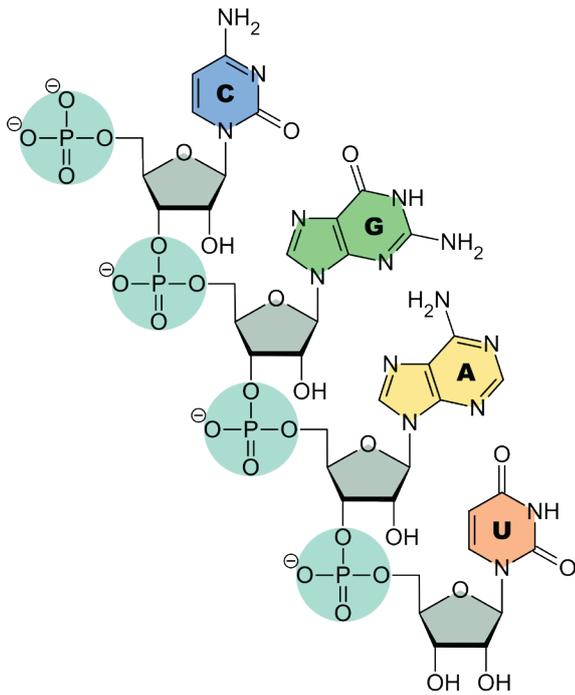


Abbildung 1.40: Die Verknüpfung der Nucleotid-Bestandteile (hier ein RNA-Strang)

1.12.2. Die Struktur der Polynucleotide DNA und RNA

Phosphorsäure und Zucker bilden das Rückgrat der langen Polynucleotidkette, wogegen die Basen im ca. rechten Winkel davon abstehen und mit ihrer korrespondierenden **komplementären** Base Wasserstoffbrückenbindungen ausbilden kann. Das Molekül hat die Form einer Leiter in der die Sprossen die Basenpaare bilden, die Holme das Phosphat-Zucker-Rückgrat darstellen. Die beiden komplementären Stränge verlaufen in entgegengesetzter Richtung. Der Abstand zwischen den Strängen ist jeweils gleich groß.

Was diese Grundstruktur betrifft, gibt es keinen Unterschied zwischen DNA und RNA: die Bindungen sind gleich, beides sind Phosphordiester-Derivate. Die Unterschiede belaufen sich lediglich auf die Zuckerbestandteile: in RNA als Zucker Ribose bzw. Desoxyribose in der DNA, bzw. unterscheidet sich eine Pyrimidinbase zw. DNA (Thymin) und RNA (Uracil). Sonst sind alle Verbindungen und Strukturen äquivalent: Sowohl die Bindung zwischen dem Zuckerbestandteil und den Basen (eine N-glycosidische Bindung) sowie die Phosphordiesterbindung zw. Zucker und Phosphorsäurereste der benachbarten Nucleotide.

Ein zusätzlicher Unterschied ergibt sich in der Sekundärstruktur des RNA-Moleküles. Im Gegensatz zur doppelsträngigen DNA ist RNA in der Regel einzelsträngig, kann

allerdings mit komplementären Basensequenzen (A=U, G=C) charakteristische Rückfaltungen und Schleifen und damit Doppelstrangbereiche ausbilden.

Die komplementäre Basenpaarung führt noch nicht zur Bildung einer Helix. Zwischen der Ober- und Unterseite der benachbarten Basenpaaren verursachen schwache Wechselwirkungen eine Annäherung der Basenpaare und erzeugt einen hydrophoben Innenraum. Dies führt zu einer stapelförmigen Anordnung der Basenpaare und erzwingt damit eine Verdrehung des DNA-Doppelstranges zu der bekannten Helixstruktur (Verdrehung der Leiter). Die beiden hydrophilen Zucker-Phosphat-Rückgrate bilden die äußere Oberfläche der Doppelhelix und stehen mit der wässrigen Umgebung in Kontakt. Die relativ hydrophoben gestapelten Basen befinden sich dagegen im Inneren der Helix.

Die Struktur der DNA verdeutlicht eindrücklich, ein grundlegendes Prinzip zwischen Struktur und Funktion. Die besonderen Eigenschaften dieser chemischen Substanz ermöglichen, dass das Molekül als sehr effektives und stabiles Medium für die Speicherung von Information dient.



Die Grundstrukturen der Nucleinsäuren sind in DNA und RNA gleich. Sie unterscheiden sich lediglich im Zuckerbestandteil (Desoxyribose/Ribose), in der Pyrimidinbase Thymin/Uracil und in ihrer Sekundärstruktur.

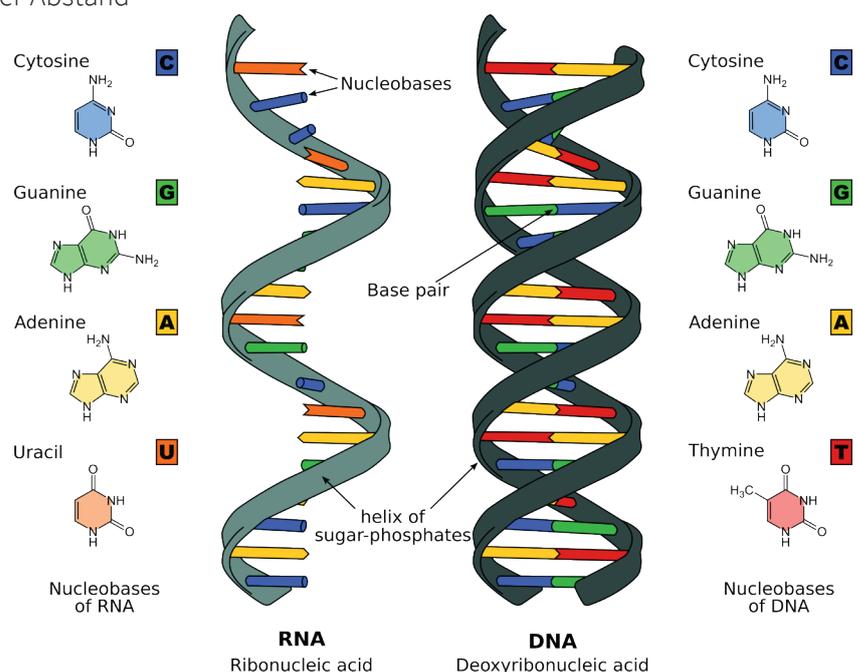


Abbildung 1.41: Die Struktur von RNA (links als Einzelstrang) bzw. rechts der DNA

Die Struktur der Zelle

Auf allen Ebenen der Biologie sind Funktionen an Strukturen gebunden (Struktur-Funktions-Beziehung). Es gibt einen Zusammenhang von Struktur und Funktion sowohl im molekularen Bereich wie auch beim Bau einer Zelle oder eines Organs. Die Kenntnis von Strukturen ermöglicht oft das Verständnis ihrer Funktionen.

Beispielhaft können folgende Struktur-Funktions-Beziehungen aufgelistet werden

- kleinste Veränderungen in den Strukturen von Proteinen führen oft dazu, dass bestimmte Funktionen nicht mehr durchführbar sind.
- Aufgrund ihrer besonderen Struktur kann DNA semikonservativ repliziert werden. DNA besteht aus zwei zueinander komplementären Einzelsträngen, die einen Doppelstrang bilden. Jeder der beiden Einzelstränge fungiert als Vorlage bei der Synthese eines neuen Doppelstranges. Semikonservativ bedeutet, dass der neue Doppelstrang einen unveränderten Elternstrang und einen neu synthetisierten komplementären Tochterstrang enthält.
- Innerhalb der Zelle wird Energie, die in den Nährstoffen gespeichert ist, in für die Zellen verwertbare Energie in Form von speziellen chemischen Verbindungen umgewandelt. Diese chemischen Prozesse können ausschließlich an Membranen ablaufen. In eukaryotischen Zellen laufen diese chemischen Reaktionen in Membranen spezieller Organellen, in prokaryotischen Zellen in der inneren Plasmamembran ab.
- Der Bau eines Organs (oder seiner Teile) hängt bei Lebewesen davon ab, welche Aufgabe es erfüllt. Organe, deren Funktion die Aufnahme der verdauten Nahrung ist, sind in der Regel ein langgestrecktes Rohr, im inneren ausgekleidet durch Zellen, die durch die Ausbildungen von kleinsten Ausstülpungen (Mikrovilli) ihre Oberfläche extrem vergrößern.

2. Die Struktur der Zelle

Die grundlegenden strukturellen und funktionellen Einheiten jedes Lebewesens sind Zellen:

Untersuchung der Zellen mittels Mikroskop

Das Größenspektrum der Zelle.

Die meisten Zellen sind zwischen 1 und 100 μm groß und daher nur unter dem Mikroskop erkennbar. 1 Mikrometer (μm) = 10^{-3} mm = 10^{-6} m. Ein Lichtmikroskop kann das Untersuchungsmaterial bis zu ca. **1.000** Mal vergrößern.

Neuere technische Verfahren erlauben es, den Kontrast zu verbessern und Zellkomponenten zu färben und zu bezeichnen. Die meisten subzellulären Strukturen einschließlich der von Membranen umgebenen **Organellen** sind zu klein, um über Lichtmikroskope sichtbar gemacht werden zu können.

Vom **Elektronenmikroskop (EM)**, das man für die Untersuchung subzellulärer Strukturen einsetzt, gibt es zwei Typen

- Das **Rasterelektronenmikroskop (REM)** ist besonders geeignet für die detaillierte Betrachtung und Untersuchung von Oberflächen; seine Bilder haben räumlichen Charakter
- Das **Transmissionselektronenmikroskop (TEM** oder auch Durchstrahlungselektronenmikroskop) wird eingesetzt, um mithilfe eines Elektronenstrahls die innere Struktur des Materials zu erforschen.

1 Zentimeter	(cm)	= 10^{-2} Meter (m)
1 Millimeter	(mm)	= 10^{-3} m
1 Mikrometer	(μm)	= 10^{-3} mm = 10^{-6} m
1 Nanometer	(nm)	= 10^{-3} μm = 10^{-9} m

Größenangaben einiger Zellen

- die meisten eukaryotischen Zellen (pflanzliche und tierische Zellen) 10- 100 μm
Extreme: Menscheizelle 0,1 mm; Froscheizelle 1 mm; Afrikanischer Straußeneizelle 15 cm, menschliche Nervenzellen können über einen Meter lang werden
- die meisten prokaryotischen Zellen (Bakterien) 1 - 5 μm
Extreme: *Thiomargarita namibiensis* ist ein Schwefelbakterium mit einem Durchmesser von bis zu 0,75 mm, sie kommen ausschließlich an der Küste Namibias vor; Mycoplasmen 0,1-1,0 μm



Grundlegende Strukturelemente finden sich in jeder lebenden Zelle.

Alle Zellen besitzen:

- Die **Zell- od. Plasmamembran** trennt eine Zelle von der Außenseite. Zellmembranen fungieren als selektive Barriere, die den hinreichenden Durchtritt von Sauerstoff, Nährstoffen und Abfallprodukten gewährleistet und dadurch auch das Zellvolumen gleichbleibend hält. In jedem Fall verhindern sie aber, dass Moleküle **von der einen Seite sich mit denen der anderen Seite vermischen.**
- Das **Cytosol od. Cytoplasma** eine, von der Zellmembran eingehüllte gelartige Flüssigkeit, in der viele biochemische Prozesse ablaufen.
- Die **Chromosomen**, die Träger der Erbinformation in Form von DNA (in seltenen Fällen besitzen spezialisierte Zellen keine DNA z.B. rote Blutzellen).
- Die **Ribosomen**, große, im Elektronenmikroskop sichtbare Protein/RNA -Komplexe, an denen die Synthese der Proteine stattfindet.

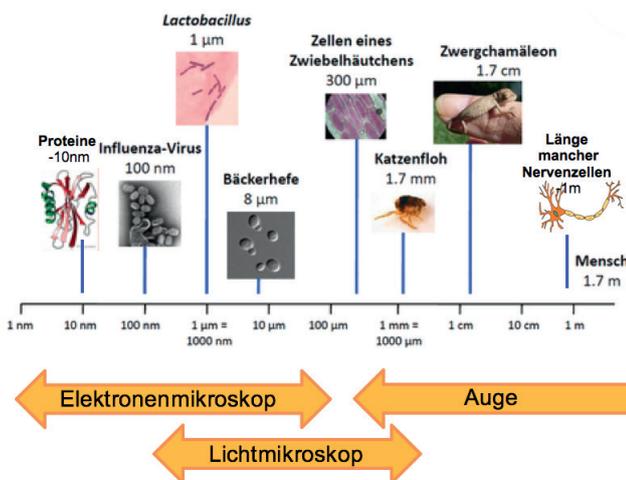


Abbildung 2.1: Größenvergleiche

2.1. Prokaryotische und Eukaryotische Zellen

Durch mikroskopische Beobachtungen war seit langem klar, dass Lebewesen aufgrund ihrer Zellstruktur in zwei Gruppen eingeteilt werden können: in **Eukaryoten** und **Prokaryoten** (auch Eukaryonten und Prokaryonten bezeichnet von griech. **karyon = Kern**).

Eukaryotische Zellen (der Name kommt von griech. **eu = richtig**) sind kompartimentiert, der Großteil des genetischen Materials (DNA) befindet sich in einem Zellkern, der von zwei Membranen (jede bestehend aus einer Lipiddoppelschicht) umgeben ist.

Prokaryoten haben dagegen kein ausgesprochenes Kernkompartiment. Die DNA ist in einem Zellbereich im Inneren der Zelle konzentriert aber nicht von einer Membran umgeben.

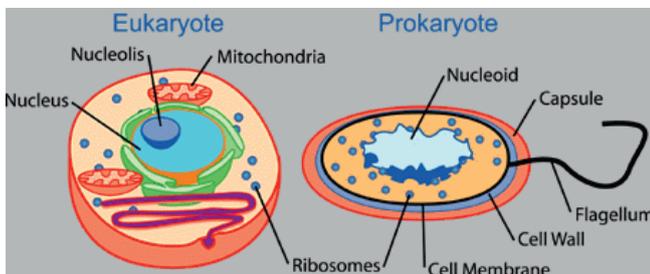


Abbildung 2.2: Vergleich Eukaryonten - Prokaryonten

2.1.1. Die drei Hauptreiche (Domänen) der Lebewesen.

Es gibt eine allgemeine Übereinkunft über die frühe Aufspaltung der drei grundlegenden Domänen in der Stammesgeschichte – Bakterien, Archaeen und Eukaryoten.

- Die beiden Organismendomänen *Archaea* und *Bacteria* sind **Prokaryoten**
- Zu der dritten Domäne der **Eukaryoten** zählen Protisten (eine sehr heterogene ein- bis wenigzellige Organismengruppe), und die großen Gruppen der Pilze, Pflanzen und Tiere. In eukaryotischen Zellen umschließen zusätzliche Membranen einzelne Organellen (= subzelluläre Strukturen, die bestimmte Funktionen in der Zelle durchführen).

2.1.2. Prokaryotische Zellen

Prokaryotische Zellen, auch als **Procyten** bezeichnet, verfügen, wie schon erwähnt, über keinen Zellkern. Der Bereich, an der sich die DNA bei Prokaryoten befindet, wird auch als **Nucleoid** oder Kernäquivalent bezeichnet.

Das Genom der meisten Prokaryoten besteht aus einem ringförmig angeordneten, doppelsträngigen Stück DNA. Man spricht auch vom sogenannten **Bakterienchromosom**. Manche Prokaryoten verfügen darüber hinaus über weitere DNA-Moleküle in Form von **Plasmiden**. Das sind ringförmige DNA Moleküle mit meist nicht unbedeutenden genetischen Informationen, wie Antibiotika- oder Giftresistenzen. Plasmide können von Bakterium zu Bakterium transferiert und damit verbreitet werden, dieser Vorgang wird als Konjugation bezeichnet. Daraus erklärt sich die schnelle Verbreitung von Antibiotikaresistenzen in sogenannten Spitalskeimen.

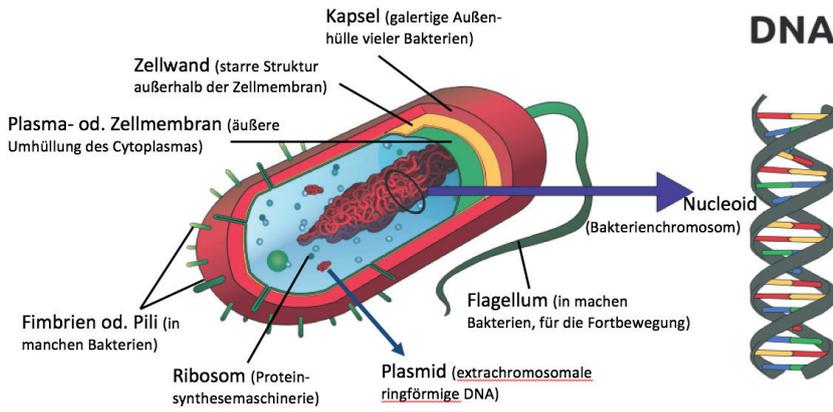


Prokaryotische Zellen besitzen innerhalb der Zelle keine durch Membranen abgegrenzten Kompartimente.

Die **Cytoplasmamembran (Zell- od. Plasmamembran)** ist eine dünne leicht bewegliche Barriere, die die Zelle umgibt und das Cytoplasma von der Umgebung der Zelle trennt. Sie kann ein- oder zweischichtig aufgebaut sein und schützt durch Ihre Selektivität des Stofftransportes die Zelle vor einem Konzentrationsausgleich mit der Umgebung. Außerhalb der Plasmamembran befindet sich eine starre **Zellwand** die die Zellmembran umgibt, sie gibt der Zelle die Form und eine gewisse Festigkeit. Diese starre Schichte, die sogenannte Peptidoglycanschicht besteht aus Polysaccharidketten, gebildet aus Zuckerderivaten die durch Vernetzung mit wenigen verschiedenen Aminosäuren eine feste Struktur bilden.

Funktionell schützt die Zellwand die Zelle vor dem Eindringen von Viren (Bakteriophagen) und verhindert ein Platzen, bedingt durch den erhöhten osmotischem Druck, der Zelle. Im Außenmilieu der Zelle liegt eine viel geringere Stoffkonzentration an gelösten Teilchen vor, als im Inneren der Zelle, damit würde Wasser aus der Umgebung in die Zelle eindringen und eine Zelle ohne starre Zellwand zum Platzen bringen.

Umhüllt wird die gesamte Zelle zusätzlich von einer Schleimschicht aus Polysacchariden zum Schutz vor Austrocknung (**Kapsel**).



Auch hier gilt das allgemeine Prinzip der Beziehung zwischen Struktur und Funktion. So sind in allen eukaryotischen Zellen mit Ausnahme von hoch differenzierten und spezialisierten Zellen folgende membranumschlossene Organellen zu finden:

Abbildung 2.3: Schematische Darstellung einer Bakterienzelle

- der Zellkern
- das Endomembransystem (Äußere Kernmembran, Endoplasmatisches Rediculum, Golgi-Apparat, Lysosomen, Transportvesikel, Vakuole)
- Mitochondrien
- Chloroplasten (in Pflanzen und Grünalgen)
- Peroxisomen

Der grundlegende chemische Aufbau und die Struktur des genetischen Materials ist in Prokaryoten und Eukaryoten gleich.

Fimbrien und **Pili** (Singular: Pilus) sind filamentöse Strukturen, die aus Proteinen bestehen, die aus der Zelloberfläche herausragen und ganz unterschiedliche Funktionen innehaben können. Je nach Typus können sich Pili an andere Feststoffe- (um an einem günstigen Ort zu verweilen), Nährstoffe- (um Nahrung aus der Umgebung aufzunehmen) oder auch andere Bakterien (um Gentransfer durchzuführen) anheften. Nicht zu verwechseln mit den Pili ist indes das deutlich größere, auch aus Proteinen bestehende **Flagellum**, welches nur der Fortbewegung dient.

Innerhalb der eukaryotischen Zelle gibt es verschieden membranumschlossene Kompartimente (=Organellen).

2.1.3. Eukaryotische Zellen

Zusätzlich zu der die Zelle umhüllende Plasmamembran besitzen Eukaryoten ein komplexes System an inneren Membranen, die die Zelle in Kompartimente (die bereits erwähnten Organellen) unterteilt. Diese innere Organisation schafft neue abgegrenzte Räume, in denen unterschiedliche Stoffwechselfvorgänge ablaufen und die damit spezielle Aufgaben übernehmen.

Zusätzlich sind in eukaryotischen Zellen noch folgende nicht-membranumschlossene Komponenten zu finden, deren Auftreten vom Spezialisierungsgrad der Zelle abhängig ist:

- die Ribosomen (die auch in Prokaryoten in etwas unterschiedlicher Form vorkommen)
- verschiedene Cytoskelettkomponenten

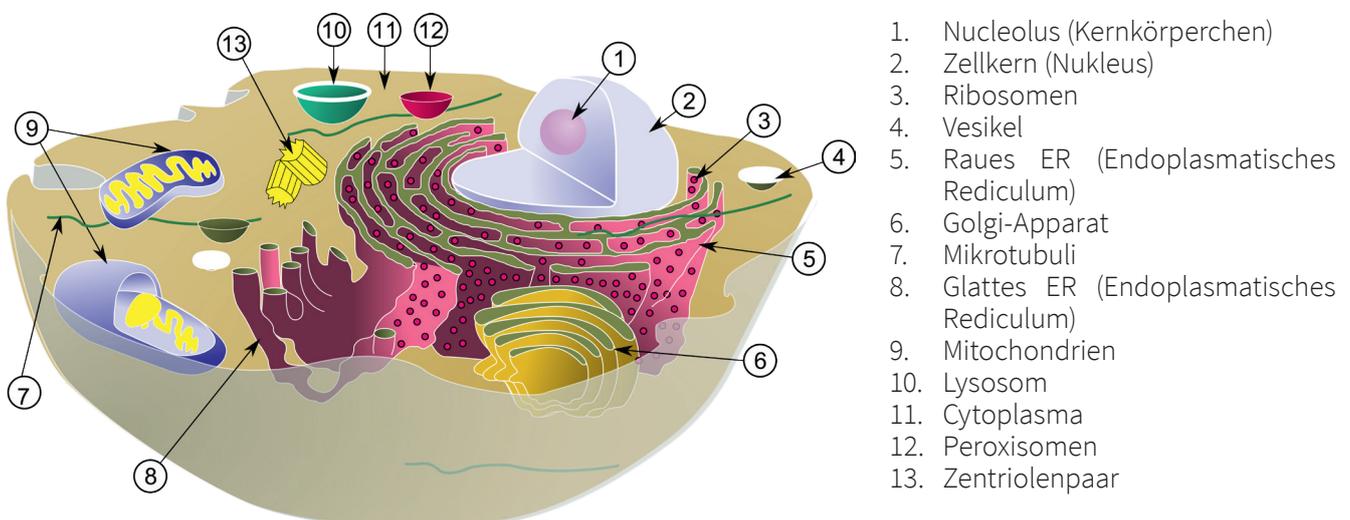


Abbildung 2.4: Schematische Darstellung einer eukaryotischen tierischen Zelle

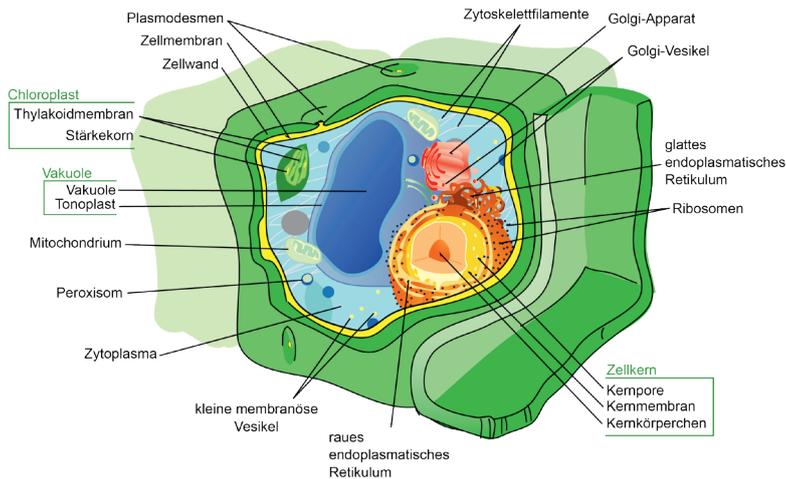


Abbildung 2.5: Schematische Darstellung einer eukaryotischen pflanzlichen Zelle

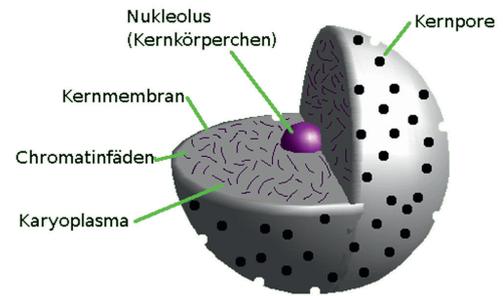


Abbildung 2.6: Schematische Darstellung eines Zellkerns

2.2. Kompartimente eukaryotischer Zellen

2.2.1. Der Zellkern

Der Zellkern ist von zwei eng aneinander liegenden Membranschichten umgeben, die durch eine Vielzahl von **Kernporen** durchzogen werden, die eine Kommunikation zwischen Kerninnerem und Cytosol erlauben.

Der Zellkern ist ein intrazelluläres Kompartiment in Eukaryotischen Zellen der den Großteil des genetischen Materials beherbergt.

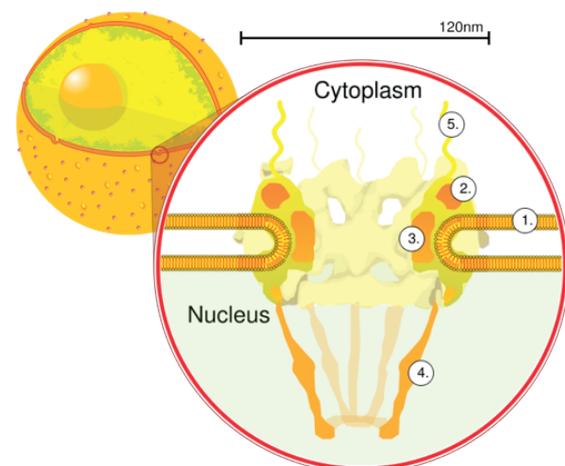
Die Kernporen bestehen aus einer radsymmetrisch angeordneten Struktur aus Proteinen, die Moleküle bis zu einer bestimmten Größe ungehindert passieren lassen.

Der Kernporenkomplex spielt eine wichtige Rolle in der selektiven Auswahl von größeren Molekülen, und reguliert damit den Transport von RNA- und Proteinmolekülen vom Kerninneren ins Cytoplasma und umgekehrt. Die innere Kernmembran ist mit einem netzartigen Geflecht aus Proteinfilamenten (**Kernlamina**, eine zu den Intermediärfilamenten zählenden Filamenttyps des Cytoskelett) überzogen, die dem Kern Form und Festigkeit verleiht.

Im Kerninneren ist der Großteil des genetischen Materials der Zelle in **Chromosomen** organisiert. Chromosomen bestehen aus einem Komplex von DNA (die Gene bzw. genetische Information tragende Komponente) und Proteinen. Dieser Komplex wird als **Chromatin** bezeichnet, da er sich leicht mit speziellen (basischen) Farbstoffen anfärben lässt (von griechisch *chroma* ‚Farbe‘). Im Lichtmikroskop werden Chromosomen als unterscheidbare Strukturen nur sichtbar, wenn sie sich in Vorbereitung der Zellteilung verdichten.

Das **Genom** (gesamte genetische Material einer Zelle) ist nicht nur auf den Zellkern beschränkt. Ein geringer Teil der Gene befindet sich auf eigenen ringförmig angeordneten DNA-Strängen in den Mitochondrien sowie gegebenenfalls bei Pflanzen und Grünalgen auch in den Chloroplasten.

Im Kerninneren befindet sich ein deutlich abgegrenztes Gebilde, der **Nucleolus** der die Gene für die Bildung eines speziellen Typs an RNA konzentriert. Dort werden die RNA-Komponenten der Ribosomen (rRNA) erzeugt, die dann mit den in den Kern transportierten ribosomalen Proteinen im Nucleolus zu den ribosomalen Untereinheiten zusammengebaut werden. Die assemblierten rRNA/Protein-Komplexe (die großen und die kleinen ribosomalen Untereinheiten) werden danach über die Kernporen ins Cytoplasma transportiert, wo sie im Zuge der Proteinsynthese zu kompletten Ribosomen vereint werden.



- (1) Doppelte Zellkernmembran
- (2) Äußerer Ring
- (3) Speichen
- (4) Kernporenkorb
- (5) Cytosolische Filamente.

Abbildung 2.7: Schematische Darstellung von Zellkernporen

2.2.2. Das Endomembransystem

Viele der membranumschlossenen Organellen sind entweder über direkte Membrankontakte miteinander verbunden (Kern und Endoplasmatisches Rediculum) oder können durch sogenannte Transportvesikel, das sind kleine membranumschlossene Organellen, in Kommunikation treten.

Die verschiedenen Organellen des Endomembransystems haben einen Stoffaustausch untereinander, der entweder durch direkte Verbindungen oder durch eigene Transportvesikel erfolgen kann.

Zum Endomembransystem gehören die **äußere Kernmembran**, das **Endoplasmatische Rediculum**, der **Golgi-Apparat**, **Lysosomen**, **Vakuolen** (besonders bei Pflanzen) und die bereits erwähnten **Transportvesikel**. Funktionell ist das Endomembransystem der Ort der Synthese von Proteinen und Membranbestandteilen. Obwohl die Membranen des Endomembransystems miteinander in Verbindung stehen ist sowohl Zusammensetzung als auch Funktion der einzelnen Membranen, spezifisch für die unterschiedlichen Organellen. Allerdings können sich Zusammensetzung und Funktion im Zuge der Kommunikation auch wieder ändern.

Weder die Plasmamembran, noch die Membransysteme der Mitochondrien und Chloroplasten werden zum Endomembransystem gezählt. Fraglich ist weiterhin, ob Peroxisomen zum Endomembransystem gerechnet werden können.

Das Endoplasmatische Rediculum (abgekürzt ER)

Der Ausdruck wird abgeleitet vom griechischen *endo* innen bzw. *Rediculum* Netz, Netzwerk. Das ER ist ein

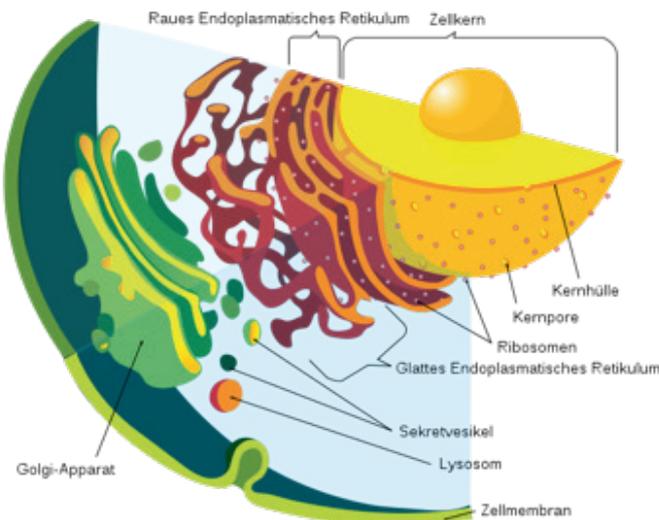


Abbildung 2.8: Die Komponenten des Endomembransystems

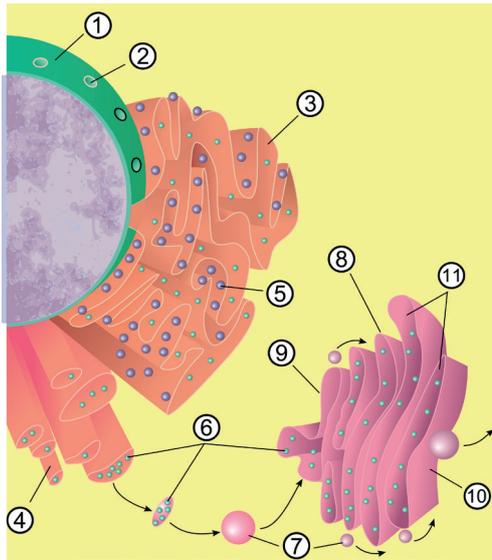
stark verzweigten Membrannetzwerk aus Röhren (Tubuli), Bläschen und abgeplatteten sackähnlichen Strukturen (Zisternen), die von der ER-Membran umgeben werden. Sie sind direkt in Verbindung mit der äußeren Kernmembran. Das ER kommt in zwei verschiedenen ineinander übergehende Formen vor: Durch das verschiedene Aussehen in elektronenmikroskopischen Aufnahmen unterscheidet man das glatte Endoplasmatische Rediculum (*glatte ER*) und das raue Endoplasmatische Rediculum (*raues ER*). An der cytoplasmatischen Seite der Membran trägt das raue ER (wie auch die mit dem ER in Verbindung stehende Kernmembran) eine Vielzahl an Ribosomen, was namensgebend für das „raue“ ER war, da die Membran im elektronenmikroskopischen Bild körnig und rau erscheint.

Die Hauptfunktion des glatten ER ist die Synthese von Lipiden und Steroidhormonen sowie die Entgiftung (Detoxifizierung von Medikamenten und Giftstoffen wie z.B. Barbiturate). In Muskelzellen speichert das glatte ER besonders Ca^{2+} -Ionen, die bei einem Muskelreiz schlagartig in das Cytosol ausgeschüttet werden und die Muskelkontraktion auslösen. An den Ribosomen des rauen ER werden eine Vielzahl an Proteinen synthetisiert die mit einem speziellen Mechanismus direkt durch die Membran hindurch transportiert werden. Für diesen Durchtritt sind spezielle Membranproteine verantwortlich, die helfen, das entstehende Polypeptid durch die Membran zu schleusen. Entweder verbleiben die Proteine direkt in der Membran oder sie gelangen ins Lumen des ERs. Dort können sie dann in **Transportvesikel** verpackt und zu anderen Organellen transportiert werden, oder an die Zellmembran gelangen, dort mit der Zellmembran verschmelzen (**Sekretorische Vesikel**) und ihren Inhalt aus der Zelle sezernieren.

Das Endoplasmatische Rediculum (auch kurz ER genannt) ist ein Membrannetzwerk und stellt die Synthesefabrik in einer Zelle für Proteine und Lipide dar.

Der Golgi-Apparat

Transportvesikel die vom ER abgeschnürt werden, können direkt mit dem Golgi-Apparat verschmelzen (nach dem Entdecker Camillo Golgi = spricht [gɔlʒi:] Goldschi). Der Golgi-Apparat kann vergleichsweise als Fabrik für Produktveränderung mit nachgeschalteter Sortieranlage und Frachtzentrum dargestellt werden. Der Golgi-Apparat besteht aus **abgeflachten Zisternen**, die nicht wie das ER über Membranbrücken verbunden sind. Die einzelnen abgeplatteten Stapel unterscheiden sich in ihrer Dicke und in ihrer Zusammensetzung und weisen daher eine Polarität auf. An der **cis-Seite** („Empfängerseite“) werden vor allem



- (1) Kernmembran,
- (2) Kernpore,
- (3) Raus ER,
- (4) Glattes ER,
- (5) Ribosom auf dem rauen ER,
- (6) Transportvesikel mit Proteinen,
- (7) Transport-Vesikel,
- (8) Golgi-Apparat,
- (9) cis-Golgi-Netzwerk,
- (10) trans-Golgi-Netzwerk,
- (11) Zisternen des Golgi-Apparates.

Abbildung 2.9: Schematische Darstellung der Verbindungen von Zellkern, ER und Golgi-Apparat.

Transportvesikel aus dem ER empfangen, wogegen an der **trans-Seite** Vesikel abgeschnürt werden („Senderseite“), die ihren Inhalt an andere Orte der Zelle oder an die Plasmamembran (Sekretion) befördern. Im Zuge des „Durchwanderns“ des Golgi-Apparats werden Proteine, die im ER gebildet wurden, modifiziert, wobei die verschiedenen Zisternen unterschiedliche Reaktionen durchführen. Nach erfolgter Modifikation in einer Zisterne müssen die Proteine durch Vesikel-Abknospung zur nächsten Zisterne transportiert werden für den nächsten Modifikationsschritt. Der Transport erfolgt zwar größtenteils von der cis- zur trans-Seite, es gibt aber auch einen Rücktransport von Vesikeln über die verschiedenen Zisternen zum ER als Bestimmungsort.

Der Golgi-Apparat werden Modifikationen und Sortierungen der im ER gebildeten Moleküle durchgeführt.

Durch enzymatische Reaktionen in den Zisternen werden die unterschiedliche Proteine **modifiziert** und im Zuge dessen auch **sortiert**. Beim Verlassen der Vesikel vom trans-Golgi tragen unterschiedliche Transportvesikel auf der Oberfläche spezifische Markierungen, die sie an den entsprechenden Bestimmungsort bringen.

Lysosomen

Lysosomen sind kleine membranumschlossene Organellen, die in der Zelle die **intrazelluläre Verdauung** von Makromolekülen durchführen. Im Inneren der Lysosomen herrscht ein saurer pH-Wert verglichen mit dem neutralen pH-Wert des Cytosol. Die für die Zerlegung der Nahrungsbestandteile wichtigen hydrolytischen Enzyme (Hydrolasen) haben einen optimalen

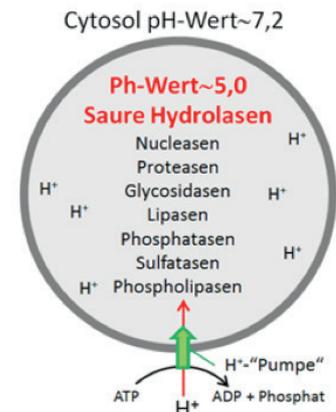


Abbildung 2.10: Lysosomen

Arbeitsbereich im **sauren Milieu**. Falls ein Lysosom platzt oder löchrig wird, können die in das Cytosol austretenden Enzyme in dem neutralen pH-Bereich nicht mehr arbeiten und der Zelle keinen Schaden durch Selbstverdauung zuführen.

In Lysosomen werden unbrauchbare Moleküle und Nahrungsbestandteile in ihre kleinsten Einheiten zerlegt. Hier erfolgt die Müllbeseitigung innerhalb der Zelle.

Die Lysosomen werden von der **trans-Seite** des Golgis als Vesikel abgeschnürt und verschmelzen mit sogenannten Endosomen. Das Verschmelzungsprodukt reift dann zum eigentlichen Lysosom indem die inaktiven Vorstufen der Verdauungsenzyme durch den niedrigen pH-Wert **aktiviert** werden. Amöben und Protisten ernähren sich, indem sie sich kleinere Organismen und Nahrungsteile einverleiben. Durch Einstülpfen der Zellmembran und Abschnüren bildet sich eine Nahrungsvakuole, die dann mit einem Lysosom verschmilzt und die aufgenommenen Bestandteile verdaut. Dieser Vorgang wird als Phagozytose bezeichnet. Die Verdauungsprodukte, die Einzelbestandteile von Makromolekülen werden dann ins Cytosol transportiert und können dann wiederverwertet werden. Spezielle menschliche Blutzellen (Macrophagen) können die Phagozytose auch nutzen um sich vor in den Körper gelangten Eindringlingen zu schützen.

Vakuolen

Die Funktionen von Vakuolen sind vielfältig und abhängig vom Zelltyp. Im Süßwasser lebende Protisten besitzen eine **kontraktile Vakuole**, die aufgenommenes überschüssiges Wasser aufnimmt und es wieder aus Zelle hinaus befördert. Damit verhindern sie das Platzen der Zelle, da sie dem durch die hohe

Elektrolytkonzentration innerhalb der Zelle ausgelöstem ständigen Einstrom von Wasser entgegenwirken und das Wasser wieder aus der Zelle pumpen.

Pflanzenzellen besitzen einen anderen Typ von Vakuolen (Zellsaftvakuolen) mit einer Vielzahl von Funktionen. Sie können als Speichervakuole dienen und einen Vorrat von Proteinen in Samen anlegen (Beispiel: Erbsen und Bohnen). Auch Ionen (K^+ , Cl^-), Abfallprodukte, Gift-, Duft- und Farbstoffe können in Vakuolen gespeichert werden.

Beim **Größenwachstum** einer Pflanzenzelle bietet die Vakuole einen einfachen Mechanismus durch Wasseraufnahme ihr Volumen beträchtlich zu vergrößern, wobei das Cytosol an die Zellmembran verdrängt wird und kaum an Volumen zunehmen muss.

Pflanzenzellen sind von Zellwänden umgeben, sie helfen das **Wassergleichgewicht** zu erhalten. Pflanzenzellen sind turgeszent (prall gefüllt) und im allgemeinen in einer hypotonen Umgebung. Die Wasserkonzentration ist in der Umgebung höher als in der Zelle, damit besteht die Tendenz Wasser aus der Umgebung aufzunehmen. Der Wassereinstrom ist begrenzt durch den „Gegendruck“ der starren Zellwand, die ein übermäßiges Anschwellen der Zelle verhindert. Sind Pflanzenzellen isoton (gleiche Konzentration) bezüglich des umgebenden Mediums, fließt kein Wasser ein, der Turgor (Innendruck) sinkt und die Zellen erschlaffen (erstes Symptom des Welkens). Wenn das umgebende Medium hypertonisch ist (die Wasserkonzentration außen niedriger ist als in der Zelle) strömt Wasser aus der Zelle aus. Das kann dazu führen, dass sich das Cytoplasma von der Zellwand ablöst (Plasmolyse) und die Zelle abstirbt.

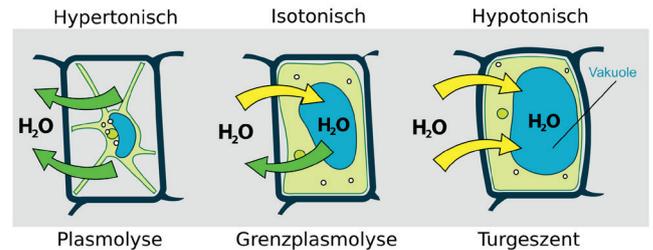


Abbildung 2.11: Verhalten der Pflanzen-Vakuole bei unterschiedlichen Umgebungsbedingungen

Ribosomen kommen in der Zelle in freier Form im Cytosol und in gebundener Form am Endoplasmatischen Retikulum vor. Die auf den Genen der DNA gespeicherte genetische Information für die Proteine wird primär in RNA (**mRNA= Messenger RNA**) umgeschrieben (transkribiert = vom lateinischen transcribere = überscriben). Diese bindet an die Ribosomen. Erst durch die mRNA entscheidet sich, ob ein Ribosom gebunden am ER vorliegt oder frei im Cytosol verbleibt. Proteine, die am ER gebundenen Ribosomen synthetisiert werden, gelangen direkt in das Lumen des ERs. An freien Ribosomen werden Proteine synthetisiert, die im Cytosol verbleiben und dort ihre Funktionen ausüben.

2.2.4. Mitochondrien und Chloroplasten

Energiegewinnung

Lebewesen beziehen ihre notwendige Energie aus ihrer Umwelt auf unterschiedlichem Weg. Manche, wie Tiere, Pilze und die Bakterien, die im Verdauungstrakt der Tiere leben, erhalten sie, indem sie sich von anderen Lebewesen oder von den von ihnen gebildeten organischen Substanzen ernähren. Solche Organismen werden **organotroph** genannt (gr. *troph* = Nahrung). Andere gewinnen ihre Energie unmittelbar aus der anorganischen Welt. Sie bilden zwei Gruppen: Die eine nutzt die Energie des Sonnenlichts (**phototroph** = vom Licht lebend) und die andere Energie aus energiereichen Systemen der mineralischen Umgebung, also aus anorganischen Stoffen (**lithotroph** = vom Gestein lebend).

Organotrophe Organismen (auch wir Menschen gehören zu dieser Gruppe), könnten nicht existieren, wenn es nicht diese primären Energieumwandler gäbe! Zu den **phototrophen** Organismen gehören manche Bakterien, Algen und höhere Pflanzen. Die phototrophen Organismen haben die gesamte Chemie unserer Umwelt verändert. Beispielsweise ist der Sauerstoff in der Erdatmosphäre ein Abfallprodukt ihrer biosynthetischen Tätigkeit.

Lithotrophe Organismen sind keine so auffallenden Erscheinungen in unserer Welt, denn sie sind mikroskopisch klein und leben meist in Umgebungen, die

Vakuolen in Pflanzen haben eine wichtige Funktion beim Wasserhaushalt der Pflanze, können aber auch als Speicherorganelle dienen.

2.2.3. Ribosomen

Ribosomen sind komplexe Gebilde aus **RNA** (ribosomale RNA = rRNA) und **ribosomalen Proteinen**, die die Informationen für den Bau und Struktur der Proteine, die auf der DNA gespeichert sind, in fertige Proteine umsetzen. Sie sind die **Proteinsynthesemaschinerie der Zelle**. Sie bestehen aus zwei Untereinheiten (die kleine und die große ribosomale Untereinheit), wobei sich in Prokaryoten und Eukaryoten die Anzahl der rRNA und Proteinmoleküle, aus denen die Untereinheiten gebildet werden, unterscheidet.

Ribosomen sind die Proteinsynthesemaschinerie der Zelle, sie sind aus ribosomalen Proteinen und rRNA aufgebaut.

Menschen nicht oft aufsuchen: tief im Ozean, verborgen unter der Erde oder in verschiedenen anderen

Mitochondrien und Chloroplasten wandeln Energie in eine für die Zelle verwertbare Form um.

unwirtlichen Milieus. Aber sie sind in jeder Hinsicht wichtig für die Geschichte des Lebens auf der Erde.

In eukaryotischen Zellen sind Mitochondrien und Chloroplasten dafür verantwortlich, dass Energie in einer für die Zelle verwertbaren Form bereit gestellt wird.

Mitochondrien und Chloroplasten

- gehören nicht zum Endomembransystem
- besitzen zwei Membrantypen (Mitochondrien) bzw. drei unterschiedliche Membrantypen in Chloroplasten
- haben Proteine, die von freien Ribosomen des Cytosols hergestellt werden und in das Innere der Organellen transportiert werden müssen.
- enthalten jeweils eine kleine Menge eigenes genetisches Material in Form eines ringförmigen Chromosoms und eine eigene Proteinsynthese an prokaryoten-artigen Ribosomen.

Mitochondrien sind die Organellen des Zellstoffwechsels, die den größten Anteil an ATP (Adenosintri-phosphat, ein Molekül, das in allen Zellen das „Zahlungsmittel“ für Energie-benötigende chemische Reaktionen ist) aus dem oxidativen Abbau von Kohlenhydraten, Fetten und Proteinen liefern. In den Chloroplasten, die nur in Pflanzen und Algen vorkommen, findet die Photosynthese, die Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie, statt. Beide Energiegewinnungs-Prozesse sind strukturell an Membranen gekoppelt. Zur Vergrößerung ihrer Oberfläche ist die Mitochondrien-Innenmembran in **Cristae** gefaltet, die Chloroplasten besitzen zusätzlich zu einer Außen- und Innenmembran eine **Thylakoidmembran**, die einen Thylakoidraum umschließt.

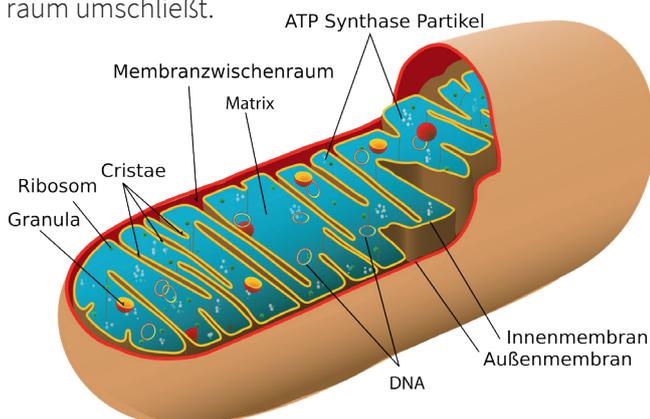


Abbildung 2.13: Mitochondrium

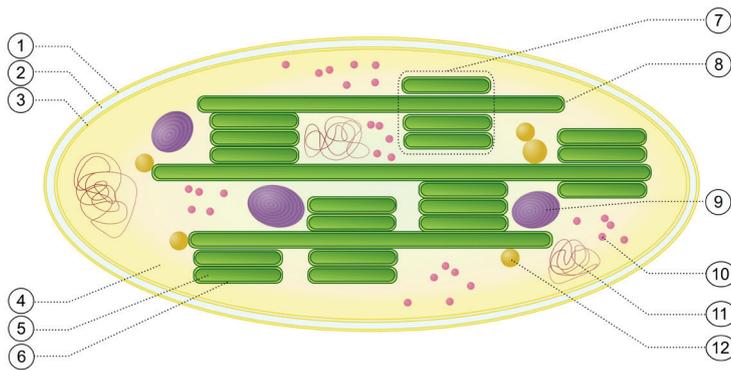
Mitochondrien sind in fast allen eukaryotischer Zellen vorhanden, wobei sie sowohl in Gestalt auch in ihrer Zahl sehr variabel sind und sich, abhängig vom Energieaufwand der Zelle in der Gesamtmenge mitochondrialer Raum bezogen auf das Zellvolumen, unterscheiden. Manche spezialisierte Zellen besitzen ein einziges, in einer komplexen Form aufgebautes Mitochondrium, meist sind es aber hunderte kleine kugelige bis zylinderförmige Gebilde mit einer glatten Oberfläche (Außenmembran).

In Mitochondrien ist die innere Membran durch Ausstülpungen vergrößert und bildet damit einen genügenden Platz für membranabhängige biologische Reaktionen, die für die Energiebereitstellung in der Zelle notwendig sind.

Die innere Membran ist in zahlreiche sogenannte **Cristae** gefaltet und bildet damit eine große Oberfläche und einen zusätzlichen Raum, den Membranzwischenraum (Intermembranraum). Der von der Innenmembran umschlossene Innenraum der Organelle wird als **Matrixraum** bezeichnet und beherbergt Enzyme für spezifische oxidative Stoffwechselwege, die DNA der Mitochondrien und die für die Synthese von einigen Organellen-spezifischen Proteinen notwendigen Ribosomen. Die Mitochondrien-Innenmembran hat eine spezifische Ausstattung von membrangebundenen Enzymen und Enzymkomplexen zur Zellatmung und ATP-Synthese.

Chloroplasten sind ein spezieller Typ der zu der Gruppe der Plastiden gehörenden Organellen. Farblose Stärke speichernde Plastiden (**Amyloplasten**) findet man besonders in unterirdischen Speicherorganen der Pflanzen. Plastiden mit einer speziellen Pigmentausstattung im Unterschied zum Hauptpigment der Chloroplasten, die besonders für die Blütenfarbe verantwortlich sind, bezeichnet man als **Chromoplasten**.

Der charakteristische Farbstoff der Chloroplasten ist das **Chlorophyll**, das gemeinsam mit anderen Pigmenten (akzessorische Pigmente wie Karotinoide und Xantophylle) für die Absorption der Lichtquanten des Sonnenlichtes verantwortlich ist. Chloroplasten sind mit zwei Membranen umgeben, wobei die Innenmembran nicht wie bei Mitochondrien durch Einstülpung aufgefaltete und vergrößert ist. Im Inneren der Chloroplasten befindet sich eine zusätzliche Membrankomponente (**Thylakoide**), die den Thylakoidinnenraum umschließt und sackartig abgeflacht und in miteinander verbundenen Membranstapeln (**Granastapel**) angeordnet ist. Der Raum zwischen Innenmembran und Thylakoidmembran wird als **Stroma** bezeichnet und beherbergt ähnlich der Matrix der Mitochondrien, Enzyme spezifischer Stoffwechselvorgänge, chloroplasten-spezifische DNA und Ribosomen zur Synthese einiger Chloroplasten-spezifischer Proteine.



- (6) äußere Membran
- (7) Intermembranraum
- (8) innere Membran (1+2+3: Hülle)
- (9) Stroma
- (10) Thylakoidlumen (im Innern
- (11) des Thylakoids)
- (12) Thylakoidmembran
- (13) Granum (Granastapel)
- (14) Thylakoid
- (15) Stärkeköerner
- (16) Ribosomen
- (17) Chloroplasten-DNA
- (18) Lipidtröpfchen

Abbildung 2.15: Chloroplast

Chloroplasten haben eine zusätzliche Membrankomponente (Thylakoidmembranen), die die Reaktionen der lichtabhängigen Energiebereitstellung durchführt.

2.2.5. Peroxisomen

Peroxisomen sind kleine mit einer einzelnen Membran umhüllte Vesikel ohne eigene DNA, in deren Inneren ein ideales Milieu für chemische Reaktionen herrscht, bei denen **Wasserstoffperoxid** (H_2O_2 , ein starkes Oxidationsmittel und Zellgift) erzeugt und abgebaut wird. Wasserstoffperoxid-erzeugende Reaktionen (bzw. die Enzyme, die Reaktionen katalysieren, bei denen H_2O_2 entsteht) sind somit durch die Kompartimentierung vom Rest der Zelle abgegrenzt. Des Weiteren wird überschüssiges H_2O_2 sofort von einem peroxisomalen Enzym (Katalase) abgebaut. Damit wird gewährleistet, dass die Zelle nicht der schädlichen Wirkung von Peroxiden ausgesetzt wird. Peroxisomen spielen eine Rolle beim Abbau der langkettigen Fettsäuren. Eine spezielle Form von Peroxisomen in fettspeichernden Pflanzensamen (Glyoxisomen) ermöglicht es der Pflanze, bei der Keimung Fette in Kohlehydrate umzubauen. Dieser Prozess versorgt den Keimling solange mit Energie, bis die Pflanze durch Photosynthese direkt Kohlenhydrate erzeugen kann.

Die „Verwandtschaftsbeziehung“ von Peroxisomen zu anderen Organellen ist nicht geklärt. Lipide für den Bau der Peroxisomenmembran kommen vom ER, Proteine werden sowohl aus dem Cytosol als auch vom ER beigesteuert und in die Organelle importiert.

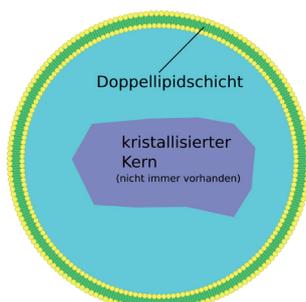


Abbildung 2.12: Peroxisom

2.2.6. Das Cytoskelett

Die Fähigkeiten eukaryotischer Zellen, eine Vielzahl von Formen anzunehmen, die vielen Komponenten in ihrem Inneren zu organisieren, mit der Umgebung mechanisch in Wechselwirkung zu treten und koordinierte Bewegungen auszuführen, beruhen auf dem Cytoskelett, einem komplexen Netzwerk aus **Proteinfilamenten**, das sich durch das gesamte Cytoplasma erstreckt. Diese filamentöse Architektur hilft, die **mechanische Stabilität** der vergleichsweise großen eukaryotischen Zelle abzusichern. Für tierische Zellen, die keine Zellwände besitzen, ist diese Funktion besonders wichtig. Obwohl manche Komponenten des Cytoskeletts auch in Bakterien vorkommen, ist es in den großen und strukturell komplex aufgebauten eukaryotischen Zellen besonders bedeutend.

Die Funktionen des Cytoskeletts sind: mechanische Stabilität der Zelle, Bewegung der Zelle, Bewegung innerhalb der Zelle.

Im Gegensatz zu unserem knöchernen Skelett ist das Cytoskelett eine äußerst **dynamische Struktur**, die fortwährend neu organisiert wird, sobald die Zelle ihre Gestalt wechselt, sich teilt und/oder auf ihre Umgebung reagiert.

Das Cytoskelett repräsentiert nicht nur die „Knochen“ einer Zelle, sondern auch ihre „Muskeln“. Es ist direkt verantwortlich für ausgedehnte **Bewegungen**, wie das Kriechen von Zellen auf einer Oberfläche, die Kontraktion von Muskelzellen, und die Formveränderung von Zellen in der Embryonalentwicklung. Ohne Cytoskelett würden Wunden niemals heilen, Muskeln wären unbrauchbar und Spermien würden nie die Eizelle erreichen. Die Bewegung von Zellen basiert sowohl auf einem gerichteten Auf- und Abbau der Filamente als auch auf der Wirkung von sogenannten **Motorproteinen**, die unter anderem parallelliegende

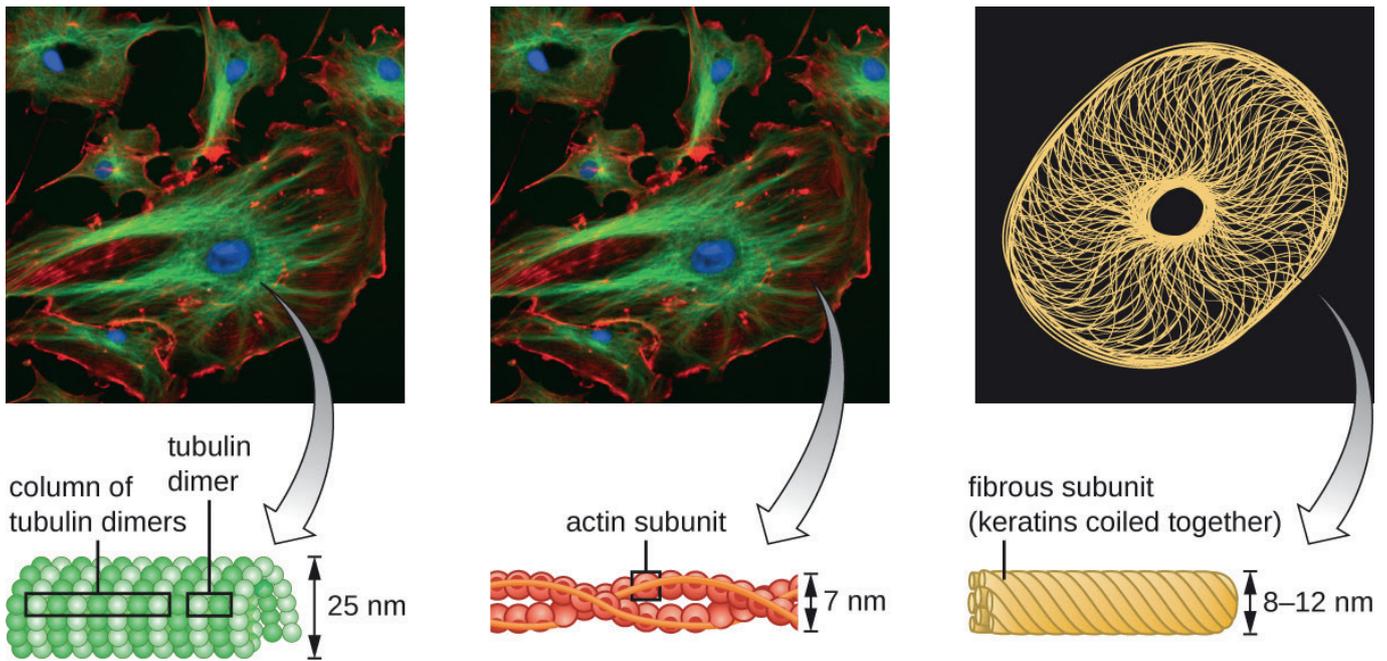


Abbildung 2.19: Endothelzellen unter dem Mikroskop (flache Zellen, die Blutgefäße innen auskleiden). Die Zellkerne sind blau gefärbt. Die Mikrotubuli wurden über einen Antikörper grün markiert. Mit rot fluoreszierendem Farbstoff wurden die Aktinfilamente markiert.

Filamentstränge aneinander vorbeibewegen können. Auf so einem Mechanismus beruht zum Beispiel die peitschenartige Bewegung des Flagellums von Spermien.

Abgesehen von der Muskelkontraktion und der Bewegung von Zellen durch den extrazellulären Raum haben Motorproteine im Zusammenspiel mit dem Cytoskelett weitere wichtige Funktionen in eukaryotischen Zellen. Sie dienen dem **intrazellulären Transport** von Organellen, Vesikeln und anderen Lasten entlang von „Cytoskelett-Straßen“ und ermöglichen damit der Zelle, das Cytoplasma zu organisieren. Motorproteine haben auch essentielle Aufgaben bei der Aufteilung der Chromosomen auf die Tochterzellen und bei deren Abschnüren voneinander bei der Zellteilung.

Das Cytoskelett baut sich aus drei Haupt-Fasertypen auf:

- **Mikrotubuli**, röhrenartige Fasern (d= 25nm),
- **Mikrofilamente**, auch Actinfilamente genannt (d= 5-9nm),
- **Intermediärfilamente**, die in der Stärke dazwischen angesiedelt sind (d= 10nm).

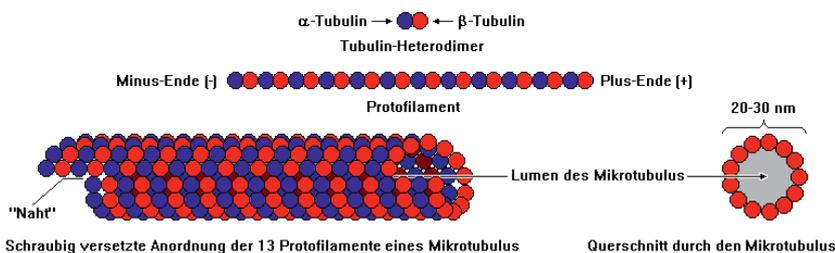


Abbildung 2.14: Mikrotubuli

Mikrotubuli sind lange Hohlzylinder aus den Proteinen α - und β -Tubulin. Die beiden Untereinheiten bilden ein Heterodimer. Mikrotubuli werden durch Polymerisation der Heterodimere gebildet. Je nach ihrer Aufgabe in der Zelle werden Mikrotubuli nach ihrer Bildung stabilisiert (nach erfolgter Bildung keine Längenänderungen mehr, weder weitere Polymerisation noch Abbau) oder verbleiben in einem dynamischen Zustand, wobei sie schnellen Längenänderungen unterworfen sind, die durch abwechselnde Anlagerung und Abdissoziation von Heterodimeren zustande kommen. Mit ihrer **Röhrenstruktur** und einem äußeren Durchmesser von 25nm sind Mikrotubuli wesentlich starrer als Actinfilamente. Mikrotubuli sind mit einem Ende meist an einem einzigen **Mikrotubuli-organisierenden Zentrum** (MTOC), dem Basalkörper (an der Basis von Flagellen und Geißeln) oder dem sogenannten Centrosom befestigt. Im Verlauf der Zellteilung wird ein zweites Centrosom gebildet, mit dessen Hilfe ein symmetrischer bipolarer **Spindelapparat** aufgebaut werden kann, der der symmetrischen Aufteilung der Chromosomen in die beiden Tochterzellen dient.

Durch die unterschiedliche Struktur der α - und β -Tubuline sind die Enden des Hohlzylinders nicht ident. Es gibt ein sogenanntes **Plus- und Minus-Ende** jedes Hohlzylinders, an denen die Anlagerung und Depolymerisierung der Tubulindimere verschieden schnell ablaufen. Die Verankerung an das Centrosom oder den Basalkörper erfolgt in allen Fällen über das Minus-Ende.

Hauptfunktion: Aufrechterhaltung der Zellgestalt (Stützbalken), Zellbewegung (Kriechen, Schwimmen mittels Cilien)

und Flagellen), Chromosomenaufteilung bei der Zellteilung, intrazellulärer Transport von Organellen, Vesikeln und anderen Lasten (Mikrotubuli als Straßen für Motorproteine).

Mikrotubuli und Aktinfilamente haben jeweils ein Plus- und Minus-Ende an dem die Proteinuntereinheiten mit unterschiedlicher Geschwindigkeit angelagert oder abgebaut werden.

Actinfilamente (auch als Mikrofilamente bezeichnet) sind zweisträngige, helikale Polymere aus dem Protein Actin. Sie sind flexible Stränge mit 5 – 9nm Durchmesser, die zu vielfältigen linearen Bündeln, flächigen Netzwerken, und räumlichen Gelen organisiert sein können. Actinfilamente sind zwar überall in der Zelle verteilt, ihre größte Dichte erreichen sie jedoch in der Zellrinde (Cortex) unmittelbar unterhalb der Plasmamembran.

Actinfilamente, ähnlich wie Mikrotubuli, darf man sich nicht als fixe seilartige Strukturen vorstellen. Die Enden der Filamente werden laufend abgebaut oder verlängert, wobei auch bei den Actinfilamenten die Polarität des Stranges eine unterschiedliche Anlagerungs- und Abbaugeschwindigkeit bedingt. Diese Filamenttypen können an einer Stelle in der Zelle rasch abgebaut werden und an einer anderen Stelle wieder polymerisiert werden. Damit kann sich sowohl die Gestalt und Form als auch die Lage der Zelle verändern.

Hauptfunktion: Aufrechterhaltung der Zellgestalt (Zugspannung) und Veränderung der Zellgestalt, Zellbewegung (Ausbildung von Pseudopodien), Muskelkontraktion, Cytoplasmaströmung, Zellteilung (Ausbildung der Teilungsfurche).

Intermediärfilamente sind seilähnliche Fasern mit einem Durchmesser von etwa 10nm, in ihrer Struktur sind sie viel stabiler als die anderen beiden Filamenttypen. Sie bestehen aus den Intermediärfilamentproteinen, die eine große einheitliche Familie bilden. Eine Art der Intermediärfilamente bilden die Kernlamina, ein Geflecht das unmittelbar unterhalb der Kernmembran liegt; andere Arten erstrecken sich durch das Cytoplasma und verleihen der Zelle mechanische Festigkeit. Keratin ist ein Sammelbegriff für verschiedene wasserunlösliche und extrem langlebige Faserproteine, die von menschlichen oder tierischen Organismen gebildet werden und die Hornsubstanz charakterisieren. Sie sind der Hauptbestandteil von Säugetierhaaren, Finger- und Zehennägeln, Krallen, Klauen, Hufen, Hörnern, Nasenhörnern der Nashörner, Stacheln der Igel, Barten der Wale, Schnäbeln und Federn der Vögel, Hornschuppen und äußere Panzerbedeckung der Reptilien.

Intermediärfilamente sind extrem haltbare und langlebige Strukturen die der Zelle mechanische Festigkeit verleihen.

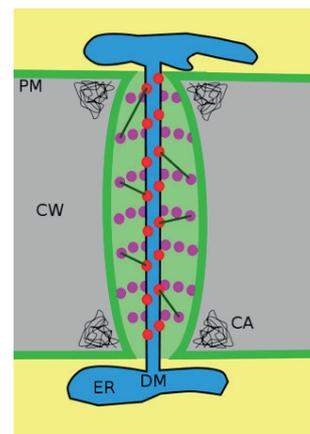
In Epithelien (Zellschichten, die innere oder äußere Oberflächen des Organismus bekleiden, zum Beispiel Darm oder Haut) gewährleisten Intermediärfilamente nicht nur die mechanische Stabilität einzelner Epithelzellen sondern die Stabilität der ganzen Zellschicht, da die Intermediärfilamente jeder Zelle über Zell-Zell-Verbindungen mechanisch an die Intermediärfilamente der Nachbarzelle gekoppelt sind.

Hauptfunktionen: Aufrechterhaltung der Zellgestalt (Zugspannung), Verankerung des Zellkerns und anderer Organellen, Bildung der Zellkernlamina.

2.3. Zell-Zell-Kommunikation

Tiere und Pflanzen sind vielzellige Lebewesen. Sowohl Pflanzen als auch tierische Organismen bilden unterschiedliche Gewebe und Organe aus, die aus Verbänden einzelner Zellen bestehen. Die Zellen eines Zellverbandes haben miteinander Kontakt und kommunizieren miteinander.

Die Vielzelligkeit der Lebewesen bedingt, dass Zellen miteinander verbunden und miteinander kommunizieren müssen. Für verschiedene Organismen sind dafür unterschiedliche Strukturen ausgebildet.



CW = Zellwand
 CA = Callose Zellwandbestandteil
 PM = Plasmamembran
 ER = Endoplasmatisches Rediculum
 DM = Desmotubuli
 Rote Kügelchen = Actin
 Violette Kügelchen = Andere Proteine und Spikes

Abbildung 2.16: Plasmodesmen

Die beiden großen Organismenreiche, Pflanzen und Tiere, haben unterschiedliche Überlebensstrategien in der Evolution ausgebildet.

Da für den Nahrungserwerb bei Pflanzen keine Notwendigkeit besteht mobil zu sein, können sie sich in der Regel nicht aktiv bewegen. Sie müssen sich vor Fressfeinden schützen, eine feste Struktur ausbilden, sich gegen Austrocknen schützen und andererseits ein Platzen der Zellmembran beim Einstrom von Wasser verhindern. Eine starre extrazelluläre Zellwand bietet für diese Bedingungen einen guten Schutz. Zell-Zell-Verbindungen in pflanzlichen Zellen ermöglichen einen Austausch von Wasser und gelösten niedermolekularen Stoffen. Dazu dienen zahlreiche mit der Plasmamembran ausgekleidete Kanäle, genannt **Plasmodesmen** (oder auch Plasmodesmata). Über diese Kanäle ist das Cytoplasma jeder Zelle im Zellverband mit dem Cytoplasma ihrer Nachbarzellen verbunden. Damit haben die Zellen eines Zellverbandes ein gemeinsames Cytoplasma, zumindest was Wasser und niedermolekulare Stoffe betrifft.

Vielzellige Tiere hingegen sind mobil, haben dafür ein Skelett als Stütze und Muskulatur, um sich zu bewegen. Im Unterschied zu Pflanzenzellen bilden sie keine steifen extrazellulären Zellwände aus, sondern verfügen über eine **extrazelluläre Matrix**, in der die Zellen eingebettet sind. Tierische Zellen sezernieren Glycoproteine, Proteine mit kovalent gebundenen Zuckeranteil und Proteoglycane. Bei Proteoglycanen ist der Zuckeranteil deutlich höher als der relativ minimalistische Proteinkern. Eines der häufigsten tierischen Matrix-Glycoproteine ist das Collagen, das außerhalb der Zelle ein festes Fasernetzwerk ausbildet. Collagen verbindet sich mit einem weiteren Glycoprotein, dem Fibronectin, das seinerseits mit Membranproteinen (Integrine) der Zellen interagiert. Integrine sind auf der cytoplasmatischen Seite der Zelle mit dem Cytoskelett in Verbindung.

Im Gewebeverband sind die Zellen von der extrazellulären Matrix umgeben, ganze Organe müssen aber nach außen hin einen begrenzenden Abschluss (**Epithel**) besitzen. Epithelien werden generell ein- oder mehrzellige Zellschichten bezeichnet, die die inneren und äußeren Oberflächen bedecken. Ein bezeichnendes Beispiel dafür ist die innere Oberfläche des Darmes. Hier müssen Nahrungsmittelmoleküle selektiv vom Darminhalt in den Organismus aufgenommen werden. Zellen der Darmepithelien sind mit einem Ring spezieller, haftender Proteine umgeben (**Tight junctions**), die ein unkontrolliertes Eindringen des Darminhalt in das Gewebe verhindern. Unterhalb des dichten Ringes der Tight junctions befinden sich sogenannte **Desmosomen**, die mit dem Cytoskelett (Intermediärfilamenten) in Verbindung treten und die Zellen untereinander wie mit Nieten fest verbinden. Zum gegenseitigen Austausch von kleinen Molekülen durchziehen

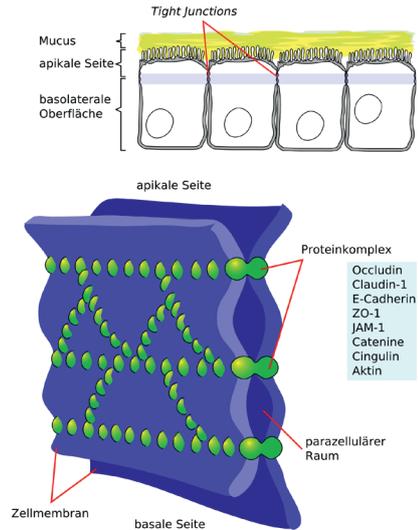


Abbildung 2.17: Tight junctions

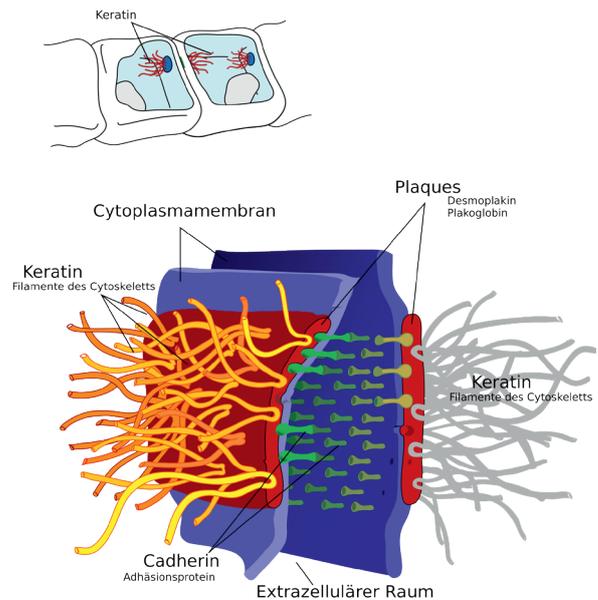


Abbildung 2.18: Desmosomen

Gap junctions, vergleichbar mit den Plasmodesmata der Pflanze, die Zellmembran. Sie bestehen aus besonderen Kanal-Proteinen, die in den Zellmembranen benachbarter Zellen an einander gegenüberliegenden Stellen Poren und somit Verbindungskanäle bilden. Im Unterschied zu den Plasmodesmen werden sie nicht von einem Cytoplasmastrang durchzogen.

Evolution

In diesem Kapitel geht es um den historischen Weg zur Evolutionstheorie, vom antiken Griechenland zu Darwins Reise auf der *Beagle*. Danach werden die Prinzipien der Evolution und der heutige Stand der Forschung beschrieben.

Univ.-Prof. Mag. Mag. Dr. Sylvia Kirchengast

Sarah Kainz, BSc

3. Evolution

3.1. Wegbereiter der Evolutionstheorie

Vorstellungen über evolutionäre Veränderungen existierten bereits lange bevor Charles Darwin seine berühmte Evolutionstheorie formulierte. So kann in diesem Zusammenhang bereits Aristoteles, der im 4. Jahrhundert v. Chr. lebte, genannt werden. Er sah die Lebewesen als perfekt und unveränderlich an, und ordnete sie nach zunehmender Komplexität auf einer Leiter an, die später als *Scala naturae* bezeichnet wurde. Obwohl Aristoteles' Konzept nicht auf theologischen Überlegungen beruhte¹ wurde es später, vor allem im 18. Jahrhundert, von einigen Naturforschern benutzt um die Schöpfungsgeschichte zu untermauern. Dazu zählte etwa Carl Linnaeus bzw. Carl von Linné, der einerseits die binäre Nomenklatur und andererseits ein Klassifikationsschema entwickelte, das Lebewesen ausgehend von ihrer Ähnlichkeit verschiedenen Gruppen und Untergruppen zunordnete. Dieses Schema erwies sich später für Darwins Argumentation als sehr nützlich.

Die *Scala naturae*, konzipiert unter anderem von Aristoteles, ordnet Lebewesen ihrer Komplexität nach an, von primitiveren zu höher entwickelten Organismen.

3.1.1. Felsen und Fossilien

Eine zentrale Rolle in der Entwicklung der Evolutionstheorie spielte die Paläontologie: die Wissenschaft der Fossilien. Fossilien sind Überreste verstorbener Organismen aus früheren Erdzeitaltern; etwa versteinerte Skelette oder Fußabdrücke.² Sie finden sich oft in Sedimentgestein, das sich am Boden von Gewässern ablagert und mit der Zeit Schichten (=Strata) bildet, die somit nach unten hin immer älter werden. Tiefer liegende Schichten können durch Erosion abgetragen werden, was uns einen kleinen Einblick in das Leben in vergangenen Erdepochen erlaubt. Ein Begründer der Paläontologie war Georges Cuvier (ca. Anfang des 19. Jh.), der bei der Untersuchung von Sedimentgestein in der Nähe von Paris (siehe Abb. 1) erkannte, dass die Fossilien von Lebewesen in älteren Gesteinsschichten den heutigen immer unähnlicher werden je tiefer sie liegen, und dass oft an der Grenze zwischen Gesteinsschichten Arten verschwinden und neue auftauchen. Da er die Möglichkeit evolutiver Veränderungen ablehnte, erklärte er die Existenz ausgestorbener Lebewesen mit der sogenannten *Katastrophentheorie*. Diese besagt, dass jede Grenze zwischen Gesteinsschichten jeweils eine Katastrophe widerspiegelt- etwa eine Überschwemmung-, welche kurzfristig und regional begrenzt das meiste Leben auslöschte. Cuvier vertrat die Theorie der Artkonstanz. Sein Kollege Etienne Saint-Hilaire hingegen vertrat ein Konzept der Wandelbarkeit der Arten und der Evolution (diese Idee gewann Akzeptanz in der wissenschaftlichen Gesellschaft im Jahre 1830,

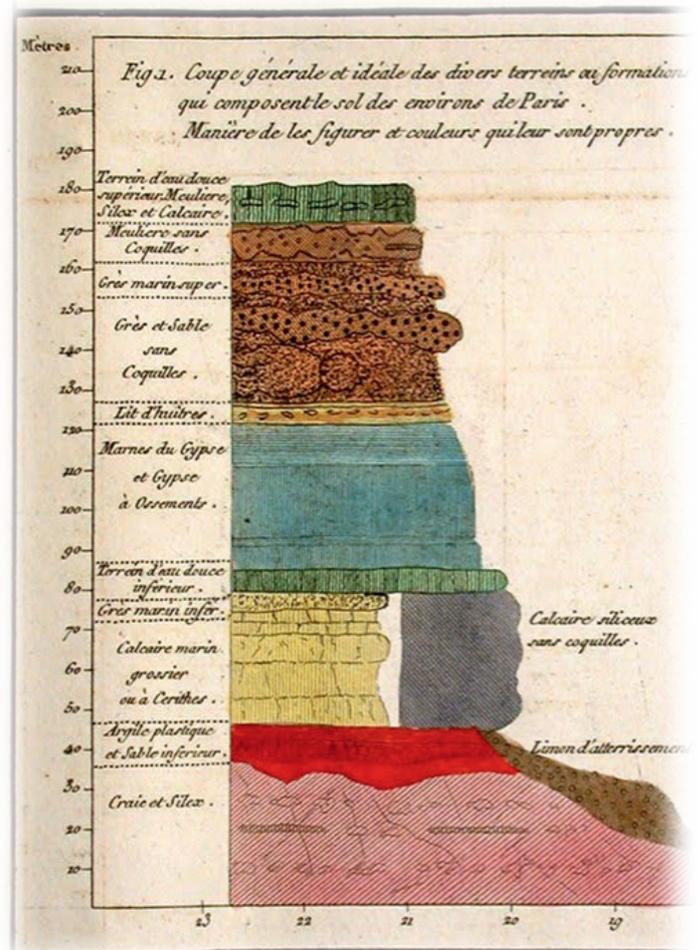


Abbildung 3.1: Schematisches Konstrukt der von Georges Cuvier untersuchten Gesteinsschichten nahe Paris. Zu sehen ist unter anderem eine Schicht gekennzeichnet als „Bett von Austern“, bei 120-130 Metern Höhe. Aus dem Werk „Essai sur la Géographie Minéralogique des Environs de Paris“ von Cuvier und Brongniart, veröffentlicht 1811

Jahrzehnte vor Darwins Publikation).³ Der Geologe James Hutton hingegen interpretierte 1795 geologische Veränderungen als Resultat gradueller Prozesse, die auch heute noch wirken, und begründete somit das Konzept des *Aktualismus*. Hutton gilt heute als einer der Begründer der Geologie. Die Idee wurde zu Darwins Zeiten weiterentwickelt vom Geologen Charles Lyell, und findet sich wieder in dessen Konzept des Uniformitarianismus. Lyell und Darwin waren gut befreundet, und Darwins Denkweisen und Schreibstil wurden von Lyells Werk *Principles of Geology* beeinflusst. Hutton, Lyell und Darwin stimmten darin überein, dass die Welt weitaus älter sein musste als allgemein gedacht, da sonst geologische Begebenheiten nicht durch den Aktualismus erklärt werden könnten. Das Prinzip von langsamen, graduellen Veränderungen beeinflusste auch Darwins Idee der Evolution; er wandte es auf Organismen an.

Das Prinzip des Aktualismus besagt, dass Prozesse die heute noch stattfinden früher genauso stattgefunden haben. Man kann daher geologische Begebenheiten mit Prozessen erklären, die man auch heute noch beobachten kann.

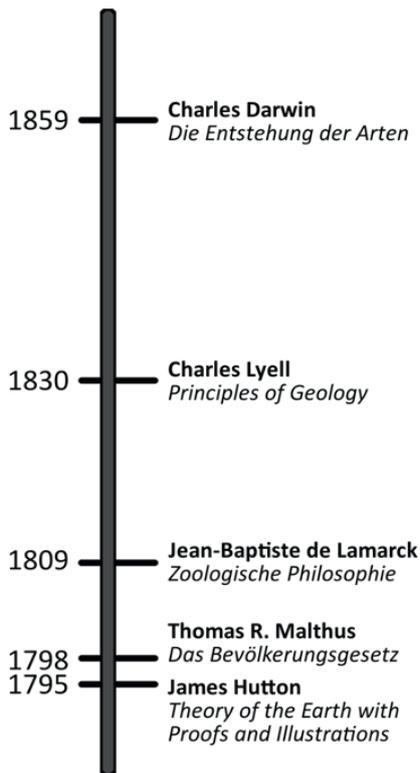


Abbildung 3.2: Eine Timeline, die wichtige Veröffentlichungen (Titel in kursiv) zeigt, welche den Weg zur Evolutionstheorie ebneten, bis hin zu *On the Origin of Species*.

3.1.2. Lamarck

Forscher im 18. Jahrhundert vertraten bereits die Idee, dass sich Lebewesen in Abhängigkeit von Umweltveränderungen entwickeln könnten. Jean-Baptiste Lamarck war der erste der einen Mechanismus beschrieb, der die Anpassung von Organismen an ihre Umwelt durch graduelle Prozesse erklären sollte. Er rekonstruierte Abstammungslinien, durch den morphologischen Vergleich rezenter (heute lebender) Lebewesen mit Fossilien und veröffentlichte 1809 seine Ideen. Evolution erklärte Lamarck durch zwei Prinzipien: **Gebrauch und Nicht-Gebrauch** (was stark gebraucht wird, wird im Laufe des Lebens stärker und größer, nicht gebrauchte Teile des Körpers verkümmern) und **Vererbung erworbener Eigenschaften** (die durch Gebrauch und Nicht-Gebrauch erworbenen Eigenschaften werden an die Nachkommen weitergegeben, eine Idee welche man heute Lamarckismus nennt). Er sah als Grund für Evolution, den inneren Drang der Organismen zu Vollkommenheit an.

Lamarck erklärte die Evolution durch zwei Prozesse, die heute nicht mehr akzeptiert sind: Gebrauch und Nicht-Gebrauch und Vererbung erworbener Eigenschaften (Lamarckismus)

3.2. Über die Entstehung der Arten

Lamarck ging von einer vererblichen Veränderung im Laufe des Lebens eines Individuums aus. Darwin hingegen sah als grundlegenden Mechanismus die natürliche Selektion an, die den Fortpflanzungs- und Überlebenserfolg der Individuen bestimmt.

3.2.1. Charles Darwin

Charles Darwin wurde 1809 in England geboren. Sein Großvater Erasmus Darwin war selbst ein Naturforscher und hatte eine eigene Theorie der Evolution veröffentlicht, die jedoch keinen Einfluss auf die Ideen von Charles Darwin hatte.⁴ Obwohl Darwin bereits als Kind starkes Interesse an naturwissenschaftlichen Themen zeigte, und große Freude am Sammeln von Käfern fand, wurde er von seinem Vater zu einem Medizinstudium gedrängt, das er jedoch schon bald abbrach und ein Theologiestudium an der Universität von Cambridge aufnahm, mit dem Ziel Landpfarrer zu werden. Dort lernte er den Botanikprofessor John Henslow kennen, der Darwin in Kontakt mit Robert Fitz-Roy, Kapitän der *HMS Beagle* brachte. Dieser plante eine 5-jährige Forschungsexpedition und akzeptierte Darwin als unbezahlten Partner auf seiner Expedition, die von 1831 bis 1835 andauerte und zum Schlüsselereignis in Darwins Leben, sowie zum Grundstein der Evolutionstheorie wurde.

Darwin's Reise auf der HMS Beagle, auf der er Material und Eindrücke sammelte, die zu vielen seiner Entdeckungen führen sollten, dauerte von 1831 bis 1836.

3.2.2. Reise auf der HMS Beagle

Der Fokus der Reise lag auf der Vermessung und Kartierung von südamerikanischen Küstenabschnitten. Darwin jedoch widmete sich vor allem dem Sammeln und Beobachten der exotischen Flora und Fauna. Dabei erkannte er, dass sich südamerikanische Organismen und Fossilien, selbst aus komplett unterschiedlichen Lebensräumen, einander stärker ähnelten als vergleichbaren Organismen aus anderen Erdteilen, aber ähnlichen Lebensräumen. Sein besonderes Interesse galt der Geologie. Nach einem Erdbeben beobachtete er, dass sich einige Gesteinsschichten verschoben hatten, und bei einer Exkursion in die Anden kam er zu der Überzeugung, dass dort gefundenen Fossilien durch ähnliche Prozesse auf diese Höhe gehoben worden sein könnten. Dies bestärkte ihn in seiner Vorstellung, dass die Erde weit älter sein müsse als generell zu jener Zeit angenommen. Bei seinem Besuch der Galapagos-Inseln fand Darwin unter anderem die Schnäbel einiger finkenähnliche Vogelarten, der Darwinfinken, die sich

von Insel zu Insel und auch von Finken am Festland unterschieden. Er nahm an, dass diese Vögel zu unterschiedlichen Arten gehörten, die sich durch Kolonialisierung der Inseln aus einer einzigen ursprünglichen, am Festland heimischen, Art entwickelt hatten.

Darwin zeigte während der Expedition besonderes Interesse an Anpassungen (Adaptationen) an die verschiedenen Lebensräume Südamerikas, also Eigenschaften die Organismen in einer bestimmten Umgebung einen Überlebens- oder Fortpflanzung-Vorteil verschaffen. Später sollte er erkennen, dass sich durch das Anpassen einer Spezies an Umweltbedingungen eine neue Art entwickeln kann. Heutzutage weiß man, dass die Vielfalt der Schnabelformen bei den Darwinfinken dafür ein anschauliches Beispiel ist (siehe Abb. 3). Darwin erkannte also den Zusammenhang zwischen Anpassung und Evolution, und konzentrierte sich daher auf das Verstehen von Mechanismen der Adaptation. Sein Erklärungsmodell war primär das der **natürlichen Selektion**, welches später genauer beschrieben wird. Es ist zu erwähnen, dass Darwin - obwohl er in jungen Jahren als sehr gläubiger Christ bezeichnet werden konnte - gegen Ende seines Lebens davon überzeugt war, dass hinter der Entstehung der Arten kein göttlicher Plan steckte.⁵

Certhidea olivacea
Waldsänger-Darwinfink
Nahrung: Kleine Insekten und Spinnen



Geospiza magnirostris
Großgrundfink
Nahrung: Samen und gelegentlich Spinnen



Camarhynchus heliobates
Mangrove-Darwinfink
Nahrung: Große Insekten und Larven, benützt manchmal Werkzeuge mit dem Schnabel



Geospiza scandens
Kaktus-Grundfink
Nahrung: Vorwiegend Pollen, Nektar, Früchte und Samen der *Opuntia*-Kakteen



Abbildung 3.3: Vier Beispiele für Darwinfinken und ihre Ernährungsweise.

3.2.3. On the Origin of Species

Während der Expedition mit der Beagle erkrankte Darwin schwer, ein Umstand der ihn zunehmend an sein Haus in der Nähe von London fesselte, wo er sich der Publikation seiner Bücher und der Ausarbeitung seiner Theorie der natürlichen Selektion widmete.⁶ Kurz bevor er bereit für die Veröffentlichung seiner Ideen war, erhielt er 1858 von Alfred Russel Wallace ein Manuskript zugesandt, in dem Wallace seine unabhängig von Darwin entwickelte eigene Theorie zur

vorstellte, die Darwins Theorie der natürlichen Selektion sehr ähnlich war. Darwin's und Wallace's wissenschaftliche Abhandlungen wurden gemeinsam der Öffentlichkeit präsentiert, erhielten jedoch nur wenig Aufmerksamkeit.⁷ Im Jahr darauf veröffentlichte Darwin sein nun fertiggestelltes Werk *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, welches gleich nach seinem Erscheinen ausverkauft war.⁸ Wallace veröffentlichte ebenfalls noch weitere Werke zur Evolution, er erreichte jedoch nie die Bedeutung von Darwin.⁹

In der ersten Ausgabe von *On the Origin of Species* beschreibt Darwin seine Theorie zur Variation und Evolution, ohne den Begriff „Evolution“ zu erwähnen; vielmehr spricht er von „descent with modification“. Er erläutert seine Idee, dass alle heute lebenden Arten von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen. Die Nachkommen dieser Vorfahren hätten sich durch spezifische Selektionsdrücke aufgrund unterschiedlicher Umweltbedingungen durch **natürliche Selektion** (*natural selection*) angepasst, was zu Speziationen (Artbildungen) führte. Die Stammesgeschichte der Lebewesen stellte er als Baum dar, wobei die rezenten Arten an den Spitzen der Zweige sitzen, und jede Astgabelung einen gemeinsamen Vorfahren darstellt. Viele Zweige in der Evolution sind jedoch Sackgassen; diese Arten sind ausgestorben. Darwin benützte Linné's Klassifikationsschema, da er erkannte, dass die Einordnungen der verschiedenen Arten in Linné's System Verwandtschaftsbeziehungen widerspiegeln, die auf gemeinsame Vorfahren zurück zu führen sind.



Bereits vor *On the Origin of Species* veröffentlichte Darwin, zusammen mit Wallace, seine Theorie der Evolution in einem Artikel. Dieser generierte jedoch wenig Aufmerksamkeit.

3.2.4. Darwins Idee der natürlichen Selektion

1798 veröffentlichte der britische Ökonom Thomas Malthus seine Hypothese, dass viel menschliches Leid wie Krieg und Hunger dadurch erklärbar sei, dass die Menschheit mehr Nachkommen produziere als von der Umwelt versorgt werden können. Darwin wandte diese Hypothese als Erklärungsmodell für seine Idee der natürlichen Selektion an. Er erkannte, dass beinahe alle Arten eine Überzahl an Nachkommen hervorbringen, von denen nur die wenigsten überleben, da die meisten Nachkommen Umweltfaktoren (z.B. Trockenheit oder Nahrungsknappheit) zum Opfer fallen. Er erkannte auch, dass vor allem diejenigen Nachkommen überleben, die am besten an die jeweiligen Umweltbedingungen angepasst wären (=natürliche Selektion). Diese könnten sich fortpflanzen und dadurch ihre optimalen Merkmale an die nächste Generation weitergeben, weniger gut angepasste Individuen hingegen würden

eher sterben bevor sie die Chance zur Reproduktion hätten, etwa weil sie nicht schnell genug vor einem Raubtier fliehen könnten. So würden günstige Merkmale eher weitergegeben werden, und wären nach einigen Generationen viel stärker in der Gesamtpopulation vertreten.

Darwin etablierte die natürliche Selektion als Mechanismus der Evolution. Dabei stützte er sich zuerst, um mögliche Skeptiker zu überzeugen, auf die künstliche Selektion, sprich selektive Züchtungen durch den Menschen. Hierbei werden Wildtiere oder -Pflanzen durch selektive Auswahl, Weitervermehrung und Kreuzung von Individuen über viele Generationen hinweg auf bestimmte Eigenschaften hin gezüchtet, bis sie oft nur noch wenig Ähnlichkeit mit ihrer Wildform haben (Bsp.: Dem heutigen Blumenkohl merkt man seine Verwandtschaft mit dem Wildkohl kaum mehr an). Er benützte dafür die Haustauben als Beispiel (siehe Abb. 4), von denen es, wie er bemerkte, viele sehr unterschiedliche Variationen gibt, die jedoch wahrscheinlich alle von der gleichen Art abstammen.¹⁰ Ausgehend von der künstlichen Selektion, die schon nach relativ kurzer Zeit zu starken Veränderungen führen kann, postulierte Darwin, dass auch die natürliche Selektion innerhalb von einigen hundert Generationen starke Veränderungen in einer Art herbeiführen könnte.

3.2.5. Näheres zur natürlichen Selektion

Man kann prinzipiell drei Schritte nennen, die zu der Anpassung einer Population führen können:

1. Nur ein Bruchteil der Nachkommen überlebt, da ein Lebensraum eine begrenzte Tragekapazität hat.
2. Bestimmte vererbare Merkmale führen dazu, dass gewisse Individuen in einer bestimmten Umwelt eher überleben und sich eher fortpflanzen als andere (natürliche Selektion).
3. Die Merkmale werden an die Nachkommen des Individuums weitergegeben, und wiederum vermehrt an die Nachkommen der Nachkommen, da diese bessere Überlebens- und Fortpflanzungschancen haben. Das führt mit der Zeit

dazu, dass in der Gesamtpopulation mehr Individuen das Merkmal aufweisen.

Natürliche Selektion ist einer von mehreren Evolutionsfaktoren. Sie führt über lange Zeitspannen dazu, dass eine Population besser an ihre Umweltbedingungen angepasst ist. Ändern sich diese Bedingungen, setzen sich neue Anpassungen durch, was zur Bildung einer neuen Art führen kann. Hierbei durchlaufen nicht die Individuen selbst (wie Lamarck dachte) sondern ganze Population evolutionäre Veränderungen. Diese sind von Umweltbedingungen (biotisch und abiotisch) abhängig, welche einen Selektionsdruck ausüben. Selektion wirkt auf den Phänotyp, nicht den Genotyp; aber günstige phänotypische Merkmale werden nur weitervererbt, wenn sie eine genetische Basis haben. Anpassungen die im Laufe des Lebens entstehen werden somit nach der klassischen Auffassung der Vererbung nicht an die Nachkommen weitergegeben. Zudem sollte bedacht werden, dass sich Umweltbedingungen mit der Zeit und dem Ort ändern können, was beeinflusst, welche Merkmale durch natürliche Selektion bevorzugt weitergegeben werden und welche nicht.

3.3. Wissenschaftliche Argumente für die Evolutionstheorie

Trotz vieler Tatsachen, die Darwins Theorie untermauerten, fand er doch einige Ungereimtheiten, welche seine Argumentation schwächten. So bezeichnete er etwa die Entstehung der Blütenpflanzen als „abscheuliches Rätsel“ und er erkannte, dass es viele Lücken in der Vielzahl der Fossilienfunde gab.

3.3.1. Raubdruck bei Guppys

Heutzutage existieren viel mehr Belege für Evolution als zu Darwins Zeiten. Dazu zählt etwa die evolutionäre Anpassungsgabe der Spezies der Guppys; sie sind beliebte Aquarienfische bei denen sich ein interessanter Effekt von Raubdruck beobachten lässt. Prädatoren (Räuber) spielen oft eine wichtige Rolle in der



"Homing pigeon", © Andreas Trepte, www.photo-natur.net

Abbildung 3.4: Vier verschiedene Taubenarten. Von links nach rechts: Schuppentäubchen (Wildtaube), Brieftaube (auch „Felsentaube“, Ursprungsart der domestizierten Tauben), Brüner Kröpfer und schwarze Pfautaube (Rassetauben, veredelte Formen der ursprünglichen domestizierten Tauben).



© E Dale Broder

Abbildung 3.5: Zwei männliche adulte Guppies, oben aus einem Gewässer mit vielen Räubern, unten aus einem mit wenigen Räubern.

Evolution: Sie üben einen Selektionsdruck aus, da sie mit höherer Wahrscheinlichkeit Individuen angreifen und fressen, die z.B. zu auffällig oder langsam sind oder sich nicht effizient verteidigen können. Eine Population von Beutetieren passt sich mit der Zeit an den Druck durch die jeweiligen Räuber an (auch Pflanzen entwickeln Anpassungen als Reaktion auf Herbivoren¹¹). John Endler, ein amerikanischer Biologe/ Ökologe,¹² untersuchte viele Jahre lang evolutionäre Anpassungen bei Guppies. Er fand bei Wildpopulationen in Trinidad eine große Variabilität in der Farbmusterung der adulten Guppymännchen. Kräftig gefärbte Männchen werden bevorzugt von Weibchen als Geschlechtspartner gewählt, jedoch macht die Färbung die Männchen für Prädatoren leichter erkennbar. Daher werden bunte Männchen eher gefressen als ihre unauffälligen Artgenossen.

Bei Beobachtungen verschiedener Wildpopulationen fand Endler, dass in Populationen, die höherem Raubdruck ausgesetzt waren (die also in einem Umfeld mit mehr Räubern lebten), die Männchen signifikant weniger bunte Färbung aufwiesen (siehe Abb. 5). Endler stellte die Hypothese auf, dass ein erhöhter Raubdruck zu einer natürlichen Selektion des Merkmals „unauffälligere Färbung“ führen würde. Die Hypothese bestätigte sich, als er eine Populationen mit bunten Männchen in einem Gebiet mit vielen Räubern aussetzte; sie entwickelte eine signifikant unauffälligere Färbung. Die Nachteile durch Raubdruck dominierten also über die Vorteile durch Weibchenwahl.¹³ Um zu testen, ob auch der umgekehrte Effekt zu beobachten sei, setzte Endler eine andere Population in einem Gebiet aus, wo die einzigen Prädatoren Zahnkärpflinge waren. Zahnkärpflinge ernähren sich von jungen Guppies, die noch nicht ihre adulte Färbung angenommen haben; die auffällige Färbung der erwachsenen Männchen stellt daher keinen Nachteil dar. In der Tat entwickelten sich in dieser Population vermehrt Männchen mit auffälligeren Farben, da diese (bzw. deren männliche Vorfahren) einen höheren Fortpflanzungserfolg haben. Endler zeigte somit, dass sich Anpassungen bezüglich der Färbung in Wildpopulationen sehr schnell durchsetzen können.



In Wildpopulationen von Guppies gibt es einerseits Selektion von unauffälliger Färbung (durch Raubdruck) und andererseits von auffälliger Färbung (durch Weibchenwahl).

3.3.2. Fossilbelege

Fossilien zählen zu den wichtigsten Belegen der Evolution. Sie zeigen auf, wie sich Arten über lange Zeit hinweg in ihrer Morphologie und Anatomie gewandelt haben und wie sich ausgestorbene von rezenten Arten unterscheiden, sowie den generellen Evolutionsverlauf (Veränderung der Arten über die Zeit, Artaufspaltungen und Aussterben). Oft zeigen sie auch die Ursprünge von rezenten Lebewesen auf, wie etwa im Fall der Wale (die Ordnung der *Cetacea*). Die heutigen Cetacea setzen sich zusammen aus den Bartenwalen und den Zahnwalen, zu denen auch die Delphine zählen. Die frühesten Vertreter dieser Ordnung traten vor etwa 50-60 Millionen Jahren auf. Zahlreiche Fossilfunde aus den letzten Jahrzehnten dokumentieren die Entwicklung der Wale von Land- zu Meeresbewohnern, darunter Fossilien des Pakicetus (ein landlebender Vorfahr der Wale), die in Pakistan gefunden wurden.¹⁴ Diese Funde zeigen auf wie sich im Laufe der Zeit die Hinterextremitäten und das Becken zu verkümmerten Überresten, und die Vorderextremitäten zu Flossen entwickelt haben (siehe Abb. 6). Gemeinsam mit molekularbiologischen Untersuchungen führten die Fossilien der frühen Walvorfahren zu der Erkenntnis, dass rezente Walarten sehr eng mit den Paarhufern verwandt sind.¹⁵

Diacodexis
landlebend, † vor ca. 46
Mio. Jahren



Pakicetus
landlebend, † vor ca.
41 Mio. Jahren



Ambulocetus
aquatisch, † vor ca. 49
Mio. Jahren



Dorudon
aquatisch, † vor ca. 34
Mio. Jahren



Balaena mysticetus
aquatisch, rezente Art

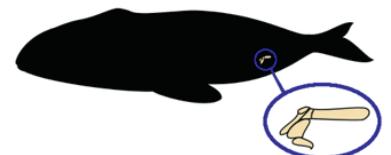


Abbildung 3.6: Skizzen einiger Vorfahren (und deren Verwandter) der rezenten Wale, inklusive eines noch lebenden Grönlandwales (*Balaena mysticetus*). Die Skizzen zeigen auch die hinteren Extremitäten und Becken, beschrieben sind Lebensweise und Zeitpunkt des Aussterbens.

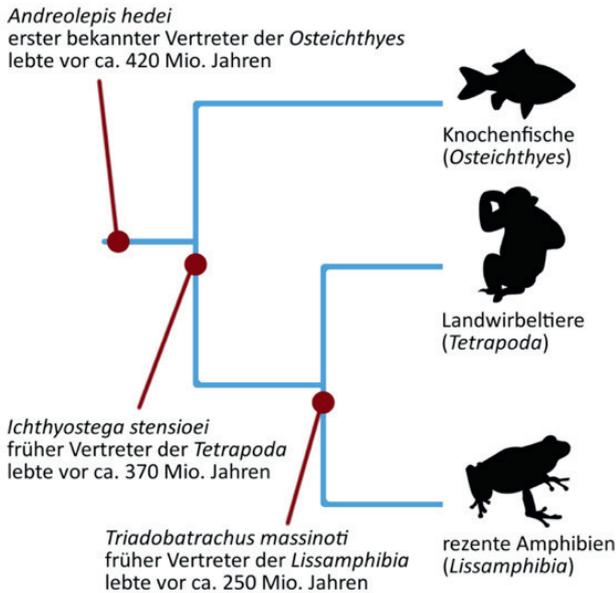


Abbildung 3.7: Ein vereinfachter Stammbaum, der die Verwandtschaft zwischen Knochenfischen, Landwirbeltieren und rezenten Amphibien aufzeigt.

Fossilfunde können zur Bestätigung früherer Hypothesen herangezogen werden. So wurde anhand anatomischer Merkmale die Vermutung geäußert, dass Landlebewesen aus Fischen hervorgegangen wären, während die rezenten Amphibien aus Landwirbeltieren entstanden sind. Diese Hypothese konnte durch Überprüfung des Alters verschiedener Fossilienfunde getestet werden. Sollte diese Vermutung richtig sein, müssten die ältesten Fossilien von Landwirbeltieren jünger als die ältesten Fischfossilien sein, und die ältesten Amphibienfunde ihrerseits jünger sein als die ältesten Landwirbeltiere (zur Entwirrung dieses komplizierten Satzes, siehe Abb. 7). Viele Hypothesen die auf diese Weise aufgestellt wurden, konnten durch neue Methoden wie z.B. mittels radioaktiver

Homologe Merkmale sind Ähnlichkeiten zwischen Taxa, die auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückzuführen sind.

Datierungsmethoden bestätigt werden. Dies zeigt einerseits, dass die Annahmen die wir über den Evolutionsverlauf haben richtig sind, und andererseits dass die Methoden zur Überprüfung richtig gewählt sind.

3.3.3. Homologien

Ähnlichkeiten zwischen rezenten Arten sind oft zurückzuführen auf ihre Verwandtschaft zueinander. Selbst wenn sich im Laufe der Evolution nah verwandte Arten unterschiedlich entwickeln, bleiben meist ähnliche Merkmale (anatomisch, physiologisch oder verhaltensbiologisch) bestehen, auch wenn diese oftmals inzwischen unterschiedliche Zwecke erfüllen. Wenn zwischen verschiedenen Taxa übereinstimmende Merkmale – z.B. Organe oder physiologische Prozesse – durch einen gemeinsamen evolutionären Ursprung erklärbar sind, und sie auf der gleichen genetischen Information beruhen, spricht man von **Homologien**. Nah verwandte Arten weisen mehr homologe Merkmale auf als weiter entfernt verwandte Arten. Viele dieser Homologien wurden früher auch zur Klärung von Verwandtschaftsverhältnissen genutzt, doch meist bestehen noch viel mehr Homologien als man zunächst annahm.

So teilt etwa der Mensch mit der Fledermaus, dem Wal und der Katze (und anderen Tetrapoden) einen gleichen Grundbauplan der Knochen in den Vorderextremitäten. Da sich diese jedoch mit der Zeit an verschiedene Bewegungsarten (heben, laufen, schwimmen, fliegen) angepasst haben, sehen sie heute sehr verschieden aus und erfüllen auch unterschiedliche Zwecke, obwohl die Anordnung die gleiche geblieben ist (siehe Abb. 8). Die Skelettelemente der Vorderextremitäten

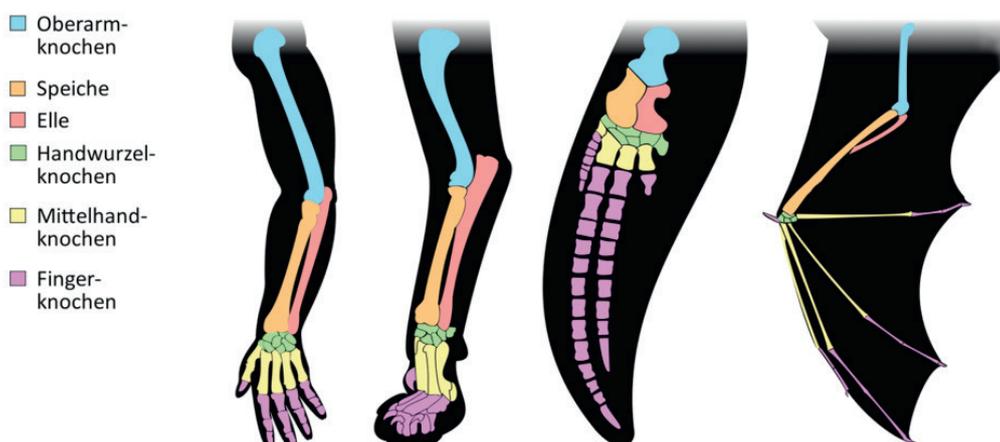


Abbildung 3.8: Von links nach rechts: Vorderextremität eines Menschen, einer Katze, eines Wales und einer Fledermaus.

stellen in diesem Fall homologe Strukturen dar, welche schon beim gemeinsamen Vorfahr in dieser Anordnung vorhanden waren, und zeigen die Verwandtschaft zwischen diesen vier Taxa auf. Eine zufällige Ähnlichkeit wäre in diesem Fall sehr unwahrscheinlich; vor allem wenn man beachtet wie viele andere Ähnlichkeiten es zwischen diesen Arten gibt wird man ihre Verwandtschaft kaum abstreiten können. Eine weitere Homologie findet sich in der Embryonalentwicklung der Wirbeltiere. In einer bestimmten Phase der Embryonalentwicklung weisen alle Wirbeltiere hinter dem After einen Schwanz und Kiementaschen auf. Diese Kiementaschen entwickeln sich später zu unterschiedlichen Strukturen, wie etwa zu Kiemen bei Fischen und zur eustachischen Röhre (Verbindung zwischen Mittelohr und Rachen) beim Menschen.

Der Zoologe Ernst Haeckel stützte hierauf sein *Biogenetisches Grundgesetz*, das heute nur mehr teilweise gilt. Haeckel lebte zu Zeiten Darwins, und versuchte die Ideen von Lamarck, Goethe und Darwin zu synthetisieren. Sein Grundgesetz besagt, dass erwachsene niedrig entwickelte Lebewesen gleich den embryonalen Stadien höher entwickelter Lebewesen seien. Die Embryonalentwicklung eines höher entwickelten Wesens spiegle somit seine Stammesgeschichte wider. Seine Auffassung der Evolution war linear, nicht verzweigt, und er sah die Menschen als die höchstentwickelten Lebewesen an. Haeckels Theorie wurde allerdings schon bald von Karl Ernst von Baer widerlegt, der erkannte, dass Embryonen einander zwar ähneln, sich allerdings die gleichen Strukturen mit der Zeit zu unterschiedlichen Organen entwickeln und z.B. menschliche Embryonen nie eine Phase durchlaufen, in der sie tatsächlich einem adulten Fisch oder Frosch ähneln. Das Biogenetische Grundgesetz war dennoch lange akzeptiert.¹⁶

Ein relativ eindeutiger Zeuge der Evolution ist die Existenz von **Rudimenten** (englisch „vestigis“). Das sind übrig gebliebene Strukturen, die zwar für die Vorfahren

von großer Bedeutung waren, für die heutigen Lebewesen die diese Rudimente besitzen jedoch kaum von Vorteil sind. Beispielsweise findet man bei einigen Schlangen und bei Walen verkümmerte Beckenknochen und Hinterextremitäten, die zwar für ihre vierbeinigen Vorfahren eine wichtige Funktion erfüllten, jedoch für diese rezenten Arten nicht mehr. Eine weitere Homologie ist zu finden im genetischen Code, bzw. der Benützung von DNA und RNA, den alle Lebewesen auf der Erde teilen. Man kann davon ausgehen, dass bereits der gemeinsame Vorfahr aller rezenten Lebensformen diesen Code verwendete. Abgesehen vom Code teilen sich auch noch weit entfernt verwandte Arten (z.B. Menschen und Bakterien) oft Gene, die auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückzuführen sind und in rezenten Arten wiederum oftmals verschiedene Funktionen erfüllen.



Rudimente sind Überbleibsel von einstmal wichtigen Strukturen der Vorfahren.

3.4. Stammbäume

Homologien erlauben uns das Aufstellen von Stammbäumen, und das Rückschließen auf Merkmale gemeinsamer Vorfahren. Homologe Merkmale die erst relativ spät aufgetreten sind, werden nur von einer kleinen Gruppe Organismen geteilt. So teilen etwa alle Tetrapoden (Landwirbeltiere; Vierbeiner) den gleichen Bau der Knochen in den Extremitäten, doch weiter zurückliegende Vorfahren (aller Tetrapoden) weisen dieses Merkmal noch nicht auf. Zwar besitzen Tetrapoden-Extremitäten auch gewisse Ähnlichkeit zu den Extremitäten der Fleischflossler (*Sarcopterygii*), doch andere Elemente dürften nach der Aufspaltung dieser Linien in der Evolutionsgeschichte entstanden sein, da sie nur innerhalb der Tetrapoden vorkommen. Es ergibt sich eine Hierarchie, die mit der Annahme übereinstimmt, alle Organismen würden von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen: Alle Lebewesen teilen die Basis

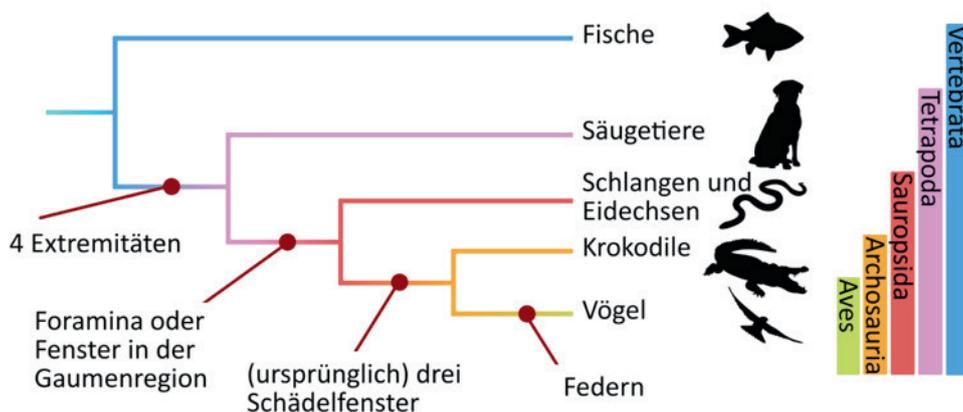


Abbildung 3.9: Ein Stammbaum einiger Taxa der Wirbeltiere (Vertebrata). Rote Punkte symbolisieren die jeweiligen Synapomorphien (siehe Kapitel 26.2.2.), die die Taxa rechts davon von den anderen Taxa abgrenzt. Am rechten Rand sind die verschiedenen Klassifizierungsebenen der Vögel aufgelistet, in den Farben der jeweils auch darin inkludierten Tiergruppen.

(den genetischen Code), doch alle kleineren Gruppen besitzen eigene Homologien, die sie von anderen Gruppen abgrenzen.

Aus dieser Erkenntnis heraus lassen sich Stammbäume generieren (siehe Abb. 9). In einem Stammbaum steht jede Abzweigung für einen gemeinsamen Vorfahren. Oftmals werden in einem Stammbaum auch die Homologien inkludiert, die die einzelnen Gruppen auszeichnen. So teilen etwa alle Tetrapoden die Homologie „vier Extremitäten“ und alle Vögel teilen das Merkmal „Federn“. Vögel zählen auch zu den Tetrapoden, doch sie sind untereinander näher verwandt als eine bestimmte Vogelart z.B. zu den Säugetieren. Ein Indiz dafür ist eben die Homologie „Federn“, da diese nur von den Vögeln innerhalb der Tetrapoden geteilt wird und angenommen werden kann, dass auch der gemeinsame Vorfahr aller Vögel dieses Merkmal bereits besaß.

Stammbäume können oft irreführend sein, da der absolute Abstand zwischen Gruppen nicht immer ihre Verwandtschaft widerspiegelt. Es gilt immer, dass die nächstgelegene Abzweigung zu der rezenten Gruppe (und nicht die nächstgelegene Gruppe) die engste Verwandtschaft anzeigt, da sie den spätesten gemeinsamen Vorfahren aufzeigt. Beispielsweise liegen in Abbildung 9 die Säugetiere zwar näher an den Fischen als den Vögeln, jedoch sind sie mit den Fischen tatsächlich am weitesten verwandt. Das liegt daran, dass der letzte gemeinsame Vorfahr von Säugetieren und Fischen schon weiter zurückliegt (weiter links in Abb. 9) als der von Säugetieren und den anderen Tetrapoden. Ein Indiz ist hierfür natürlich die Homologie „vier Extremitäten“, die die übrigen abgebildeten Gruppen nicht mit den Fischen teilen. Die „Äste“ eines Stammbaumes sind willkürlich rotierbar (siehe Abb. 10), das heißt die Anordnung auf der y-Achse ist willkürlich gewählt (aber nicht die Abzweigungen). Obwohl Stammbäume auf vielen verschiedenen Daten beruhen (Genetik, Anatomie, Morphologie...) bilden sie nur Hypothesen ab.

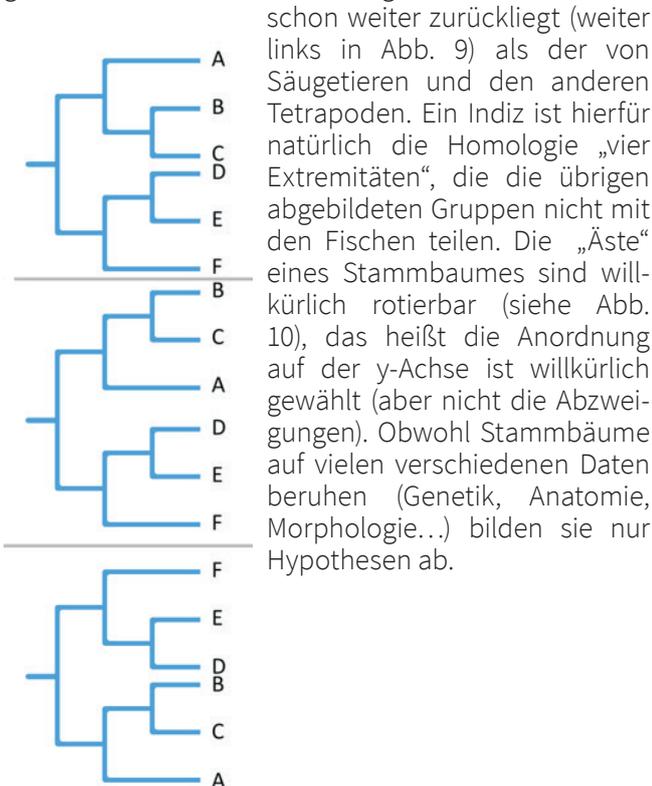


Abbildung 3.10: 3 Stammbäume, die die gleiche Aussage über die Verwandtschaft der Taxa A-F haben, jedoch mit rotierten Stämmen.



Den nächsten Verwandten im Stammbaum findet man, indem man die Abzweigung sucht, die zeitlich gesehen direkt vor der rezenten Art liegt.

3.4.1. Konvergente Evolution

Nicht alle Ähnlichkeiten zwischen Taxa weisen auf eine Verwandtschaft hin. In einigen Fällen entwickeln sich ähnliche Merkmale in unterschiedlichen Gruppen unabhängig voneinander, da sie als Anpassung an ähnliche Lebensumstände (bzw. Umweltbedingungen) entstehen. Wenn sich ursprünglich unähnliche Strukturen oder Organe in verschiedenen Taxa mit der Zeit ähnlicher werden - durch ebendiesen Prozess - spricht man von **konvergenter Evolution** bzw. der Ausbildung von **Konvergenzen**. Die daraus entstehenden Merkmale nennt man **analog** (anstatt homolog).

Ein Beispiel ist die Ähnlichkeit zwischen dem Kurzkopfgleitbeutler und dem Gleithörnchen. Ersteres zählt zu den Beuteltieren (Marsupialia) und lebt in Australien, Letzteres zählt jedoch zu den Placentatieren (Eutheria bzw. Placentalia¹⁷) und ist in Nordamerika heimisch. Obwohl die beiden Spezies zwei verschiedenen Unterklassen angehören und somit nur weit entfernt miteinander verwandt sind (der Gleitbeutler ist als Beuteltier näher mit dem Känguru verwandt als mit dem Gleithörnchen), ähneln sie sich äußerlich sehr stark und teilen auch die Fortbewegungsart des Gleitens. Die beiden unterscheiden sich jedoch stark in anderen Merkmalen, wie etwa der Brutpflege und der Anatomie.



Homologien beruhen auf der Weitergabe eines Merkmales von einem gemeinsamen Vorfahren. Analogien beruhen auf konvergenter Evolution, d.h. Ähnlichkeit durch Anpassung an ähnliche Bedingungen.

Lesetipps (für Leute die besonders viel Zeit haben und sich besonders für Evolution und Wissenschaftsgeschichte interessieren):

The Autobiography of Charles Darwin. Herausgegeben von N. Barlow (1958). Frei verfügbar auf <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F1497&viewtype=text&pageseq=1>

Um einen Einblick zu bekommen in das Leben und Denken eines der wichtigsten und einflussreichsten Naturwissenschaftler, und die Zeit in der er lebte und forschte.

On the Origin of Species. Von C. Darwin (1859). Frei verfügbar auf <http://darwin-online.org.uk/Variorum/1859/1859-1-dns.html>

Um das Buch zu lesen, das einen Paradigmenwechsel herbeiführen sollte, und zu sehen, wie wenig revolutionär Darwins Ideen heute erscheinen. Ein Klassiker der naturwissenschaftlichen Literatur.

The greatest show on Earth: The evidence for evolution. Von R. Dawkins (2009). Verfügbar unter anderem im Standort Urban Loritz-Platz der Stadtbibliothek Wien. Dawkins bespricht Argumente für die Evolutionstheorie von der Molekularbiologie zur radioaktiven Datierung, und gibt dabei einen guten Überblick über verschiedene Disziplinen und ihren Beitrag zur Evolutionsforschung.

Evolution's Quick Pace Affects Ecosystem Dynamics. Von J. Akst (2017). Artikel auf

<http://www.the-scientist.com/?articles.view/articleNo/49258/title/Evolution-s-Quick-Pace-Affects-Ecosystem-Dynamics/>.

Ein relativ neuer Artikel über (unter anderem) die vorhin besprochene Anpassungsgabe der Guppys und die Implikationen derselben.

Referenzen:

1. Kullmann W. Aristoteles und die moderne Wissenschaft. Stuttgart: Franz Steiner Verlag; 1998: 268.
2. Dictionary.com Unabridged. fossil [Internet]. 2017 [zitiert am 24.03.2017] URL: <http://www.dictionary.com/browse/fossil>
3. Wehner R, Gehring W. Zoologie. Stuttgart: Georg Thieme Verlag KG; 2013: 503.
4. Darwin C, Barlow N. The autobiography of Charles Darwin, 1809-1882: With original omissions restored. New York: Norton; 2005: 150-152.
5. Darwin C, Barlow N. The autobiography of Charles Darwin, 1809-1882: With original omissions restored. New York: Norton; 2005: 87.
6. Darwin C, Barlow N. The autobiography of Charles Darwin, 1809-1882: With original omissions restored. New York: Norton; 2005: 115-118.
7. Darwin C, Barlow N. The autobiography of Charles Darwin, 1809-1882: With original omissions restored. New York: Norton; 2005: 122.
8. Darwin C, Barlow N. The autobiography of Charles Darwin, 1809-1882: With original omissions restored. New York: Norton; 2005: 123.
9. Wallace AR. My life: A record of events and opinions. London: Chapman and Hall; 1905: 383-384.
10. Darwin CR. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life. London: John Murray, Albemarle Street; 1959: 20-18.
11. Futuyma DJ, Agrawal AA. Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. Proc Natl Acad Sci U S A. 2009; 106(43): 18054–61.
12. Deakin University. Prof John Endler: STAFF PROFILE [Internet]. 2016 [zitiert am 04.05.2017]. URL: <http://www.deakin.edu.au/about-deakin/people/john-endler>
13. Spektrum. Weibchenwahl [Internet]. 1999 [zitiert am 04.05.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/weibchenwahl/70446>.
14. Gingerich PD, Russell DE. Pakicetus Inachus, a New Archeocete (Mammalia, Cetacea) from the Early-Middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan). Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan. 1981; 25(11): 235-246.
15. Kemp TS. The origin and evolution of mammals. New York: Oxford University Press; 2005: 223-224.
16. DevBio 11e. Ernst Haeckel and the Biogenetic Law: (An informed opinion) [Internet]. [zitiert am 04.05.2017]. URL: <http://11e.devbio.com/wt260102.html>.
17. Spektrum. Eutheria [Internet]. 1999 [zitiert am 04.05.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/eutheria/23106>.

Phylogenie

In diesem Kapitel werden Stammbäume näher behandelt, sowie die Entschlüsselung von Verwandtschaftsverhältnisse in der Biologie und die Klassifizierung und Systematik des Lebens.

Univ.-Prof. Mag. Mag. Dr. Sylvia Kirchengast

Sarah Kainz, BSc

4. Phylogenie

4.1. Phylogenie und die Beziehung zu Verwandtschaftsverhältnissen

Dieses Kapitel befasst sich mit der **Systematik** (dem Einordnen von Lebewesen in Gruppen, die ihre Verwandtschaft zueinander widerspiegeln) und der **Taxonomie**, dem Benennen und Klassifizieren von Organismen (nicht zu verwechseln mit der Taxidermie; dem Ausstopfen von Tieren¹). Viele Prinzipien werden euch noch vom vorherigen Kapitel bekannt vorkommen.

4.1.1. Nomenklatur und Klassifikation

Um eine einheitliche Benennung in der Biologie zu gewährleisten verwendet man die **binomiale Nomenklatur**, die bereits 1758 von Carl von Linné entwickelt wurde. Sie funktioniert mit Doppelnamen, wobei der erste Teil großgeschrieben wird und für die **Gattung** steht (z.B. Homo), der zweite Teil wird kleingeschrieben und bezeichnet die **Art** (z.B. sapiens), die eine Untergruppe in der Gattung darstellt. Neben dieser Art der Benennung entwickelte Linné auch ein hierarchisches Klassifikationssystem, welches Lebewesen ihrer Verwandtschaft nach in immer allgemeinere Gruppen bzw. Klassifikationsebenen (von der Art bis zum Reich) einteilte. Das Linné'sche System ordnet verwandte Gattungen in gleiche **Familien** ein, Familien in **Ordnungen**, diese in **Klassen**, Klassen in **Stämme** und diese in **Organismenreiche**. Heutzutage teilt man die Reiche zusätzlich noch in drei übergeordnete **Domänen** ein (siehe Abbildung 1). Systematische Einheiten (wie z.B. Gattung oder Domäne) bezeichnet man allgemein auch als Taxa (Einzahl **Taxon**). So ist sowohl *Homo* als auch *sapiens* ein Taxon.



Abbildung 4.1: Die Klassifikationsebenen am Beispiel Mensch. Die abgebildeten Organismen sind: Mensch, Homo habilis (ausgestorben), Schimpanse, Lemur, Hund, Krokodil, Webspinne und Steinpilz.

mehr) Neue steht. Ein Verzweigungspunkt symbolisiert also eine Stammart bzw. den gemeinsamen Vorfahren der nachfolgenden Taxa. Stammbäume enthalten auch oft eine Wurzel, die den letzten gemeinsamen Vorfahren aller weiteren aufgezeichneten Taxa darstellt. Taxa die einen unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren haben nennt man **Schwesterntaxa**. Führt ein Verzweigungspunkt zu mehr als zwei Linien nach der Spaltung nennt man dies eine **Polytomie**; das weist häufig darauf hin, dass man die genauen Abstammungsverhältnisse noch nicht kennt. Ein gängiger Irrglaube ist, dass bei benachbarten Taxa sich eines aus dem jeweils anderen Taxon entwickelt habe. Dies ist nicht der Fall, sie stammen lediglich vom gleichen Vorfahren ab und haben sich beide mit der Zeit verändert, entsprechen also beide nicht mehr dem Vorfahren. So ist es etwa falsch zu



Die binomiale Nomenklatur bezeichnet mit dem ersten Namen die Gattung, mit dem Zweiten die Art.

4.1.2. Klassifikation und Phylogenie

Ein phylogenetischer Stammbaum zeigt die Evolutionsvergangenheit von und somit die Verwandtschaft zwischen Taxa auf. Manchmal stimmen diese Verzweigungen mit den traditionellen Klassifizierungen, die auf Ähnlichkeit beruhen, überein, doch oftmals müssen auch Zuordnungen und Platzierungen geändert werden, wenn neuere Untersuchungen andere Verwandtschaftsverhältnisse aufzeigen als ursprünglich angenommen wurde.

Phylogenetische Stammbäume (siehe Abb. 2) stellen Hypothesen über Evolutionsverläufe dar und werden häufig als Aneinanderreihung von Gabelungen dargestellt, wobei jeder dieser **Verzweigungspunkte** (Gabelung) für die Aufspaltung eines Taxons in zwei (oder

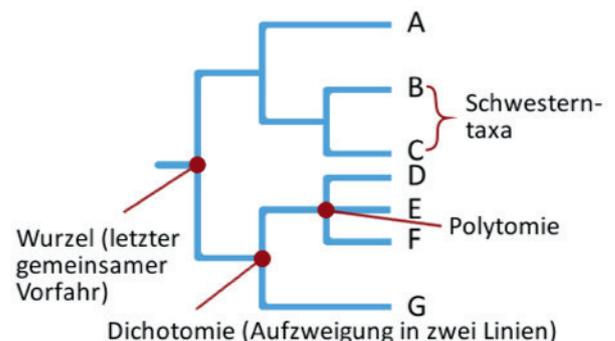


Abbildung 4.2: Ein Stammbaum, der eine Wurzel, einige Dichotomien, eine Polytomie und einige Schwesterntaxa aufweist.

glauben, der Mensch stamme vom Schimpansen ab: Sie teilen nur die gleiche Stammart die sich vor einigen Millionen Jahren² in zwei Linien aufgespalten hat, welche sich mit der Zeit in die zwei rezenten Arten entwickelt haben.

4.2. Die Rekonstruktion der Evolution

Verschiedene Informationen werden herangezogen, um die Stammesgeschichte der Lebewesen zu rekonstruieren und daraus Stammbäume ableiten zu können. Dazu zählen morphologische, genetische und biochemische Eigenschaften, die rezente Arten miteinander und mit bereits ausgestorbenen Organismen teilen.

4.2.1. Homologien und Analogien

Zur Erinnerung: Ähnlichkeiten zwischen Taxa die auf eine gemeinsame Abstammung zurückzuführen sind, nennt man Homologien. Sie können z.B. morphologischer, anatomischer oder auch genetischer Natur sein. Starke Ähnlichkeiten zwischen Taxa sind häufig Homologien und erlauben daher Rückschlüsse auf Verwandtschaftsverhältnisse zu ziehen. Leider trifft dies nicht immer zu; Analogien (Ergebnisse konvergenter Evolution) sind Ähnlichkeiten zwischen Taxa, die nicht nahe miteinander verwandt sind; sie haben sich separat in den verschiedenen Taxa entwickelt. Ein Beispiel hierfür ist die äußerlich starke Ähnlichkeit zwischen dem Australischen Beutelmull und dem Nordamerikanischen Maulwurf (abgebildet in Abb. 3). Der Beutelmull gehört zur Gattung *Notoryctes*, die zu den Beuteltieren zählt; der Maulwurf hingegen zur Gattung *Scalopus* (ein Plazentatier). Während bei Beuteltieren die Embryonalentwicklung teils in einem Beutel außerhalb des Mutterleibs stattfindet, verläuft sie bei Plazentatieren ausschließlich im Körperinneren der Mutter. Die beiden Arten unterscheiden sich somit grundlegend in ihrer Physiologie und den Fortpflanzungsorganen, die Körperform und andere Merkmale hingegen sind bei beiden Arten an die grabende Lebensweise angepasst und daher analog.



Abbildung 4.3: Links der europäische Maulwurf (*Talpa europea*), und ein naher Verwandter, der europäische Igel.³ Rechts der Beutelmull (*Notoryctes typhlops*) und das nahe verwandte Känguru.⁴

Ein Anhaltspunkt für die Unterscheidung zwischen Analogie und Homologie ist die Komplexität des jeweiligen Merkmals. Eine Ähnlichkeit zwischen sehr komplexen Merkmalen deutet auf einen gemeinsamen Vorfahren hin, da sich ansonsten sehr viele Einzelheiten aus ursprünglich unterschiedlichen Merkmalen gleich entwickeln hätten müssen. Dies ist höchst unwahrscheinlich. Ein Beispiel ist die Zusammensetzung der Einzelknochen im Schädel von adulten Schimpansen und Menschen. Diese ist bei den beiden Arten fast ident; ein Indiz für die sehr nahe Verwandtschaft der zwei Spezies. Was für anatomische Merkmale gilt, gilt auch für genetische: Teilen die Gene zweier Taxa viele Nukleotidsequenzen miteinander sind diese mit hoher Wahrscheinlichkeit homolog. Verglichen werden diese Sequenzen, indem sie zuerst sequenziert werden und danach ähnliche Sequenzen untereinander gelegt und verglichen (engl. *alignment*) werden. In der Regel finden sich bei eng verwandten Arten weniger Unterschiede in Länge und Zusammensetzung der Nucleinsäuresequenzen als bei weiter entfernt verwandten. Die Unterschiede in der Länge sind hierbei das Ergebnis von Deletionen und Insertionen. Bestimmte Computerprogramme können *alignments* bilden; sie suchen in einem großen Datensatz die am besten zusammenpassenden Sequenzen und inkludieren dabei auch solche mit unterschiedlichen Längen.



Je komplexer das Merkmal, desto wahrscheinlicher handelt es sich bei Ähnlichkeit um eine Homologie und nicht eine Analogie.

4.2.2. Kladistik

Die Kladistik ist ein systematisches Verfahren, bei dem Organismen anhand ihrer Abstammung in Gruppen eingeteilt werden, die sogenannten **Kladen**. Eine Klade enthält eine Stammart und alle ihre Nachkommen. Kladen sind analog zu Taxa, jedoch stellen sie sozusagen eine Sonderform dar, da eine Klade immer eine Stammart und alle ihre Nachkommen enthält; dies nennt man eine **monophyletische** Gruppe. Im Gegensatz dazu gibt es auch die **paraphyletische** Gruppe, welche eine Stammart und einige - aber nicht alle - ihrer Nachkommen enthält. Dazu zählt die Gruppe der Reptilien, welche willkürlich die Vögel ausschließt, da diese sehr viele evolutionäre Neuheiten aufweisen, die sie auf viele Arten von ihren nahen Verwandten abgrenzen. Zusätzlich gibt es noch polyphyletische Gruppen, welche Taxa mit unterschiedlichen Stammarten umfasst. Dies ist oft ein Resultat von konvergenter Evolution, da diese zu morphologischen und anatomischen Ähnlichkeiten führt, die Systematiker dazu verleiteten, diese Taxa der gleichen Gruppe zuzuordnen.⁵

Beim Betrachten der gemeinsamen Merkmale eines Taxons unterscheidet man zwischen ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen, abhängig davon ob ein anderes Taxon dieselben Eigenschaften vom selben Vorfahren übernommen hat. Ein **gemeinsames ursprüngliches Merkmal (Symplesiomorphie)** ist bereits lange vor der Abspaltung der jeweiligen Klade von anderen Kladen entstanden, und findet sich daher auch in anderen (verwandten) Kladen. So ist etwa, wenn man die Säugetiere betrachtet, die Wirbelsäule eine Symplesiomorphie, da sie sich auch bei den anderen Vertretern der Wirbeltiere findet. Ist ein Merkmal jedoch erst nach der Abspaltung von anderen Kladen entstanden spricht man von einer **Synapomorphie** oder einem **gemeinsamen abgeleiteten Merkmal**. Ein Beispiel hierfür ist die Behaarung der Säugetiere; diese ist innerhalb der Klade Säugetiere neu entstanden. Auch die Wirbelsäule kann als Synapomorphie bezeichnet werden, wenn man die gesamte Klade der Wirbeltiere betrachtet. Apomorphie und Plesiomorphie (und somit auch Synapomorphie und Symplesiomorphie) sind relative Begriffe; abhängig von der betrachteten Ebene im Stammbaum.

Gemeinsame abgeleitete Merkmale dienen der Analyse stammesgeschichtlicher Verwandtschaftsbeziehungen. Hierfür muss man herausfinden, in welcher Klade ein solches Merkmal entstanden ist. Man wählt eine **Innengruppe (ingroup)** die man betrachtet, und zum Vergleich eine **Außengruppe (outgroup)** die aus einer Stammlinie kommt, die sich bereits vor der Innengruppe abgespalten hat, und idealerweise ein Schwester-taxon darstellt. Dann vergleicht man die Vertreter der Innengruppe miteinander und mit der Außengruppe hinsichtlich ihrer Merkmale, z.B. mithilfe einer Merkmalstabelle. So kann man feststellen, welche Merkmale an welchen Verzweigungspunkten entstanden sind, und daraus einen Stammbaum konstruieren, wie etwa in Abbildung 4.

Das Sparsamkeitsprinzip fordert, dass man die einfachste mögliche Erklärung für beobachtete Phänomene wählen soll.

4.2.3. Näheres zu Stammbäumen

Auch die Länge der Äste in einem Stammbaum kann Informationen beinhalten. Sie kann etwa proportional sein zu der Zeitspanne, die jeweils zwischen Evolutionsereignissen verstrichen ist. Alternativ kann sie auch die Anzahl der Veränderungen widerspiegeln, die sich in einem DNA-Abschnitt der Stammlinie angesammelt haben. Ist diese Information nicht gegeben, sollte ein Stammbaum nur hinsichtlich der Verzweigungsmuster interpretiert werden und nicht anhand der Länge der einzelnen Äste.

Ob der Stammbaum den man konstruiert hat tatsächlich die Realität widerspiegelt, kann man nie mit Sicherheit sagen. Bei 50 Arten gibt es z.B. $3 \cdot 10^{76}$ verschiedene Kombinationsmöglichkeiten. Um die bestmögliche Schätzung der wahren Verwandtschaftsverhältnisse tätigen zu können, verwendet man die Prinzipien der **maximalen Parsimonie** (auch *Sparsamkeitsprinzip* oder *Ockhams Rasiermesser*⁶⁾ und der **maximalen Wahrscheinlichkeit**. Ersteres fordert die einfachste bzw. sparsamste Erklärung, die mit den Beobachtungen übereinstimmt. Im Falle eines Stammbaumes wäre somit derjenige zu wählen, der abgeleitete Merkmale mit der geringsten Anzahl an Evolutionsereignissen erklärt. Das Prinzip der maximalen Wahrscheinlichkeit (*maximum likelihood*) hingegen basiert auf der Annahme, dass es bestimmte Regeln für die Veränderung von DNA gibt (DNA-Evolutionsmodelle). Nach diesen Regeln kann man berechnen, welcher Stammbaum mit der höchsten Wahrscheinlichkeit die tatsächlichen Evolutionsereignisse widerspiegelt. Dies ist jedoch in der Praxis sehr kompliziert. Es gibt verschiedene Computerprogramme, die jeweils mit dem einen oder anderen Prinzip arbeiten. Bei einer hohen Menge an Daten liefern jedoch meist beide Prinzipien ähnliche Ergebnisse.

Symplesiomorphien sind Merkmale, die sich bereits vor Abspaltung der betrachteten Klade entwickelt haben und daher auch in verwandten Kladen auftreten. Synapomorphien sind in der Stammtart der betrachteten Klade neu entstanden und werden daher nicht von Schwesterntaxa geteilt.

	Säugetiere (Außengruppe)	Schlangen und Eidechsen	Krokodile	Vögel
Foramina oder Fenster in der Gaumenregion (ursprünglich) drei Schädfenster	-	+	+	+
Federn	-	-	-	+

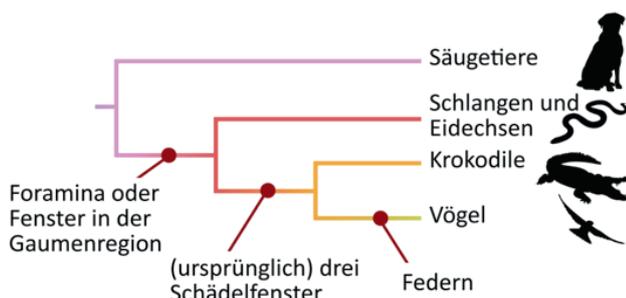


Abbildung 4.4: Eine Merkmalstabelle (+: Merkmal ist im Taxon vorhanden, -: Merkmal ist nicht im Taxon vorhanden) und ein darauf basierender Stammbaum.

4.3. Molekularbiologie, Genetik und andere neuere Entwicklungen

Wie bereits erklärt können die Äste eines Stammbaumes sowohl eine Zeitspanne als auch genetische Veränderung repräsentieren, was jedoch oft zu unterschiedlichen Längen führt. Dass die verstrichene Zeit nicht immer mit dem Ausmaß der Änderung der DNA korreliert liegt daran, dass verschiedene Gene unterschiedlich schnell evolvieren. So verändern sich etwa die Gene die für ribosomale RNA (rRNA) codieren sehr langsam: Sie sind **hoch konserviert** da sie eine sehr wichtige Rolle in der Proteinsynthese spielen⁷. Daher eignen sie sich gut für den Vergleich von Taxa, die sich schon vor langer Zeit aufgespalten haben. Demgegenüber steht die DNA der Mitochondrien (mtDNA), welche eine relativ schnelle Evolution durchmacht und somit gut geeignet ist für die Entschlüsselung naher Verwandtschaftsverhältnisse. Duplizierte (also verdoppelte) Gene sind besonders wichtig in der Evolution, da sie die Genomgröße erhöhen und somit mehr Möglichkeit für Variation geben. Mehrere Duplikationen führen zu **Genfamilien**, also Gruppen ähnlicher Gene innerhalb eines Organismus. Diese Gene bezeichnet man als **paraloge Gene**. Dies ist ein Typ von homologen Genen; der andere Typus sind die **orthologen Gene**. Dieser Terminus bezeichnet ähnliche Gene in verschiedenen Spezies, die ausgehen von einem Gen des letzten gemeinsamen Vorfahren dieser Spezies.⁸



Mit der molekularen Uhr kann man Zeitverläufe in der Evolution schätzen mittels Unterschieden im Erbgut, die sich mit der Zeit ansammeln.

Eine Methode in der Genetik, mit der die verstrichene Zeit zwischen Evolutionsereignissen geschätzt werden kann, ist die molekulare Uhr (siehe Abb. 5). Die Grundlage hierbei ist die Beobachtung, dass sich gewisse Genomabschnitte bzw. Aminosäuresequenzen⁹ mit stetiger Geschwindigkeit verändern. Man geht davon aus, dass die Anzahl der ausgetauschten Nukleotide proportional zur vergangenen Zeit ist seit dem letzten gemeinsamen Vorfahren (bei orthologen Genen), bzw. seit der Verdopplung der Gene (paraloge Gene). Die molekulare Uhr kann man für Gene eichen, wenn man ihre durchschnittliche Evolutionsgeschwindigkeit kennt, indem man die Anzahl der Basenaustausche gegen die Zeitpunkte von stammesgeschichtlichen Verzweigungen aufträgt (bekannt aufgrund von Fossilfunden, demonstriert in Abb. 5). Dadurch lassen sich auch Evolutionsereignisse zeitlich einordnen, zu denen es keine Fossilbelege gibt. Leider ist diese Methode fehlerbehaftet, da Faktoren wie Selektion die zeitliche Änderung eines Gens beeinflussen können. Weiters kann man mithilfe der molekularen Uhr auch Evolutionsereignisse berechnen, die älter sind als die meisten

Fossilfunde (ca. 550 Millionen Jahre). Diese Berechnungen sind allerdings mit großen Unsicherheiten verbunden, da man hier davon ausgeht, dass die molekulare Uhr immer gleich schnell gelaufen ist. Unsicherheiten kann man jedoch reduzieren, indem man statt nur eines Gens viele Gene zur Berechnung heranzieht: Schwankungen heben sich so im Durchschnitt auf.

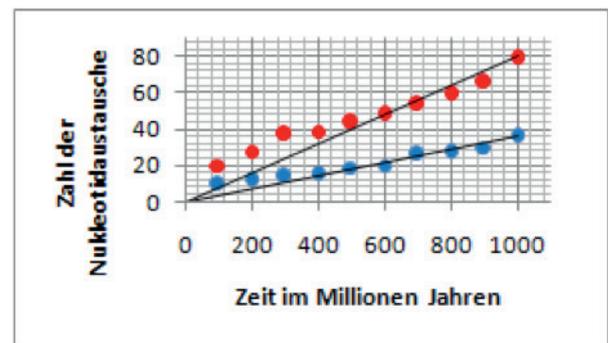


Abbildung 4.5: Ein Modellbeispiel einer molekularen Uhr, welche die verschiedenen Evolutionsgeschwindigkeiten zweier Proteine (rot und blau) zeigt. Die Zahl der Nukleotidaustausche ist in der Regel relativ betrachtet, etwa pro einem bestimmten DNA-Segment.

Seit den ersten Klassifizierungsversuchen hat sich viel verändert in der Systematik des Lebens. Während man anfangs alle Organismen entweder Pflanzen oder Tieren zuordnete, etablierte sich in den 1960er Jahren ein System mit fünf Organismenreichen: Monera (Prokaryonten), Protista (eine Gruppe von Eukaryonten die z.B. die Protozoen und Schleimpilze beinhaltet¹⁰), Plantae (Pflanzen), Fungi (Pilze) und Animalia (Tiere). Schon ein Jahrzehnt später wurde dieses System durch Untersuchungen der rRNA erschüttert; diese zeigten nämlich dass sich einige Prokaryonten untereinander so stark unterscheiden wie von Eukaryonten. Heutzutage verwendet man deshalb ein System mit der höchsten Ebene „Domäne“, welche die Gruppe der Eukarya, der Bacteria und der Archaea umfasst. Bacteria und Archaea sind Prokaryonten, wobei einige Bacteria nahe mit den Mitochondrien und Chloroplasten verwandt sind (→ Endosymbiontentheorie). Unter die Domäne der Archaea fallen viele Prokaryonten die unter extremen Umweltbedingungen leben oder interessante physiologische Mechanismen besitzen. Die Eukarya unterscheiden sich von den anderen zwei Domänen durch den Besitz eines echten Zellkerns; sie umfassen einige Einzeller sowie die vielzelligen Pflanzen, Pilze und vielzelligen Tiere (Metazoa). Einen modernen Stammbaum seht ihr in Abbildung 6.

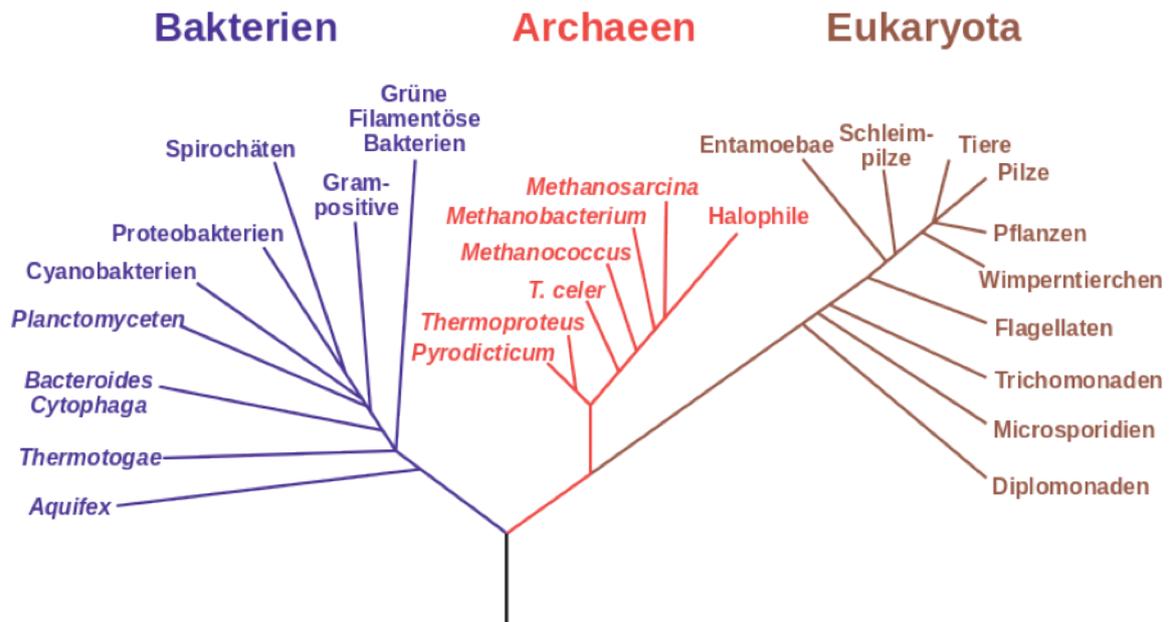


Abbildung 4.6: Stammbaum der die drei Domänen des Lebens zeigt, mit einer gemeinsamen Wurzel (schwarz).

Lesetipps: (wieder für Leute mit sehr viel Zeit und Interesse, diesmal an Phylogenie, Systematik und Bioinformatik)

The Origin and Evolution of Mammals. Von T.S. Kemp (2005). Käuflich unter anderem auf Amazon. (auch erhältlich mit VPN-zugang online durch die Uni-Bibliothek)

Eine detaillierte Beschreibung der Verwandtschaftsverhältnisse von Säugetieren untereinander und mit bereits ausgestorbenen Arten, außerdem ein Überblick über Datierungsmethoden und Klassifizierungskriterien in der Paläontologie.

Phylogenetische Systematik – Eine Einführung. Von B. Wiesemüller, H. Rothe und W. Henke (z.B. 2003). Käuflich u.A. auf Amazon oder als eBook auf www.springer.com.

Gibt eine detailliertere Beschreibung der hier (sehr kurz) bereits erläuterten Themen, von der historischen Systematik über Homologien bis hin zu modernen computergestützten Methoden. Es gibt auch ein eigenes Kapitel über Apomorphien und Plesiomorphien.

Gene und Stammbäume - Ein Handbuch zur molekularen Phylogenetik. Von V. Knoop und K. Müller (2009). Verfügbar u.A. in der Hauptbücherei der Stadt Wien; Standort Urban-Loritz-Platz.

Eine praxisorientierte Einführung in die Gebiete der Bioinformatik, der molekularen Systematik und Phylogenetik. Die Bioinformatik ist ein sehr rasch wachsendes Gebiet, in dem es relativ viele Jobmöglichkeiten gibt.

Referenzen:

1. Wissen.de. Fremdwörterlexikon: Taxidermie [Internet]. [zitiert am 04.05.2017]. URL: <http://www.wissen.de/fremdwort/taxidermie>
2. Patterson N, Richter DJ, Gnerre S, Lander ES, Reich D. Genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees. *Nature*. 2006; 441(7097):1103–8.
3. Baines E. VERTEBRATE ANIMALS: ORDER EULIPOTYPHILA: SHREWS, MOLES AND HEDGEHOGS [Internet]. 2001 [zitiert am 01.08.2017]. URL: <http://www.nhc.ed.ac.uk/index.php?page=493.495>.
4. Singer F. *Ecology in Action*: Cambridge University Press; 2016: 562. Verfügbar unter: URL: <https://books.google.co.jp/books?id=9mSSCwAAQBAJ>.
5. Futuyma DJ. *Evolutionsbiologie*. Basel: Springer Basel AG; 1990: 327.
6. Spektrum. Sparsamkeits-Prinzip [Internet]. 1999 [zitiert am 13.05.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/sparsamkeits-prinzip/62359>
7. Autenrieth IB. *Probiotika, Präbiotika und Synbiotika: 36 Tabellen*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag KG; 2009: 111.
8. Spektrum. Orthologe Gene [Internet]. 1999 [zitiert am 17.05.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/orthologe-gene/48295>
9. San Mauro D, Agorreta A. Molecular systematics: A synthesis of the common methods and the state of knowledge. *Cell Mol Biol Lett*. 2010; 15(2):311–41.
10. Spektrum. Protista [Internet]. 1999 [zitiert am 20.05.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/protista/54231>

Blütenpflanzen

Dieses Kapitel umfasst Informationen zum generellen Aufbau der Blütenpflanzen, behandelt unterschiedliche Gewebetypen, Wachstums- und Morphogeneseprozesse sowie zellbiologische Vorgänge, und gibt einen Einblick in die Arbeit mit Modellorganismen.

Univ.-Prof. Mag. Mag. Dr. Sylvia Kirchengast

Sarah Kainz, BSc

5. Blütenpflanzen

5.1. Aufbau und Funktion

Pflanzenzellen besitzen im Gegensatz zu tierischen Zellen eine Zellwand. Diese wird auch als **Sekundärwand** bezeichnet und bildet sich erst während des Wachstums. Die **Primärwand** hingegen, auch extrazelluläre Matrix genannt, umschließt bereits die junge Pflanzenzelle und ist unter anderem für Wachstumsprozesse mitverantwortlich. Die Sekundärwand lagert sich während des Wachstums zwischen Zelle und extrazellulärer Matrix an.¹

Wie auch die meisten Tiere, besitzen Pflanzen Organe. Ein Organ ist eine Kombination aus mehreren Gewebetypen mit spezifischer Funktion. Ein Gewebe wiederum ist ein Verband von Zellen mit gemeinsamer Funktion und/oder Struktur. Um Ressourcen aus dem Boden und dem Luftraum aufnehmen zu können besitzen Blütenpflanzen drei Grundorgane: Wurzel, Spross und Blatt, die wiederum zwei Systeme bilden: **Wurzelsystem** und **Sprossystem** (bestehend aus Sprossachse und Blättern). Laubblätter (nichtreproduktiv), Wurzeln und Stängel werden durch vegetatives Wachstum gebildet. Viele Pflanzen durchlaufen auch ein generatives (reproduktives) Wachstum. **Angiospermae** (=Bedecksamer; diese Gruppe beinhaltet etwa 300.000 Arten und ist daher die größte Untergruppe innerhalb der Pflanzen. Sie zeichnen sich durch das Vorhandensein eines Fruchtknotens, welcher die Samenanlage umschließt, aus, und bilden eine Untergruppe der Samenpflanzen²). Diese bilden im Laufe des generativen Wachstums Blütenblätter, die der sexuellen Fortpflanzung dienen. Angiospermae sind jedoch nicht die einzige Gruppe innerhalb der Pflanzen in der Blüten entstanden sind und „Blütenpflanzen“ sollte nicht als Synonym für die Angiospermen gebraucht werden.³



Abbildung 5.1: Links die Büschelwurzeln von Jungzwiebeln (*Allium fistulosum*), rechts die Pfahlwurzel einer Weißkopfmimose (*Leucaena leucocephala*).

5.1.1. Grundorgane

Wurzeln verankern Gefäßpflanzen im Boden und dienen der Aufnahme von Wasser und Mineralstoffen und oft auch der Speicherung von Kohlenhydraten. **Eudikotylen** (eine große Gruppe innerhalb der Angiospermae, welche sich durch das Vorhandensein von 2 Keimblättern auszeichnet, z.B. Rosen und Gurken⁴) und Gymnospermen (Nacktsamer; Gruppe innerhalb der Samenpflanzen die keine schützenden Fruchtblätter aufweisen, z.B. Fichten⁵) haben zumeist ein Pfahlwurzelsystem. Bei diesem bildet sich die Hauptwurzel (=Pfahlwurzel) direkt aus der Keimwurzel und weitere **Seitenwurzeln** (vielzellige Organe) wiederum aus der Hauptwurzel. Monokotylen (Einkeimblättrige Pflanzen; Klasse der Angiospermae⁶) haben im Gegensatz dazu meist ein **Büschelwurzelsystem**. Hierbei stirbt die Keimwurzel ab und es entwickeln sich viele **Adventivwurzeln** (kleine Wurzeln, =sprossbürtige Wurzeln) am Spross, die jeweils wieder kleine Seitenwurzeln bilden (zum Vergleich siehe Abb. 1). So entwickelt sich eine Matte aus vorwiegend dünnen Wurzeln. Die Aufnahme von Nährstoffen passiert in einer Wurzel meist hauptsächlich in einer Region kurz vor der Wurzelspitze, deren Oberfläche durch viele kleine **Wurzelhaare** vergrößert ist. Dies sind dünne, röhrenförmige Auswüchse einzelner Epidermiszellen, die ständig erneuert werden.



Wurzelhaare dienen der Oberflächenvergrößerung für die Aufnahme von Nährstoffen.

Das nächste Grundorgan ist die **Sprossachse**; auch „Stängel“ oder „Stamm“ genannt. Sie besteht aus **Nodien** (Knoten), wo Blätter und Seitensprosse ansetzen, und den Bereichen dazwischen (**Internodien**). **Achselknospen** (auch „Seiten“- oder „Axillarknospe“) die zwischen Blatt und Sprossachse sitzen können Seitentriebe („Ast“, „Zweig“) bilden. Meist konzentriert sich das Längenwachstum auf die Spitze der Sprossachse; hier sitzt die **Apikalknospe** mit vielen Blattprimordien, Nodien und Internodien. Sprossachsen sind in einigen Pflanzen modifiziert und übernehmen dann weitere Funktionen wie etwa Nährstoffspeicherung oder vegetative Vermehrung (z.B. Zwiebeln, Rhizome, Stolonen und Sprossknollen wie etwa bei der Kartoffel). Rhizome finden sich etwa bei der Schwertlilie (*Iris*), diese sind Erdsprosse aus deren Achselknospen Triebe wachsen. Grüne Sprossachsen wirken auch bei der Photosynthese mit.

Blätter dienen vor allem der Photosynthese. Sie bestehen meist aus einer **Blattspreite** (Lamina) und einem **Blattstiel** (Petiolus), dieser fehlt jedoch bei vielen Monokotylen; hier bildet die Blattspreite eine Blattscheide die basal die Sprossachse umhüllt. Weiters verlaufen bei Monokotylen die Blattadern meist parallel und in Längsrichtung des Blattes (parallelnervig), bei Eudikotylen jedoch verzweigt (netzernervig).

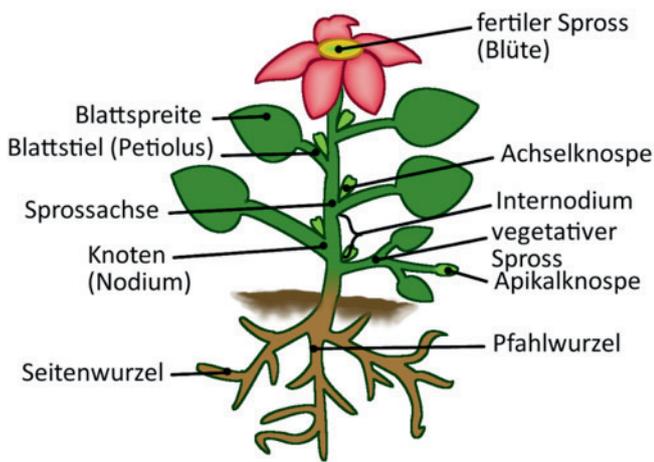


Abbildung 5.2: Aufbau einer idealisierten Blütenpflanze, schematisch dargestellt.

Auch Blätter können neben der Photosynthese weitere Funktionen übernehmen, etwa Stütz-, Speicher-, Fortpflanzungs- oder Schutzfunktionen (z.B. als Stacheln bei Kakteen). Einige Ranken (wie z.B. die der Erbsenpflanze *Pisum sativum*) sind abgewandelte Blätter. Einige **Sukkulente**n (Saftpflanzen; eine polyphyletische Gruppe deren Mitglieder über große Wasserspeichergewebe verfügen, z.B. einige Kakteen- und Agavengewächse⁷) verwenden auch modifizierte Blätter zur vegetativen Vermehrung.

5.1.2. Abschlussgewebe

In jedem Pflanzenorgan gibt es ein Abschluss- ein Leit- und ein Grundgewebe. Diese bilden jeweils ein Gewebesystem, das sich durch die ganze Pflanze zieht und somit die verschiedenen Organe miteinander verbindet. In verschiedenen Organen unterscheiden sich Merkmale und Anordnung dieser Gewebetypen. Die äußerste Gewebehülle, die einen Schutz gegen physische Schäden und Pathogene darstellt, ist das **Abschlussgewebe**. Bei nicht verholzten (krautigen) Pflanzen ist dies meist eine **Epidermis** (eine einzige Gewebeschicht eng gepackter Zellen). Alle Landpflanzen besitzen auch eine Cuticula: Eine lipophile Schicht – häufig mit Wachsaufgabe – die der nach außen gerichteten Epidermis aufliegt⁸ und hilft, den Wasserverlust der Blätter und Sprossen zu verringern. Auch die Trichome (haarähnliche Auswüchse der Spross-epidermis) reduzieren den Wasserverlust. Sie wirken außerdem durch Lichtreflektion als Sonnenschutz und können Insekten abwehren indem sie als Barriere dienen oder klebrig oder toxisch sind. Verholzte Pflanzen ersetzen mit dem Alter ihre Epidermis an Sprossachse und Wurzel durch ein **Periderm** (Kork).⁹ Junge Wurzelspitzen sind zunächst nicht von einem Abschlussgewebe geschützt: Die äußerste Schicht – die Rhizodermis aus der die Wurzelhaare wachsen – ist ein Absorptionsgewebe, welches die Aufnahme von Wasser und gelösten Mineralien erlaubt. Beim Hineinschieben in die Erde wird diese schnell zerstört

und durch die **Exodermis** ersetzt, welche sich bereits zuvor unter der Rhizodermis differenziert hat. Sie lagert in ihre äußeren Zellwände lipophile Substanzen ein und wirkt als Abschlussgewebe, welches die bereits aufgenommenen Mineralien und Wasser in der Wurzel zurückhält.

Wurzelhaare dienen der Oberflächenvergrößerung für die Aufnahme von Nährstoffen.

5.1.3. Leitgewebe

Das Leitgewebe (auch „**Stele**“ genannt nach gr. „Säule“) besteht aus **Xylem** und **Phloem** und transportiert Substanzen zwischen Wurzel- und Sprossystem. Im Xylem werden aufgenommenes Wasser und Mineralstoffe aus der Wurzel zum Sprossystem befördert, und das Phloem transportiert Stoffwechselprodukte wie etwa Zucker von ihrem Entstehungsort – meist den Blättern – zum Ort der Speicherung oder des Verbauchs (Wurzeln, junge Blätter, Knolle, photosynthetisch nicht aktives Gewebe...). In unterschiedlichen Spezies und Organen sind Phloem und Xylem in der Stele unterschiedlich angeordnet; bei vielen Angiospermen in der Wurzel etwa als **Leitgewebezyylinder** und in Spross und Blättern als **Leitbündel** (siehe Abbildung 3).

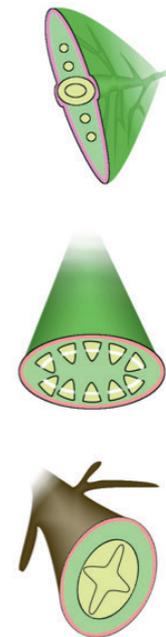


Abbildung 5.3: Anordnung der Gewebetypen in (von oben nach unten) Blättern, Spross und Wurzeln. Rosa: Abschlussgewebe, Grün: Grundgewebe, Gelb: Leitgewebe.

Leitgewebe besteht aus Xylem und Phloem.

Im Xylem gibt es zwei Arten wasserleitender Zellen, **Tracheiden** und **Gefäßelemente (Tracheenglieder)**. Es handelt sich dabei um röhrenförmige tote Zellen und Zellketten, wobei Tracheiden bei fast allen Gefäßpflanzen vorkommen, während Tracheenglieder vor allem für Angiospermen charakteristisch sind.¹⁰ Diese wasserleitenden Zellen werden nach dem Absterben ihres Protoplasten (der eigentlich lebende Zellkörper, also die Pflanzenzelle ohne die Zellwand¹¹) zu verholzten, wasserleitenden Röhren, deren Sekundärwand häufig durch Tüpfel unterbrochen ist (Bereiche, in denen nur die Primärwand ausgebildet ist, und die vor allem in Tracheiden dem Wassertransport zwischen zwei benachbarten Zellen dienen). Tracheiden sind dünn und spitzzulaufend und ihre Sekundärwände werden durch Lignineinlagerungen stabilisiert. Lignin ist ein Biopolymer der auch „Holzstoff“ genannt wird und als Stützbaustoff in Pflanzen, vor allem im Holz, fungiert.¹² Gefäßelemente sind breiter, besitzen dünnere Wände und laufen nicht so spitz zu. Sie bilden außerdem lange Mikroröhren (Tracheen oder Gefäße), indem ihre Endwände aneinander anschließen. Da diese mehr Wasser transportieren können als Tracheiden, haben sich Tracheen in mehreren Pflanzengruppen konvergent entwickelt.

Im Phloem wiederum findet man die noch lebenden, zuckertransportierenden **Siebzellen** und **Siebröhrenglieder**. Siebzellen (lange, schmale Zellen) übernehmen den Zucker- und Nährstofftransport im Phloem der samenlosen Gefäßpflanzen und der Gymnospermen. In Angiospermen wird diese Aufgabe von **Siebröhren** ausgeübt, die aus Siebröhrengliedern (säulenförmig angeordnete Zellen) bestehen. Diese Zellen besitzen weder Zellkerne noch Ribosomen, und wo sie aneinander angrenzen haben sie **Siebplatten** mit Poren, die den Flüssigkeitsaustausch zwischen den Zellen erleichtern. Seitlich der Siebröhrenelemente befinden sich **Geleitzellen**, die mit ihren Zellkernen und Ribosomen auch die angrenzenden Siebröhrenelemente versorgen, und teilweise auch beim Beladen der Siebröhren mit Zucker behilflich sind. Sie sind durch Plasmodesmen (Kanäle) mit den Siebröhrengliedern verbunden. Siebröhren sind effektivere Transportbahnen als Siebzellen, weshalb sie wohl den Angiospermen einen evolutionären Vorteil verschafften und somit maßgebend an ihrem Erfolg beteiligt waren.

5.1.4. Grundgewebe

Schließlich gibt es noch das Grundgewebesystem. Vom Phloem aus gesehen innen liegendes Grundgewebe nennt man **Mark**, nach außen liegendes nennt man **primäre Rinde**. Grundgewebe dient zum Auffüllen der Zwischenräume und übernimmt auch mittels differenzierter Zellen spezialisierte Aufgaben wie Speicherung, Stabilität und Photosynthese. Drei dieser spezialisierten Zellarten sind Parenchym-, Kollenchym- und Sklerenchymzellen (Abbildung 4).

Parenchym zählt zu den häufigsten Grundgeweben¹³ und macht den Großteil des fleischigen Gewebes in vielen Früchten aus. Die ausgewachsenen Parenchymzellen haben meist eine dünne Primärwand sowie eine große Zentralvakuole, jedoch keine Sekundärwand. Sie sind die strukturell am wenigsten differenzierten Pflanzenzellen und können die meisten pflanzlichen Stoffwechselfunktionen, wie Speicherung und Synthese organischer Moleküle und – in den Blättern – Photosynthese, ausführen. In Spross und Wurzel besitzen manche Parenchymzellen Plastiden zur Speicherung von Stärke. Parenchymzellen sind meist zur Zellteilung und manchmal sogar zur Differenzierung befähigt; im Labor kann man sogar aus Parenchymzellen vollständige Pflanzen regenerieren.

Kollenchymzellen unterscheiden sich von Parenchym durch ihre dicken, ungleichmäßig verdickten Primärwände. Sie sind strangförmig (bei jungen Spross- und Achsenstielen, direkt unter der Epidermis) oder zylinderförmig angeordnet und bieten jungen Pflanzensprossen Halt. Dadurch, dass sie keine sekundäre Zellwand und keine Lignineinlagerungen in der primären Zellwand besitzen, bieten sie flexiblen Halt der nicht das Wachstum einschränkt. Sie sind biegsam und strecken sich mit den wachsenden Stängeln und Blättern mit.

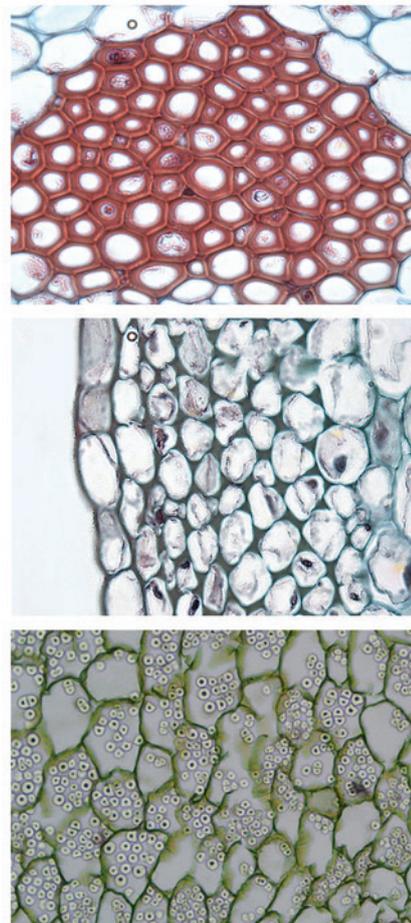


Abbildung 5.4: Von oben nach unten: Sklerenchym (Faserzellen im Querschnitt), Kollenchym und Parenchym (mit eingelagerten Stärkegranula).

Sklerenchymzellen hingegen besitzen eine dicke, starre sekundäre Zellwand, häufig mit Lignineinlagerungen. Da sie das Wachstum einschränken kommen sie nur in Regionen der Pflanze vor, in denen das Streckwachstum bereits abgeschlossen ist. Sie üben eine Stützfunktion aus und sterben oft vor der funktionellen Reife des Gewebes ab, wobei sie jedoch die sekundäre Zellwand als stützendes „Skelett“ hinterlassen, welches über Jahrhunderte hinweg Halt geben kann. Zwei Arten von Sklerenchymzellen sind **Steinzellen** und **Faserzellen**. Steinzellen (**Sklereiden**) sind kurz und unregelmäßig, und besitzen eine durch Lignineinlagerungen verholzte, harte Sekundärwand. Sie geben Nussschalen ihre Härte und Birnen ihre körnige Textur. Faserzellen (Sklerenchymfasern) sind hingegen lang und dünn, und werden z.B. als Hanffasern kommerziell zur Seilherstellung genützt.

Die meisten Pflanzen wachsen ein Leben lang durch unbegrenztes Wachstum. Viele Pflanzenorgane weisen jedoch begrenztes Wachstum auf.

5.2. Pflanzenwachstum

Pflanzen kann man in **Einjährige** (schließen ihren gesamten Lebenszyklus bis zum Tod innerhalb eines Jahres oder weniger ab), **Zweijährige** (benötigen zwei Vegetationsperioden, blühen und fruchten meist erst in zweiten Jahr) und **Ausdauernde** (erreichen ein Alter von einigen Jahren, z.B. Bäume und Sträucher) einteilen. Einige Pflanzenorgane, wie etwa Dornen, Blüten oder Blätter durchlaufen in der Regel **begrenztes Wachstum**, das heißt sie hören ab einer gewissen Größe auf zu wachsen.

5.2.1. Primäres Wachstum

Die meisten Pflanzen und Pflanzenorgane wachsen jedoch, abgesehen von Ruhepausen, ihr Leben lang kontinuierlich. Dies nennt man **unbegrenztes Wachstum** (undeterminiertes, offenes Wachstum). Dafür sind die **Meristeme**, unbegrenzt im embryonalen (undifferenzierten und immer teilungsfähigen) Zustand verbleibende Gewebe, verantwortlich. Das Spitzenwachstum der Pflanze wird **primäres Wachstum** genannt. Es wird durch **Apikalmeristeme** vorangetrieben, die sich an Wurzel- und Sprossspitzen, sowie in den Achselknospen befinden, und sorgt für das Wachstum von Wurzeln in die Erde und Sprossen in Richtung des Lichts. Während bei krautigen (nicht verholzten) Pflanzen der Pflanzenkörper beinahe komplett durch primäres Wachstum entsteht, nehmen verholzte Pflanzen in Spross- und Wurzelbereichen, die bereits ihr Längenwachstum abgeschlossen haben,

noch weiter an Umfang zu. Dieses **sekundäre Dickenwachstum** wird durch **Lateralmeristeme (Cambium und Korkcambium)** bewirkt. Sie durchziehen die gesamte Wurzel und Sprossachse. Das Cambium steuert neues sekundäres Xylem (Holz) und sekundäres Phloem (Bast) bei, das Korkcambium ist für das Ersetzen der Epidermis durch Periderm zuständig. Meristematisch (teilungsfähig)¹⁴ bleibende Zellen nennt man **Initialen** oder **Initialzellen**.

Das Produkt des primären Wachstums ist der primäre **Pflanzenkörper**. Es unterscheidet sich anatomisch in Wurzel und Spross. Die **Wurzelspitze** (siehe Abb. 5) ist geschützt durch eine Wurzelhaube (Kalyptra), welche das Apikalmeristem beim Durchdringen des Erdreichs mechanisch und durch Absondern eines polysaccharidhaltigen, gleitgelartigen Schleims schützt. Hinter der Wurzelspitze finden die Differenzierung und das Wachstum der Zellen in drei Zonen statt, welche ineinander übergehen: Der **Zellteilungs-**, der **Streckungs-** und der **Differenzierungszone**. In der Zellteilungszone (inklusive Apikalmeristem und seiner Derivate) entstehen neue Zellen der Wurzel und Wurzelhaube, und sie enthält auch ein Zentrum von sich nicht teilenden Zellen. Dahinter (etwa 1 mm hinter der Wurzelspitze) beginnt in der Regel die Streckungszone. Hier werden die Zellen durch Streckungswachstum vergrößert, während an ihrem jüngeren Ende ständig durch das Apikalmeristem neue Zellen gebildet werden. Viele Zellen beginnen bereits vor Beendigung ihres Streckungswachstums, sich zu differenzieren. Bereits differenzierte Zellen befinden sich in der Differenzierungszone, auch Wurzelhaarzone genannt.

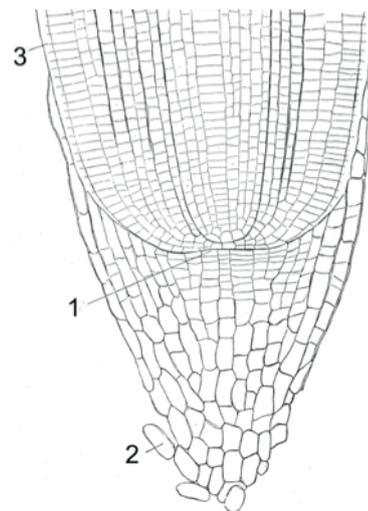


Abbildung 5.5: Anatomie einer Wurzelspitze. 1: Meristem, 2: Wurzelhaube/ Kalyptra, 3: Rhizodermis.

Primäres Wachstum geschieht durch Apikalmeristeme, sekundäres Wachstum durch Lateralmeristeme.

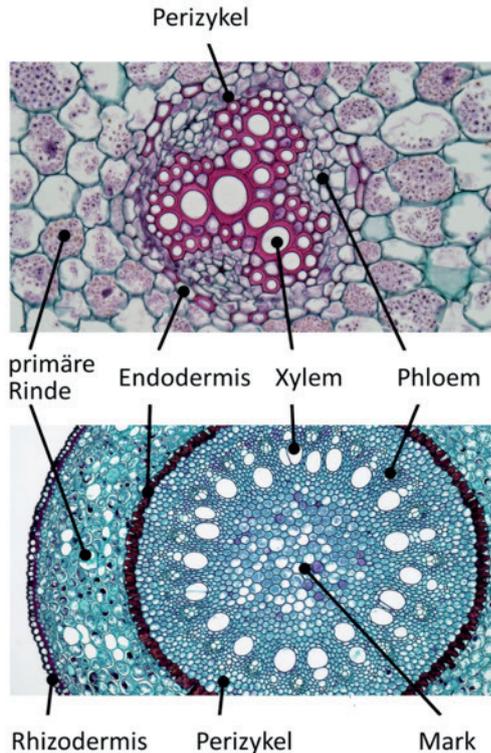


Abbildung 5.6: Oben ein Querschnitt durch die Wurzel eines Hahnenfußes (*Ranunculus*), der den typischen Zentralzylinder-Aufbau der Eudikotyledonen aufweist (bei diesem Bild fehlt ein Großteil der Rinde). Unten ein Wurzelquerschnitt von einer Stechwinde (*Smilax*), die zu den Monokotyledonen zählt.

Rhizodermis, Leit- und Grundgewebe der Wurzel werden durch primäres Wachstum gebildet. Da durch die Rhizodermis Wasser und Mineralstoffe die Wurzel betreten müssen, besitzt sie keine Cuticula. Stattdessen besitzt sie Wurzelhaare, welche durch Oberflächenvergrößerung die Resorption erleichtern. Der Zentralzylinder (Stele; das Leitgewebe in den Wurzeln) besteht aus einem festen Kern aus Phloem und Xylem. Bei Eudikotyten und Gymnospermen liegt das Xylem hier meist sternförmig in Strahlen vor, zwischen denen das Phloem liegt (wie etwa in Abbildung 3, oder im oberen Bild in Abb. 6). In Monokotylen hingegen befindet sich oft ein zentrales Mark aus Parenchym, welches von einem Xylem- und einem Phloemring umgeben ist (siehe Abbildung 6). Das Grundgewebe in den Wurzeln besteht zum Großteil aus Parenchym. Es füllt die primäre Rinde aus, speichert Kohlenhydrate und resorbiert mittels quellungsfähiger Zellwände Wasser und Mineralien aus dem Boden. Die innerste Zellschicht der primären Rinde heißt Endodermis. Sie besteht aus einem einschichtigen Zellzyliner.

Das primäre Wachstum des Sprosses geht vom Spross-Apikalmeristem aus. Das ist eine Anhäufung teilungsfähiger Zellen, die kuppelförmig an der Sprossspitze sitzen. An seinen Seiten sitzen **Blattprimordien**, aus denen sich exogen Blätter entwickeln, und in deren Achseln sich Inseln meristematischer Zellen befinden, welche aus übriggebliebenem Apikalmeristem entstehen und als Knospenanlagen für die Achselknospen fungieren. Das Leitgewebe von Achselknospen und Blättern wird sekundär mit den Leitbahnen der Sprossachse verknüpft. Die Internodien sind anfangs noch sehr kurz, ihr Streckenwachstum ist hauptsächlich verantwortlich für das Längenwachstum des Sprosses. Die Sprossachse ist von Epidermis umhüllt und auf ihrer ganzen Länge von Leitbündeln durchzogen, welche in Bodennähe übergehen in den Zentralzylinder der Wurzel. An der Oberfläche der Sprossachse finden sich Apikalknospenmeristeme, welche sich zu Seitentrieben entwickeln. Eudikotyle Pflanzen besitzen meist ringförmig angeordnete Leitbündel. Eudikotyle und Monokotyle haben ein Grundgewebe im Spross, das vorwiegend aus Parenchymzellen besteht, es finden sich jedoch auch Sklerenchym- (insbesondere Faserzellen) und Kollenchymzellen (direkt unter der Epidermis) zur Festigung.

Beim Laubblatt dient die Epidermis als Barriere, ist jedoch von **Spaltöffnungen (Stomata)** durchlöchert um den Gasaustausch zu gewährleisten. Zwischen oberer und unterer Epidermis liegt das **Mesophyll** (Grundgewebe), welches hauptsächlich aus auf Photosynthese spezialisiertem Parenchym besteht. Viele Eudikotylenblätter besitzen zwei Parenchymschichten: **Palisaden-** und **Schwammparenchym**. Das Palisadenparenchym befindet sich an der Blattoberseite und besteht aus langgestreckten Parenchymzellen. Das Schwammparenchym liegt darunter. Es besteht aus locker angeordneten Parenchymzellen und luftgefüllten Interzellularräumen, welche die Zirkulation von Gasen (CO_2 und Sauerstoff) erlauben. Nahe den Spaltöffnungen sind diese Räume besonders groß

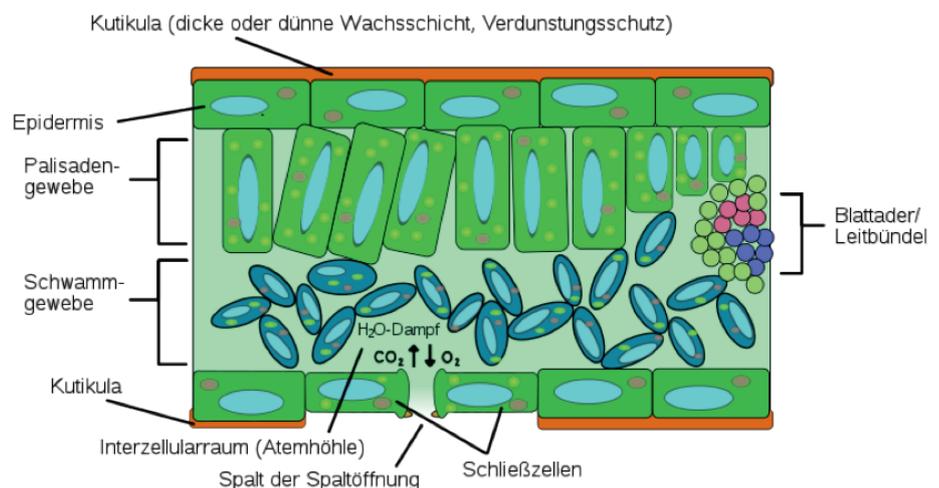


Abbildung 5.7: Der mikroskopische Aufbau eines Laubblattes.

und bilden sogenannte Atemhöhlen (vgl. Abb. 7). Das Leitgewebe jedes Blattes ist durch Blattspuren, welche durch den Blattstiel und in die Blattspreite führen, mit den Leitbündeln der Sprossachse verbunden. Blattadern sind die Leitbündel des Blattes: Sie fungieren als Gerüst und werden von ein- oder mehrschichtigen Bündelscheiden, gewöhnlich aus Parenchymzellen, umschlossen. Blätter durchgehen nur selten ein sekundäres Dickenwachstum.

5.2.2. Primäres und sekundäres Wachstum der Sprossachse

Am Ende des primären Wachstums in der Sprossachse wird das Cambium gebildet. Während in der Apikalknospe noch primäres Wachstum stattfindet, findet weiter unten nur noch sekundäres Dickenwachstum statt. Hierbei wird von Cambiuminitialen ausgehend nach innen hin sekundäres Xylem und nach außen sekundäres Phloem gebildet, sodass die Dicke der Sprossachse zunimmt und ihr Leitgewebesystem verbessert wird. Einige dieser Initialen bilden auch sekundäre Markstrahlen. Weil sich sekundäres Phloem und anderes Gewebe später nicht mehr teilen würde es bei weiterem Dickenwachstum der Sprossachse aufreißen. Dies wird durch das Korkcambium verhindert, ein zweites Lateralmeristem welches nach außen hin Korkgewebe bildet, das die Epidermis ersetzt. Das Cambium bildet im Laufe der Zeit weiterhin Xylem und Phloem, während das Korkcambium weiterhin Korkgewebe bildet. Nach und nach reißen die äußeren Gewebeschichten außerhalb des Korkcambiums auf und schilfern ab. Oft wird das Korkcambium in der Rinde nachgebildet, ist jedoch keine Rinde mehr übrig wird es vom Phloem gebildet. Jedes Korkcambium und die von ihm gebildeten Gewebe bilden eine Peridermschicht, außerhalb des Cambiums liegt die sekundäre Rinde.



Beim sekundären Dickenwachstum bilden Cambiuminitialzellen nach außen hin sekundäres Phloem und nach innen hin sekundäres Xylem.

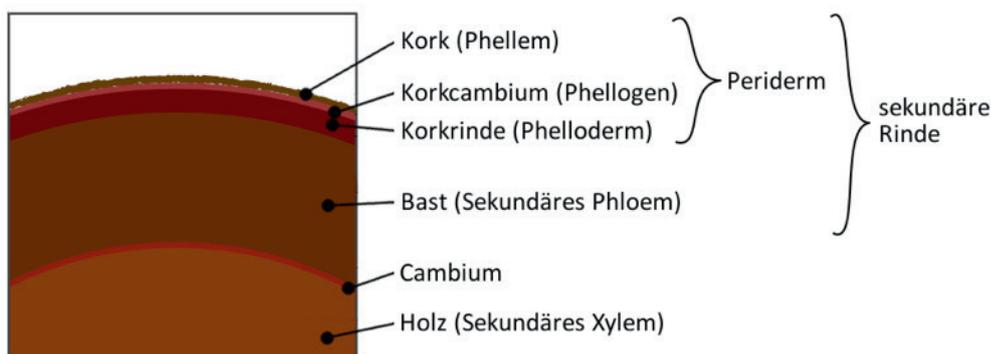


Abbildung 5.8: Teil eines Querschnitts durch einen Baumstamm.

5.2.3. Sekundäres Dickenwachstum

Der **sekundäre Pflanzenkörper** bildet sich durch sekundäres Dickenwachstum in verholzten Pflanzen aus den Geweben, die von Cambium und Korkcambium erzeugt werden. Das Cambium bildet hierbei sekundäres Xylem und Phloem, während das Korkcambium Korkgewebe bereitstellt. Kork wirkt als widerstandsfähiges Abschlussgewebe, besteht aus wachsimpregnierten Zellen und schützt die Pflanze vor Wasserverlust, Insekten, Bakterien und Pilzen. Das Cambium ist meist nur eine Lage dick und besteht aus einem Zylinder meristematischer Zellen. Es bildet Lagen von sekundärem Phloem und sekundärem Xylem (Holz), wobei jede Lage dicker ist als die vorausgegangene. Das Holz bildet sich schichtenweise und oft über viele Jahre hinweg, es besteht vorwiegend aus Tracheiden, Tracheengliedern und Fasern. Gymnospermen haben nur Tracheen während Angiospermen meist sowohl Tracheiden als auch Gefäßelemente besitzen.

Das Korkcambium ist ebenfalls zylinderförmig angeordnet. Es entsteht in der Sprossachse in der äußeren Rinde und in den Wurzeln im Perizykel. Nach außen gibt es Derivate ab, die zu Korkzellen des *Phellem*s differenzieren, die nach innen abgegebenen Derivate bilden das dünne, parenchymatische *Phelloderm*. Während ihres Wachstums lagern Korkzellen abwechselnd *Suberin* (ein wasserabweisendes Material) und Wachse in ihre Zellwände ein. Alle Gewebe außerhalb des Cambiums gehören zur **sekundären Rinde**. Dies sind das sekundäre Phloem (innen) sowie Peridermschichten (außen).

5.3. Morphogenese und die Molekularbiologie

Die Prozesse, welche zur Entwicklung der Pflanzengestalt und ihrer Organisation führen, nennt man **Morphogenese**. Sie umfasst etwa die Muster der Zelldifferenzierung und die genetischen Programme, die zur Form- und Funktiongebung der Pflanze führen. Zellteilungen und Zellstreckungen sind die Grundlage für



Abbildung 5.9: Eine Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*).

das Wachstum einer Pflanze, unterschiedliche Genexpression in verschiedenen Zellen führen zu deren Differenzierung und zur Entwicklung spezialisierter Gewebe und Organe. Wie diese Prozesse ablaufen und bewirken, dass eine Pflanze so wächst wie sie wächst, wird heutzutage in der modernen Molekularbiologie erforscht. Neue Methoden und das Konzentrieren auf Modellorganismen haben eine Renaissance in den Pflanzenwissenschaften herbeigeführt. Ein sehr wichtiger Modellorganismus, der für die Erforschung weitreichender Themen benützt wird, ist *Arabidopsis thaliana*; die Acker-Schmalwand (siehe Abbildung 9). Sie ist ein einjähriges Kreuzblütengewächs, das durch seine geringe Größe perfekt geeignet für die Massenzucht im Labor ist. Weiters ist sie selbstkompatibel (fähig zur Selbstbefruchtung¹⁵), wodurch man sie einfach klonen kann. Ihre Generationsdauer (von der Keimung bis zur Blüte) beträgt nur sechs Wochen, weshalb sie gut geeignet ist für genetische Untersuchungen. Ihr gesamtes Genom wurde bereits, als erste Pflanze überhaupt, sequenziert. Es besteht aus 26.700 für Proteine codierenden Genen, die jedoch auch viele Duplikate beinhalten.



Die Ebene und Symmetrie bei der Zellteilung sind wichtig für die weitere Formgebung im Organismus.

5.3.1. Zellteilung und Zellstreckung

Das eigentliche Größenwachstum der Pflanze wird durch Zellstreckung, insbesondere in Längsrichtung, erreicht. Für die Pflanzengestalt sind jedoch auch Ebene (Ausrichtung) und Symmetrie der Zellteilung ausschlaggebend. Bei der Mitose einer Zelle können etwa ihre Tochterzellen eine Teilungsebene haben,

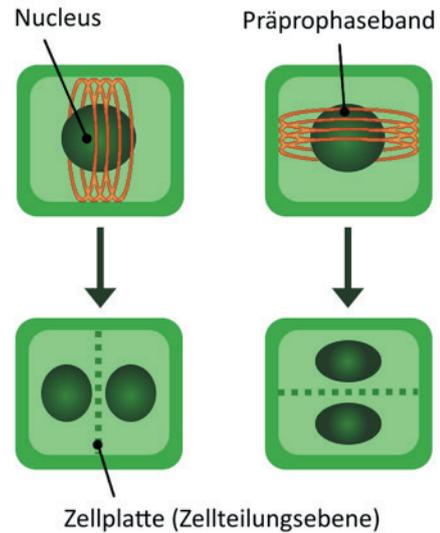


Abbildung 5.10: Hier wird dargestellt, wie die Orientierung der Mikrotubuli (Bestandteile des Cytoskelettes) in Form eines Präprophasebandes die Orientierung der Zellteilungsebene beeinflusst. Das Präprophaseband wird in der Präprophase – eine für Pflanzenzellen charakteristische Phase am Ende der Interphase und vor der Prophase – gebildet.

welche parallel zur Ebene der ersten Zellteilung verläuft: Dann bildet sich eine Einzelzellreihe. Variieren die Zellteilungsebenen hingegen zufällig, entsteht ein unstrukturierter Zellhaufen. Auch die Verteilung des Cytoplasmas auf die Tochterzellen hat einen Einfluss auf die Gestalt. Bei *asymmetrischen Zellteilungen* erhalten die Tochterzellen unterschiedliche Mengen an Cytoplasma. Dies geschieht bei Pflanzen relativ häufig und markiert oft ein Schlüsselereignis in der Entwicklung. Die Schließzellen bei Stomata entstehen etwa durch asymmetrische Zellteilung und eine Änderung der Teilungsebene. Hierbei teilt sich eine Epidermiszelle asymmetrisch und bildet eine große Zelle und eine kleine Zelle (die Schließzellen-Mutterzelle) aus. Die Mutterzelle teilt sich weiter, senkrecht zur ersten Teilungsebene, und bildet so die Schließzellen. Die Teilungsebene wird in der späten Interphase durch eine Umstrukturierung des Cytoskeletts festgelegt (siehe Abb. 10).



Morphogenese ist die Gestaltbildung in lebenden Strukturen.

Wasseraufnahme (hauptsächlich in der Zentralvakuole) macht etwa 90 Prozent der Zelldehnung beim Wachstum aus, der Rest geschieht durch Anhäufung von proteinreichem Material. Diese rasche Ausdehnung war evolutionär von Vorteil, da somit der Spross schneller zum Licht und die Wurzeln schneller in die Erde gelangen. Während das Wasser durch Osmose bedingt in die Zelle einströmt, werden die Quervernetzungen in den Zellwänden gelockert, um dehnbar zu werden. Hierfür gibt die Zelle Wasserstoffionen ab, welche Zellwandenzyme aktivieren, die wiederum die Quervernetzungen zwischen Zellwandpolymeren lösen. Die turgeszente Zelle kann somit mehr Wasser

aufnehmen. Dieses wird vorerst größtenteils in kleineren Vakuolen akkumuliert, welche dann zu einer großen Zentralvakuole zusammenfließen. Die Mikrotubuli bestimmen durch ihre Orientierung nicht nur die Zellteilungs- sondern auch die Zellstreckungsrichtung, und zwar indem sie die Ausrichtung der **Cellulosemikrofibrillen** (Strukturelemente der Zellwand) bestimmen. Diese Erkenntnis gewann man durch Experimente an *Arabidopsis*-Mutanten.

5.3.2. Musterbildung

Während der Morphogenese werden spezifische Strukturen an spezifischen Orten gebildet, dies nennt sich **Musterbildung**. In der Entwicklungsbiologie besteht der Gedanke, dass Musterbildung durch Positionsinformation in Form von Signalen geregelt wird, die jeder Zelle ihre Position im sich entwickelnden Organismus zuweist. Diese Positionsinformation hängt teilweise mit der Polarität (an gegengesetzten Polen des Organismus bestehen chemische oder strukturelle Unterschiede) zusammen, so besitzen etwa Pflanzen in der Regel eine Achse mit Wurzel- und Sprossende als Pole. Die Polarität zeigt sich in der Morphologie sowie auch der Physiologie der Pflanze: Das Pflanzenhormon **Auxin** etwa bewegt sich nur in eine Richtung. Normalerweise wird die Polarisierung des Pflanzenkörpers zu Spross und Wurzel durch die erste Zellteilung bestimmt, welche asymmetrisch verläuft. Danach ist die Polarisierung auch experimentell nur noch schwer rückgängig zu machen.

5.3.3. Der Einfluss der Gene und der Positionsinformation

Sogenannte homöotische Gene (regulatorische „Schlüssel-Gene“) kontrollieren häufig viele Schritte der Morphogenese und Individualentwicklung. Ein Beispielgen ist **KNOTTED-1**, welches in vielen Pflanzen ein Proteinprodukt spendet, das für die Morphogenese der Blätter und insbesondere von zusammengesetzten Blättern sehr wichtig ist. Doch wie wird die Zelldifferenzierung von den Genen gesteuert? Versuche mit bereits differenzierten Zellen (Wurzel- oder Sprosszellen) zeigen, dass diese in Gewebekultur wieder reembryonalisieren und unter Kulturbedingungen wieder in verschiedene Zelltypen redifferenzieren können. Die hierfür benötigten Gene bleiben also auch noch nach der Differenzierung der Zellen vorhanden. Dies führt zu dem Schluss, dass die Differenzierung von Zellen auf der Regulation der Genexpression (und nicht der Gene selbst) beruht, also auf der Kontrolle von Translation und Transkription des genetischen Materials. Dies inkludiert das Aktivieren und Inaktivieren spezifischer Gene, welche an der Zelldifferenzierung beteiligt sind, was wiederum von der Positionsinformation der Zelle abhängt.

Die Positionsinformation liegt somit allen Entwicklungsprozessen der Pflanze (Teilung, Streckung, Differenzierung und Morphogenese) zugrunde. Wie diese Entwicklungsprozesse untereinander verbunden sind, lässt sich z.B. durch **klonale Analyse** erforschen. Hierbei werden alle Zelllinien und die Zellen im Apikalmeristem, von der sie abstammen, während der Organentwicklung kartiert. Man benützt hierfür Mutationen, welche den verschiedenen Zelllinien „Markierungen“ verleihen, um sie von den benachbarten Zelllinien abzugrenzen. Manche Forschungsergebnisse lassen vermuten, dass Meristemzellen noch nicht das Programm für die endgültige Differenzierung ihrer Zelllinien in sich tragen, sondern dass diese Entscheidung erst fällt, wenn die endgültigen Positionen der Zellen dieser Zelllinie innerhalb des Organs feststehen.

Pflanzen durchlaufen zuerst eine Jugendphase, dann eine adulte vegetative und zuletzt eine adulte generative (reproduktive) Phase. Diese Phasen finden jedoch nur im Apikalmeristem des Haupttriebes oder der Seitentriebe statt. Die daraus entstehenden morphologischen Veränderungen nennt man Phasenwechsel. Die Blütenbildung etwa inkludiert einen **Phasenwechsel** von vegetativem zu generativem Wachstum, ausgelöst durch Reize wie Tageslänge und Temperatur oder endogene Signale wie Hormone und gekoppelt mit dem Anschalten von **floralen Meristem-Identitätsgenen**. Das Blütenwachstum ist nicht wie das vegetative Wachstum unbegrenzt sondern determiniert, durch die Bildung einer Blüte wird das Wachstum der jeweiligen Sprossachse beendet. Bei der Blütenbildung bestimmt die relative Position jedes Primordiums (ein Primordium ist ein Organ oder Teil in seiner ersten Phase der Entwicklung¹⁶) dessen spätere Entwicklung zu einem spezifischen Blütenorgan. Die Rate bzw. das Zeitintervall mit der Primordien an der Sprossspitze initiiert werden nennt sich, nach Gregory McMaster, **Plastochron** (ein Plastochron ist eine Zeiteinheit).¹⁷

Die Blütenorgane sind das Sepalum (Kelchblatt), Petalum (Kronblatt), Stamen (Staubblatt) und das Karpell (Fruchtblatt), sie entwickeln sich von oben gesehen in Wirteln oder Kreisen, wobei die Sepalen den äußeren (vierten) Wirtel, die Petalen den dritten, die Stamina den zweiten und die Karpelle den ersten Wirtel bilden. Die Entstehung des typischen Blütenmusters durch die Entwicklung spezialisierter Blütenorgane wird von einigen **Organidentitätsgenen** reguliert. Dies sind Schlüsselregulatorgene die für Transkriptionsfaktoren codieren. Welche Organidentitätsgene in einem Blütenblatt-Primordium exprimiert werden bestimmt, welches Blütenorgan daraus entstehen wird, und Mutationen derselben können zu anormaler Blütenentwicklung führen, wie etwa in Abbildung 10. Die Expressierung (Genexpression) der jeweiligen Organidentitätsgene wird wiederum von der Positionsinformation bestimmt. Experimente die anormale Blütenentwicklung an *A. thaliana* untersuchten

fürten zur Identifizierung und Klonung von 3 Klassen floraler Organidentitätsgene: Genty A, B und C, die gemeinsam das ABC-Modell bilden (siehe Abbildung 11). Die Exprimierung eines einzelnen dieser Gentyen, oder auch von Kombinationen derselben, bestimmt im jeweiligen Primordium die weitere Entwicklung. Wird nur A exprimiert, entwickeln sich Kelchblätter aus der Meristemregion, bei der Kombination von A und B Kronblätter, bei B und C gemeinsam Staubblätter und wo nur C exprimiert wird, entwickeln sich Fruchtblätter.

Wirtel	1.	2.	3.	4.
Organ	Kelch-Blatt	Kron-blatt	Staub-blatt	Frucht-blatt
A aktiv	✓	✓		
B aktiv		✓	✓	
C aktiv			✓	✓

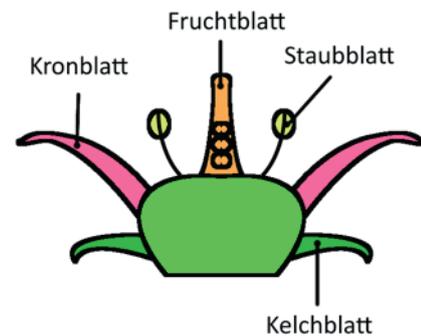


Abbildung 5.11: Das ABC-Modell zur Bildung der Blütenorgane, bei kombinierter Exprimierung der Organidentitätsgene A, B und C.

Lesetipps: (wieder für Leute mit sehr viel Zeit und Interesse, diesmal an Phylogenie, Systematik und Bioinformatik)

Esas Pflanzenanatomie: Meristeme, Zellen und Gewebe der Pflanzen – ihre Struktur, Funktion und Entwicklung. Von R. F. Evert (2009). Leseprobe erhältlich unter: <https://books.google.at/books?id=KNvjhzboJ2cC&printsec=frontcover&hl=de#v=onepage&q&f=false>.

Ein ausführliches und gut verständliches Werk zur Botanik, speziell zur Entwicklungsbiologie, Anatomie und Zellbiologie. Vom Umfang her eher fürs Studium geeignet, doch auch gut als Nachschlagewerk. Die Thematik ist vergleichbar zu dem in diesem Skript behandelten Themenbereich.

Botanik. Von M. W. Nabors und R. Scheibe (2007). Leseprobe erhältlich unter: <https://books.google.at/books?id=vfZhiDEbzroC&printsec=frontcover&hl=de#v=onepage&q&f=false>.

Eine gute Ergänzung zu Esas Pflanzenanatomie, und auch vom Umfang her vergleichbar. Dieses Buch konzentriert sich eher auf verschiedene Arten von Pflanzen und Klassifikationen, sowie Genetik und Molekularbiologie, und schneidet auch die Ökologie kurz an. Wer ein Thema in Esas Pflanzenanatomie nicht findet, wird es wahrscheinlich hier finden.

Kapitel 29 und 30 von **Campbell Biologie – Gymnasiale Oberstufe.** Von N. A. Campbell und J. B. Reece (2011).

Hier werden die evolutionären Hintergründe zur Vielfalt der Pflanzen erklärt, und die Systematik, die in diesem Text übergangen wird, behandelt.

Referenzen:

1. Spektrum. Primärwand [Internet]. 1999 [zitiert am 10.10.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/primaerwand/53667>.
2. Spektrum. Angiospermae [Internet]. 1999 [zitiert am 05.10.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie-kompakt/angiospermae/646>.
3. Spektrum. Bedecktsamer [Internet]. 1999 [zitiert am 27.05.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/bedecktsamer/7737>.
4. Kratz RF, Erdnöß F. Allgemeine Botanik für Dummies [E-book]. Weinheim: Wiley; 2013. Verfügbar unter: URL: <https://books.google.at/books?id=B4Q1xZAgYd8C>.
5. Dörken VM. Gymnospermen – Nacktsamer [Internet]. Verfügbar unter: URL: https://cms.uni-konstanz.de/fileadmin/biologie/ag-doerken/pdf/Gymnospermen/0_Gymnospermen.pdf.
6. Spektrum. Einkeimblättrige Pflanzen [Internet]. 1999 [zitiert am 08.10.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/einkeimblaettrige-pflanzen/20383>.
7. Spektrum. Sukkulente [Internet]. 1999 [zitiert am 08.10.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/sukkulente/64664>.
8. Yeats TH, Rose JK. The Formation and Function of Plant Cuticles. *Plant Physiology*. 2013; 163(1):5–20. Verfügbar unter: URL: <http://www.plantphysiol.org/content/plantphysiol/163/1/5.full.pdf>.
9. Spektrum. Periderm [Internet]. 1999 [zitiert am 04.07.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/periderm/50252>.
10. Bilger W, Dauborn B, Dietz KJ, Gollmack-Brockhausen D, Groß-Hardt R. Botanik [E-Book]. Stuttgart: Thieme; 2008:42. Verfügbar unter: URL: https://books.google.at/books?id=td_9U5v5MzoC.
11. Spektrum. Protoplast [Internet]. 1999 [zitiert am 08.10.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/protoplast/54332>.
12. Spektrum. Lignin [Internet]. 1999 [zitiert am 08.10.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/lignin/39320>.
13. Evert RF, Langenfeld-Heyser R. Esau Pflanzenanatomie: Meristeme, Zellen und Gewebe der Pflanzen - ihre Struktur, Funktion und Entwicklung [E-Book]. Berlin: de Gruyter; 2009:3. Verfügbar unter: URL: <https://books.google.at/books?id=KNvjhzboJ2cC>.
14. Spektrum. Initialzellen [Internet]. 1999 [zitiert am 21.07.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie-kompakt/initialzellen/5932>.
15. Spektrum. Selbstkompatibilität [Internet]. 1999 [zitiert am 26.07.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/selbstkompatibilitaet/60883>.
16. Dictionary.com Unabridged .Primordium [Internet]. [zitiert am 24.03.2017] Verfügbar unter: URL: <http://www.dictionary.com/browse/primordium>.
17. Meicenheimer RD. The plastochron index: still useful after nearly six decades. *Am J Bot*. 2014; 101(11):1821–35.

Tierische Form und Funktion

Es geht um grundlegende Aspekte des tierischen Körpers, wie etwa Anatomie, Morphologie und Physiologie. Besprochen werden Gewebetypen, Anpassungen an physische Begebenheiten, Thermoregulation und Energiebedarf.

Univ.-Prof. Mag. Mag. Dr. Sylvia Kirchengast

Sarah Kainz, BSc

6. Tierische Form und Funktion

6.1. Grundlagen

6.1.1. Grundlegende Anforderungen an den Körper

Die Evolution tierischer Körper wird auch durch physikalische Gegebenheiten bestimmt. Da etwa das Wasser eine höhere Dichte und Viskosität aufweist als die Luft, müssen Schwimmer einem höheren Widerstand entgegenwirken als Flieger oder Läufer, daher entwickeln sich bei schnellen Schwimmern bevorzugt stromlinienförmige Körper. Auch die maximal mögliche Körpergröße wird von physikalischen Gesetzen eingeschränkt. So nimmt etwa der relative Anteil der lokomotorischen Muskulatur mit der Gesamtkörpergröße zu, sodass aber auch die Mobilität mit der Größe abnimmt.

Tierische Körper müssen sich an physikalische Gegebenheiten bzw. Gesetze anpassen.

Zum Materialaustausch mit der Umgebung muss Kontakt stattfinden. Bei einem einzelligen Organismus erfolgt dieser Kontakt direkt über die Zellmembran, in einem mehrzelligen jedoch muss jede einzelne Zelle Zugang zu einem wässrigen Milieu haben, um den Stoffaustausch im Organismus gewährleisten zu können. Bei vielen Tieren hat fast jede einzelne Zelle zur Umgebung Kontakt, wie etwa bei Süßwasserpolyphen der Gattung *Hydra* (abgebildet in Abb. 1): Ihre Körperwand besteht nur aus zwei Schichten, die beide ständig vom umgebenden Süßwasser umspült werden. Bei allen Tieren sind die Zellzwischenräume mit interstitieller Flüssigkeit gefüllt, um zusätzlich den Austausch zwischen den Zellen gewährleisten zu können. Tiere mit komplexem Körperbauplan besitzen auch zirkulierende Flüssigkeit (z.B. Blut), die durch Austausch mit der interstitiellen Flüssigkeit den Stoffaustausch und die Versorgung der einzelnen Zellen gewährleistet. Die meisten Tiere brauchen für einen ausreichenden Stoffaustausch mit der Umwelt stark vergrößerte Oberflächen an und im Körper, etwa durch Verzweigungen oder Einfaltungen. Ein Beispiel ist der menschliche Verdauungstrakt, dessen Schleimhaut ausgebreitet etwa die Größe eines halben Badminton-Platzes hat.¹



Abbildung 6.1: Mikrofoto einer grünen Hydra (*Hydra viridissima*).

Die vier Gewebetypen im tierischen Körper sind:
Epithelgewebe
Bindegewebe
Muskelgewebe
Nervengewebe

6.1.2. Tierische Gewebe

Es gibt vier Grundtypen von Gewebe im tierischen Körper: Epithel-, Binde-, Muskel- und Nervengewebe. Das Epithelgewebe liefert die äußerste Schicht, die die inneren und äußeren Oberflächen des Körpers abdeckt. Davon gibt es wiederum einige Arten. Das **kubische Epithel** besteht aus würfelförmigen Zellen, die auf Sekretion spezialisiert sind. Es befindet sich z.B. in Schild- und Speicheldrüse.

Einfaches prismatisches Epithel kleidet den Darmtrakt aus, es gibt Verdauungssäfte ab und nimmt Nährstoffe auf. **Mehrreihiges (pseudostratifiziertes) bewimpertes prismatisches Epithel** bildet einen Schleimfilm, der durch die Wimpern des Flimmerepithels fortbewegt wird. Es kleidet etwa den Nasengang vieler Wirbeltiere aus. **Mehrschichtiges (stratifiziertes) Plattenepithel** hat eine schnelle Regenerationsfähigkeit (es bilden sich schnell neue Schichten, die die alten nach außen schieben und somit ersetzen) und befindet sich daher meist an mechanisch stark beanspruchten Stellen wie etwa Speiseröhre oder Vagina. **Einfaches Plattenepithel** hingegen ist einschichtig und dient der Diffusion, man findet es an der Innenwand der Blutgefäße (als Endothel) und in den Alveolen (zum Vergleich siehe Abbildung 2). Epithelien sind polarisiert; sie haben eine **apikale** und eine **basale** Seite. Die apikale Seite ist einem Lumen oder einer Außenfläche zugewandt, sie ist häufig spezialisiert (z.B. durch Mikrovilli im Dünndarm). Die basale Seite sitzt der Basallamina auf, die das Epithel von anderem Gewebe trennt.

Bindegewebe verbindet und stützt andere Körpergewebe. In Wirbeltieren ist dies meist **lockeres Bindegewebe**, wie etwa Kollagenfasern, elastische und retikuläre Fasern. Diese befestigen Organe. Eine spezielle Art des lockeren Bindegewebes ist **Fettgewebe**, das Fett in Form von Fetttropfen in Adipocyten speichert. Es dient zur Polsterung, Isolierung und Energiespeicherung. **Straffes Bindegewebe** enthält viele Kollagenfasern, die parallele Bündel bilden. Es findet sich in Sehnen und Bändern. **Knorpel** bestehen aus einer speziellen Form von Bindegewebe, mit knorpelbildenden Zellen namens **Chondrozyten**, die Kollagen und Chondroitinsulfat sezernieren. Wirbeltierembryonen besitzen oft ein Knorpelskelett, das später durch sekundäre Ossifikation größtenteils mit Knochenmasse ersetzt wird. Knochen bestehen aus mineralisiertem Bindegewebe. Die knochenbildenden Zellen (Osteoplasten) bilden eine Kollagenmatrix, in der Calciumphosphat mineralisiert. Harte Säugetierknochen bestehen auf

Arten von Epithel

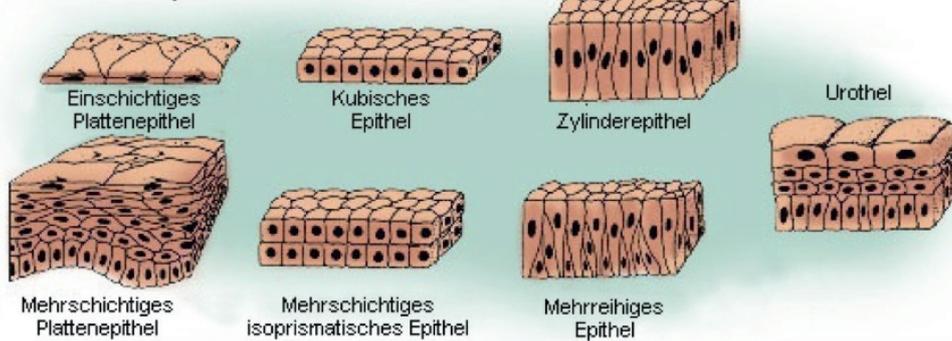


Abbildung 6.2: Vergleich einiger Epithelgewebearten.

mikroskopischer Ebene aus Einheiten namens Osteone (siehe Abb. 3). Diese bestehen aus einem Zentralkanal mit Blutgefäßen und Nerven, und darum gelagerten Schichten mineralisierter Matrix. Auch Blut ist eine Art des Bindegewebes, es weist eine flüssige Matrix auf (Plasma). Darin gelöst sind unter anderem Erythrocyten (rote Blutzellen, zum Sauerstofftransport), Leukocyten (weiße Blutzellen, zur Abwehr) und Thrombocyten (Blutplättchen; Zellfragmente die der Blutgerinnung dienen).

Eine weitere Gewebeart ist das Muskelgewebe, das man in drei Kategorien einteilen kann. **Skelettmuskeln** (*quergestreifte Muskulatur*) sind durch Bänder am Skelett befestigt, sie ermöglichen willkürliche Bewegungen und bekommen ihren Namen von ihrer quergestreiften mikroskopischen Struktur. Diese entsteht durch die Sarkomere (kontraktile Einheiten) aus denen die Muskelfasern aufgebaut sind. Erwachsene Säugtiere besitzen eine feste Anzahl an Skelettmuskelzellen, durch Bewegung bzw. Training werden die bereits bestehenden Zellen dicker. Die Querstreifung fehlt bei der *glatten Muskulatur*, die man in den Wänden der meisten Eingeweide und der Arterien findet (z.B. im Verdauungstrakt). Sie besteht aus kleinen, spindelförmigen Zellen und wird von anderen Teilen des Nervensystems als die Skelettmuskeln gesteuert. Die glatte Muskulatur ist nicht willentlich ansteuerbar. Die **Herzmuskulatur** ist wiederum eine eigene Art des Muskelgewebes, sie bildet die kontraktile Wand des Herzens. Sie

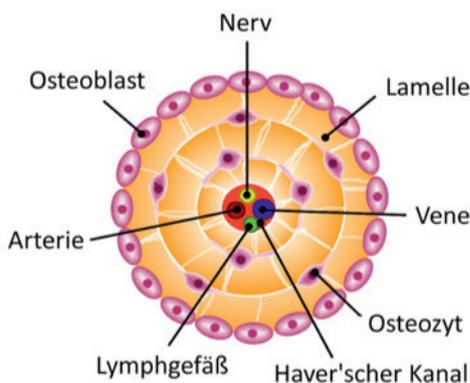


Abbildung 6.3: Schematische Zeichnung eines Osteons.

weist zwar Querstreifung auf, ist jedoch nicht willkürlich beeinflussbar. Herzmuskelzellen sind verzweigt und mit Glanzstreifen miteinander verbunden, die Signale weiterleiten und dadurch helfen, den Herzschlag zu synchronisieren.

Schließlich findet sich in tierischen Körpern auch noch **Nervengewebe**, welches der Aufnahme, Verarbeitung und Leitung von Signalen dient und die Grundlage für **Nervensysteme** liefert.² Es besteht aus Neuronen und Gliazellen, wobei Neuronen spezialisierte Zellen mit Zellkörper und daraus hervortretenden Fortsätzen sind, welche Axone und Dendriten genannt werden. Dendriten nehmen meist Nervenimpulse auf und leiten sie an das Soma weiter, während Axone diese weiterleiten an ein anderes Neuron oder einen Effektor (wie z.B. einen Muskel). Axone sind oft als Bündel zusammengefasst und verlaufen als **Nerven**. Gliazellen sind vielfältige Zellen, welche nicht direkt der Erregungsleitung dienen. Einige Gliazellen stellen zum Beispiel die Myelinscheide zur Verfügung, welche einige Axone umschließt und eine schnellere Erregungsweiterleitung gewährleistet, während andere die optimale chemische Umgebung für die Reizweiterleitung erhalten.³

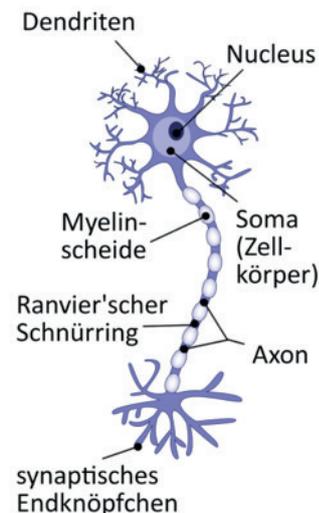


Abbildung 6.4: Schematische Zeichnung eines Neurons (Nervenzelle).

6.1.3. Koordination und Kontrolle

Die wichtigsten Kontroll- und Koordinationssysteme im tierischen Körper sind das endokrine System und das Nervensystem. Hormone sind die Signalmoleküle des endokrinen Systems, sie beeinflussen nur Zellen die die jeweils richtigen Rezeptoren besitzen. Dieses System wirkt relativ langsam, hat dafür aber häufig eine langanhaltende Wirkung, da die Hormone im Blutstrom kreisen. Das Nervensystem hingegen arbeitet mit sehr schnellen, kurzweiligen Signalen (die jedoch auch eine lange Wirkung haben können), „Nervenimpulse“ genannt. Diese wandern (vereinfacht gesagt) entlang einer Kommunikationsbahn, die weitgehend aus Axonen besteht, zu einer Zielzelle: In Wirbeltieren sind dies immer entweder andere Neurone, Muskelzellen, endokrine oder exokrine Drüsenzellen. Während das Hormonsystem gut geeignet ist für langfristige und weitgehende körperliche Veränderungen, wie etwa Wachstum oder Fortpflanzung, reagiert das Nervensystem vor allem auf schnelle Veränderungen und dirigiert schnelle Fortbewegung und rasches Verhalten.

6.2. Regulation des inneren Milieus

Im Tierreich gibt es zwei verschiedene Strategien, das innere Milieu an äußere Umweltbedingungen anzugleichen. *Regulierer* benutzen Kontrollmechanismen um das innere Milieu zu regulieren bei sich ändernden

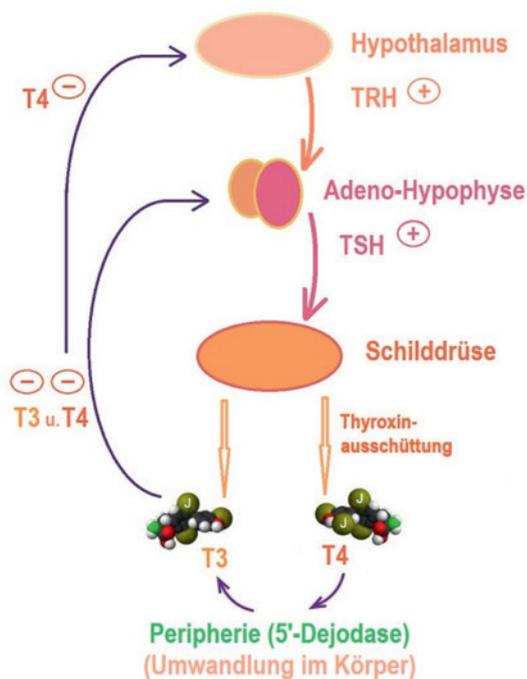


Abbildung 6.5: Ein Beispiel für eine negative Rückkopplungsschleife ist der thyreotrope Regelkreis, welcher die Ausschüttung der Schilddrüsenhormone T3 und T4 (Thyroxin) kontrolliert. Eine hohe Konzentration dieser Hormone im Körper führt durch Beeinflussung des Hypothalamus und der Hypophyse schlussendlich zu einer schwächeren Ausschüttung derselben Hormone durch die Schilddrüse.⁵

äußeren Parametern. *Konformer* lassen es zu, dass sich ihr Inneres an die externen Parameter anpasst, also mit ihnen schwankt. Die meisten Tiere sind Mischformen, sie benutzen also für verschiedene Situationen jeweils die eine oder andere Strategie. Der Barsch etwa lässt seine Körpertemperatur mit der der Umgebung schwanken, die Salzkonzentration in seinem Körper bleibt jedoch stabil und unterscheidet sich von der des Süßwassers, das ihn umgibt.

Regulierer regulieren ihr inneres Milieu, und Konformer lassen es mit Umweltbedingungen schwanken.

6.2.1. Homöostase

Homöostase bedeutet dynamisches Gleichgewicht oder „steady state“. Regulierer sind fähig, Homöostase zu betreiben, also ihre inneren Zustände konstant oder innerhalb eines gewissen Bereiches zu halten, selbst bei sich stark ändernden Umweltbedingungen.⁴ Dieser konstante Wert oder Bereich wird Sollwert genannt. Abweichungen vom **Sollwert** wirken als Reiz, der von einem Rezeptor oder Sensor wahrgenommen wird, welcher wiederum eine physiologische Reaktion auslöst, die zur Rückkehr zum Sollwert führt. So wird der Wert einer bestimmten regulierten Variable immer innerhalb eines begrenzten Bereichs gehalten. Die gegenwirkende Reaktion wird als **negative Rückkopplung** (negatives feedback, siehe Abb. 5) bezeichnet, sie ist die Basis für Homöostase. Ein Beispiel ist Schweiß; Schwitzen wird durch eine Erhöhung der Körpertemperatur ausgelöst, etwa bei harter körperlicher Arbeit. Die Flüssigkeit trägt zur Rückführung zum Sollwert bei, indem sie dem Körper bei ihrer Verdunstung Wärme entzieht. Im Gegensatz dazu führen **positive Rückkopplungsschleifen** zu einer Verstärkung eines Reizes, sie tragen daher normalerweise nicht zur Homöostase bei. Sollwerte sind teilweise auch situationsbedingt variabel; etwa ist bei vielen Tieren der Sollwert der Körpertemperatur im Schlaf niedriger als im Wachzustand.

Endotherme produzieren ihre Körperwärme selbst, Ektotherme beziehen Wärmeenergie aus der Umwelt.

6.3. Thermoregulation

Thermoregulation ist der Prozess, mit dem Tiere ihre Körpertemperatur innerhalb eines gewissen Bereiches halten. Sie ist wichtig, da die meisten biochemischen und physiologischen Prozesse sehr empfindlich auf Temperaturänderungen reagieren.

6.3.1. Endothermie und Ektothermie

Vorwiegend **endotherme** Organismen (Vögel, Säugetiere, sowie einige Reptilien, Fische und Insekten) beziehen die Wärmeenergie für ihre Körpertemperatur größtenteils aus ihrem eigenen Stoffwechsel. Vorwiegend **ektotherme** Tiere hingegen (Amphibien, Schlangen, Eidechsen, Schildkröten, viele Fische und die meisten Wirbellosen) beziehen den Großteil ihrer Körperwärme aus externen Quellen. Endotherme Tiere können ihre Körpertemperatur auch bei schwankenden Umgebungstemperaturen in einem konstanten Bereich halten. In Kälte bleibt ihre Körpertemperatur über der Umgebungstemperatur, und bei Wärme können endotherme Wirbeltiere ihren Körper kühlen. Ektotherme können ihre Körpertemperatur überwiegend nur durch Verhaltensänderungen regulieren, etwa indem sie bei Hitze Schatten suchen. Diese Lebensweise erfordert ein Körperinneres, das Temperaturschwankungen tolerieren kann. Im Austausch benötigen Ektotherme weniger Nahrung (Energie) als endotherme Organismen.

Zwei weitere Begriffe sind poikilotherm und homiotherm. Homiotherme Tiere haben (beinahe) konstante Körpertemperaturen und sind daher meist endotherm. Ein Gegenbeispiel sind Tiefseefische, die zwar ektotherm sind, aber aufgrund der konstanten Umgebungstemperatur trotzdem eine gleichmäßige Körpertemperatur haben und zu den Homiothermen zählen.⁶ Poikilotherme hingegen können ihre Körpertemperatur nur begrenzt konstant halten. Sie werden auch wechselwarm genannt und sind in der Regel ektotherm.⁷

6.3.2. Wärmeabgabe und –Aufnahme

Organismen tauschen mittels Wärmeleitung (Konduktion), Konvektion, Strahlung (Radiation) und Verdunstung (Evaporation) Wärme mit ihrer Umgebung aus. Konduktion bezeichnet die Übertragung thermischer (Wärme-) Energie zwischen Objekten in direktem Kontakt. Konvektion ist eine Wärmeübertragung durch Luft oder Wasser über eine Oberfläche (wie zum Beispiel Haut). Thermische Strahlung ist die Emission elektronischer Wellen, welche auch ohne Kontakt Wärme zwischen Objekten übertragen können. Verdunstung schließlich ist der Übergang einer Flüssigkeit in den gasförmigen Zustand. Durch Thermoregulation werden Wärmeabgabe und Wärmeaufnahme im Gleichgewicht gehalten, entweder durch Verringerung oder Begünstigung des Wärmeaustauschs. Verringert wird dieser zum Beispiel durch **Wärmeisolation**, etwa mithilfe von Federn, Haaren oder Fettschichten. Isolierschichten können oftmals an Umweltbedingungen angepasst werden. Bei Kälte können die meisten terrestrischen Vögel und Säugetiere z.B. ihr Gefieder oder Fell sträuben, um dickere warme Luftpolster an ihrer Haut zu erhalten.

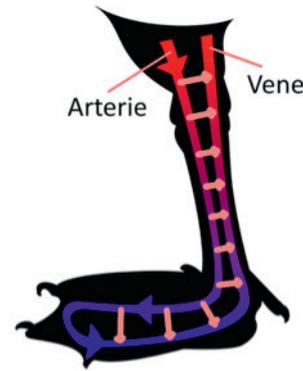


Abbildung 6.6: Vereinfachte schematische Skizze des Fußes einer Kanadagans mit Gegenstrom-Wärmeaustauscher. Die Wärmeenergie wird durch rosa Pfeile symbolisiert.

Viele Landwirbeltiere passen ihr Kreislaufsystem an, um den Wärmeaustausch zu regulieren. Durch **Vasodilation** (Erweiterung der Blutgefäße) nahe der Körperoberfläche wird die Haut erwärmt, die Wärme wird dann durch Strahlung, Konvektion und Wärmeleitung an die Umwelt abgegeben, was den Körper kühlt. **Vasokonstriktion** (Gefäßverengung) verringert hingegen die Durchblutung und somit Wärmetransfer nach außen. Ein **Gegenstromaustauscher** hilft vielen Vögeln und Säugern bei der Verringerung ihrer Wärmeverluste (siehe Abbildung 6). Hierbei strömen benachbarte Flüssigkeiten in entgegengesetzte Richtungen, etwa in Arterien und Venen. Vor allem in kalter Umgebung würden die Arterien viel wärmeres Blut führen als die von der Körperoberfläche oder den Extremitäten zurückkehrenden Venen. Durch die nahe Nachbarschaft der beiden Blutbahnen wird jedoch Wärme von den Arterien zu den Venen transferiert, sodass auch diese im Körperinneren warmes Blut führen. Durch ein Gegenstrom-Wärmeaustauscher-System wird also die Wärme im Körperkern gehalten.

Durch Verdunstung von Flüssigkeiten an der Körperoberfläche wird der Körper gekühlt, da Evaporation Energie benötigt, welche dem Körper in Form von Wärmeenergie entzogen wird. In einer heißen Umgebung würde ohne Evaporation die Körpertemperatur rasch ansteigen, da der Körper die Wärme aus der Umwelt aufnimmt. Unterstützt wird dieser Prozess etwa durch Schwitzen (beim Menschen und anderen Tieren), Hecheln (bei Vögeln und vielen Säugern), und bei manchen Vögeln durch eine stark durchblutete Tasche im Mundboden, die durch Flutterbewegungen Evaporation begünstigt.

Endotherme können auch ihre Wärmeproduktion variieren. So bewirkt etwa Muskelaktivität (Bewegung oder Zittern) eine Steigerung der Wärmeproduktion (**Thermogenese**). **Zitterfreie Thermogenese** ist hingegen die Fähigkeit, durch Hormone die Mitochondrien dazu zu stimulieren, Wärmeenergie statt ATP zu produzieren. Sie findet vor allem in braunem Fettgewebe statt, das man im Nackenbereich und zwischen den Schultern

von Kleinsäugetern und neugeborenen Säugern findet, und das auf rasche Wärme-
produktion spezialisiert ist. Kältezittern und
zitterfreie Thermogenese bewirken, dass
Vögel und Säuger in kalten Lebensräumen
ihre metabolische Wärme-
produktion um das Fünf- bis Zehnfache steigern können. So
kann etwa die Amerikanische Meise (*Parus*)
- bei ausreichend Energiezufuhr - selbst bei
Temperaturen von $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ ihre Körpertem-
peratur beinahe konstant auf $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ über Null
halten.

6.3.3. Physiologischer Thermostat

Die Regulierung der Körpertemperatur in
Vögeln und Säugetieren funktioniert durch
ein System von Rückkopplungsmecha-
nismen (siehe Abb. 7). Das übergeordnete
Thermostat besteht vor allem aus einer
Gruppe von Nervenzellen im Hypothalamus.
Sie reagiert auf Abweichungen der Körpertem-
peratur vom Sollwert, die von Wärme-
und Kälterezeptoren registriert werden. Ist
die Körpertemperatur unter dem Normal-
bereich, hemmt das Thermostat Wärmeab-
gabemechanismen und aktiviert wärme-
sparende Mechanismen. Steigt sie über den
Normalbereich, schaltet er Wärmesparme-
chanismen aus und sorgt für Wärmeabgabe.

6.4. Energiebedarf in Abhängig- keit bestimmter Parameter

Wachstum, die Ausbesserung von Schäden,
Bewegung und Fortpflanzung benötigen bei
Tieren chemische Energie. Energiefluss und
-Umwandlung bestimmen den Nahrungsbe-
darf von Tieren und sind abhängig von ihrer
Größe, Aktivität und Umwelt.

6.4.1. Grundlagen

Chemische Energie wird durch die Nahrung
aufgenommen und durch enzymatische
Hydrolyse abgebaut. Die Nährstoffe werden von
Körperzellen aufgenommen, wo sie vor allem für ATP-
Produktion benützt werden durch Zellatmung und
Gärung. Energie in Form von ATP (Adenosin-
triphosphat) erhält die Funktionsfähigkeit von Zellen,
Organen und Organsystemen, und wird zur Biosynthese
benützt, um Wachstum, Reparaturen, Synthese von Spei-
chermaterial und Gametenproduktion anzutreiben. Sie
wird auch zur Muskelkontraktion gebraucht, welche
Wärme erzeugt die das Körperinnere aufwärmen kann.

Die **Stoffwechselrate** ist die Menge an Energie,
die ein Tier pro Zeiteinheit verbraucht. Die Einheit für
Energie ist Joule (J). Ein Joule ist ein Newtonmeter
bzw. ein $\text{m}^2 \text{kg/s}^2$ und entspricht ca. 0,24 Kalorien.⁸ Die

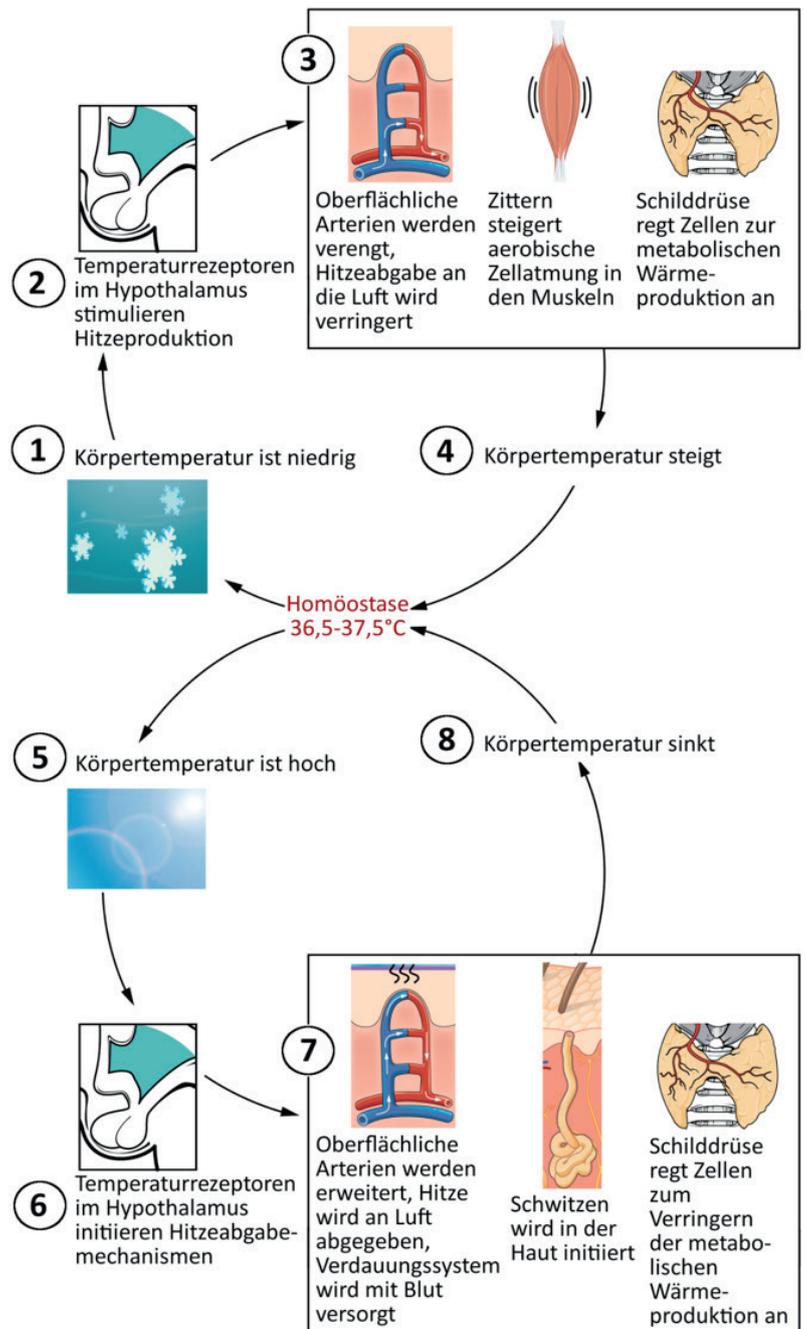


Abbildung 6.7: Vereinfachtes Schema der Thermoregulation im menschlichen Körper.



ATP ist der Haupt-Energieträger in Zellen.



Bei zitterfreier Thermogenese erzeugen die Mitochondrien Wärmeenergie statt ATP.

Stoffwechselrate lässt sich auch mithilfe der auf-
genommenen beziehungsweise abgegebenen Sauer-
stoff- oder Kohlendioxidmenge bestimmen. Für Grund-
funktionen wie Atmung und Herzschlag müssen Tiere
eine minimale Stoffwechselrate aufrecht erhalten,
welche bei nicht wachsenden Endothermen mit
leerem Magen und in einer stressfreien Situation, in

der sie weder Wärme abgeben noch erzeugen müssen, **Grundumsatz** (*basal metabolic rate*) genannt wird. Dieser liegt bei erwachsenen Männern bei 6500-7500 kJ (Kilojoules) und bei erwachsenen Frauen bei 5500-6500 kJ pro Tag. Ein ektothermer Mississippi-Aligator verbraucht hingegen (bei 20° C Umgebungstemperatur und in Ruhe) nur etwa 250 kJ pro Tag.

6.4.2. Faktoren, die die Stoffwechselrate beeinflussen

Die Beziehung zwischen Gesamtstoffwechselrate und Körpermasse ist beinahe konstant, wie in Abbildung 8 illustriert wurde. Für Organismen der Größe von Bakterien bis Blauwalen ist die Stoffwechselrate proportional zur Körpermasse hoch $\frac{3}{4}$ (). Die Energie, die benötigt wird, um eine gewisse Körpermasse aufrecht zu erhalten, ist invers mit der Körpergröße verknüpft. So braucht eine kleine Maus viel mehr Nahrung pro Gramm Körpergewicht als etwa ein Elefant, da sie eine höhere Stoffwechselrate pro Gramm hat. Sie hat außerdem eine höhere Atem- und Herzschlagfrequenz. Auch Aktivität beeinflusst die Stoffwechselrate, sodass selbst das Lesen eines Buches oder das Zittern mit den Flügeln den Energieverbrauch steigern. Landlebende Tiere haben so meist einen Energieverbrauch der etwa

das Zwei- bis Vierfache des Grundumsatzes beträgt. Bei Menschen in den meisten Industrieländern beträgt er jedoch nur das 1,5-Fache, da ihre Lebensweise weitgehend sitzend ist.

6.4.3. Torpor und Energiesparen

Torpor ist ein physiologischer Starrezustand der der Vermeidung unerwünschter Umweltzustände und dem Energiesparen dient, indem Stoffwechselrate und Aktivitätsniveau sinken. Überwinterung oder Winterschlaf ist ein längerfristiger Torporzustand, in dem bei endothermen Wirbeltieren die Körpertemperatur sinkt, bei manchen sogar auf unter 0 °C. Da im Torporzustand die Stoffwechselrate mehrere hundert Mal geringer sein kann als im Normalzustand, wird viel Energie eingespart. Einige Tiere gehen auch in Sommertorpor, um hohe Temperaturen und Wasserknappheit zu überstehen. Auch täglicher Torpor existiert und wird von vielen kleinen Vögeln und Säugern benützt, da diese einen relativ hohen Energieverbrauch haben. Einige Fledermäuse verfallen z.B. am Tage in Torpor und gehen nachts auf Nahrungssuche.



Um Aufbau und Funktion ihrer Körper aufrecht erhalten zu können, verbrauchen Organismen einen Grundumsatz an Energie.

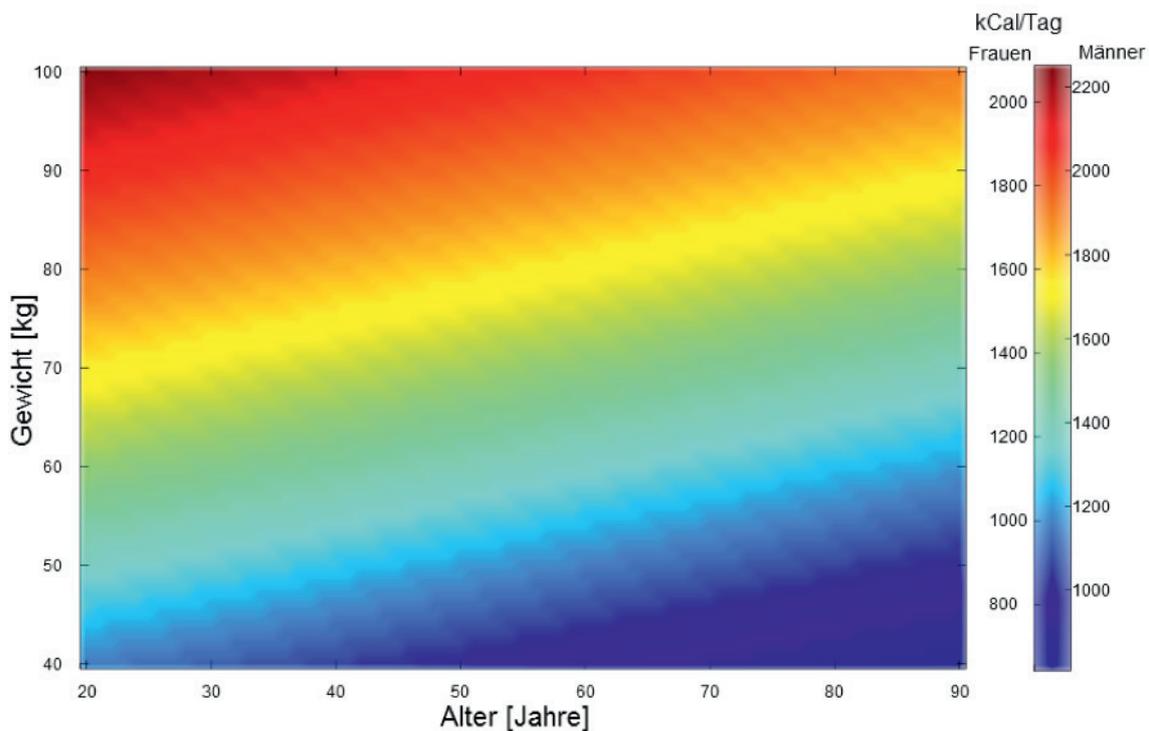


Abbildung 6.8: Grundumsatz für Männer und Frauen in kCal pro Tag, abhängig von Alter und Gewicht, bestimmt mit der Mifflin-St.Jeor Formel und der BMI-formel für BMI=21,5.

Lesetipps: (Es gibt viele Lehrbücher, die sich mit den physiologischen, anatomischen und morphologischen Eigenschaften der Tierwelt befassen. Diese tragen oft einen Titel wie „Zoologie“ oder „Physiologie“ und sind sehr umfangreich. Hier ist nur ein Beispiel genannt).

Tierphysiologie. Von R. Eckert, D. Randall, W. Burggren und K. French (z.B. 2002). Verfügbar unter anderem in der Hauptbibliothek der Stadt Wien, am Standort Urban-Loritz-Platz. Leseprobe auf <https://books.google.at/books?id=QZVL4H1yA2AC&printsec=frontcover&hl=de#v=onepage&q&f=false> verfügbar.

Sehr detailreich und mit 874 Seiten auch sehr umfangreich, ist dieses Buch wohl eher weniger als leichte Sommerlektüre geeignet und besser zur Prüfungsvorbereitung an der Universität. Wer sich für ein spezifisches Thema interessiert findet es hier aber sicher sehr genau erklärt. Das erste Kapitel ist teilweise eine detailreichere Version des hier bereitgestellten.

Campbell Biologie: Gymnasiale Oberstufe. Von N.A. Campell und J.B. Reece (12. Ausgabe 2011). Verfügbar u.A. in der Hauptbibliothek der Stadt Wien, an diversen Standorten.

Dieses Buch ist natürlich empfehlenswert für alle hier behandelten Kapitel, da es die Grundlage darstellt für diesen Text. Vor allem dieses Kapitel enthält im Original (Kapitel 40) Bildmaterial mit Erklärungen, die hier nicht vorhanden sind, die aber das Verständnis der Materie sehr gut unterstützen.

Conduction, convection and radiation. Online-Artikel der BBC. Verfügbar unter: <http://www.bbc.co.uk/education/guides/zttrd2p/revision>.

Eine kleine Einführung in die physikalischen Phänomene, die die Körpertemperatur von Lebewesen senken können. Dazu gehört ein Test und ein Spiel. Eigentlich gedacht für 14- bis 16-Jährige.

Von großen und kleinen Tieren. Von H. J. Schlichting und B. Rodewald (1988). Artikel frei verfügbar unter: <http://docplayer.org/18349216-Von-grossen-und-kleinen-tieren.html>.

Dieser und weitere Artikel der zwei Autoren erklären die Auswirkungen physikalischer Gesetzmäßigkeiten auf die Lebensvorgänge der Organismen auf dieser Erde. Die Artikel sind leicht verständlich geschrieben und für Schüler*innen und Lehrer*innen gedacht.

Referenzen:

1. Helander HF, Fändriks L. Surface area of the digestive tract - revisited. Scand J Gastroenterol. 2014; 49(6):681–9.
2. Spektrum. Nervengewebe [Internet]. 1999 [zitiert am 10.06.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/nervengewebe/45993>
3. Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Katz LC, LaMantia A-S, McNamara JO et al. Neuroglial Cells: Sinauer Associates; 2001.
4. Eckert R, Randall D, Burggren W, French K. Tierphysiologie. 2nd ed. Stuttgart: Georg Thieme Verlag; 2002:11.
5. Ortiga-Carvalho TM, Chiamolera MI, Pazos-Moura CC, Wondisford FE. Hypothalamus-Pituitary-Thyroid Axis. Compr Physiol. 2016; 6(3):1387–428.
6. Müller WA, Frings S. Tier- und Humanphysiologie: Eine Einführung [E-Book]. Berlin: Springer; 2013:216. Verfügbar unter URL: <https://books.google.at/books?id=dgT2BQAAQBAJ>.
7. Spektrum. Poikilothermie [Internet]. 1999 [zitiert am 15.06.2017]. URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/poikilothermie/52676>
8. Seilnacht.com. SI Einheiten [Internet]. 2017 [zitiert am 16.06.2017]. URL: <http://www.seilnacht.com/Chemie/daten.htm>

Die Ernährung der Tiere

In diesem Kapitel werden die Grundlagen der Nährstoffaufnahme im Tierreich besprochen, mit einem Fokus auf den Organen die dafür benötigt werden und deren Funktion und Aufbau.

Univ.-Prof. Mag. Mag. Dr. Sylvia Kirchengast

Sarah Kainz, BSc

7. Die Ernährung der Tiere

7.1. Nährstoffe

Für die meisten Tiere sind 8 Aminosäuren, einige (vor allem) ungesättigte Fettsäuren, einige Mineralstoffe und Vitamine essentiell. Das heißt ihr Körper kann diese nicht selbst herstellen.

Um alle Körperfunktionen wie zum Beispiel DNA-Replikation, Zell- und Organaktivität sowie Sinne und Fortbewegung zu gewährleisten, brauchen Tiere chemische Energie, die sie aus der Nahrung gewinnen müssen. Diese Nährstoffe (größtenteils Kohlenhydrate, Proteine und Lipide) werden verdaut und teilweise in ATP umgewandelt, das dann für Zellatmung und Energiespeicherung zur Verfügung steht. Der Rest liefert Rohstoffe für die Biosynthese, das sind organische Kohlenstoffverbindungen wie z.B. Zucker und organische Stickstoffverbindungen (in der Regel Aminosäuren). Diese Stoffe werden für den Aufbau organischer Moleküle gebraucht, und sind somit notwendig für Wachstum, Instandhaltung und Fortpflanzung eines Lebewesens. Wichtige Substanzen die vom Organismus nicht selbst hergestellt werden können heißen **essentielle Nährstoffe**.

7.1.1. Versorgung mit Nährstoffen

Von den 20 Aminosäuren die Tiere benötigen, sind 8 (für die meisten) essentiell, müssen also mit der Nahrung aufgenommen werden. Neugeborene brauchen noch eine neunte, das Histidin. Während Proteine in tierischen Produkten wie Fleisch und Milch **vollständig** sind, das heißt die essentiellen Aminosäuren in richtigen Mengenverhältnissen liefern, sind pflanzliche Proteine meist **unvollständig**; Bohnen enthalten z.B. nicht genug Methionin. Deshalb muss vor allem bei einer rein veganen Lebensweise auf eine ausgewogene Ernährung, die mit allen essentiellen Aminosäuren ausreichend versorgt, geachtet werden. Die benötigten Fettsäuren können Tiere hingegen größtenteils selbst synthetisieren, essentielle Fettsäuren sind vor allem ungesättigte Fettsäuren (diese enthalten eine oder mehr Doppelbindungen), wie etwa Linolsäure beim Menschen. Der Bedarf an diesen wird jedoch durch Samen, Getreide und Gemüse abgedeckt. Vitamine sind lebenswichtige organische Moleküle, die Tiere nicht selbst produzieren können, und die daher in der Nahrung enthalten sein (gegebenenfalls als Vorstufe) oder von Darmbakterien synthetisiert werden müssen.¹ Es gibt wasserlösliche und fettlösliche Vitamine. Mineralstoffe sind hingegen anorganische Nährstoffe, wie z.B. Eisen oder Kupfer, die in kleinen Mengen durch die Nahrung aufgenommen werden müssen.

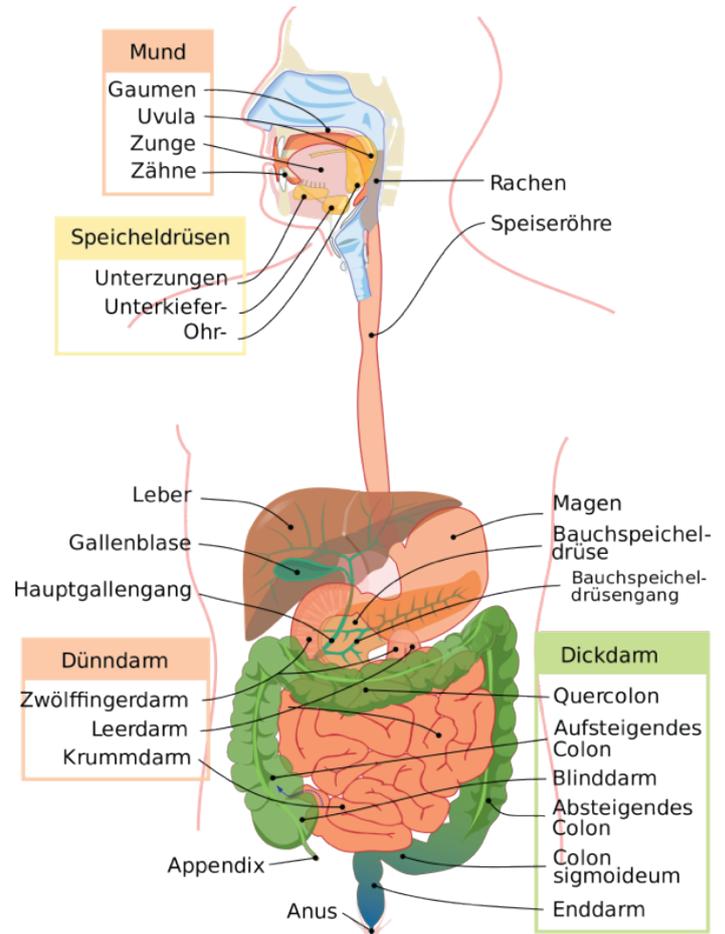


Abbildung 7.1: Eine schematische Zeichnung eines menschlichen Verdauungssystems, mit einigen seiner wichtigsten Komponenten.

7.1.2. Hauptstadien der Nährstoffverarbeitung

Nahrungsverarbeitung lässt sich unterteilen in **Nahrungsaufnahme, Verdauung, Resorption** und **Ausscheidung**. Die Aufnahme, also das Fressen, kann in flüssiger oder fester Form geschehen, wobei man zwischen vier Mechanismen unterscheidet: **Filterierer** filtern Nahrungsteilchen aus dem Wasser, **Substratesser** leben vom Gewebe eines Lebewesen in oder auf dem sie leben, **Sauger** ernähren sich von den Flüssigkeiten eines Wirtes und **Schlinger** und **Zerkleinerer** leben von großen, festen Nahrungsteilen.

Bei der Verdauung wird die Nahrung abgebaut, damit der Körper sie resorbieren kann. Enzyme bewirken bei der chemischen Verdauung das Aufspalten großer Moleküle durch Addition von Wasser (Hydrolyse). So werden Di- und Polysaccharide in Monosaccharide, Proteine in Aminosäuren, Nukleinsäuren in Nukleotide und Fette und Phospholipide in Fettsäuren und andere Bestandteile zerlegt. Verdauung geschieht in spezialisierten Hohlräumen oder Kompartimenten, um die eigenen Zellen nicht mit zu verdauen. Nach der Verdauung werden die kleinen Moleküle wie Aminosäuren und Monosaccharide von den tierischen Zellen

resorbiert (aufgenommen). Danach wird unverdautes Material aus dem Verdauungstrakt ausgeschieden.

7.1.3. Intra- und extrazelluläre Verdauung

Die einfachsten Kompartimente für intrazelluläre Verdauung sind Nahrungsvakuolen (spezialisierte Zellorganellen). Hier wird durch Enzyme die Nahrung hydrolisiert, nachdem sie entweder durch Phagozytose (feste Nahrung) oder Pinozytose (Flüssignahrung) in die Zelle aufgenommen wurde. Bei dieser Aufnahme bilden sich die Nahrungsvakuolen, welche später mit Lysosomen verschmelzen. Lysosomen sind Zellorganellen, die die hydrolytischen Enzyme enthalten, welche zur chemischen Verdauung gebraucht werden. Die meisten Tiere betreiben Hydrolyse während der extrazellulären Verdauung. Diese erlaubt das Verdauen einer viel größeren Menge an Nahrung als die Phagozytose und verlangt nach einem Verdauungstrakt (einem Stück eingestülpter Außenwelt).² Dieser ist meist ein **vollständiger Verdauungstrakt** oder **Verdauungskanal**, das heißt er besitzt zwei Öffnungen: Mund und Anus. Da die Nahrung hier nur in eine Richtung wandert, kann bereits neue Nahrung aufgenommen werden, während die alte noch verdaut wird. Er kann außerdem in spezialisierte Abschnitte gegliedert sein (wie zum Beispiel Speiseröhre, Magen, Duodenum etc., siehe Abbildung 1).

Nahrungsvakuolen bilden sich bei der Aufnahme von Nährstoffen in eine Zelle. Sie verschmelzen danach mit Lysosomen, welche die Enzyme zur chemischen Verdauung enthalten.

Die Verdauung von Stärke und Glykogen beginnt bereits im Mund mithilfe des Enzyms Amylase.

7.2. Organe zur Nahrungsverarbeitung bei Säugern

Säugetiere besitzen einen Verdauungskanal und Hilfsdrüsen, welche Verdauungssäfte beisteuern. Die Nahrung wird durch Peristaltik im Verdauungstrakt vorwärtsbewegt: Die glatte Muskulatur in der Wand des Kanals kontrahiert und entspannt sich abwechselnd. Als Abgrenzung zwischen einigen Kompartimenten dienen Schließmuskeln (**Sphinkter**) aus ringförmiger Muskulatur.

7.2.1. Mundhöhle

Die Verdauung beginnt bereits in der **Mundhöhle**, wo auch die Nahrungsaufnahme geschieht. Die Nahrung wird hier, für leichteres Schlucken und zur Oberflächenvergrößerung, von den Zähnen zerschnitten, zerquetscht und zermahlt. Der Speichel startet die chemische Verdauung und schützt die Mundhöhle. Das darin enthaltene Enzym Amylase spaltet Stärke

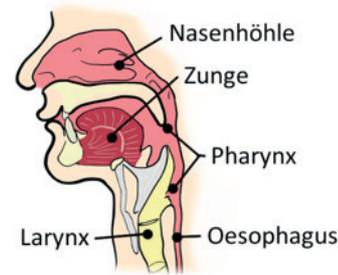


Abbildung 7.2: Oberer Verdauungstrakt und obere Luftwege des Menschen.

und Glykogen durch Hydrolyse in kleinere Poly- und Disaccharide. Weitere Bestandteile sind Mucine (Glykoproteinbestandteile des Schleims, zum Schutz), Bicarbonat (als chemischer Puffer), Lysozym und Antikörper (hemmen Bakterien) und eine saure Lipase (wird erst im Magen aktiviert). Die Zunge ist mitverantwortlich für das Testen (durch Schmecken) und den Weitertransport (Schlucken) der Nahrung. Nach der Mundhöhle gelangt diese in den Pharynx (Schlund), wonach sich der Transportweg spaltet in Speiseröhre und Atemwege (Oesophagus und Larynx, siehe Abb. 2). Eine komplexe Zusammenarbeit verschiedener Strukturen ist notwendig, um richtiges Schlucken zu ermöglichen.

Pepsin kann Pepsinogen spalten, welches somit wiederum zu aktivem Pepsin wird. Dies führt zu einer Kettenreaktion.

7.2.2. Magen

Im Magen wird Nahrung gespeichert und weiterverdaut, wobei auch hier schon einige Nährstoffe ins Blut übergehen. Zur Verdauung gibt der Magen Magensaft ab, welcher durch Knetbewegungen mit der Nahrung vermischt wird. Dieser beinhaltet unter anderem Salzsäure (HCl), welche die extrazelluläre Matrix zerstört die organische Zellen zusammenhält, wobei sie auch dafür sorgt, dass das Mageninnere einen pH-Wert von etwa zwei hat. Das saure Milieu sorgt für eine Denaturierung der Nahrungsproteine und eine Abtötung von Bakterien. Das Enzym Protease zerlegt Proteine durch Spalten der Peptidbindungen in kleinere Polypeptide, die später im Dünndarm weiter verdaut werden. Die Lipase aus dem Speichel wird durch den sauren pH-Wert aktiviert und kann so Fette spalten.

In der Magenschleimhaut finden sich Drüsen, deren Zellen inaktive Vorstufen der Bestandteile der Magensäure produzieren. Aktiviert werden diese erst im Lumen (Innenraum) des Magens, sodass die Zellen der Magenwand nicht geschädigt werden. Die Magendrüsen befinden sich in Gruben in der Mageninnenwand. Sie bestehen aus Neben-, Haupt- und Belegzellen. Belegzellen geben mittels ATPasen H^+ und Cl^- ab, welche an der Zellaußenwand zu HCl werden.³ Die Hauptzellen sezernieren Pepsinogen, von dem im Mageninneren aufgrund des niedrigen pH-Wertes

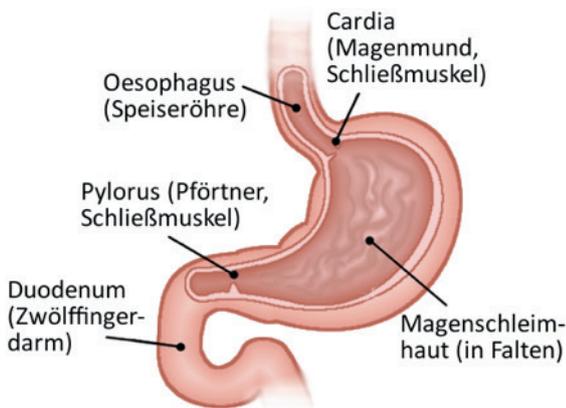


Abbildung 7.3: Eine vereinfachte Skizze eines menschlichen Magens.

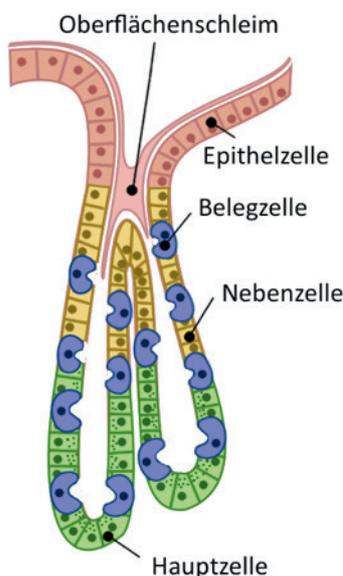


Abbildung 7.4: Schematische Zeichnung einer Magendrüse.

autokatalytisch ein Teil abgespalten wird, wodurch Pepsinogen in ein aktives Pepsin verwandelt wird. Pepsin kann auch selbst Pepsinogen spalten, sodass durch positive Rückkopplung immer mehr aktives Pepsin entsteht. Nebenzellen schließlich produzieren Teile des Schleims, der die Magenwand vor dem Magensaft schützt, und der aus Glykoproteinen, Zellen, Salzen und Wasser besteht. Zusätzlich bildet sich zum Schutz alle drei Tage eine neue Epithelzellschicht an der Magenwand. Der Pfortner (Pylorus) ist der Schließmuskel am Übergang zwischen Magen und Dünndarm. Er erlaubt jeweils nur einer geringe Menge des Speisebreis den Durchtritt, und zwar etwa zwei bis sechs Stunden nach einer Mahlzeit.

7.2.3. Dünndarm

Im Dünndarm findet der Großteil der enzymatischen Hydrolyse der Makromoleküle statt. Der **Zwölffingerdarm (Duodenum)** ist davon der erste kurze Teil. Hier werden Verdauungssäfte aus Pankreas (Bauchspeicheldrüse), Gallenblase und Leber sowie der Dünndarmwand mit dem Speisebrei vermischt. Das Pankreassekret ist leicht alkalisch, enthält Enzyme und

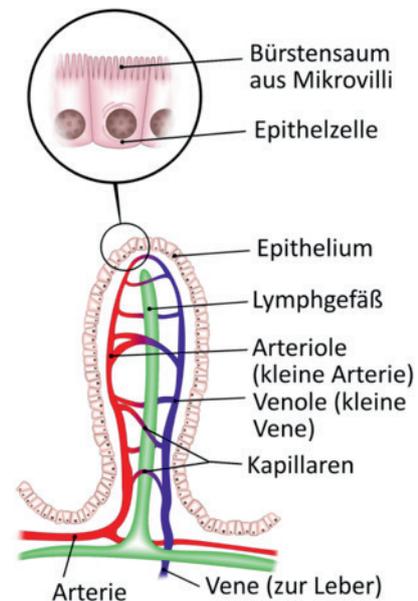


Abbildung 7.5: Vereinfachte Darstellung eines Villus (Darmzotte) mit Detailansicht einer Epithelzelle.

Enzymvorstufen sowie Bicarbonat, welches als Puffer dient und den Speisebrei neutralisiert. Die inaktiven Enzymvorstufen Trypsinogen und Chymotrypsinogen werden von der Bauchspeicheldrüse abgegeben und im Duodenum als Trypsin und Chymotrypsin (Proteasen) aktiviert. Fette und andere Lipide werden vorwiegend im Dünndarm verdaut mithilfe der Galle, die in der Leber gebildet und in der Gallenblase gespeichert und angereichert wird. Sie enthält Gallensalze, die als Detergenzien (Emulgatoren) bei der Verdauung und Resorption von Lipiden mitwirken. Auch das Epithel des Duodenums produziert einige Verdauungsenzyme.



Für die effiziente Resorption von Nährstoffen wird eine große Oberfläche benötigt.

Der Großteil der Resorption von Nährstoffen geschieht im Dünndarm, wobei sie die Dünndarmwand passieren. Tiefe Falten (Kerckringfalten), die darauf sitzenden **Darmzotten** (Villi, siehe Abbildung 5) und die auf deren Epithelzellen sitzenden **Mikrovilli** (mikroskopisch kleine Ausstülpungen) sorgen für eine Oberflächenvergrößerung der Dünndarmwand. Durchschnittlich misst diese so etwa 30 m^2 .⁴ Nährstoffe verlassen das Lumen durch die Epithelzellen. Der Zucker Fructose etwa gelangt durch erleichterte Diffusion, also Diffusion entlang seines Konzentrationsgefälles, in die Epithelzellen. Er verlässt sie durch ihre Basalmembran und wird von Kapillaren (dünne Blutgefäße) in den Darmzotten resorbiert. Andere Stoffe wie Glucose oder Aminosäuren müssen mittels aktivem Transport (Na^+ -Symport) gegen das Konzentrationsgefälle aufgenommen werden, womit diese Nährstoffe stärker aufgenommen werden können als durch passive Diffusion.

Viele Nährstoffe gehen danach über ins Blut, Fettsäuren und Monoglyceride (Glycerinmoleküle mit einer Fettsäure) jedoch werden in ein Lymphgefäß im Villus transportiert und durch das lymphatische System zu den großen Venen befördert. Dazu werden sie innerhalb der Epithelzelle der Darmzotte erst wieder zu Triglyceriden zusammengesetzt und dann mit Phospholipiden, Cholesterin und einem Protein zu kleinen Kügelchen verpackt. Das nährstoffreiche Blut in den Kapillaren wird hingegen zur **Leberpfortader** transportiert. Diese führt zur Leber, welche die Nährstoffzusammensetzung des Blutes verändern und giftige Substanzen abbauen kann bevor das Blut zum Herzen gelangt.

Einige Schritte der Verdauung werden nicht von tierischen Körpern selbst erledigt, sondern von Mikroorganismen in ihren Verdauungssystemen, mit denen sie in Symbiose leben.

7.2.4. Dickdarm

Der Dünndarm geht über in den Dickdarm, der aus Colon (**Grimmdarm**, ca. 1,5 m lang), Caecum (**Blinddarm**) und Rectum (**Enddarm**) besteht. Der Blinddarm bildet eine Tasche unter dem Übergang von Dünn- zu Dickdarm (siehe Abbildung 6). Er ist bei Tieren die viel pflanzliches Material verzehren wichtig für die Vergärung derselben und ist beim Menschen relativ klein. Eine wichtige Aufgabe des Dickdarms ist die Resorption von Wasser, welches in großen Mengen (etwa 7 Liter täglich) mit den Verdauungssäften in den Verdauungskanal abgegeben wird. Dünn- und Dickdarm nehmen gemeinsam etwa 90% davon wieder auf. Im Dickdarm geschieht dies durch Osmose, indem aktiv Na⁺ und andere Ionen aus dem Darmlumen aufgenommen werden und somit ein Konzentrationsgefälle für Wasser entsteht. So werden die Fäzes (Exkremete) immer fester, je weiter sie durch die Peristaltik durch den Darm geschoben werden, bis sie schließlich im Enddarm landen, wo sie bis zur Ausscheidung gespeichert werden. Der Nahrungsbrei braucht für den gesamten Weg durch den Verdauungstrakt etwa 12-24 Stunden.

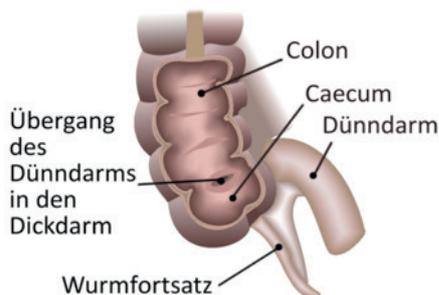


Abbildung 7.6: Schematische Zeichnung des Überganges von Dünn- zu Dickdarm, mit teilweise aufgeschnittenem Dickdarmsegment.

7.3. Evolutionäre Anpassungen an Ernährungsformen

Die Verdauungssysteme der Wirbeltiere folgen einem Grundbauplan, der jedoch in verschiedenen Spezies adaptiv verändert ist. Ein Beispiel ist die Anpassung des Gebisses (siehe Abb. 7), welche ein wichtiger Grund für den Erfolg der Säugetiere in der Evolution war. Auch der Magen ist an die verschiedenen Ernährungsgewohnheiten angepasst. So besitzen Fleisch fressende Wirbeltiere tendenziell einen sehr dehnbaren Magen, da sie oft lange Zeit ohne Nahrung verbringen, und wenn Nahrung vorhanden ist, meist sehr große Mengen verzehren. Ein afrikanischer Löwe kann z.B. etwa 40 kg auf einmal fressen. Pflanzenfresser besitzen, abgesehen von einem langen Caecum (siehe oben), meist einen um einiges längeren Darm als Fleischfresser, da pflanzliches Material dank der pflanzlichen Zellwände schwerer verdaulich ist als Fleisch. Daher wird mehr Oberfläche und Zeit benötigt, um die Nährstoffe aus der Nahrung zu resorbieren.

Symbiose, also eine Wechselwirkung zwischen zwei Spezies, die jeder der beiden einen Vorteil bringt,⁵ spielt eine wichtige Rolle bei vielen Verdauungsmechanismen der Wirbeltiere. Vermutlich wird bei allen Vertebrata der Verdauungstrakt von mutualistischen (=symbiotischen) Mikroorganismen wie Protozoa, Fungi und vor allem Bakterien bevölkert.⁶ Diese

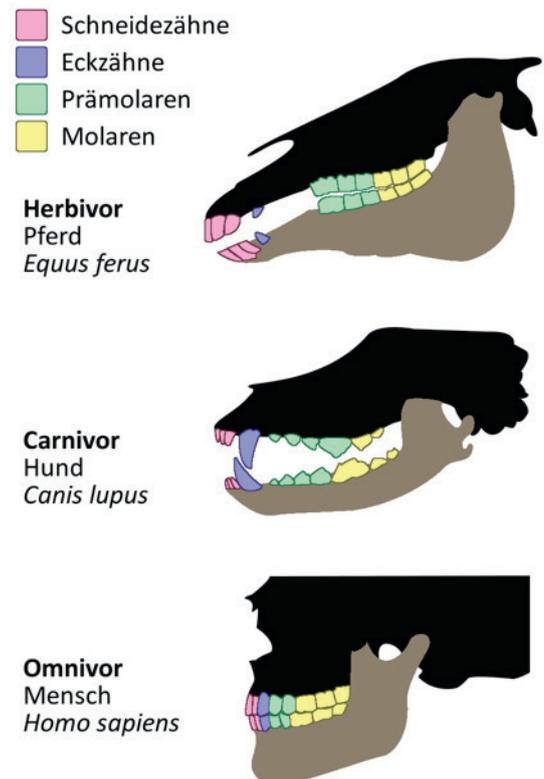


Abbildung 7.7: Die unterschiedlichen Gebisse von Pflanzen-, Fleisch- und Allesfressern innerhalb der Mammalia, gezeigt anhand von Beispielschädeln.

verrichten Fermentationsprozesse in den Gärkammern der Verdauungssysteme und können auch lebenswichtige Nährstoffe wie Vitamine und Aminosäuren liefern. Für Pflanzenfresser sind sie besonders wichtig, da Tiere keine Enzyme zur Cellulose-Hydrolyse herstellen können: Diese Aufgabe übernehmen Mikroorganismen, die den pflanzlichen Zellbaustoff in einfache Zucker und andere resorbierbare Stoffe abbauen können. Wiederkäuer (eine Gruppe von Säugetieren) sind besonders aufwändig an ihre pflanzliche Ernährung angepasst, durch den Besitz mehrerer spezialisierter Mägen (Pansen-, Netz-, Blätter- und Labmagen), die von Mikroorganismen besiedelt sind. Das Wiederkäuen – mehrmaliges Hochwürgen und wieder Kauen – in Verbindung mit diesen Mägen ermöglicht die effiziente Verdauung der cellulosereichen Nahrung. Das Verdauungssystem eines Säugetieres kann bis zu ca. 10^{11} mikrobische Zellen pro Milliliter enthalten, weshalb es zu den am dichtesten besiedelten Ökosystemen für Mikroorganismen zählt.⁷

7.4. Energiehaushalt

Tiere produzieren beinahe ihr ganzes ATP durch Oxidation von Fetten, Kohlenhydraten und Proteinen während der Zellatmung. Bevorzugt verwenden sie dafür Kohlenhydrate und Fette, Proteine werden nur verbrannt wenn die anderen Stoffe schon beinahe verbraucht sind. Am meisten Energie liefern Fette: Ein Gramm Fett gibt durch Oxidation fast doppelt so viel Energie frei wie ein Gramm Kohlenhydrat oder Protein. Im Überfluss aufgenommene energiereiche Stoffe werden in Speichersubstanz umgewandelt, wie etwa bei Tieren in Form von Glycogen (Polymere aus Glucoseeinheiten). Im menschlichen Körper geschieht diese Speicherung vorwiegend in den Leber- und Muskelzellen. In Zeiten in denen der Kalorienverbrauch die Kalorienaufnahme übersteigt (Nahrungsmangel, Anstrengung etc.) wird Speichermaterial zur Energienutzung abgebaut. Die Hormone Insulin und Glucagon sind verantwortlich für Glycogensynthese und –Abbau und somit für die Glycogenhomöostase. Sind die Glycogenspeicher bereits voll gefüllt, beginnt der Körper in der Regel überschüssig aufgenommene Kalorien in den Fettzellen als Fett zu speichern. Die meisten Menschen besitzen genügend Körperfett um wochenlang ohne Nahrung überleben zu können. Jedoch wird bei vermehrtem Energiebedarf zuerst die Glycogenreserve in der Leber geleert.

Lesetipps (Dies sind vor allem Werke, die sich mit der Anatomie und Physiologie des Menschen befassen. Werke der Zoologie befassen sich mit weiteren Tieren):

Host-microbial symbiosis in the vertebrate gastrointestinal tract and the Lactobacillus reuteri paradigm.

Von J. Walter, R.A. Britton und S. Roos (2011). Artikel frei verfügbar unter <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3063604/>.

Gibt eine gute Übersicht über die symbiontische Beziehung in den Verdauungssystemen von Wirbeltieren, und ihren evolutionären Ursprung.

DocCheck Flexikon.

Verfügbar unter <http://flexikon.doccheck.com/de>.

Eine Online-Ressource für alle anatomischen und physiologischen Aspekte des Menschen, geschrieben und editiert von Mediziner*innen und Studierenden der Medizin, Pharmazie oder verwandten Gebieten. Meist ist gutes Anschauungsmaterial inkludiert, teilweise auch in 3D, und die Artikel sind sehr detailreich. Das Wikipedia für Anatomiebegeisterte.

Anatomie und Physiologie für Dummies.

Von D. R. Siegfried (2. Auflage 2012). Erhältlich u.A. in der Hauptbibliothek der Stadt Wien, am Standort Urban-Loritz-Platz.

Leicht erklärt, für Schüler*innen, Studierende und anderweitig Interessierte geeignet, und humorvoll geschrieben, so wie man es von der Reihe „Für Dummies“ kennt. Leider liegt der Fokus wieder auf dem menschlichen Organismus. Mit 342 Seiten eignet es sich vielleicht sogar als Sommerlektüre für den Strand.

Referenzen:

1. Spektrum. Vitamine [Internet]. 1999 [zitiert am 21.06.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie-kompakt/vitamine/12573>
2. Wehner R, Gehring W. Zoologie [E-Book]. Stuttgart: Georg Thieme Verlag KG; 2013: 253. Verfügbar unter: URL: <https://books.google.at/books?id=GFBYIYbYhPOC>.
3. Magen: Thieme Verlag; 2014. Verfügbar unter: URL: <http://www.thieme-connect.de/products/ebooks/pdf/10.1055/b-0034-98554.pdf>.
4. Helander HF, Fändriks L. Surface area of the digestive tract - revisited. Scand J Gastroenterol. 2014; 49(6):681–9.
5. Campbell NA, Reece JB. Biologie - Gymnasiale Oberstufe. München: Pearson; 2011: 707.
6. Townsend CR, Begon M, Harper JL, Hoffmeister T, Steidle J, Thomas F. Ökologie [E-Book]. Berlin Heidelberg: Springer; 2014: 323. Verfügbar unter: URL: <https://books.google.at/books?id=T1BDBAAAQBAJ>.
7. Whitman WB, Coleman DC, Wiebe WJ. Prokaryotes: The unseen majority. Proc Natl Acad Sci U S A. 1998; 95(12):6578–83.

Ökologie

Es wird eine kurze Einführung in die Ökologie und ihre Verbindung zu anderen Disziplinen, sowie die Grundprinzipien die die Verbreitung von Lebewesen beeinflussen und grundlegende Information über aquatische und terrestrische Biome gegeben.

Univ.-Prof. Mag. Mag. Dr. Sylvia Kirchengast

Sarah Kainz, BSc

8. Ökologie

8.1. Ökologie und ihre Verbindungen mit anderen Disziplinen

Bereits Aristoteles aber selbstverständlich auch Darwin dokumentierten Beobachtungen der Natur. Diese Art der deskriptiven Verfahren war der Grundstein für die sogenannte *Naturgeschichte* (engl. *natural history*).

8.1.1. Damals und heute

Die deskriptive Naturbeobachtung ist bis heute ein wichtiger Bestandteil der Ökologie, wird jedoch durch Methoden wie molekulargenetischer Analyse oder Satellitenbeobachtung der globalen Primärproduktion ergänzt. Darüber hinaus werden Experimente und statistische sowie mathematische Verfahren benützt. Zum Beispiel werden numerische, multivariate Verfahren eingesetzt, um die Verbreitung von Arten einer Lebensgemeinschaft mit Umweltparametern zu erklären. Daraus lassen sich Hypothesen ableiten über die Abhängigkeit der Verteilung und Häufigkeit von Arten von biotischen und abiotischen Umweltfaktoren. Diese Hypothesen lassen sich experimentell überprüfen, indem man in einem System die Umweltparameter variiert und beobachtet, ob sich die jeweiligen Arten danach so verhalten wie von der Hypothese vorausgesagt. Die ökologische Forschung setzt daher fundiertes Wissen in vielen Teilbereichen der Biologie voraus.

Die Ökologie umfasst viele Teildisziplinen und unterschiedliche Fragestellungen, von denen einige in Abbildung 1 genannt werden. Die **Autökologie** (Ökologie des Einzelorganismus) beinhaltet die physiologische Ökologie, die Evolutions- und die Verhaltensökologie, angewandt auf das Individuum. Sie befasst sich mit der Frage, wie sich Einzelorganismen mit ihrer Umwelt auseinandersetzen, abhängig von ihren morphologisch-anatomischen, physiologisch-genetischen und verhaltensbiologischen Anpassungen. Die **Populationsökologie** beschäftigt sich mit der Änderung von Populationsgrößen mit der Zeit, und die Faktoren die dies beeinflussen. Populationen sind alle Mitglieder einer Spezies in einem bestimmten Lebensraum, die miteinander interagieren, reproduzieren und konkurrieren, und typischerweise genetische Kontinuität miteinander zeigen.

Eine **Lebensgemeinschaft** bzw. **Biozönose** (engl. *community*) ist eine Gruppe von Populationen verschiedener Spezies. Die **Ökologie der Lebensgemeinschaften** befasst sich mit ebendiesen, und den Beziehungen der verschiedenen Arten miteinander innerhalb einer Lebensgemeinschaft. Ein Ökosystem wiederum ist die Gemeinschaft verschiedener Biozönosen innerhalb eines Lebensraumes (**Biotop**), inklusive der abiotischen Faktoren (unbelebte Faktoren; etwa Temperatur oder Beschaffenheit des Wassers¹). Alle Ökosysteme der Erde zusammengefasst ergeben die **Ökosphäre**,

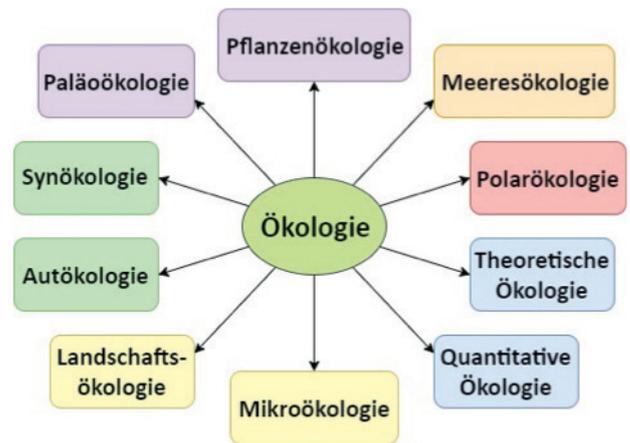


Abbildung 8.1: Ein Diagramm das einige Subdisziplinen der Ökologie zeigt. Die Farben symbolisieren verschiedene Aspekte nach denen diese Disziplinen klassifiziert werden können: Violett (nach erforschten Lebewesen), orange (nach erforschtem Biom), rot (nach erforschter klimatischer oder geografischer Zone), blau (nach benützten Techniken), gelb (nach Größenmaßstab) und grün (nach Komplexität/ Umfang).

welche in der **globalen Ökologie** untersucht wird. Die **Ökologie der Ökosysteme** (auch **Ökosystemanalyse**) betrachtet die einzelnen Ökosysteme, und die Strömung von Energie und Stoffen sowie biochemischer Kreisläufe zwischen Organismen und abiotischer Umwelt. Die **Landschaftsökologie** schließlich befasst sich mit Landschaften (ein homogener Ausschnitt der Erdoberfläche der u.A. charakterisiert wird durch seine Flora, Fauna und das Klima) und primär Landschaftselementen, welche den Austausch von Energie, Stoffen und Organismen zwischen verschiedenen dort befindlichen Ökosystemen beeinflussen.



Ökologische Forschungsergebnisse können für den Umweltschutz verwendet werden, die beiden Terme sind jedoch keine Synonyme.

8.1.2. Ökologie und Evolutionsbiologie

Adaption durch Evolution benötigt **evolutionäre Zeitspannen** (angefangen bei Jahrzehnten und länger). Die kleinen Mechanismen und Phänomene, welche die Evolution antreiben, wie Fortpflanzung und direkte Wechselwirkung mit der Umwelt, spielen sich jedoch in **ökologischen Zeiträumen** ab, welche relativ kurz sein können. Man nehme das Beispiel der Darwinfinken (siehe 22.2.2). Deren Schnabelgrößen passten sich an die Größe der verfügbaren Samen in ihrer Umwelt an. Waren weitgehend große Samen zu finden, hatten jene Vögel mit größeren Schnäbeln, mit denen sie auch die großen Samen verzehren konnten, eine bessere Überlebenschance als jene, die auf die selteneren kleinen Samen angewiesen waren. Diese Verbindung von Ökologie und Evolutionsbiologie findet man häufig. Ökologische Effekte führen oft auf längere Zeit zu evolutionären Veränderungen. Das zeigt sich auch am Beispiel des Einsatzes von Fungiziden auf Feldern: Obwohl sich zunächst die Populationsgröße der Pilze verringert, führt der Einsatz desselben Mittels über

längere Zeit zu einer Anpassung der Pilzpopulation – sie wird resistent. Da die Individuen der Pilzpopulation, welche eine Resistenz gegen das Mittel aufweisen, den Einsatz des Fungizids überleben, pflanzen sich diese eher fort, woraufhin sich die Resistenz innerhalb der Population relativ schnell verbreitet.

8.1.3. Ökologie und Umweltschutz

Die Ökologie liefert die wissenschaftliche Grundlage für Schutzmaßnahmen von Organismen und Umwelt. Ökologie ist jedoch nicht, obwohl das Wort häufig so verwendet wird, gleichzusetzen mit Umwelt oder Umweltschutz. Ökolog*innen klären unter anderem die Öffentlichkeit über Umweltfragen auf, und präsentieren dabei wissenschaftliche Fakten in Form von Aussagen und Prognosen mit bestimmten statistischen Wahrscheinlichkeiten. Nutzen und Konsequenzen dieser Forschungsergebnisse müssen jedoch von der Gesellschaft gezogen werden.

8.2. Wechselwirkung von Organismen mit ihrer Umwelt

Für die globale sowie regionale Verbreitung gibt es bestimmte Gesetzmäßigkeiten bzw. Muster. So kommen einige Arten etwa nur in bestimmten Regionen vor. In der Ökologie befasst man sich mit der Frage, wo einzelne Arten vorkommen und weshalb das so ist, also welche Faktoren das Vorkommen von Organismengruppen beeinflussen. Man konzentriert sich auf biotische Faktoren (die Organismen, die die jeweils beobachteten Lebewesen beeinflussen) und abiotische Faktoren (wie etwa Klima oder Nährstoffe) um diese Fragestellungen zu beantworten. Diese wirken sich auf Verbreitungsmuster und Häufigkeiten innerhalb der Verbreitungsgebiete aus.



Dinge, die sich in ökologischen Zeiträumen abspielen, beeinflussen oder führen zu Adaption über evolutionäre Zeitspannen hinweg.

8.2.1. Aus- und Verbreitung

Die Grundlage von Verbreitung ist die Möglichkeit zur Ausbreitung, also zur Vergrößerung des Siedlungsgebietes entweder über das ursprüngliche hinaus oder innerhalb eines bereits bestehenden. Ein Beispiel für Ausbreitungsphänomene ist der Kuhreiher (*Bubulcus ibis*). Diese Vogelart beheimatete bis vor 200 Jahren nur Regionen in Afrika und Südwesteuropa. Ende des 19. Jahrhunderts gelangten jedoch einige Individuen in den Nordosten Südamerikas, von wo aus sich die Art allmählich bis nach Südkanada und die Westküste der USA ausbreitete. Ihren aktuellen Lebensraum sieht man in Abbildung 2.



Die Möglichkeit zur Ausbreitung einer Art ist die Grundlage für ihre Verbreitung.

Da solche großräumigen Ausbreitungen selten direkt zu beobachten sind, bedient man sich in der Ökologie oft experimenteller Methoden, um die Auswirkungen der Ausbreitung auf die Verbreitung von Arten zu erforschen. Man führt einige Individuen einer Art in einen neuen Lebensraum ein, um die Bedeutung der Ausbreitungsfähigkeit als entscheidende und begrenzende Grundlage für deren Verbreitungsgebiet zu prüfen. Gelingt es den Individuen dort zu überleben und sich über mehrere Generationen hinweg fortzupflanzen, kann angenommen werden, dass das **potentielle Verbreitungsgebiet** größer ist als ihr **tatsächliches**. Ökolog*innen vermeiden es jedoch derartige Transplantationsexperimente über die Grenzen größerer Gebiete durchzuführen, da das Einführen einer neuen Art (Neobiota-Art) zu einer Beeinträchtigung des dort bereits bestehenden Ökosystems führen kann. Neobiota-Arten können sich teilweise explosionsartig ausbreiten und werden dann als invasive Arten bezeichnet. Man analysiert daher eher bereits bestehende Fälle, etwa wenn eine Art bereits absichtlich (z. B. zur Schädlingsbekämpfung wie in Abb. 2) oder unabsichtlich von Menschen in ein neues Gebiet eingeführt wurde.

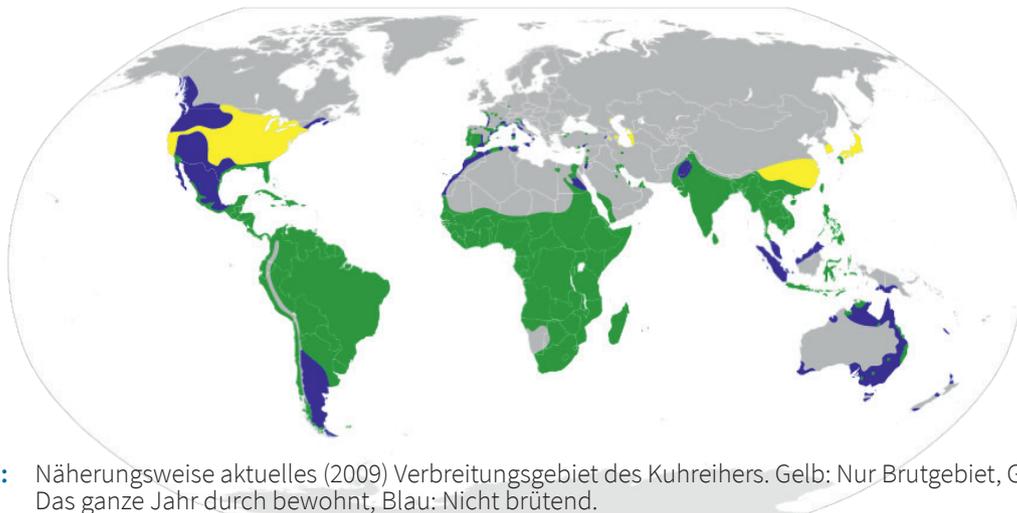


Abbildung 8.2: Näherungsweise aktuelles (2009) Verbreitungsgebiet des Kuhreiher. Gelb: Nur Brutgebiet, Grün: Das ganze Jahr durch bewohnt, Blau: Nicht brütend.



Abbildung 8.3: Die Aga-Kröte (*Bufo marinus*) wurde einst zur Schädlingsbekämpfung in Australien eingeführt. Dort wurde sie schnell zur invasiven Art und bedroht noch heute das australische Ökosystem.²

Diese Art der Forschung zeigte, dass obwohl einige Arten tatsächlich nicht durch ihr Ausbreitungsverhalten von der Verbreitung in neue Lebensräume limitiert werden, dennoch nur in ihrem begrenzten Verbreitungsgebiet vorkommen. Eine mögliche Erklärung, weshalb sich diese Arten auf ihren Lebensraum begrenzt haben, wären Faktoren der Habitatselektion. Dies ist die Fähigkeit von Organismen, an bestimmten Signalfaktoren ihren artspezifischen Lebensraum zu erkennen. Diese Signale sind etwa Feuchtigkeit oder Temperatur.³ Bei einigen Insektenweibchen werden Eier etwa nur dann abgelegt, wenn bestimmte olfaktorische, mechanische oder optische Reize wahrgenommen werden, welche zum Beispiel spezifisch sind für eine gewisse Wirtspflanze. So bleibt das Verbreitungsgebiet dieser Insekten beschränkt auf den Lebensraum einiger weniger Wirtspflanzen, die von ihnen bevorzugt werden.



Faktoren der Habitatselektion können das Verbreitungsgebiet einschränken.

8.2.2. Biotische und abiotische Faktoren

Neben den angeführten Faktoren können auch andere Organismenarten der Grund für das Fehlen einer Art in einem bestimmten Habitat sein, obwohl diese aufgrund ihrer Ausbreitungsfähigkeit oder Habitatselektion in diesem Habitat eigentlich gedeihen könnte. Negative Wechselwirkungen mit anderen Lebewesen (häufig Herbivoren oder Prädatoren, aber auch Parasiten oder Konkurrenten) können dazu führen, dass ein Lebensraum von einer bestimmten Art nicht besiedelt wird. Andererseits kann auch das Fehlen von Arten, etwa von Insekten als Pollenüberträger oder anderen mutualistischen Partnern, dazu führen, dass der Verbreitungsraum einer Art eingegrenzt ist. Viele Blütenpflanzen sind zum Beispiel unbedingt auf das

Vorkommen von Insekten für ihre Fortpflanzung angewiesen, und können sich ohne diese nicht ausbreiten. Auch abiotische Faktoren wirken sich auf das Vorkommen und die Verbreitung von Arten aus.

Artspezifische abiotische Umweltbedingungen können essentiell für das Überleben und die Fortpflanzung von Organismen sein. Diese Umweltfaktoren sind jedoch meist durch eine *räumliche* und *zeitliche Heterogenität* charakterisiert, dies bedeutet, sie erreichen nicht an jedem Punkt gleiche Werte oder verändern sich nicht mit gleicher Rate,⁴ sie schwanken also. Diese Schwankungen variieren von Region zu Region, so können etwa in einigen Lebensräumen besonders starke tages- oder jahreszeitliche Schwankungen der Umweltbedingungen herrschen. Viele Arthropoden sind zum Beispiel dazu in der Lage, für sie ungünstige Zeiträume durch Dormanz- oder Diapausestadien zu überbrücken, und auch einige Wirbeltiere sind in der Lage, Winterschlaf oder Winterruhe zu halten, um beschwerliche oder gar gefährliche Umweltbedingungen zu vermeiden. Andere Organismen sind dazu nicht in der Lage und können daher nicht in diesen Lebensräumen überleben. Abiotische Faktoren, die die Verbreitung von Arten beeinflussen, sind folgende:

- **Temperatur:** Viele physiologische und verhaltensbiologische Prozesse sind von der Umgebungstemperatur abhängig. Bei unter 0°C gefriert Wasser in ungeschützten Zellen und sie können platzen, bei über 45° hingegen denaturieren die Proteine der meisten Organismen. Nur speziell angepasste Lebewesen können sehr hohe (*thermophile Organismen*) oder sehr niedrige (*psychrophile Organismen*)⁵ Umgebungstemperaturen tolerieren und dabei einen aktiven Stoffwechsel aufrechterhalten. Die meisten Lebewesen weisen ihre höchste Stoffwechselrate in einem eng eingegrenzten Temperaturbereich auf. Liegt die Umgebungstemperatur außerhalb dieses Bereiches, müssen Homiotherme (siehe 40.3.1) unter hohem Energieaufwand ihre Körpertemperatur auf dem Sollwert halten.
- **Wasser:** In vielen Regionen der Erde ist Wasser nur sehr gering oder in schlechter Qualität vorhanden. In Gezeitenzonen bei Ebbe, in ariden oder semiariden Gebieten (Wüsten oder Halbwüsten) laufen Organismen Gefahr, auszutrocknen. Speziell an extreme Bedingungen angepasste Organismen nennt man als Überbegriff *extremophil*.⁶ Auch in Gebieten mit Wasserknappheit gibt es Extremophile, die an diese Umstände angepasst sind und Wasser erschließen oder lange speichern können. Andere Lebewesen wie etwa das Bärtierchen in Abb. 4 werden selten als extremophil bezeichnet da sie nicht an spezielle extreme Lebensräume angepasst sind, sie können allerdings auch extreme Bedingungen tolerieren.⁷



Abbildung 8.4: Bärtierchen unterm Lichtmikroskop. Bärtierchen (Tardigrada) können minutenlang Temperaturen von -272°C bis 150°C und jahrelang von bis zu -20°C tolerieren. Weiters können sie enorme Strahlungsmengen und Umgebungsdruck von 0 atm bis 1200 atm überleben.⁹

- **Salzgehalt:** Der Salzgehalt des Wassers wirkt sich stark auf den Wasserhaushalt von Organismen aus, da er osmotische Prozesse beeinflusst. Da ihre Fähigkeit zur Osmoregulation eingeschränkt ist, sind die meisten Wasserlebewesen entweder auf Süß- oder Salzwasserlebensräume beschränkt. Obwohl Landlebewesen meist überschüssiges Salz ausscheiden können, ist auch an sehr halinen Lebensräumen an Land die Artenvielfalt meist gering. Arten die an sehr hohen Salzgehalt angepasst sind nennt man *halophil*.⁹
- **Solarstrahlung:** Die Solarstrahlung liefert die Primärenergie, sie kann von photoautotrophen Organismen zum Aufbau von Biomasse genutzt werden, weshalb zu wenig Sonnenlicht das Vorkommen dieser Arten und somit das ganze Ökosystem erheblich einschränken kann. In Wäldern ist die Konkurrenz um Licht besonders groß: Das meiste Licht wird vom oberen Blätterdach abgefangen, wodurch sowohl Strauch- und Feldschicht als auch Keimlinge nur noch sehr wenig Solarstrahlung bekommen. Weil in Gewässern pro Tiefenmeter ca. 45% der roten Strahlung und 2% der blauen Strahlung absorbiert werden, kann hier meist nur in den obersten Schichten Photosynthese betrieben werden. Auch zu viel Solarstrahlung kann schädlich sein und daher das Vorkommen von Arten einschränken: In großen Höhen ist die Atmosphäre dünner und absorbiert daher weniger ultraviolette Strahlung. Diese kann DNA oder Proteine schädigen.

- **Gestein und Boden:** Viele Pflanzenarten sind auf eine gewisse Beschaffenheit des Bodens angewiesen, etwa auf einen bestimmten pH-Wert, Mineralstoffe, Wasserverfügbarkeit und Zusammensetzung der Bodenorganismen. Dies beeinflusst wiederum das Vorkommen der Arten, die sich von diesen Pflanzen ernähren. Der pH-Wert etwa kann sich direkt, aber auch indirekt, etwa indem es die Löslichkeit von Stoffen beeinflusst, auf das Vorkommen von Pflanzenarten auswirken. In Gewässern (vor allem in Seen) kann sich die biochemische Zusammensetzung des Gewässerbodens auf die chemische Qualität des Wassers und somit auf die darin lebenden Organismen auswirken. Der Gewässerboden kann sich auch durch seine physischen Charakteristika auf das Vorkommen von Arten darin oder darauf auswirken (Hart- oder Weichsubstratbewohner).

8.2.3. Klima

Temperatur, Niederschlag, Solarstrahlung und Wind haben den größten Einfluss auf das Klima. Das Wort bezeichnet den in einer Region typischen durchschnittlichen jahreszeitlichen Verlauf der Witterung. **Witterung** beschreibt die meteorologischen Erscheinungen eines Gebietes innerhalb einer definierten Zeitspanne, etwa an einem Tag oder zu einer bestimmten Jahreszeit.¹⁰ Unter **Wetter** versteht man die aktuelle Situation der Atmosphäre an einem bestimmten Ort. Vor allem Temperatur und verfügbares Wasser wirken sich stark auf terrestrische Lebewesen aus.

Makro- und Lokalklima bestimmen oftmals das Vorkommen und somit das Verbreitungsgebiet von Tier- und Pflanzenarten. Das **Makroklima** (Großklima) bezeichnet die klimatischen Eigenschaften eines großen Gebietes (Land, Kontinent...), und erlaubt die Einteilung in Klimazonen und -Provinzen. Unter **Lokalklima** (Ortsklima) versteht man das Klima eines kleinen, von Nachbargebieten klar unterschiedlichen Gebietes wie etwa eines Berggipfels, eines Geländeteils oder eines Ortes. Darüber hinaus gibt es das **Bestandsklima**, auch Habitat- Standort- oder Ökoklima genannt. Ein Bestand ist die Lebensgemeinschaft einer bestimmten Fläche;¹¹ das Bestandsklima wird vor allem bestimmt durch das Relief (bestehend u.A. aus Hangneigung und Hangrichtung), die Beschaffenheit des Untergrunds (etwa Feuchte oder spezifisches Gewicht) und die Vegetationsstruktur beeinflusst. **Mikroklima** findet man an einzelnen Strukturen oder Strukturteilen von Lebensräumen, wie etwa der Nordseite eines Baumes. Diese unterscheidet sich klimatisch geringfügig von der Südseite und bietet so auch anderen Organismengesellschaften einen Lebensraum.

Der gegenwärtige voranschreitende Klimawandel bedroht die Lebensräume vieler Tier- und Pflanzenarten, da er sich gravierend auf die beiden wichtigen Faktoren Temperatur und Wasserverfügbarkeit

Ob ein Habitat für eine Art geeignet ist, hängt unter anderem von der dort herrschenden Temperatur, der Wasserverfügbarkeit, dem Salzgehalt, der Intensität der Solarstrahlung und der Beschaffenheit des Bodens ab.

auswirkt. Seine potentiellen Folgen lassen sich schätzen, indem man die letzten beiden Erdepochen vergleicht.

Das Pleistozän (vor ca. 2,58 Millionen – 11.700 Jahren)¹² war durch wechselnde Wärme- und Kälteperioden geprägt, im Holozän (vor 11.700 Jahren bis heute) erfolgte seit der letzten Eiszeit die langsame Erwärmung der Erde. Bis vor etwa 16.000 Jahren waren große Teile der Nordhalbkugel von riesigen Gletschern bedeckt, die sich nach der Eiszeit zurückzogen und somit einigen Baumarten die Ausbreitung in den Norden ermöglichten. Diese Wiederbesiedlungsprozesse kann man durch die Analyse von subfossilen Pollen mit anschließenden Datierungen rekonstruieren. Die Erkenntnisse daraus lassen sich für die Prognose der möglichen Ausbreitung verschiedener Pflanzenarten als Reaktion auf den derzeit stattfindenden Klimawandel anwenden. Es ist unklar, ob die Ausbreitung der Arten mit der Geschwindigkeit des Klimawandels mithalten kann: Die Hemlocktanne (*Tsuga canadensis*) hinkte mit ihrer Wanderung nach Norden der letzten Erderwärmung etwa 2500 Jahre hinterher, da ihre Samen nicht dafür geeignet waren, große Strecken zu überbrücken.

 Durch den Klimawandel könnte es zu einer Wanderung von Arten in bisher von ihnen nicht besiedelte Gebiete kommen.

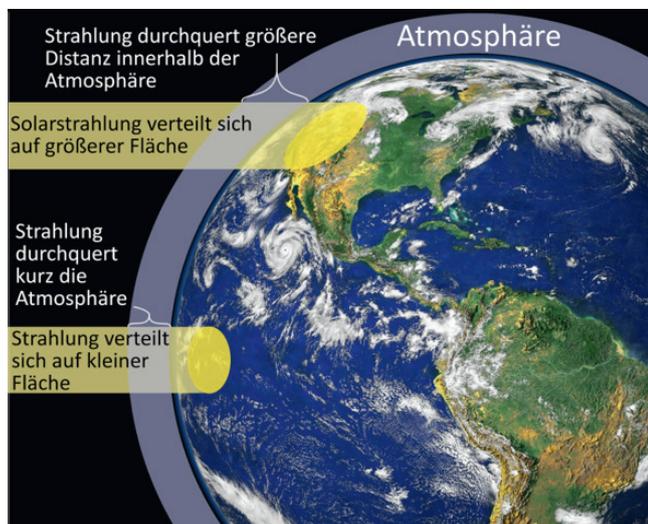


Abbildung 8.5: Die Strahlungsintensität der Solarstrahlung ist je nach Breitengrad unterschiedlich. Am Äquator erreicht pro Flächenelement die größte Menge an Sonnenenergie die Erdoberfläche, da sie senkrecht von oben einfällt. Die Strahlung wird zudem durch das Durchqueren der Atmosphäre geschwächt, was in der Nähe der Pole zu einer zusätzlichen Abschwächung im Vergleich zum Äquator führt.¹³

Viele Faktoren beeinflussen das regionale Klima auf der Erde. Da die Erde fast kugelförmig ist, trifft die Solarstrahlung auf verschiedenen Breitengraden mit unterschiedlichem Winkel auf die Erdoberfläche auf (im Norden im flachen Winkel und am Äquator mit etwa

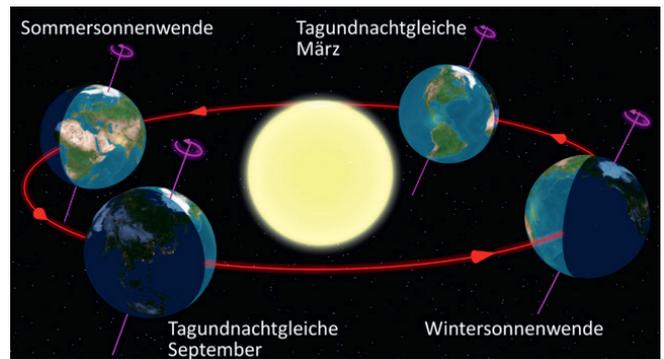


Abbildung 8.6: Durch die Neigung der Erdachse um 23,5° entstehen jahreszeitliche Schwankungen der Solarstrahlungsintensität, abhängig vom Breitengrad. Dieses Phänomen wird hier anhand der Nordhalbkugel gezeigt.

90° zur Oberfläche). Die Sonnenstrahlung hat daher am Äquator und in den Tropen die höchste Intensität, während sie nördlich und südlich des Äquators auf eine größere Fläche aufgeteilt wird (siehe Abbildung 5). Die Intensität der Solarstrahlung ist auch abhängig von der Jahreszeit, da die Erdachse schief ist. Sie ist relativ zur Ebene ihrer Umlaufbahn um 23,5° gekippt, daher finden sich in den Tropen (zwischen dem nördlichen und dem südlichen 23,5. Breitengrad) die höchste jährliche Strahlungsmenge und die geringsten Schwankungen. Diese Schwankungen nehmen zu den Polen hin zu, sodass ausgeprägte Jahreszeiten vor allem in gemäßigten und arktischen Breiten zu finden sind (siehe Abb. 6).

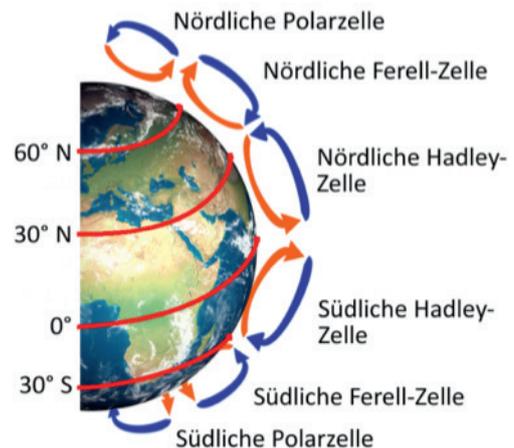


Abbildung 8.7: Simple Zeichnung der globalen Luftzirkulation, mit ungefährender Position der Breitengrade

Es existiert ein globales Muster von Luftzirkulationen, das das Klima maßgebend beeinflusst (siehe Abbildung 7). In den Tropen verdunstet dank der hohen Temperaturen viel Wasser an der Meeres- und Landoberfläche, die heiße, feuchte Luft steigt auf. Daher entstehen an der Erdoberfläche Tiefdruckgebiete, die den täglichen, starken Zenitregen bewirken. Die noch immer feuchte Luft fließt in höheren Atmosphärenschichten weiter in Richtung der Pole, als sogenannte *Anti-Passate*, und sinkt aufgrund der Abkühlung und

daraus folgenden höheren Dichte zwischen dem 30. und 40. Breitengrad (Subtropen) wieder ab. Durch die absteigende, sich wieder erwärmende Luft entstehen Hochdruckgebiete an der Erdoberfläche, welche für die Entstehung der Wüsten in diesem Gebiet (subtropische Hochdruckgürtel) verantwortlich sind. Hier treten oft lang anhaltende Windstillen, sogenannte Rossbreiten, auf. Nahe der Erdoberfläche fließt die Luft nun wieder in Richtung Äquator, als sogenannte *Passate*. Dies resultiert in zwei geschlossenen Zellen zirkulierender Luft (nördlich und südlich), die sich vom Äquator zu den Subtropen ziehen und *Hadley-Zellen* genannt werden. Zwei ähnliche Zellen befinden sich auch zwischen den Polen und den 60. Breitengraden: Die *Polaren Zellen*. An den Polen herrscht, dank der geringen Temperaturen, ein Bodenhochdruckgebiet mit wenig Niederschlag und trockenen Luftbedingungen. Zwischen den Polen und den Hadley-Zellen finden sich die *Ferell-Zellen*, welche von den Bewegungen der sie jeweils umgebenden Zellen angetrieben werden.

Die globale Verteilung der Windsysteme, die von der von West nach Ost verlaufenden Erdrotation beeinflusst wird, ermöglicht unter anderem die weltweite Verteilung von Hitze und Energie.¹⁴ Da die Rotationsgeschwindigkeit der Erde am Äquator am größten ist, ist hier auch die Anfangsgeschwindigkeit von Winden in der Regel größer. Pro Erdhalbkugel befinden sich drei bodennahe Windsysteme: In den Hadley-Zellen, den Ferell-Zellen und den Polaren Zellen (Abb. 7). In den Hadley-Zellen werden die Passate auf dem Weg zum Äquator, aufgrund des Trägheitsgesetzes (1. Newton'sches Gesetz: Wenn die Kräfte die auf einen Körper wirken in der Summe Null ergeben, bleiben seine Richtung und Geschwindigkeit unverändert)¹⁵, zu *Nordost-Passaten* bzw. im Süden zu *Südost-Passaten*. Die dem zugrunde liegende Kraft ist die Coriolisbeschleunigung, welche sich bei jedem Körper findet, der sich auf einem rotierenden Bezugssystem bewegt. Polwärts strömende Luftmassen werden dank derselben wiederum nach Westen abgetrieben und werden zu *Westwinden*, in den Polarzellen finden sich *Polare Ostwinde*.

8.3. Aquatische Biome

Biotische und abiotische Faktoren bestimmen auch die Eigenschaften der **Biome** (Großlebensräume). Terrestrische Biome werden vorwiegend durch die Vegetation, aquatische Biome vor allem durch physikalische Umweltfaktoren geprägt. Die aquatischen Biome machen den Großteil der globalen Biosphäre aus. In marinen Biomen beträgt der Salzgehalt im Schnitt etwa 3%, in Süßwasserbiomen hingegen weniger als 0,1%. Die Ozeane bedecken als größtes aquatisches Biom ca. 75% der Erdoberfläche und wirken sich auch auf den Rest der Bio- und Ökosphäre aus. Die Verdunstung des Meerwassers liefert den Großteil der globalen Niederschläge, und die Meerestemperatur beeinflusst das globale Klima und das Verbreitungsmuster und

die Dynamik der Windströmungen. Photosynthetische Meereslebewesen liefern weiters einen großen Teil des globalen Sauerstoffs und wirken auch als Kohlendioxidsenke. Die Süßwasserbiome beeinflussen die benachbarten terrestrischen Biome und deren Böden und Organismenarten. Ein Süßwasserbiom wird wiederum durch das Klima und durch den Verlauf und die Geschwindigkeit von Wasserströmungen beeinflusst.

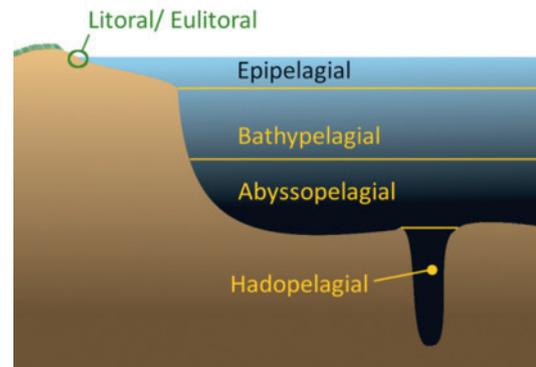


Abbildung 8.8: Einige Zonen der Meere, vereinfacht dargestellt.

8.3.1. Zonen und Schichten

Seen (*limnische* Systeme) und Meere können in verschiedene Schichten und Bereiche unterteilt werden. In beiden Gewässerarten kann man nach der eindringenden Strahlungsmenge eine *euphotische* und eine *aphotische* Zone unterscheiden, oder nach der Produzenten- und Destruententätigkeit eine *trophogene* und eine *tropholytische* Zone. Darüber hinaus werden in Seen nach der Entfernung vom Ufer und Wassertiefe in *Litoral* und *Pelagial* unterschieden, im Ozean werden in eine *neritische* (Flachmeereszonen auf dem offenen Kontinentalschelf) und eine *ozeanische* Zone unterteilt. Das Pelagial beschreibt jedoch in allen Gewässerarten die freie Wasserzone, also den uferfernen Bereich oberhalb des Benthals (siehe unten). Es wird vorwiegend von **Plankton** (kleine schwimmende oder schwebende Organismen) und **Nekton** (Organismen, die sich eigenständig bewegen können) bewohnt. Im See sowie auch im Meer wird die euphotische Zone als *Litoral* bezeichnet, und die aphotische als *Profundal*. Das Litoral kann man in ein *Supralitoral* (Spritzwasserzone), ein *Eulitoral* (Zone der Wasserstandschwankungen, also der Übergang von Strand zu Wasser) und ein *Sublitoral* (Zone die ständig von Wasser bedeckt ist) unterscheiden. Abbildung 8 zeigt eine Einteilung der Meereszonen.



Das Pelagial wird vorwiegend von Plankton und Nekton bewohnt, das Benthos von Benthos.

Im See wird die euphotische, trophogene Zone als *Epilimnion* bezeichnet, im Meer als *Epipelagial*. Hier findet die Photosynthese statt. Die aphotische, tropholytische Zone heißt im See *Hypolimnion* und im Meer oberes *Bathypelagial*. Da diese Zone sehr dunkel ist, wird sie vor allem von Konsumenten und Destruenten besiedelt. Zwischen Epilimnion und Hypolimnion liegt das Metalimnion (die Temperatursprungschicht, siehe unten). Darüber hinaus existiert im Litoral und im Pelagial eine Bodenzone namens *Benthal*, die aus sandigem, tonigen oder lehmigen Substrat sowie organischem und anorganischem Sediment besteht. Hier lebt das **Benthos**: Die im Benthal beheimatete Lebensgemeinschaft, die sich in großen Teilen von **Detritus** ernährt (abgestorbenes organisches Material aus der euphotischen Zone). In 2000 bis 6000 Meter Wassertiefe wird das Benthal auch *abyssale Zone* genannt.

Da das Sonnenlicht und dessen Wärme nur bis zu einer gewissen Tiefe ins Wasser eindringen, trennt in den meisten Seen und Meeren eine **Thermokline** (dünne Schicht mit abrupt wechselnder Temperatur) das warme Oberflächenwasser vom kalten Tiefenwasser. Daher entsteht im Sommer und im Winter in Seen oft eine Temperatursprungschicht, die in den Tropen ganzjährig vorkommt. In **dimiktischen Seen** wird halbjährlich das Wasser durchmischt aufgrund der in gemäßigten Breiten vorkommenden wechselnden Temperaturprofile. Da Wasser bei 4°C seine höchste Dichte besitzt (Dichteanomalie des Wassers), frieren Seen im Winter immer von oben nach unten zu, und das Wasser ist am Seegrund am wärmsten (4°C), während es direkt unter dem Oberflächeneis etwa 0°C kalt ist. Im Frühjahr erwärmt sich auch das Oberflächenwasser auf 4°C, der See hat nun überall eine Temperatur von 4°C.

Der Wind kann die nun nicht mehr vereiste Oberfläche angreifen und bringt das Wasser in eine zyklische Bewegung („Stromwalze“). Im Sommer ist die warme Oberflächenschicht durch eine Thermokline im Metalimnion durch das kalte Tiefenwasser getrennt, und im Herbst entsteht wieder eine Stromwalze und dadurch eine Durchmischung, da das Oberflächenwasser auf 4°C abkühlt und der See wieder eine gleichmäßige Temperatur hat. Dadurch gelangt im Frühjahr und Herbst Sauerstoff zur Bodenschicht des Gewässers, während das nährstoffreiche Wasser vom Boden an die Oberfläche steigt. Diese zyklischen Veränderungen sind wichtig für das Überleben der dort ansässigen Organismen.



Abbildung 8.9: Der Lobsigensee in der Schweiz, ein Beispiel für einen eutrophen See.

8.3.2. Näheres zu Seen

Seen können wenige Quadratmeter bis Tausende von Quadratkilometern groß sein. Sie können Flachseen sein oder auch 1600 m tief, so wie der Baikalsee. Nährstoffarme und in der Regel sauerstoffreiche Seen nennt man *oligotroph* (siehe Abbildung 10), nährstoffreiche Seen heißen *eutroph* (siehe Abbildung 9). Der typische Grauschlammboden namens *Gyttja* ist in eutrophen Seen meist noch gut mit Sauerstoff versorgt, es wird hier auch in den Bodensedimenten viel organisches Material abgebaut. Oligotrophe Seen können mit der Zeit eutroph werden. *Mesotrophe* Seen liegen bezüglich ihres Nährstoffgehalts in der Mitte, *hypertrophe (polytrophe)* Seen hingegen sind derartig nährstoffreich, dass durch Sauerstoffzehrung am Gewässergrund eine anoxische Faulschlammschicht entsteht. Dies kommt vor allem in stark landwirtschaftlich genutzten Regionen, aufgrund von Dünger und Abwasser, vor, und kann ein „Umkippen“ der ökosystemaren Struktur auslösen, und so das Ökosystem (etwa durch Fischsterben) stark beeinträchtigen kann. Geologisch unterscheidet man Seen, die durch endogene tektonische Vorgänge wie Erdbeben oder Krater entstanden sind, von jenen, die durch exogene Vorgänge wie Dammbauten zustande gekommen sind.

Im Litoral leben wurzelnde und schwimmende Pflanzen. Im oberen Bereich eines eutrophen Sees befindet sich der Schilfgürtel mit Schilf (*Phragmites*) und Rohrkolben (*Typha*), danach findet man einen Schwimmblattgürtel mit Seerosen (*Nymphaea*) und Ähnlichem, und darauf folgend eine Zone mit submersen (unter Wasser) lebenden Wasserpflanzen wie etwa Laichkraut (*Potamogeton*). Im Pelagial leben hingegen vor allem Phytoplankton und Cyanobakterien, sowie heterotrophes Zooplankton welches sich vom Phytoplankton ernährt. Zooplankton im Binnengewässer besteht unter anderem aus Einzellern (*Protozoa*) wie Geißeltierchen (*Flagellata*) und kleinen Krebstieren (*Crustacea*). Im Profundal leben wirbellose Tiere wie die Schlammröhrenwürmer (*Tubificidae*). Fische hingegen findet man in allen nährstoff- und sauerstoffreichen Zonen.



Abbildung 8.10: Der Vorderer Langbathsee in Oberösterreich ist ein oligotropher Bergsee. Seine Biozönose wird durch die AlgenGattungen *Cyclotella*, *Gymnodinium* und *Mallomonas* geprägt.¹⁶

8.3.3. Feuchtgebiete

Ein Feuchtgebiet ist jeder Lebensraum, der zumindest zeitweise eine hohe Bodenfeuchte, Nässe oder Wasserbedeckung aufweist. Der Begriff umfasst somit alles von Feuchtwiesen über Moore bis Seen. Faktoren wie Pflanzenwachstum und das Vorkommen heterotropher Organsimen führen zu einer Senkung des Sauerstoffvorkommens in Wasser und Boden, und unter anaeroben Bedingungen kann totes organisches Material auch von Fäulnisbakterien zersetzt werden. Dies führt dazu, dass Toxine im Substrat vorkommen können, und zur Abgabe von niedermolekularen Verbindungen wie Methan. In **Hochmooren** etwa entstehen durch ständige Durchfeuchtung anaerobe Bedingungen was zur Torfbildung führt. Sie werden durch Niederschlagswasser gespeist und bleiben so immer sauer. **Niedermoore** hingegen können sowohl sauer als auch basenreich sein, da sie Kontakt zum anstehenden Gestein haben. **Bruchwälder** sind langfristig vernässte oder überstaute Wälder¹⁷ und sind charakterisiert durch stagnierende Grundwasser. **Auen** sind Überflutungsbereiche von Bächen und Flüssen. **Feucht-** und **Nasswiesen** sind gehölzarm und ihre Böden sind vom Grundwasser geprägt.

Faktoren wie das variierende Kleinrelief und die Nährstoffzufuhr durch Überschwemmungen führen dazu, dass viele Feuchtgebiete wie z.B. Flussauen zu den artenreichsten Lebensräumen Mitteleuropas zählen. Weichholzaunen (in der Nähe von Flussgebieten) beheimaten in Mitteleuropa viele Weiden, wie etwa die Silberweide (*Salix alba*). Hartholzaunen bieten hingegen etwa der Gewöhnlichen Esche (*Fraxinus excelsior*) oder der Feldulme (*Ulmus minor*) einen Lebensraum. In sauren Niedermooren ist die Wiesensegge (*Carex nigra*) eine charakteristische Pflanze, in basischen Niedermooren hingegen findet man öfter das Breitblättrige Wollgras (*Eriophorum angustifolium*) oder die Mehlprimel (*Primula farinosa*). Im Hochmoor, das durch seine Nährstoff- und Stickstoffarmut charakterisiert

ist, herrscht das Torfmoos (*Sphagnum*) vor, seine Fauna ist geprägt von Spezialisten wie der Hochmoor-Mosaikjungfer (*Aeshna subarctica*). In Bruchwäldern wächst in Mitteleuropa vor allem die Schwarzerle (*Alnus glutinosa*). In Auen leben viele Käfer-, Schmetterlinge- und Libellenarten, sowie ein großer Teil der Amphibienarten Mitteleuropas. Außerdem werden sie von Vögeln wie dem Waldkauz (*Strix aluco*) und weiters von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentoni*) und Fischottern (*Lutra lutra*) bewohnt. Feuchtgebiete sind stark von menschlicher Aktivität bedroht; Allein im 20. Jahrhundert wurde etwa die Hälfte davon zerstört. Sie werden durch die Ramsarkonvention, die von 153 Ländern unterzeichnet wurde, geschützt.



Abbildung 8.11: Hier zu sehen ist ein Abschnitt der Aist (ein Fluss in Oberösterreich) nahe Schwertberg. Dieser Abschnitt befindet sich im Unterlauf des Flusses.

8.3.4. Bäche und Flüsse als Lebensräume

Bäche und Flüsse sind durch die Strömung charakterisiert. Stromaufwärts nahe der Quelle (im **Oberlauf**) ist das Wasser meist klar, kalt und turbulent, stromabwärts wird es trüber, wärmer und strömt langsamer. Bäche und Flüsse besitzen eine vertikale Schichtung, die jedoch im **Unterlauf** (stromabwärts) deutlicher ausgeprägt ist als im Oberlauf (nahe der Quelle). Der Oberlauf ist normalerweise sauerstoffreich und nährstoffarm, der Unterlauf enthält mehr Nährstoffe. Stromabwärts nimmt der Sauerstoffgehalt ab, falls unterwegs viel organisches Material einfließt (größtenteils gelöste Substanzen oder zerkleinerter Detritus). Im Oberlauf ist das Flussbett meist grobsteinig und schmal, mit abwechselnd **lotischen** (schnellfließend, mittig) und **lentischen** (ruhig, im Uferbereich) Bereichen. Stromabwärts wird der Strom breiter und das Wasser ruhiger, das Bodensubstrat besteht hier aus tonigen Ablagerungen.

Der Oberlauf wird von Algen, Moos (wie z.B. *Brachythecium rivulare*) und Wasserflechten bevölkert. Im Mittellauf dominieren höhere Pflanzen und Moosarten wie etwa *Fontinalis antipyretica*, im Unterlauf gibt es zusätzlich Phytoplankton. In den verschiedenen Abschnitten

von Fließgewässern existieren unterschiedliche Leitfische: Der obere Bereich wird von Forelle (*Salmo trutta*) und Äsche (*Thymallus thymallus*) dominiert, im unteren Bereich findet man vor allem Barbe (*Barbus barbus*) und Brachsen (*Abramis brama*). Im oberen Fließgewässer dominieren unter den Wirbellosen Fliegenlarven wie die der Eintagsfliege (Ephemeroptera). Die Ökosysteme in Fließgewässern werden durch menschliche Faktoren wie Umweltgifte, Dammbau und Gewässerregulierung beeinträchtigt und gefährdet.



Menschliche Aktivität bedroht die Qualität, die Größe und den Artenreichtum aller Arten von aquatischen Biomen.

8.3.5. Flussmündungsgebiete mit Gezeitenfluss

Flussmündungsgebiete (**Ästuar**) sind die Mündungsgebiete von Fließgewässern. Sie sind häufig den Gezeiten des Meeres ausgesetzt, wobei bei Flut das Meerwasser flussaufwärts fließt und sich mit dem Flusswasser mischt. Der Salzgehalt schwankt zwischen 30‰ und 0,5‰ und ist von den Gezeiten abhängig. Oft befindet sich das salzige Meerwasser, da es eine höhere Dichte besitzt, am Grund des Flusses, und mischt sich in den oberen Schichten mit Süßwasser. Flussmündungsgebiete sind in der Regel nährstoffreich und artenreich. Es wird hier viel Sediment angelagert. Ein Flussmündungsgebiet besteht charakteristischerweise aus vielen Seitenarmen, Inseln, Anlandungszonen und Schlickflächen. Es wird vor allem von Röhrichten wie

der Meerbinse (*Bolboschoenus maritimus*), Algen und Phytoplankton als Produzenten bewohnt, und in tropischen, schlickreichen Gezeitengewässern von Mangrovenbäumen. Es findet sich hier auch eine spezifische Brackwasserfauna, die unter anderem aus typischen Meeresbewohnern wie etwa bestimmten Nesseltieren (Cnidaria), Fischen wie der Flunder (*Platichthyes flesus*) und Meeressäugern wie dem Schweinswal besteht. Mangroven beherbergen wiederum eine spezielle Fauna, die u.A. Winterkrabben (*Uca*) und amphibisch lebende Fische beinhaltet. Flussmündungen werden auch oft von Wirbellosen oder Fischen als Laichplätze benützt.

8.4. Terrestrische Biome

Abhängig vom Makroklima, das durch die geographische Breite bedingt ist, findet sich ein auf der Erde ein typisches Verbreitungsmuster der terrestrischen Biome. Ihr Vorkommen ist von unvorhersehbaren Umweltfaktoren, wie Stürmen, und daraus resultierenden Faktoren wie Temperatur, abhängig. Diese können sich entweder direkt oder auch indirekt, etwa durch veränderte Ressourcenverfügbarkeit, auf die Populationen innerhalb der Biome auswirken. Ein Auftreten vermehrter Brände vermindert z.B. das Baumwachstum und verhindert somit das Entstehen einer standorttypischen offenen Landschaft, stattdessen entsteht eine Savanne.

Die mittlere Jahrestemperatur und die jährliche Niederschlagsmenge beeinflussen die Zusammensetzung und das Vorkommen terrestrischer Biome. Das Beispiel Nordamerikas, wo in manchen Regionen Laubwälder und in anderen Regionen Nadelwälder zu finden sind,

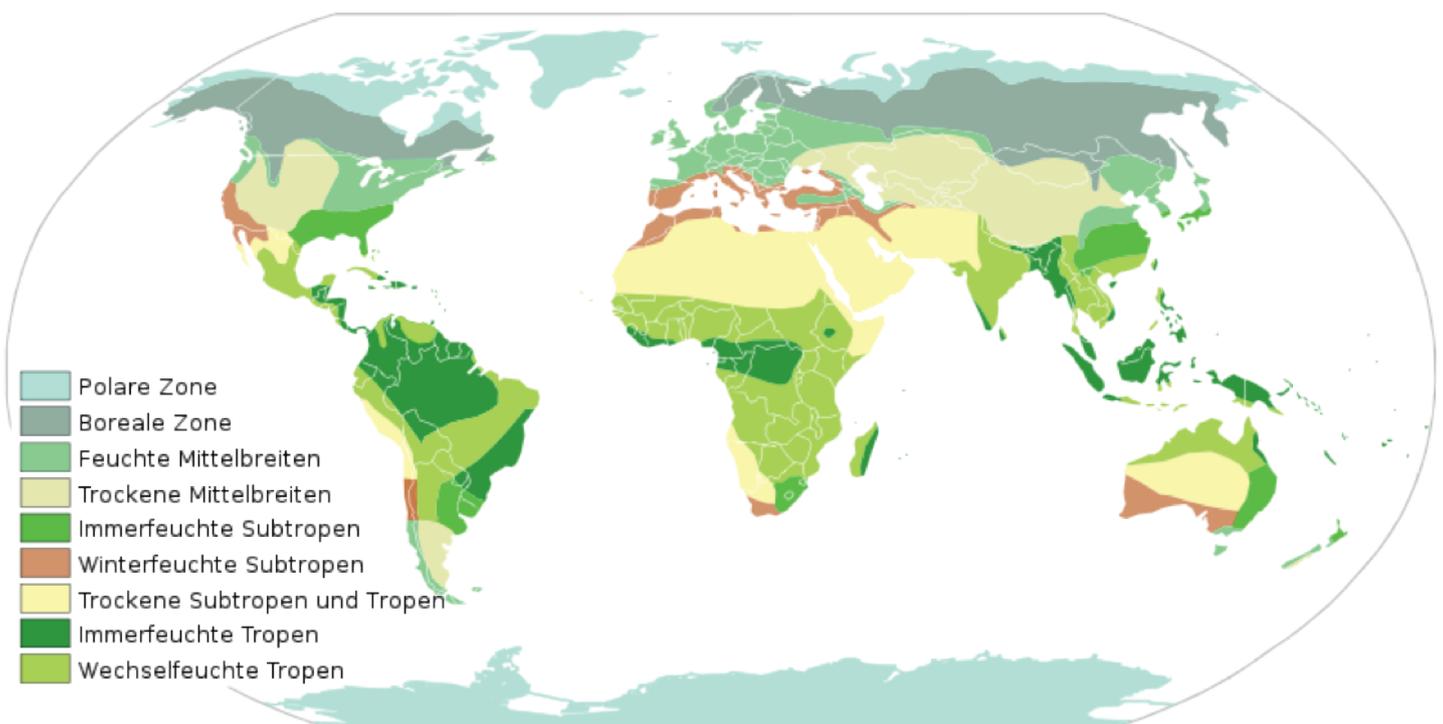


Abbildung 8.12: Die Verteilung der terrestrischen Biome weltweit. Durch das Gebiet der immerfeuchten Tropen verläuft der Äquator.

obwohl die jährlichen Durchschnittswerte vergleichbar sind, zeigt, dass auch die jahreszeitliche Klimaverteilung ausschlaggebend ist. In Gebieten, die nahe am Meer liegen, ist die Niederschlagsmenge beinahe gleichmäßig übers Jahr verteilt, während sich etwa in mediterranen Regionen Trocken- und Regenzeiten abwechseln. Auch die jahreszeitliche Verteilung der Monatstemperaturen kann sich, bei gleicher mittlerer Jahrestemperatur, stark unterscheiden. Auch andere Faktoren wie etwa das Ausgangsgestein, das sich auf die Nährstoffverfügbarkeit auswirkt, beeinflussen die vorkommende Vegetation. Die weltweite Verteilung der terrestrischen Biome seht ihr in Abbildung 12.

8.4.1. Eigenschaften und Störungen terrestrischer Biome

Geophysikalische und makroklimatische Eigenschaften sowie ihre Vegetation, ihre Mikroorganismen- und Tierwelt, charakterisieren terrestrische Biome. So sind (oder waren ursprünglich) etwa große Herbivoren häufiger in den Graslandschaften der gemäßigten Breiten als in Wäldern zu finden, wie etwa die Saigantilope (*Saiga tatarica*) im eurasischen und der Präriebison (*Bison bison*) im nordamerikanischen Bereich. Zwischen terrestrischen Biomen finden sich Übergangszonen verschiedener Breite.

Terrestrische Biome sind vertikal geschichtet, die Schichtstruktur ist abhängig von der Struktur der Vegetation. Tropische Wälder etwa weisen eine

reiche Schichtung auf, mit oftmals mehreren Kronenschichten, einer Stammschicht, einer Strauchschicht und einer Feldschicht am Waldboden. In borealen und gemäßigten Zonen findet sich am Waldboden oftmals eine ausgeprägte Streuschicht. Die Schichtung ist in Biomen ohne Baumbewuchs meist weniger stark ausgeprägt, in Graslandschaften zum Beispiel existiert eine Schicht mit höheren Pflanzen, danach eine Schicht mit höher- und niedrigwüchsigeren krautigen Pflanzen, sowie eine Streu- und mehrere Bodenschichten. In den verschiedenen Schichten finden sich Kleinlebensräume für Tiere verschiedener Nahrungsgilden: Oberhalb des Kronendachs finden sich etwa viele Insektivoren. Vor allem in tropischen Wäldern finden sich auch Algen, Moose, Flechten und epiphytische (aufsitzende) Gefäßpflanzen in den Kleinlebensräumen. In Wüstenbiomen finden sich oftmals Beispiele konvergenter Evolution (zum Vergleich siehe 26.2.1). Vertreter verschiedener Pflanzen- und Tiergruppen zeigen weltweit analoge Anpassungen an die in Wüsten herrschenden Umweltbedingungen. Kakteen (Cactaceae) der amerikanischen Wüste ähneln etwa äußerlich und bezüglich ihrer Anpassungen den Wolfsmilchgewächsen (Euphorbiaceae) in den Wüsten Afrikas.

Lesetipps (Für Interessierte an Ökologie und Umweltschutz):

Biodiversität und Klimawandel: Auswirkungen und Handlungsoptionen für den Naturschutz in Mitteleuropa. Von F. Essl (2013). Erhältlich u.A. in der Hauptbibliothek der Stadt Wien, am Standort Urban-Loritz-Platz.

Es werden die Implikationen des Klimawandels auf die Biodiversität in Mitteleuropa, sowie mögliche Handlungsoptionen diskutiert. Auch die Intervention des Menschen in die einzelnen Aspekte der Biodiversität, wie etwa Fischerei und Landnutzungswandel, werden besprochen.

Ökologie: Einführung in die Wechselwirkung zwischen Mensch und Natur: Lerntext, Aufgaben mit Lösungen und Kurztheorie. Von I. Willmann und H. Egli-Broz (2003). Leseprobe verfügbar unter <https://books.google.de/books?id=hU7cjjUbP00C&printsec=frontcover&hl=de#v=onepage&q&f=false>.

Mit 176 Seiten eine gute kurze Einführung in die Ökologie, mit einem Fokus auf aquatischen Biomen und dem Einfluss der Menschheit auf die Umwelt.

Referenzen:

1. Spektrum. Abiotische Faktoren [Internet]. [zitiert am 11.07.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/abiotische-faktoren/156>.
2. Schadwinkel A. Ameisen schlucken Aga-Kröten [Internet]. 04.03.2010 [zitiert am 23.07.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.zeit.de/wissen/umwelt/2010-03/ameise-aga-kroete-australien>.
3. Spektrum. Habitatselektion [Internet]. 1999 [zitiert am 11.07.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/habitatselektion/30090>.
4. Wulf AJ. Die Eignung landschaftsökologischer Bewertungskriterien für die raumbezogene Umweltplanung. Norderstedt: Libri Books on Demand; 2001: 87. Verfügbar unter: URL: <https://books.google.at/books?id=zLJ83FPX0ZAC>.
5. Spektrum. psychrophile Organismen [Internet]. 1999 [zitiert am 11.07.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/psychrophile-organismen/54750>.
6. Rothschild LJ, Mancinelli RL. Life in extreme environments. *Nature* 2001; 409(6823):1092–101.
7. Uhrig B. Environmental Microbiology. Lulu.com; 2017:69. Verfügbar unter: URL: <https://books.google.at/books?id=zy-aDgAAQBAJ>.
8. Sloan D, Batista RA, Loeb A. The Resilience of Life to Astrophysical Events. *Scientific Reports* 2017; 7(1):5419. Verfügbar unter: URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-017-05796-x.pdf>.
9. Spektrum. Halophilie [Internet]. 1999 [zitiert am 11.07.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/physik/halophilie/6357>.
10. Spektrum. Witterung [Internet]. 1999 [zitiert am 12.07.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/geographie/witterung/9095>.
11. Spektrum. Bestand [Internet]. 1999 [zitiert am 13.07.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/bestand/8149>.
12. International Commission on Stratigraphy. Chart [Internet]. 2017 [zitiert am 13.07.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.stratigraphy.org/index.php/ics-chart-timescale>.
13. Allelein HJ, Zahoransky R, Bollin E, Oehler H, Schelling U. Energietechnik: Systeme zur Energieumwandlung. Kompaktwissen für Studium und Beruf [E-Book]. Vieweg+Teubner Verlag; 2010:280. Verfügbar unter: URL: <https://books.google.at/books?id=gLHSVqiw7lsC>.
14. The Environmental Literacy Council. The Coriolis Force & Global Wind Systems [Internet]. 2015 [zitiert am 04.08.2017]. Verfügbar unter: URL: <https://enviroliteracy.org/air-climate-weather/weather/the-coriolis-force-global-wind-systems/>.
15. Mürset U, Dumm T. Methoden der Physik, Mechanik: Lerntext, Aufgaben mit kommentierten Lösungen und Kurztheorie. Compendio Bildungsmedien; 2009: 112. Verfügbar unter: URL: <https://books.google.co.jp/books?id=U9rNBpDbEqYC>.
16. Land-Oberoesterreich. Seeprofil: Vorderer Langbathsee: Daten aus dem ASM (Amtliches-Seen-Messnetz) [Online-Dokument]. Linz: Amt der Oö. Landesregierung; 2013 [zitiert am 04.12.2017]. Verfügbar unter: URL: https://www.land-oberoesterreich.gv.at/Mediendateien/Formulare/DokumenteAbt_W/Vorderer_Langbathsee.pdf.
17. Spektrum. Bruchwald [Internet]. 1999 [zitiert am 13.07.2017]. Verfügbar unter: URL: <http://www.spektrum.de/lexikon/geographie/bruchwald/1265>.

Zellzyklus & Genetik

Eine sich ständig wiederholende geordnete Kette von Ereignissen führt zur Vermehrung des Inhalts einer Zelle und schließlich zur Teilung in 2 Tochterzellen. Dieser Zyklus aus **Verdopplung und Teilung**, Zellzyklus genannt, ist der grundlegende Vorgang, durch den sich alle Lebewesen vermehren. Bei einzelligen Arten, wie den Bakterien oder Hefen, entsteht durch jede Zellteilung ein vollständig neuer Organismus. In vielzelligen Arten braucht es eine langwierige und komplexe Abfolge von Zellteilungen, um einen funktionierenden Organismus aufzubauen. Sogar im ausgewachsenen Körper müssen weitere Zellteilungen stattfinden, um abgestorbene Zellen zu ersetzen.

Die meisten Organismen, die sich geschlechtlich fortpflanzen, haben diploide Zellen, besitzen also zwei vollständige Chromosomensätze in jeder Zelle. Die wichtigste Aufgabe der Meiose besteht darin, dass sich der **Chromosomensatz auf die Hälfte reduziert**. Außerdem soll das Erbgut durchmischt werden, was der besondere Vorteil in evolutionärer Sicht der sexuellen Fortpflanzung gegenüber der asexuellen Vermehrung ist. Bei der asexuellen Vermehrung, die bei den prokaryotischen und einzelligen eukaryotischen Organismen die Regel ist, entsteht eine genetisch identische Kopie des Elternorganismus. Auch manche höhere Eukaryoten (einige Fische und einzelne Eidechsenarten) können sich ungeschlechtlich vermehren.

Ass.-Prof. Dr. Barbara Hamilton

9. Zellyklus & Genetik

9.1. Der Zellyklus

Um zwei genetisch idente Tochterzellen zu bilden, muss unter anderem das Erbgut fehlerfrei verdoppelt werden, sodass zwei komplette Kopien entstehen. Das verdoppelte genetische Material muss dann genau zwischen den beiden Tochterzellen aufgeteilt werden (Chromosomentrennung), sodass in jeder Tochterzelle eine vollständige Kopie des Genoms vorhanden ist. Zusätzlich zur Verdopplung ihrer Genome vermehren die meisten Zellen auch ihren übrigen Inhalt, z.B.: Organellen und Makromoleküle. Täten sie das nicht, würden sie mit jeder Teilung kleiner. Um ihre Größe konstant zu halten, müssen Zellen Wachstum (d.h. die Zunahme ihrer Masse) und Teilung aufeinander abstimmen.

Das genetische Material (auch Erbgut oder **Genom** genannt) ist in Chromosomen organisiert. Bakterien besitzen meist nur ein ringförmig geschlossenes DNA-Molekül, Eukaryoten besitzen mehrere lineare Chromosomen.

Das menschliche Genom ist, wenn es in gestreckter Form vorliegen würde ca. 2m lang, dennoch beträgt der Durchmesser des Zellkerns nur 5 bis 8 μm . All dieses genetische Material in einem so kleinem Raum zu verstauen, ist mit der Aufgabe vergleichbar, 20 km extrem feinen Drahtes ordentlich in einen Tennisball zu verpacken!

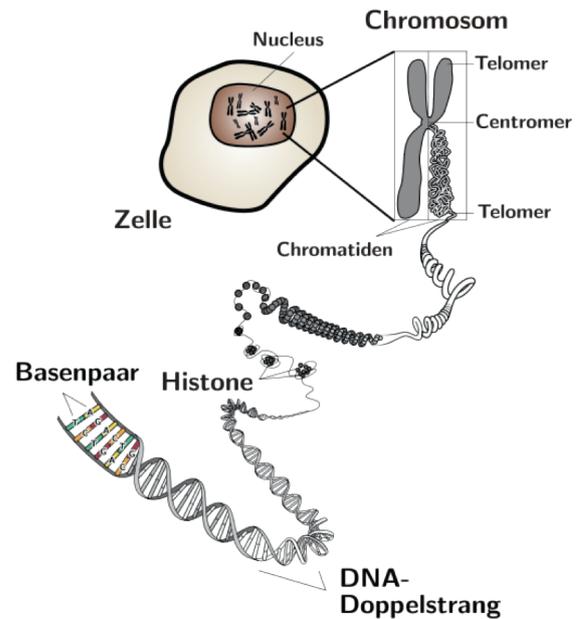


Abbildung 9.1: Chromosom

9.1.1. Die wichtigsten Vorgänge des Zellzyklus

Der Zellzyklus wird in 4 verschiedenen Phasen aufgeteilt, wobei nur in der Teilungsphase der Chromosomen (Mitose, **M-Phase**) mit Hilfe eines Mikroskops Veränderungen beobachtbar und die Chromosomen sichtbar sind. In der Synthesephase (**S-Phase**) wird die DNA verdoppelt, dieser Vorgang wird als Replikation bezeichnet. Die Chromosomen bestehen nach der Verdopplung aus 2 eng beieinanderliegenden **Schwesterchromatiden** aus identischer DNA. Die beiden Schwesterchromatiden werden durch spezielle Proteinkomplexe, den Kohäsion-Proteinen, über ihre ganze Länge zusammengehalten, wobei die engste Verbindung im Bereich der Centromere vorliegt. Jedes Chromosom besitzt ein Centromer, welches durch spezifische DNA-Sequenzen definiert ist, und an welchem in der Mitose ein Protein-Komplex ausgebildet wird, an dem Mikrotubuli binden können. Bei der Trennung der Schwesterchromatiden bleibt der Zusammenhalt der beiden DNA-Doppelstränge in diesem Bereich am längsten erhalten.

Die Schwesterchromatiden werden in der M-Phase auf die Tochterzellkerne verteilt; erst danach teilt sich die Zelle selbst in einem weiteren Vorgang in zwei Zellen (Cytokinese).

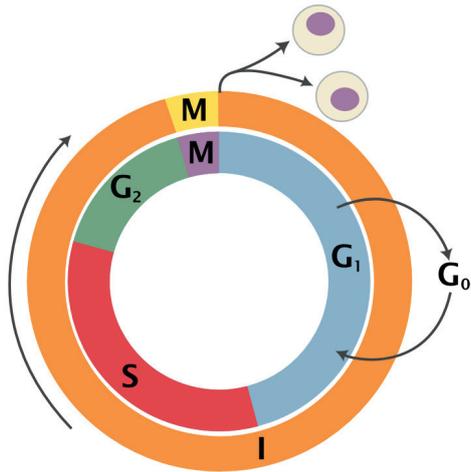
Zwischen der M-Phase und der folgenden S-Phase erstreckt sich eine Zwischenphase, die **G₁-Phase** (G aus dem engl. Gap/ Lücke). Eine zweite Zwischenphase zwischen S-Phase und M-Phase wird als **G₂-Phase** bezeichnet. G₁-, S- und G₂-Phase werden zusammen als **Interphase** bezeichnet, die auch in schnell teilenden Zellen oft mehr als 90% der Zeit des Zellzyklus einnimmt. Im Mikroskop betrachtet ist die Interphase eine scheinbare Ruhephase der Zelle, tatsächlich ist es aber die Phase des Zellzyklus, in welchem die Zelle ihre, für den Gesamtorganismus lebenswichtigen Funktionen ausführt und zusätzlich sowohl ihre Masse als auch ihr Erbgut verdoppelt.



Im Zellzyklus ist ein genau kontrollierter Vorgang, der gewährleistet, dass zwei genetisch idente Tochterzellen gebildet werden.

In eukaryotischen Zellen sind die enorm langen doppelsträngigen DNA-Moleküle in einzelne **Chromosomen** verpackt, die nicht nur in einen Zellkern passen, sondern bei jeder Zellteilung auch noch auf die beiden Tochterzellen verteilt werden müssen. Die komplexe DNA-Verpackung wird durch spezielle Proteine ausgeführt, die an die DNA binden und in eine Folge von Windungen und Schleifen falten, die stufenweise eine immer höhere Organisation ergeben. Der Komplex aus DNA und Proteinen wird als Chromatin bezeichnet. Trotz der extremen Kondensierung der DNA bleibt sie zugänglich für viele Enzyme, die für ihre Replikation (Verdopplung), Reparatur bzw. für die Regulation der Genexpression zuständig sind.

Alle Arten eukaryotischer Zellen haben eine bestimmte Anzahl von Chromosomen. Die diploiden somatischen Zellen (das sind alle Zellen des Organismus mit Ausnahme der Fortpflanzungszellen) des Menschen besitzen 46 Chromosomen, je 23 davon stammen von einem der beiden Elternteile. Die Fortpflanzungszellen (Gameten), zu denen die Eizellen und die Spermien gehören besitzen 23 Chromosomen.



- M** Mitose mit anschließender Cytokinese
- I** Interphase
- G₁** Gap1-Phase/Lücke 1 kann in G₀ verharren
- S** Synthesephase (DNA Synthese)
- G₂** Gap2-Phase/Lücke 2

Abbildung 9.4: Der Zellzyklus

In der Mitose werden die Schwesterchromatiden der Chromosomen getrennt und auf die beiden Tochterzellen verteilt. Die anschließende Cytokinese trennt die beiden Tochterzellen voneinander.

9.1.2. Die Mitose

Der Spindelapparat

Ein für die Trennung der Schwesterchromatiden in der Mitose notwendiger „Spindelapparat“ wird aufgebaut. Er besteht aus Mikrotubulifasern und assoziierten Proteinen und wird aus vorhandenen Tubulindimeren durch Polymerisation aufgebaut. Dabei werden in der Zelle vorhandene Mikrotubulistränge in die einzelnen Bestandteile zerlegt (depolymerisiert) und die freierwerdenden α - und β -Tubulindimere als Baumaterial verwendet. Im Lauf der Mitose erreichen die Mikrotubuli eine komplexe Struktur an den Chromosomen, den Kinetochor, der an den Centromeren der Chromosomen lokalisiert ist, und binden dort.

Die Phasen der Mitose

Die Mitose wird in 5 mikroskopisch gut sichtbare Teilbereiche unterschieden (Prophase, Prometaphase, Metaphase, Anaphase, Telophase), die einzelnen Stadien unterscheiden sich charakteristisch im Aussehen des

Spindelapparates, in der Lage und der Verdichtung der Chromosomen und in der Ausbildung der Kernhülle.

Die **Prophase**: die Chromatinfasern kondensieren (verkürzen sich) zu deutlich sichtbaren Chromosomen mit Schwesterchromatiden, die an den Centromeren ganz eng beinander liegen. Außerhalb des Kerns gelegen bewegen sich die in der Interphase verdoppelten Centrosomen (= Mikrotubuli organisierende Zentren mit je einem Centriolenpaar) auseinander und beginnen den mitotischen Spindelapparat auszubilden. Die Mikrotubuli wachsen ausgehend von den beiden Centrosomen und drängen die beiden Centrosomen auseinander.

Die **Prometaphase**: die Kernhülle löst sich auf (zerfällt) und die Chromosomen verkürzen sich noch weiter. Die Centrosomen sind an den gegenüberliegenden Polen der Zelle angekommen, wobei die davon ausgehenden Mikrotubuli in die ehemalige Kernregion einwandern und an die Kinetochorstrukturen der Centromere binden (Kinetochor-Mikrotubuli). Andere Mikrotubulifasern (polare Mikrotubuli) sind nicht mit den Kinetochoren verbunden, wechselwirken aber mit den Mikrotubuli des gegenüberliegenden Pols. Ausgehend von den Centrosomen wechselwirkt ein wieder anderer Typ der Mikrotubuli (Astral-Mikrotubuli) mit dem Zellcortex.

Die **Metaphase**: die Chromosomen bilden eine sogenannte „Metaphaseplatte“ indem sie sich alle in einer Ebene genau in der Mitte zwischen den beiden Centrosomen anordnen. Alle Kinetochore der Schwesterchromatiden sind über Kinetochormikrotubuli mit den gegenüberliegenden Spindel-Polen verbunden.

Die **Anaphase**: Die Schwesterchromatiden werden durch die Auflösung der verbindenden Kohäsinkomplexe getrennt. Durch das Verkürzen der Kinetochor-Mikrotubuli, die an den Kinetochoren gebunden sind, wird jedes Chromatidenpaar in zwei eigenständige Chromosomen getrennt und an entgegengesetzte Pole der Zelle gezogen. Die polaren Mikrotubuli verlängern sich und drängen die Pole weiter auseinander und strecken gleichzeitig die Zelle. Am Ende der Anaphase sind die Chromosomen an den Polen angekommen, wobei beide Pole jetzt einen vollständigen Chromosomensatz besitzen.

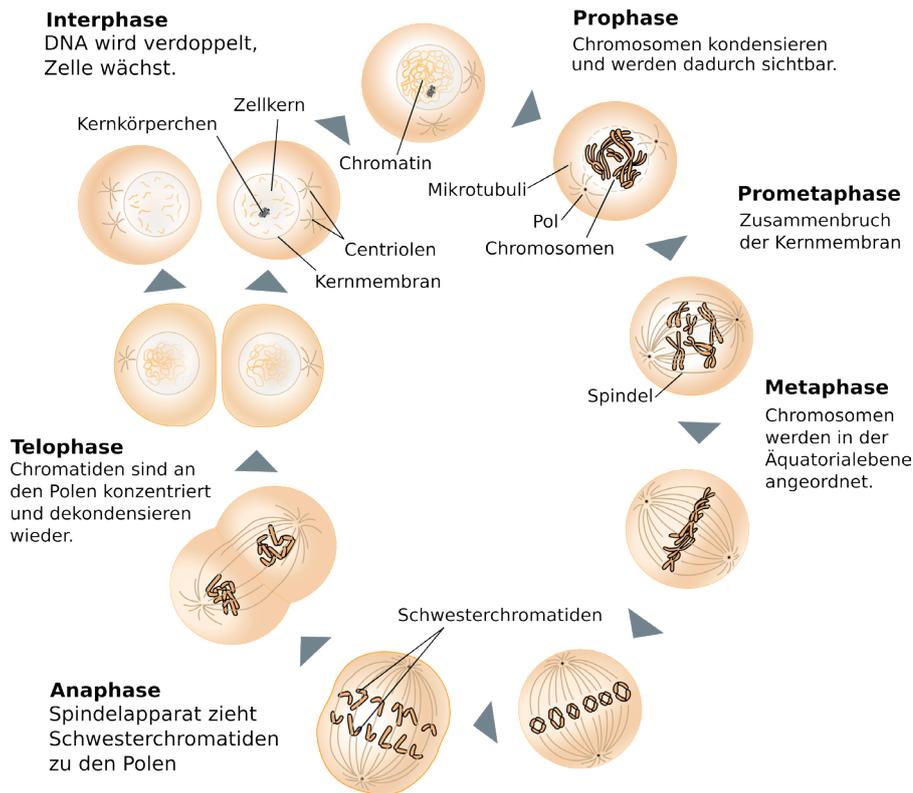


Abbildung 9.2: Die Phasen der Mitose

Die **Telophase** und **Cytokinese**: Die Mikrotubuli depolymerisieren und zerfallen. Die Chromosomen werden von einer neuen Kernhülle umgeben und die Chromosomen dekondensieren wieder. Es sind somit 2 Tochterkerne mit einem vollständigen Chromosomensatz entstanden. Gleichzeitig beginnt die Bildung der beiden eigenständigen Tochterzellen.

In tierischen Zellen werden durch Einschnürung unter Bildung einer Teilungsfurche die beiden Zellen getrennt. Die Furchung erfolgt immer senkrecht zur Längsachse der Mitosespindel. Auf diese Weise wird sichergestellt, dass die Teilungsfurche zwischen den beiden getrennten Tochterchromosomensätzen verläuft und jede Tochterzelle einen identischen und vollständigen Chromosomensatz erhält. In pflanzlichen Zellen wird die neue Zellwand im Cytoplasma zwischen den beiden getrennten Chromosomensätzen aufgebaut. Der Aufbauvorgang wird durch eine Struktur gelenkt, die Phragmoplast genannt wird. Er zieht Membranvesikel ausgehend vom Golgiapparat an, die zu einer neuen Zellmembran verschmelzen.

9.1.3. Die Kontrolle des Zellzyklus

Der Zellzyklus muss in einem komplexen Organismus streng kontrolliert werden. Die Teilungsrate einer Zelle unterscheiden sich drastisch zwischen verschiedenen

Zelltypen. Zum Beispiel teilen sich Hautzellen regelmäßig über die gesamte Lebensspanne eines Organismus, wogegen manche Muskelzellen oder auch Nervenzellen die Teilung komplett eingestellt haben. Es gibt drei verschiedene Regulationsübergänge oder Kontrollpunkte (check points), an denen der Zellzyklus angehalten werden kann. Das Kontrollsystem blockiert den Fortgang durch jeden dieser Kontrollpunkte, falls es Probleme innerhalb oder außerhalb der Zelle „bemerkt“. Krebszellen unterlaufen diese Kontrollpunkte und entgehen damit dieser Kontrolle. Sie teilen sich ungeordnet, sehr rasch und lebenslang.

Der erste Kontrollpunkt ist der **Start** (G_1 -Kontrollpunkt oder der Restriktionspunkt) in der späten G_1 -Phase, wo sich die Zelle festlegt, in den Zellzyklus einzutreten und die Chromosomen zu verdoppeln. Falls die extrazellulären „Umweltbedingungen“

für die Zelle ungünstig sind, bleibt die Zellzyklus hier stehen und die Zelle begibt sich in die sogenannte G_0 -Phase, was zu einem lebenslangem Stopp in der Zellteilung führen kann (wie oben bei den Nervenzellen erwähnt). Sobald die Zelle den G_1 -Kontrollpunkt hinter sich hat, durchschreitet sie normalerweise rasch den gesamten restlichen Weg des Zellzyklus – bei Säugtieren typischerweise innerhalb von 12 bis 24 Stunden. Deshalb heißt der G_1 -Kontrollpunkt manchmal auch Start, weil sich die Zelle beim Durchschreiten dieses Punktes darauf festlegt, den gesamten Teilungszyklus abzuschließen; eine bessere Bezeichnung wäre aber „Stopp“.

Der zweite Kontrollpunkt ist der **G_2 /M-Kontrollpunkt**, an dem das Kontrollsystem die frühen mitotischen Ereignisse auslöst, die zur Ausrichtung der Chromosomen an der Spindel in der Metaphase führt. Das Kontrollsystem kontrolliert in diesem Punkt, ob die gesamte DNA vollständig repliziert ist oder sich noch Schäden in der DNA befinden, die nicht repariert worden sind. Wenn dies der Fall ist, darf die Zelle nicht in die Mitose eintreten, denn die Tochterzellen hätten dann keine intakten Kopien des Genoms.

Der dritte Kontrollpunkt ist der Metaphase-zu-Anaphase-Übergang (**Metaphase/Anaphase-Kontrollpunkt**), an dem das Kontrollsystem die Trennung der Schwesterchromatiden stimuliert; dies führt zum Abschluss der Mitose und zur Cytokinese. Ein Halt in diesem Kontrollpunkt erfolgt, wenn nicht alle Chromosomen korrekt an die Mitosespindel (Kinetochor-Mikrotubuli) angeheftet sind. Dies würde zu einer

Ungleichverteilung der Chromosomen in den beiden Tochterzellkernen führen, da zum Beispiel beide Schwesterchromatiden an einen Pol gezogen werden würden und die andere Zelle dieses Chromosom dann überhaupt nicht aufweist.

Darüberhinaus werden viele Vorgänge in der Zelle im Lauf des Zellzyklus kontrolliert, z.B.: der Energiestatus, die Zahl der Organellen, etc. Störungen führen dann ebenfalls zu einem Anhalten des Zellzyklus an einem der Kontrollpunkte.



Um einen fehlerfreien Ablauf der Zellteilung zu garantieren, unterliegt der Zellzyklus einer strengen Kontrolle.

Wesentliche Regulatoren und Steuerungssysteme des Zellzyklus sind **Cycline** und **cyclinabhängige Kinasen**. Kinasen sind Enzyme, die andere Proteine phosphorylieren können. Ihre Aktivität besteht in der Erkennung von bestimmten Proteinen anhand ihrer Struktur und Aminosäuresequenz und darin, Phosphorylgruppen an definierten Positionen der erkannten Proteine anzuhängen. Diese Modifikation führt zu einer Aktivierung oder Hemmung der Aktivität des phosphorylierten Proteins. Wie der Name schon darauf hinweist werden die cyclinabhängigen Kinasen (Cdk = *cyclin-dependent kinases*) selber erst durch die Bildung eines Komplexes mit der zweiten Gruppe der Proteine, den Cyclinen, aktiviert. Der Name „Cycline“ leitet sich vom cyclischen Verlauf der Konzentration dieser Proteine während des Zellzyklus ab. Die Aktivität der Cdk's steigt und fällt in Abhängigkeit von der Konzentration der jeweiligen Cyclinen-Partner. In den ersten entsprechenden Experimenten, die in *Xenopus* Oozyten (Krallenfrosch-Eizellen) durchgeführt wurden, wurde die Aktivität eines Faktors gefunden, der die Mitose auslöst (MPF = mitosefördernder Faktor = *Mitosis promoting factor*). Die sich schnell teilende befruchtete *Xenopus* Eizelle hat sich als besonders gutes Untersuchungsobjekt

herausgestellt, da sich die Zellen bei den ersten aufeinanderfolgenden Teilungsschritten komplett synchron teilen, also sich alle Zellen im identischen Zellzyklusstadium befinden. Dabei konnte gezeigt werden, dass die Cyclin Konzentration in der S-Phase und der G₂-Phase ansteigt, sie gleichzeitig mit der MPF-Aktivität in der Mitose ihr Maximum hat und beide in der Anaphase der Mitose schlagartig in ihrer Aktivität (MPF) und Konzentration (Cyclin) abnehmen.

Die MPF-Aktivität stellte sich dann als der durch die steigende Cyclin-Konzentration aktive **Cyclin-Cdk-Komplex** heraus der in der Mitose verschiedene Proteine phosphoryliert und damit verschiedene Mitosevorgänge fördert.

Glossar:

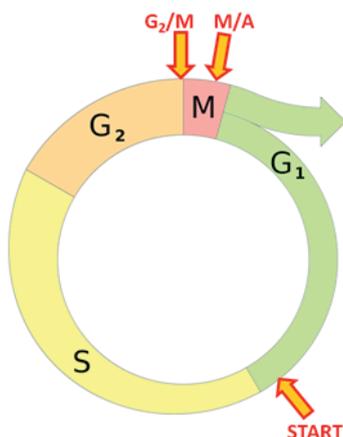
Centromer: Bereich eines Chromosoms, welcher durch spezifische DNA-Sequenzen definiert ist. In der Mitose wird hier ein Protein-Komplex (Kinetochor) ausgebildet, an den Mikrotubuli binden können. Die Schwesterchromatiden werden am Centromer am längsten zusammengehalten

Centrosom: elektronendichter Bereich im Cytoplasma, Mikrotubuli organisierendes Zentrum mit je einem Centriolenpaar

Schwesterchromatide: Sequenz-identische DNA-Doppelstränge nach der Neusynthese von DNA mit den zugehörigen Chromatidproteinen.

Kinetochor: Proteinkomplex, der an den Centromeren der Chromosomen lokalisiert ist an dem die Mikrotubuli binden, die in der Anaphase-Telophase die Schwesterchromatiden auseinanderziehen.

Zellcortex: Bereich des Cytoplasma unmittelbar an der Zellmembran, reich an Cytoskelettelementen.



Start Kontrollpunkt

Check: sind die Umweltbedingungen günstig?
JA → Beenden der G1-Phase, Eintritt in den Zellzyklus und die S-Phase (DNA-Synthese)

G2/M Kontrollpunkt

Check: wurde die gesamte DNA verdoppelt, sind die Umweltbedingungen günstig?
JA → Eintritt in die Mitose

Metaphase/Anaphase Kontrollpunkt

Check: sind alle Chromosomen an den Spindelapparat angeheftet?
JA → Beendigung der Mitose und weiter zur Zellteilung (Cytokinese)

Abbildung 9.3: Die Kontrollpunkte im Zellzyklus

9.2. Genetik

Bei einem Großteil der höheren Eukaryoten hat sich das Prinzip der Vermischung des genetischen Materials zweier Individuen in der Evolution konsequent durchgesetzt. Ein daraus abgeleiteter Organismus besitzt je eine Kopie aller Chromosomenpaare beider Elternteile (**diploiden Chromosomensatz**). Damit sich der Chromosomensatz in jeder aufeinanderfolgenden Generation nicht verdoppelt, bedingt dieser Typ von Fortpflanzung, dass in den für die Fortpflanzung verwendeten Zellen die Chromosomenzahl auf die Hälfte reduziert wird (haploider Chromosomensatz). Die Fortpflanzungszellen oder Gameten sind das Produkt einer sog. Reduktionsteilung, auch als Meiose bezeichnet. Spezielle Abläufe in der Meiose gewährleisten, dass von jedem vorhandenen Chromosom nur eine Kopie in den resultierenden Fortpflanzungszellen vorhanden ist. Bei getrenntgeschlechtlichen Tierarten (Getrenntgeschlechtigkeit) entstehen die weiblich bzw. männlich differenzierten Gameten (Eizellen und Spermienzellen) in verschiedenen Individuen.

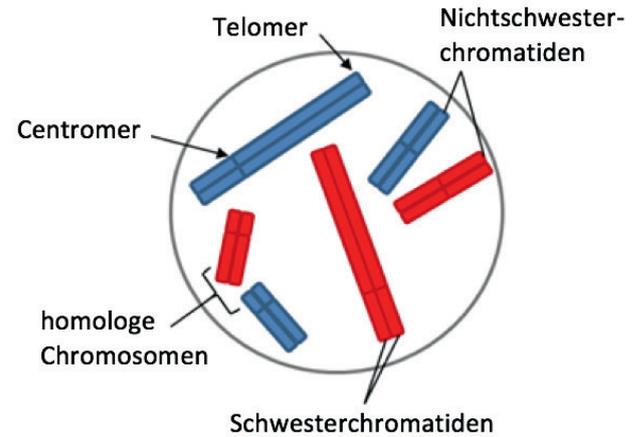


Abbildung 9.8: Metaphasechromosomen einer diploiden Zelle ($2n=6$)

9.2.1. Chromosomensätze

Wenn man eine menschliche **somatischen Zelle** (alle Zellen außer den Fortpflanzungszellen) im Mikroskop betrachtet, kann man bei Zuhilfenahme spezieller Färbungsmethoden jedes der 46 Chromosomen nach Größe, Lage des Centromers und Länge der Chromosomenarme zuordnen. Das menschliche **Karyogramm** (nach der Größe geordnete Chromosomenbilder) weist jeweils zwei Exemplare von Chromosom 1 - 22 (44 Autosomen) und zusätzlich zwei Geschlechtschromosomen (2 Gonosomen) auf, nämlich zwei X-Chromosomen im weiblichen bzw. ein X- und ein Y-Chromosom im männlichen Organismus.

Menschliche Zellen besitzen 46 Chromosomen, ausschließlich die Ei- und Samenzellen besitzen den haploiden Chromosomensatz von 23 Chromosomen.

In einer diploiden somatischen Zelle gibt es beim Menschen also 22 Paare homologer Chromosomen, wobei immer eines der Paare vom mütterlichen und eines vom väterlichen Elternteil beigesteuert wird. Das ebenfalls vorhandene Gonosomenpaar ist entweder homolog ($X + X$) oder nicht ($X + Y$).

Die Bezeichnung n gibt die Anzahl der Chromosomenpaare ($n = 23$ beim Menschen) bzw. die Anzahl der Chromosomen in einer haploiden Zelle wieder, wogegen $2n = 46$ die Anzahl der Chromosomen in einer diploiden Zelle bezeichnet.

Jedes der Individuen hat eine für sie spezifischen Chromosomensatz z.B. Mais $n = 10$, Katze $n = 19$, Giraffe $n = 31$, Goldfisch $n = 47$.

Weibliche Fortpflanzungszellen (Eizellen = **Oozyten**) haben 22 Autosomen und ein X-Chromosom. Männliche Gameten (Samenzellen = **Spermien**) hingegen

In der Meiose werden Geschlechtszellen gebildet deren Chromosomensatz auf die Hälfte reduziert ist, d.h. jedes Chromosom ist nur in einfacher Kopie vorhanden.

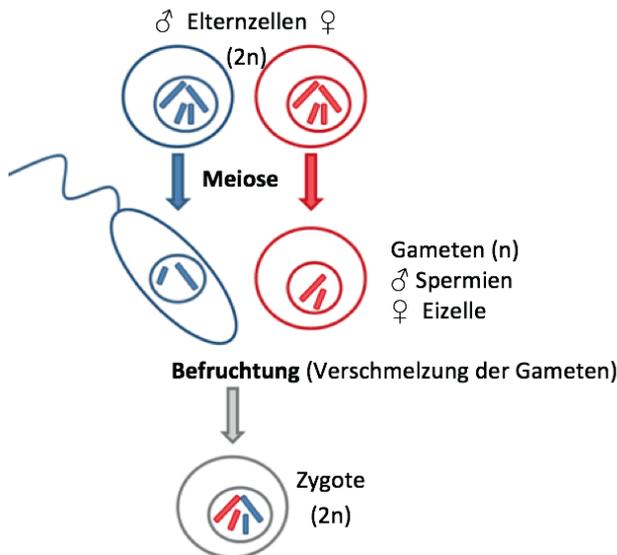


Abbildung 9.5: Sexuelle Fortpflanzung (ein Wechsel zwischen diploidem und haploiden Chromosomensatz)

Schema der sexuellen Fortpflanzung: Die sexuelle Fortpflanzung ist von den Einzellern bis zu den höchst entwickelten Lebewesen durch 2 Schritte gekennzeichnet: durch die Befruchtung, wobei 2 Geschlechtszellen (**Gameten**) verschmelzen und ihre Kerne sich vereinigen (Karyogamie), und die **Miose**. Die Meiose erfolgt jeweils in einer bestimmten Phase der Entwicklung eines Lebewesens.

haben 22 Autosomen und zusätzlich, zu 50% ein X- oder zu 50% ein Y-Chromosom. Da sich immer eine Oocyte (mit einem X-Chromosom) und ein Spermium (50% X; 50% Y-Chromosom) vereinigen wird eine Geschlechterverteilung von ca. 50% männlichen und 50% weiblichen Nachkommen gewährleistet.

Die Reduktionsteilung läuft in weiblichen und männlichen Organismen in speziellen Organen und zu unterschiedlichen Zeiten der Entwicklung statt.

Der Lebenszyklus des Menschen beginnt mit der Verschmelzung von haploiden Gameten (Oozyten und Spermien) unter Bildung einer diploiden **Zygote** (befruchtete Eizelle). Im Laufe der Embryonalentwicklung wandern Zellen in die sogenannte Genitalleiste ein und durchlaufen als Oogonien und Spermatogonien die Meiose. In den Eierstöcken (Ovarien) der Frau reifen die Eizellen (Oozyten), wobei die Meiose in der Entwicklung des weiblichen Organismus schon in der Embryonalphase vor der Geburt beginnt, aber erst nach der Pubertät jeweils einmal im Monat für meist nur eine reife Oozyte abgeschlossen wird. Die Meiose im männlichen Organismus erfolgt in den Hoden, beginnt aber erst mit der Geschlechtsreife. Beim Mann treten ab der Pubertät kontinuierlich immer wieder neue Zellen in die Meiose ein. Durch die Befruchtung reifer Eizellen mit Samenzellen wird der Kreislauf des Lebenszyklus geschlossen.

Alle anderen Zellen des Organismus (somatische diploide Zellen) kann man reduziert auch als Helferzellen für die sexuelle Fortpflanzung ansehen.

Bei Pflanzen stellt sich ein etwas anderes Bild des Lebenszyklus dar. Hier bildet sich aus der diploiden Pflanze (**Sporophyt**) durch Meiose haploide Sporen, die dann durch mitotische Teilung einen vielzelligen Organismus hervorbringen (**Gametophyt**). Die Gameten werden durch Mitose aus dem Gametophyt gebildet. Sporophyt und Gametophyt sind also die beiden abwechselnden Stadien dieses Generationswechsels.

9.2.2. Die Meiose

Wie bei der Mitose hat sich das genetische Material (DNA) auch in der S-Phase vor der Meiose verdoppelt. Jedes Chromosom besitzt also zwei

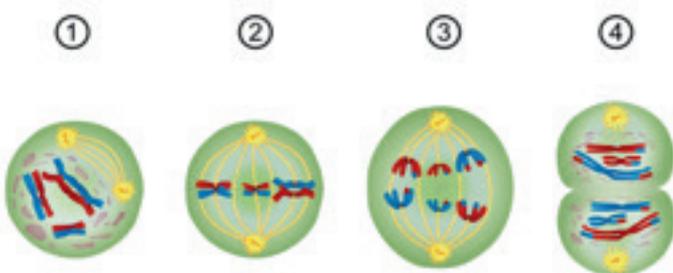
Schwesterchromatiden und die Zelle hat einen diploiden Chromosomensatz. Würden zwei dieser Zellen verschmelzen würde eine tetraploide Zygote entstehen. Eine einzige Teilung reicht damit nicht aus, die Zellen müssen zwei Teilungen vollziehen, sie werden als **Meiose I** und **Meiose II** bzw. erste und zweite meiotische Teilung bezeichnet. In beiden Teilungsschritten werden wie bei der Mitose Prophase, Metaphase, Anaphase und Telophase/Cytokinese unterschieden, wobei zum Unterschied zur Mitose keine zwischengeschaltete DNA Synthese stattfindet und nach Paarung der homologen Chromosomen in der Anaphase I die homologen Chromosomen in der Anaphase der Meiose II von den homologen Schwesterchromatiden voneinander getrennt werden.



Die Meiose garantiert, dass die nachfolgende Generation wieder einen diploiden Chromosomensatz hat und ein Austausch des genetischen Materials erfolgt.

Die Meiose I

Nach Auflösen der Kernhülle und Verdichtung der Chromosomen kommt es in der Prophase I zu einer Paarung der homologen Chromosomen. Die replizierten Chromosomen (mit 2 Schwesterchromatiden) beider Elternteile lagern sich zuerst locker aneinander (**Synapsis**), wobei die homologen Genabschnitte direkt aneinanderliegen. Danach bilden die Homologen (auch **Bivalente** genannt) mit speziellen Proteinen einen engen sogenannten **synaptonemalen Komplex**, der sich über die Gesamtlänge der Chromosomen erstreckt und sie fest zusammenhält. In diesem Stadium kommt es zum Austausch von genetischen Material zwischen den mütterlichen und väterlichen Chromosomen durch Einwandern des reziproken DNA-Stranges. Dieses sogenannte **Crossing-over** ermöglicht eine Vermischung der Gene beider Eltern, gewährleistet aber auch, dass die homologen Chromosomen bis zur Anaphase I verbunden bleiben. Durch den Zerfall des synaptonemalen Komplexes treten die Chromosomen wieder auseinander, bleiben aber durch Chiasmata,



- (1) **Prophase I** (noch mit Fragmenten der Zellkernhülle): die replizierten homologen Chromosomen (blau vom Vater, rot von der Mutter) paaren sich und tauschen homologe Segmente aus.
- (2) **Metaphase I**: die homologen Paare ordnen sich in der Metaphaseplatte.
- (3) **Anaphase I**: die homologen Chromosomenpaare trennen sich.
- (4) **Telophase I** der ersten meiotischen Teilung folgt: es entstehen 2 haploide Zellen, jedes Chromosom besitzt zwei Schwesterchromatiden.

Abbildung 9.6: Die Meiose

mikroskopisch sichtbare Bereiche, in denen Crossing-over stattgefunden hat, miteinander verbunden. Vergleichbar wie in der Mitose wird der Spindelapparat ausgebildet und die Centrosomen wandern polwärts.

In der Metaphase I ordnen sich die Bivalente in der Metaphaseplatte an, die Kinetochor-Mikrotubuli verbinden sich mit den Kinetochoren der Centromere der homologen Chromosomen. Jeweils eines der beiden Homologen ist mit dem gegenüberliegenden Spindelpolen verankert.

In der Anaphase I verkürzen sich wie in der Mitose die Kinetochormikrotubuli und **ziehen die homologen Chromosomen** auseinander, die Schwesterchromatiden bleiben über die Centromere weiterhin miteinander verbunden.

Telophase I und Cytokinese: Es bilden sich zwei Tochterzellen mit einem haploiden Chromosomensatz aber mit jeweils zwei Schwesterchromatiden pro Chromosom. Artenspezifisch bildet sich eine Kernhülle und die DNA kann dekondensieren.

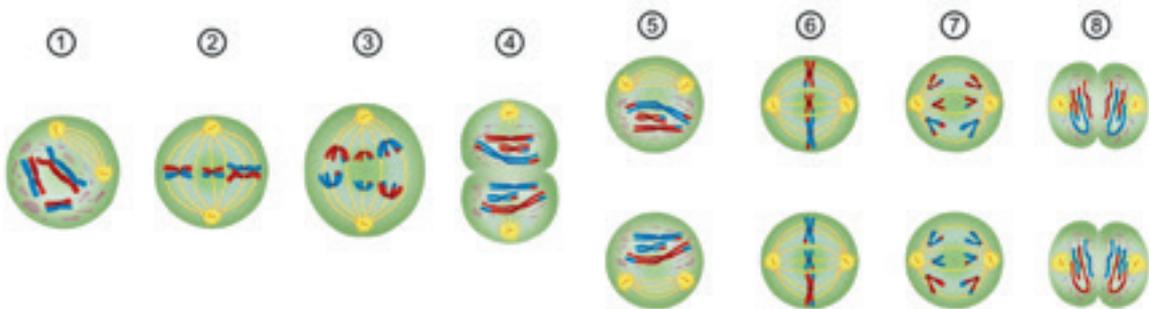
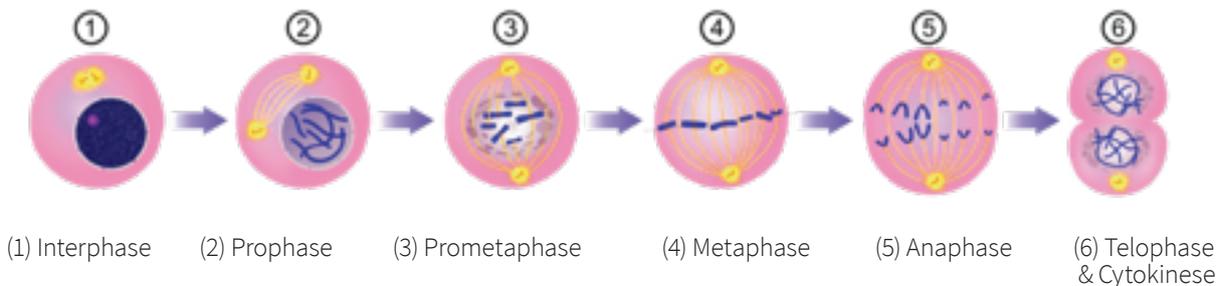
Die Meiose II

Zwischen der Meiose I und der Meiose II erfolgt keine Verdoppelung der DNA.

Die Abläufe in der Meiose II sind identisch wie in der Mitose, das Ausgangsmaterial sind haploide Zellen mit verdoppelter DNA und das Produkt sind haploide Zellen mit nur einem Chromatid.

Es entstehen beim Betrachten der gesamten Ablaufes in der Meiose I + II vier Tochterzellen, wobei im weiblichen Säugetierorganismus (wie der Mensch einer ist) nur eine reife Eizelle entsteht, die anderen Meioseprodukte degenerieren.

	Mitose	Meiose
Metaphase	jedes individuelle Chromosom ordnet sich in die Metaphaseplatte	Meiose I: die Bivalente ordnen sich in der Metaphaseplatte
Anaphase	Trennung der Schwesterchromatiden	Meiose I: Trennung der homologen Chromosomen
Tochterzellen	zwei (2n = diploid)	vier (n = haploid)
Funktion	Bildung eines vielzelligen Organismus aus einer diploiden Zygote	Bildung von Gameten



(1) Prophase I (2) Metaphase I (3) Anaphase I (4) Telophase I & Cytokinese (5) Prophase II (6) Metaphase II (7) Anaphase II (8) Telophase II & Cytokinese

Abbildung 9.7: Mitose und Meiose im Vergleich
Bei beiden Vorgängen erfolgt zuerst eine Replikation der DNA.

Zwei Arten der Neuordnung während der Meiose erzeugen neue Chromosomenkombinationen und die **genetische Variabilität** der Nachkommen.

(A) **Unabhängige Segregation** der mütterlichen und väterlichen homologen Chromosomen. Jedes einzelne Chromosom kann zu einer 50-prozentigen Wahrscheinlichkeit an eines der beiden Pole der teilenden Zelle in der Anaphase I gezogen werden. Durch die unabhängige Verteilung von mütterlichen und väterlichen Homologen während der Meiose I entstehen bei einem Organismus mit n Chromosomen $2n$ verschiedene haploide Keimzellen. Wenn z.B. $n = 3$ ist sind es 8 (2^3) unterschiedliche Keimzellen möglich. Beim Menschen ($n = 23$ (2^{23})) sind es ungefähr 8,4 Millionen Varianten!

(B) In der Prophase I lagern sich die homologen Chromosomen eng aneinander und es kommt zur Ausbildung eines Crossing-overs. Mit Hilfe einer Proteinmaschinerie (Rekombinationskomplex) werden Segmente homologer Nicht-Schwesterchromatiden ausgetauscht und dabei Gene auf den einzelnen Chromosomen neu sortiert (rekombinante Chromosomen).

Die Neuverteilung der Chromosomen in der Meiose liefert zusammen mit der Rekombination von Genen, die durch das Crossing-over entsteht, eine nahezu unbegrenzte Möglichkeit der genetischen Variation in den Keimzellen eines einzelnen Individuums.

9.2.3. Mendel'sche Vererbungslehre (die Basis der Genetik)

Gregor Mendel, „the genius of Genetics“, die Mendel-Regeln, Merkmale und das Genkonzept

Gregor Mendel (1822 - 1884) war ein Mönch im Kloster von Brünn und stellte anhand seiner Kreuzungsversuche an der Erbse die Grundregeln der Vererbung auf. Er studierte zwei Jahre an der Universität Wien und lernte dort die Prinzipien naturwissenschaftlicher Versuchsansätze und hatte Zugang zu Vorlesungen in Botanik, Mathematik und Statistik. Besonders die Merkmalsvielfalt von Pflanzen fesselte sein Interesse. In seinem Umfeld im Kloster waren mehrere seiner Mönchsbrüder an der Pflanzenzucht interessiert und so begann er bald nach seiner Rückkehr nach Brünn systematische Untersuchung über die Vererbung von verschiedenen Merkmalen in Pflanzen.

Die Erbse (*Pisum sativum*) erwies sich als besonders geeignetes Versuchsobjekt und als vorteilhaft für seine Versuche:

- **Kurze Generationszeiten** und viele Nachkommen die aus einer Befruchtung hervorgehen
- die Verfügbarkeit von zahlreichen Sorten (**Varietäten**)
- jede Blüte einer Erbsenpflanze enthält sowohl männliche (Pollen in den Antheren der Samenzellen) als auch weibliche Strukturen (Stempel mit Eizelle im Fruchtknoten). Überlässt man diese sich selbst, **befruchten sie sich normalerweise selbst**.

Für die Interpretation seiner Versuche muss man sich vor Augen führen, dass zu den Zeiten von Gregor Mendel der Träger der genetischen Vererbung (die DNA) und deren Organisation in Chromosomen noch nicht bekannt waren und die Theorien zur Evolution von Charles Darwin (1809 - 1882) für Mendel nicht zugänglich waren. Seine Regeln beruhen auf der Berechnung seiner in großer Zahl durchgeführten Kreuzungen und deren quantitativen Analyse. Er konnte die genetischen Grundregeln von Dominanz, Segregation und zufälliger Verteilung formulieren. Seine Theorien und Regeln wurden lange Zeit nicht beachtet und erst ca. 1900 wiederentdeckt und sind bis heute gültig.

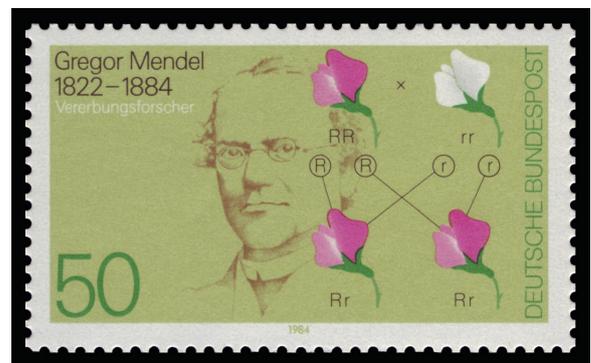


Abbildung 9.9: Mendel-Briefmarke

Der Versuchsansatz

- Mendel entdeckte, dass er Erbsen durch Bestäubung **kreuzen** konnte, indem er die unreifen männlichen Teile aus einer Blüte entfernte und diese kastrierte Pflanze dann mit Pollen (Samenzellen) einer anderen Pflanze befruchtete. Damit konnte Mendel sich über die Elternschaft jeder untersuchten Erbsenpflanze sicher sein.
- Mendel analysierte verschiedene voneinander unabhängige **Merkmale**, das sind auftretende Kennzeichen, die eindeutig über Generationen hinweg vererbt werden. Z.B. Blütenfarbe (weiß oder violett), Stellung der Blüte (endständig oder seitlich am Spross), Farbe der Samen (gelb oder grün), Form des Samens (glatt oder runzelig),

Form der Schote (aufgebläht oder eingeschnürt), Farbe der Schote (grün oder gelb) und Wuchshöhe (hoch oder niedrig).

- Mendel setzte Pflanzen ein, die über viele Generationen hinweg die gleiche **Merkmalsausprägung/Merkmalzustand** aufweisen, Mendel nannte diese Pflanzen dann **reinerbig** in Bezug auf das untersuchte Merkmal.

Ein Merkmal wird dann als **reinerbig** bezeichnet, wenn es bei **Selbstbestäubung** über viele Generationen hinweg die gleiche Merkmalsausprägung aufweist.

In den Experimenten wurden nun die beiden Elternteile (Parentalgeneration, P-Generation) mit unterschiedlichen reinerbigen Merkmalen gekreuzt (Hybridisierung). Die aus der Kreuzung entstammten Nachkommen (F₁-Generation) wurden sich selber überlassen und bildeten nach der Selbstbestäubung die F₂-Generation. Alle Nachkommen wurden hinsichtlich ihrer Merkmalsausprägung untersucht.

Das Ergebnis:

Die Kreuzung in der ersten Generation führt direkt zur **1. Mendel'schen Regel**: in der F₁-Generation unterscheiden sich die beobachteten Merkmale nicht (**Uniformitätsregel**). Beobachtet man z.B. die Blütenfarbe und kreuzt violett- und weißblühende Pflanzen, haben alle der Nachkommen in der F₁-Generation nicht die bei einer Mischung erwarteten Zwischenzustand von blassviolett der bei der Farbmischung von violett und weiß entstehen würde, sondern violette Blüten. Mendel bezeichnet die Merkmalsausprägung, die sich in der F₁-Generation durchsetzt als **dominantes Merkmal**.

Bei der Kreuzung zweier reinerbigen Individuen setzt sich in der F₁-Generation das dominante Merkmal durch und prägt die Erscheinungsform.

Mendel's quantitative Analyse der F₂-Generation führt zu der 2. Mendel'schen Regel (Spaltungsregel). In der F₂-Generation treten in der oben beschriebenen Kreuzung nach Selbstbestäubung der F₁-Generation 705 violettblühende Pflanzen und 224 Pflanzen mit weißer Blütenfarbe auf, was einem Zahlenverhältnis von ca. 3:1 entspricht. Mendel konnte das gleiche Vererbungsmuster bei verschiedenen Merkmalen (Blütenfarbe, Farbe und Form des Samens/Erbse, Farbe und Form der Schote) nachvollziehen und versuchte, dieses immer wiederkehrende 3:1 - Verhältnis durch ein Konzept der Vererbung zu interpretieren. Mit dem heutigen Wissenstand über DNA und Chromosomen

können seine Ergebnisse auf das sogenannte Genkonzept erweitert werden.

Die Schlussfolgerung

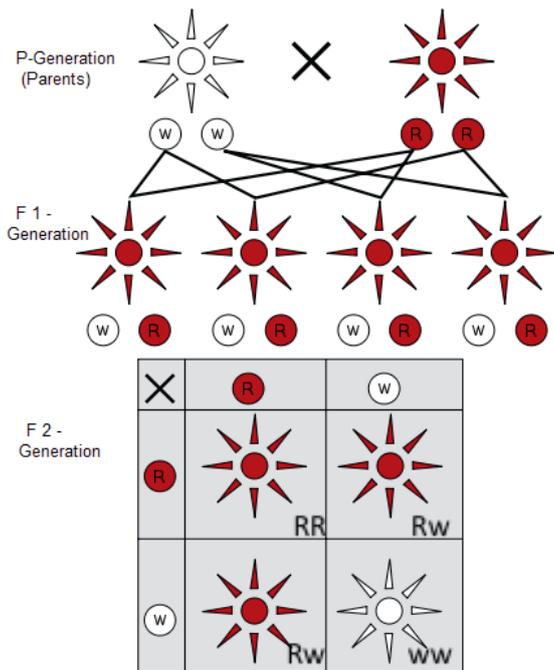
Der „erbliche Faktor“ für die weiße Blütenfarbe blieb in der F₁-Generation erhalten. Er ging also nicht verloren, sondern wurde lediglich durch die Anwesenheit des Faktors für die violetten Blüten (das dominante Merkmal) unterdrückt. Es gibt also **zwei alternative Zustandsformen eines Erbfaktors**, diese Varianten bezeichnet Mendel als Allele. Ein Allel für die Blütenfarbe violett (dominantes Allel) und ein Allel für die Blütenfarbe weiß (**rezessives Allel**).

Als Allel wird die Zustandsform eines Erbfaktors (Gens) bezeichnet.

Heute weiß man, dass es sich bei den erblichen Faktoren um **Gene** handelt, die eine spezifische Abfolge von Nucleotiden auf der DNA darstellen, und dass Organismen mit einem diploiden Chromosomensatz je zwei Kopien jedes Chromosoms, eines vom väterlichen und eines vom mütterlichen Elternteil, besitzen. Ein Genort (Locus) ist in diploiden Zellen eines Organismus zwei mal vertreten. In den beiden Allelen des Gens für die Blütenfarbe unterscheidet sich die Nucleotidabfolge (**Genotyp**), was dazu führt, dass Träger von speziellen Allelvarianten eine unterschiedliche Merkmalsausprägung (**Phänotyp**) aufweisen.

Falls sich die Allele in einem Genort unterscheiden (Mendel nennt das „**mischerbig**“) bestimmt eines - das dominante Allel - das Erscheinungsbild des Organismus und überdeckt die Ausprägung des rezessiven Phänotyps.

Besonders erstaunlich ist, dass Mendel erkannt hat, dass in der Gametogenese bei der Keimzellbildung die Allele in unterschiedlichen Zellen aufgeteilt („**gespalten**“) werden. In den Samen- und Eizellen ist nur eines der beiden Allele vorhanden (entspricht der Auftrennung der homologen Chromosomen in der Meiose) und kann sich bei der Befruchtung zufällig vermischen. Sind die Eltern reinerbig, dann liegt das gleiche Allel 2x vor, alle Gameten haben für dieses Merkmal die gleichen Erbfaktoren (Gene). Bei einem mischerbigen Organismus haben je 50% der Gameten ein Allel die andere Hälfte trägt das andere Allel. Das dominante Allel wird vereinbarungsgemäß mit einem Großbuchstaben R (**red**), das korrespondierende rezessive Allel wird mit einem Kleinbuchstaben w (**white**) gekennzeichnet. Wenn man in einem quadratischen Schema, Punnet-Quadrat genannt, an den Kanten die möglichen Allele der Gameten (in Kreisen) aufträgt, zeigen die im Quadrat eingetragenen Produkte die möglichen genetischen Kreuzungsergebnisse und deren Häufigkeit.

**Eltern-(Parental)-Generation**

reinerbig (homozygot) ww und RR

In der F1 - Generation

alle „uniform“ (einheitlich)

Phänotyp: (sichtbares Merkmal) =
dominant (violett/rötlich)

Genotyp: (Allelkombination) = Rw

In der F2 - GenerationPhänotyp:
violett/rötlich : weiß = 3 : 1 (dominant : rezessiv)

Genotyp:

RR : Rw : ww = 1 : 2 : 1

Abbildung 9.11: Mendel'sche Regel 1 (**Uniformitätsregel**) Mendel'sche Regel 2 (**Aufspaltungsregel**)
im dominant/rezessiven Erbgang

Bei der Paarung zweier reiner Individuen (violette/rötliche und weiße Blütenfarbe) kommt es bei der Befruchtung zu einer mischerbigen F₁-Generation mit der einheitlichen Ausprägung des dominanten Phänotyps (violett).

Mendel'sche Regel 2 (Aufspaltungsregel):

In der F₂-Generation kommt es dann zu einer Aufteilung im Genotyp von reinerbig dominant (RR) : mischerbig (Rw) : reinerbig rezessiv (ww) von 1:2:1. Da sowohl die reinerbig dominant als auch die mischerbigen einen dominanten (violetten/rötlichen) Erscheinungsbild aufweisen, muss man im Phänotyp ein Verhältnis von 3:1 erwarten. Man beachte, dass in einem dominant/rezessiven Erbgang die Verhältnisse im Genotyp und Phänotyp unterschiedlich sind!

Reinerbige Individuen werden auch als **homozygot** bezeichnet: sie besitzen zweimal das gleiche Allel in der Zygote (Produkt der Befruchtung), wogegen mischerbige Individuen verschiedene Allele tragen und als **heterozygot** bezeichnet werden.

Mendel'sche Regel 3 (Unabhängigkeitsregel):

Wenn man zwei verschiedene Merkmale betrachtet (z.B. Farbe der Samen gelb/grün und ihre Form glatt/runzlig) und zwei Pflanzen kreuzt, deren Allele in beiden Merkmalen homozygot sind, in einer Pflanze dominant = gelb (YY) und glatt (RR) und in der anderen rezessiv = grün (yy) und runzlig (rr), entstehen in der F₁-Generation folgend der Uniformitätsregel nur Samen mit den dominanten Merkmalen Farbe gelb und glatte Oberfläche (YyRr). In der F₂-Generation kommt es dann aber zu einer Neuverteilung der Allele unabhängig zueinander in Verteilung von gelb/glatt (YYRR od. YYRr od. YyRR od. YyRr) : gelb/runzlig (YYrr od. Yyrr) : grün/glatt (yyRR od. yyRr) : grün/runzlig

(yyrr) in einem Verhältnis 9:3:3:1. Die Varianten gelb/runzlig und grün/glatt (immer ein dominantes und ein rezessives Merkmal) sind neu und zeigen, dass die verschiedenen Allelepaare bei der Gametenbildung unabhängig voneinander verteilt werden.

Mendel hatte bei der Beobachtung dieser Merkmale Glück, da für die jeweiligen Merkmale nur ein Gen verantwortlich ist und die Gene für diese Merkmalsausprägung auf unterschiedlichen Chromosomen liegen. Wären sie auf einem Chromosom würde die Vererbung dieser Gene miteinander zumindest teilweise **gekoppelt** sein und nicht diesem erwarteten Ergebnis 9:3:3:1 entsprechen.

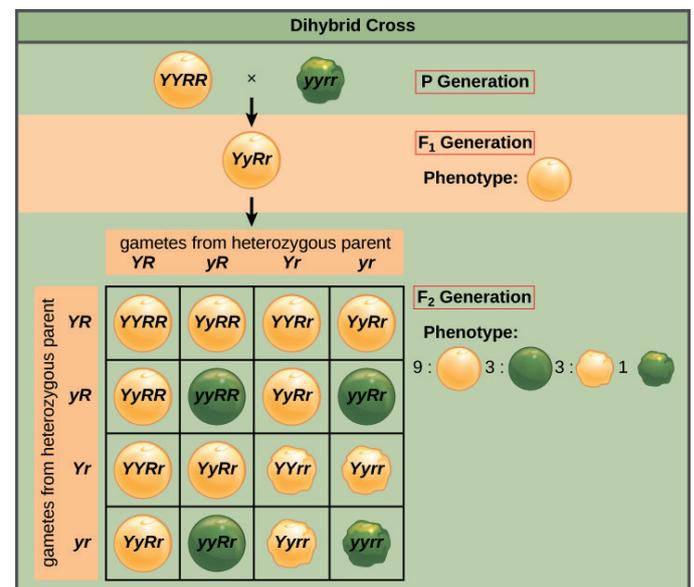


Abbildung 9.10: Mendel'sche Regel 3 (**Unabhängigkeitsregel**)

Viel Erbgänge folgen scheinbar nicht den Mendel'schen Gesetzen, können aber durch Kenntnis der molekularen Zusammenhänge gut erklärt werden. Dazu zählen unvollständige Dominanz, Kodominanz, Multiple Allele und Pleiotropie. Wenn mehrere Gene ein Merkmal bestimmen, kann es zu dem Phänomän der Epistasie kommen, was besagt, dass es hierarchisch übergeordnete Gene gibt, die ein Erscheinungsbild beeinflussen. Schlussendlich kann es auch dazu kommen, dass die Umwelt auf den Phänotyp einwirkt, und eine ganze Bandbreite an Erscheinungsformen ein Merkmal prägen.

Abbildungsverzeichnis

Kapitel 1

Abbildung 1.1:	Spreitzer	5
Abbildung 1.2:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:H2O_Kalottenmodell_und_St%C3%A4bchenmodell_8127.JPG	
Abbildung 1.3:	„Moleküel - gebaut mit dem Molekülbaukasten“ von Bin im Garten unter der CC BY SA 3.0 Lizenz https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/6/64/Rutherford-sches_Atommodell.svg/1024px-Rutherford-sches_Atommodell.svg.png , Atommodell nach Rutherford für Stickstoff, gemeinfrei verfügbar	6 8
Abbildung 1.4:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/a5/Periodensystem.svg , „Periodensystem“, gemeinfrei verfügbar	9
Abbildung 1.5:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/3f/Butters%C3%A4ure_Lewis.svg , „Buttersäure_Lewis“, gemeinfrei verfügbar „Buttersäure_Lewis“, gemeinfrei verfügbar	11
Abbildung 1.6:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/05/Sulfuric_acid_lewis.png , „Sulfuric acid lewis,“ von Pngbot unter der CC BY SA 3.0 Lizenz	11
Abbildung 1.7:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/f2/1%2C4-pentadiene_%28hydrogens%29.svg , „1,4-pentadiene (hydrogens)“, gemeinfrei verfügbar	11
Abbildung 1.8:	Spreitzer	11
Abbildung 1.9:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/75/Mesomerie_Nitrit-Ion.svg ; https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/d/d4/Sulfurdioxide-resonance.svg , „Mesomerie_Nitrit-Ion“, gemeinfrei verfügbar; „Sulfurdioxide-resonance“, gemeinfrei verfügbar „Mesomerie_Nitrit-Ion“, gemeinfrei verfügbar; „Sulfurdioxide-resonance“, gemeinfrei verfügbar	11
Abbildung 1.10:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/d/d7/Kohlenstoff_Hybridisiert.jpg , „Kohlenstoff Hybridisiert“, gemeinfrei verfügbar	12
Abbildung 1.11:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e8/Tetrahedral-angle-3D-balls.png , „Tetrahedral-angle-3D-balls“, gemeinfrei verfügbar	12
Abbildung 1.12:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/bc/Methan_geom2.PNG , „Methan geom2“, gemeinfrei verfügbar	12
Abbildung 1.13:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/35/1_Butan.svg , „1 Butan“, gemeinfrei verfügbar; https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/76/Butane-3D-balls.png , „Butane-3D-balls“, gemeinfrei verfügbar	12
Abbildung 1.14:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/fa/Water-2D-flat.png ; „Water-2D-flat“, gemeinfrei verfügbar; https://commons.wikimedia.org/wiki/File:H2O_Kalottenmodell_und_St%C3%A4bchenmodell_8127.JPG ; „Ammonia-3D-balls-A“, gemeinfrei verfügbar; https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/05/Ammonia-3D-balls-A.png ; https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7f/Ammonia-dimensions-from-Greenwood%26Earnshaw-2D.png , „Ammonia-dimensions-from-Greenwood&Earnshaw-2D“, gemeinfrei verfügbar;	12
Abbildung 1.15:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/95/Doppelbindung1.png , „Doppelbindung1,“ von David Pilz unter der CC BY SA 3.0 Lizenz	12
Abbildung 1.16:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/32/Liaison_pi.svg , „Liaison pi“ von Amelliug unter der CC BY SA 3.0 Lizenz	13
Abbildung 1.17:	Spreitzer	13
Abbildung 1.18:	Spreitzer	13
Abbildung 1.19:	Spreitzer	14
Abbildung 1.20:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/f9/Ionlattice-fcc.svg , „Ionlattice-fcc“ von Prolineserver unter der CC BY SA 3.0 Lizenz	15
Abbildung 1.21:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/4/41/Nuvola_di_elettroni.svg/1280px-Nuvola_di_elettroni.svg.png , „Nuvola di elettroni“, gemeinfrei verfügbar	15
Abbildung 1.22:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/f4/Gaya_dipol-dipol_cair_paralel_3.jpg , „Gaya dipol-dipol cair paralel 3“ von Via alzhra unter der CC BA SA 3.0 Lizenz	16
Abbildung 1.23:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/ed/Wasserstoffbr%C3%BCckenbindungen-Wasser.svg ,	

Abbildung 1.24:	„Wasserstoffbrückenbindungen-Wasser“, gemeinfrei verfügbar https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/ad/S%C3%A4uren_und_Laugen_-_PH_Skala_Universalindikator.png , „Säuren und Laugen - PH Skala Universalindikator“ von Kopiersperre unter der CC BY SA 3.0 Lizenz	16 22
Abbildung 1.25:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/12/Milchs%C3%A4ure_Enantiomerenpaar.svg , „Milchsäure_Enantiomerenpaar“, gemeinfrei verfügbar	23
Abbildung 1.26:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/2/2e/Alpha-D-Talopyranose.svg/1200px-Alpha-D-Talopyranose.svg.png ; „Alpha-D-Talopyranose“, gemeinfrei verfügbar; https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/8/82/Beta-D-Glucopyranose.svg/946px-Beta-D-Glucopyranose.svg.png „Beta-D-Glucopyranose“, gemeinfrei verfügbar	24
Abbildung 1.27:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/1a/Saccharose2.svg , „Saccharose2“, gemeinfrei verfügbar; https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/93/Maltose_Haworth.svg , „Maltose_Haworth“, gemeinfrei verfügbar; https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/36/Lactose_Haworth.svg , „Lactose_Haworth“, gemeinfrei verfügbar	26
Abbildung 1.28:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Figure_05_01_02.jpg , „Figure_05_01_02“ von CNX OpenStax unter der CC-BY 4.0 Lizenz, modifiziert	27
Abbildung 1.39:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bi-layer_scheme.svg , „Bi-layer_scheme“, gemeinfrei verfügbar, modifiziert	27
Abbildung 1.30:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:222_Other_Important_Lipids-01.jpg , „222_Other_Important_Lipids-01“ von OpenStax College unter der CC-BY 3.0 Lizenz	28
Abbildung 1.31:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/1c/L-amino_acid_general.svg , „L-amino_acid_general“, gemeinfrei verfügbar	28
Abbildung 1.32:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7d/Overview_proteinogenic_amino_acids-DE.svg , „Overview_proteinogenic_amino_acids-DE“, gemeinfrei verfügbar	28
Abbildung 1.33:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/f0/Betain-Glycine.png , „Betain-Glycine“, gemeinfrei verfügbar	29
Abbildung 1.34:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/2f/Amino_acid_titration.png , „Amino acid titration“ von Jue~commonswiki unter der CC BY SA 3.0 Lizenz	29
Abbildung 1.35:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/20/Protein-Struktur.png , „Protein-Struktur“ von Imalipusram unter der CC BY SA 3.0 Lizenz	30
Abbildung 1.36:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nucleotide_nucleoside_general.svg#/media/File:Nucleotide_nucleoside_general.svg , „Nucleotide nucleoside general“ von Yikrazuul unter der CC BY-SA 3.0 Lizenz	30
Abbildung 1.37:	https://de.wikipedia.org/wiki/Adenin , „Adenin“, https://de.wikipedia.org/wiki/Datei:Cytosin.svg , „Cytosin“, https://de.wikipedia.org/wiki/Datei:Guanin.svg , „Guanin“, https://de.wikipedia.org/wiki/Datei:Thymin.svg , „Thymin“, https://de.wikipedia.org/wiki/Datei:Uracil.svg , „Uracil“, alle gemeinfrei verfügbar	30
Abbildung 1.38:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/5c/Base_Pair_GC_Hydrogen_Bridge_V.1.svg , „Base Pair GC Hydrogen Bridge V.1“, gemeinfrei verfügbar	30
Abbildung 1.39:	Barbara Hamilton	31
Abbildung 1.40:	https://de.wikipedia.org/wiki/Datei:Difference_DNA_RNA-EN.svg , „Difference DNA RNA-EN“ von Sponk unter der CC BY SA 3.0 Lizenz	31

Kapitel 2

Abbildung 2.1:	https://einzelwelt.jimdo.com/2013/07/10/gr%C3%B6ssenverh%C3%A4ltnisse-in-der-nano-und-mikrowelt/	33
Abbildung 2.2:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/83/Celltypes.svg , Celltypes von NCBI, gemeinfrei verfügbar	34
Abbildung 2.3:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/8a/Prokaryote_DNA-en.svg ,	

Abbildung 2.4:	„Prokaryote DNA-en“ von Cwbm unter der CC-BY-SA 3.0Lizenz https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/1a/Biological_cell.svg ,	35
Abbildung 2.5:	„Biological Cell“ von MesserWoland unter der CC-BY-SA 3.0 Lizenz https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/fc/Plant_cell_structure_svg-de.svg ,	35
Abbildung 2.6:	„Plant_Cell_Structure“ von Muellercrtp, gemeinfrei verfügbar Schematische https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/6/65/Zellkern.png ,	36
Abbildung 2.7:	„Zellkern“ von Dirkb unter der CC-BY-SA 3.0 Lizenz Barbara Hamilton	36
Abbildung 2.8:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/eb/Endomembrane_system_diagram_de.svg ,	
Abbildung 2.9:	„Endomembrane_system_diagram_de“, gemeinfrei verfügbar https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/f6/Nucleus_ER_golgi.svg ,	37
Abbildung 2.10:	„Nucleus_ER_golgi“ von Adam Rędzikowski unter der CC-BY-SA 3.0 Lizenz Barbara Hamilton	38
Abbildung 2.11:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/8c/Plasmolyse_Pflanzenzelle.svg ,	
Abbildung 2.12:	„Plasmolyse Pflanzenzelle“, gemeinfrei verfügbar https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/af/Animal_mitochondrion_diagram_de.svg ,	39
Abbildung 2.13:	„Animal_mitochondrion_diagram_de“, gemeinfrei verfügbar https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/26/Chloroplast.svg ,	40
Abbildung 2.14:	„Chloroplast“ von SuperManu unter der CC-BY-SA 3.0 Lizenz https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e2/Peroxisome_de.svg ,	41
Abbildung 2.15:	„Peroxisome_de“, gemeinfrei verfügbar https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/4d/OSC_Microbio_03_04_Cytoskel.jpg ,	41
Abbildung 2.16:	„OSC Microbio 03 04 Cytoskel“ von CNX OpenStax unter der CC-BY 4.0 Lizenz https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/3d/Mikrotubula007_de.png ,	42
Abbildung 2.17:	„Mikrotubula007 de“ von Qniemiec unter der CC-BA-SA 4.0 Lizenz Barbara Hamilton	42
Abbildung 2.18:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/3a/Cellular_tight_junction_de.png ,	
Abbildung 2.19:	„Cellular tight junction de“ von Mariana Ruiz unter der CC-BY 4.0 Lizenz https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/50/Desmosome_cell_junction_de.svg ,	44
	„Desmosome cell junction de“, gemenfrei verfügbar	44

Kapitel 3

Abbildung 3.1:	https://ceps.unh.edu/earth-sciences/explanatory-notes , Cuvier, Georges & Brongniart, Alexandre, Essai sur la Géographie Minéralogique des Environs de Paris, 1811, p.271 Pl. I: Fig. 1, verfügbar unter composite cliff, aus den Explanatory Notes der Webseite der University of New Hampshire	46
Abbildung 3.2:	Sarah Kainz	47
Abbildung 3.3:	http://www.darwinfoundation.org/datazone/checklists/static/photos/species/display/rh_0013_certhidia-olivacea-pinta0013.jpg , „Certhidea olivacea Gould, 1837 (Isla Pinta)“ von Ruben Heleno, Charles Darwin Foundation unter der Lizenz CC BY-NC-SA 3.0, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Large_Ground_Finch.jpg , „Large Ground Finch (Geospiza magnirostris)“ von Lip Kee unter der Lizenz CC BY-SA 2.0, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Camarhynchus_heliobates.png , „Camarhynchus heliobates“ von Michael Dvorak unter der Lizenz CC BY 2.5, https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/f8/Geospiza_scandens_-Santa_Cruz_Island%2C_Galapagos_Islands-8.jpg , „Geospiza scandens“ von Nancy/ecosense unter der Lizenz CC BY 3.0, alle stark verändert,	48
Abbildung 3.4:	https://www.flickr.com/photos/berniedup/28860627416 , „Scaled Dove (Scardafella squammata)“ von Bernard Dupont unter der Lizenz CC BY-SA 2.0; https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Homing_pigeon.jpg , „Homing pigeon“ (mit Genehmigung) von Andreas Trepte unter der Lizenz CC BY-SA 2.5, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Brunner_pouter.jpg , „Brunner pouter“ von jim gifford unter der Lizenz CC BY-SA 2.0; https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Fantail(black_self).jpg , „Fantail(black self)“ von jim gifford	

Abbildung 3.5:	unter der Lizenz CC BY-SA 2.0, zusammengefügt http://sciencecases.lib.buffalo.edu/cs/files/guppy_genes.pdf , „Males from high (top) and low (bottom) predation streams.“ mit Genehmigung von PhD E. Dale Broder	49
Abbildung 3.6:	Sarah Kainz	50
Abbildung 3.7:	Sarah Kainz	51
Abbildung 3.8:	Sarah Kainz	51
Abbildung 3.9:	Sarah Kainz	52
Abbildung 3.10:	Sarah Kainz	53

Kapitel 4

Abbildung 4.1:	Sarah Kainz	56
Abbildung 4.2:	Sarah Kainz	56
Abbildung 4.3:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Notoryctes_typhlops.jpg , „Großer Beutelmull.“ von David J Wilson als gemeinfreies Bild (CC Public Domain), Original von Rosa Catherine Fiveash und Harcourt Barrett verfügbar unter Plate II, Transactions of the Royal Society of South Australia, vol 14 (1890-1891); https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Talpa_europaea_MHNT.jpg , „Europäischer Maulwurf“ von Archaeodontosaurus unter der Lizenz CC BY-SA 4.0; https://pixabay.com/de/igelkind-jungigel-igel-tier-1710690/ , „Igelkind“ von Alexas_Fotos unter der Lizenz CC0; https://www.flickr.com/photos/sergesegal/15010008864/ , „Baby kangaroo in her mothers pouch in Melios Zoo“ von Sergey Galyonkin unter der Lizenz CC BY-SA 2.0	57
Abbildung 4.4:	Sarah Kainz	58
Abbildung 4.5:	Sarah Kainz	59
Abbildung 4.6:	https://de.wikipedia.org/wiki/Datei:Phylogenetic_tree-de.svg , „Phylogenetischer Baum des Lebens“ von Timk70 als gemeinfreies Bild, leicht modifiziert	60

Kapitel 5

Abbildung 5.1:	https://pixnio.com/flora-plants/vegetables/onion-pictures/root-vegetable-leek-food-garlic-nature-spice-onion , Onion als gemeinfreies Bild (CC0); https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/86/Starr_070404-6562_Leucaena_leucocephala.jpg , „Starr 070404-6562 Leucaena leucocephala“ von Forest & Kim Starr unter der Lizenz CC BY 3.0, zusammengefügt	62
Abbildung 5.2:	Sarah Kainz	63
Abbildung 5.3:	Sarah Kainz	63
Abbildung 5.4:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plant_cell_type_sclerenchyma_fibers.png , „Plant cell type sclerenchyma fibers“ von Snowman frosty als gemeinfreies Bild (CC Public Domain); https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plant_cell_type_collenchyma.png , „Plant cell type collenchyma“ von Snowman frosty als gemeinfreies Bild (CC Public Domain); https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/34758991731/ , „Cortex Parenchyma in Herbaceous Dicot: Ranunculus“ von Berkshire Community College Bioscience Image Library als gemeinfreies Bild (CC0).	64
Abbildung 5.5:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Root_Tip_Anatomy.png , „Root Tip Anatomy“ von Griensteidl als gemeinfreies Bild (CC Public Domain)	65
Abbildung 5.6:	https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35613584780/ , „Herbaceous Dicot Root: Closed Vascular Bundle in Mature Ranunculus“ von Berkshire Community College Bioscience Image Library als gemeinfreies Bild (CC0), https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35615771550/ , „Monocot Root: Endodermis in Smilax“ von Berkshire Community College Bioscience Image Library als gemeinfreies Bild (CC0)	66
Abbildung 5.7:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Laubblatt-Aufbau.svg , „Aufbau eines Laubblattes“ von H McKenna unter der Lizenz CC BY-SA 2.5.	66
Abbildung 5.8:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tree_secondary_components_diagram.png , „Tree secondary components diagram“ von Brer Lappin als gemeinfreies Bild (CC0), stark verändert	67
Abbildung 5.9:	https://pixnio.com/de/pflanzen/blumen/arabidopsis-thaliana-blume , Arabidopsis thaliana als gemeinfreies Bild (CC0)	68

Abbildung 5.10:	Sarah Kainz	68
Abbildung 5.11:	Sarah Kainz	70

Kapitel 6

Abbildung 6.1:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mikrofoto.de-Hydra_2.jpg , „Süßwasserpolyp, grüne Hydra (Hydra viridissima)“ von Frank Fox unter der Lizenz CC BY-SA 3.0	73
Abbildung 6.2:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/d/d9/Ilлу_epithelium_de.png , „Die verschiedenen Arten von Epithelien“ von SEER als gemeinfreies Bild (CC Public Domain)	74
Abbildung 6.3:	Sarah Kainz	74
Abbildung 6.4:	Sarah Kainz	74
Abbildung 6.5:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/86/Regulation_der_Funktion_der_Schilddr%C3%BCse.jpg , „Regulation der Funktion der Schilddrüse“ von Geo-Science-International unter der Lizenz CC BY-SA 4.0	75
Abbildung 6.6:	Sarah Kainz.	76
Abbildung 6.7:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:2523_The_Hypothalamus_Controls_Thermoregulation.jpg , The Hypothalamus Controls Thermoregulation von Anatomy & Physiology, Connexions Web site. http://cnx.org/content/col11496/1.6/ , Jun 19, 2013, unter der Lizenz CC BY 3.0	77
Abbildung 6.8:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Base-metabol--ratio-mifflin-german.svg , Base-metabol--ratio-mifflin-german von Shaddim unter der Lizenz CC BY-SA 3.0, leicht verändert	78

Kapitel 7

Abbildung 7.1:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/c/cb/Digestive_system_diagram_de.svg/2000px-Digestive_system_diagram_de.svg.png , „Digestive system diagram“ von LadyofHats als gemeinfreies Werk CC Public Domain)	81
Abbildung 7.2:	https://pixabay.com/de/der-kehlkopf-der-pharynx-anatomie-2381980/ , Kehlkopf als gemeinfreies Bild (CC0), leicht verändert	82
Abbildung 7.3:	Sarah Kainz	83
Abbildung 7.4:	Sarah Kainz	83
Abbildung 7.5:	Sarah Kainz	83
Abbildung 7.6:	Sarah Kainz	84
Abbildung 7.7:	Sarah Kainz.	84

Kapitel 8

Abbildung 8.1:	Sarah Kainz	88
Abbildung 8.2:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bubulcus_map.svg , “Bubulcus map“ von Cephass, Original von Svensson, Lars and Dan, Zetterstrom, Birds of Europe, 2nd Ed. Princeton: Princeton University Press, 2009. (ISBN 9780691143927) (OCLC 318874950), unter der Lizenz CC BY-SA 3.0	89
Abbildung 8.3:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bufo_marinus_from_Australia.JPG , “Bufo marinus from Australia“ von Froggydarb unter der Lizenz CC BY-SA 3.0	90
Abbildung 8.4:	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tardigrada_-b.jpg , “Tardigrada -b“ von Tardigrada unter der Lizenz CC BY 2.0	91
Abbildung 8.5:	https://www.pexels.com/photo/sky-earth-galaxy-universe-2422/ , Earth von pixabay als gemeinfreies Werk (CC0), stark verändert	92
Abbildung 8.6:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/8b/North_season.jpg , “North season“ von Tau’olunga als gemeinfreies Bild (CC0), leicht verändert	92
Abbildung 8.7:	https://pixabay.com/de/erdkugel-erdball-weltkugel-planet-328140/ , Erdkugel von pixabay als gemeinfreies Werk (CC0), stark verändert	92
Abbildung 8.8:	Sarah Kainz	93
Abbildung 8.9:	https://de.wikipedia.org/wiki/Datei:Lobsigeseesee_-_Sicht_gegen_Norden_(DSC04213).jpg , „Lobsigeseesee - Sicht gegen Norden“ von AnBuKu unter der Lizenz CC BY-SA 3.0	94
Abbildung 8.10:	https://www.facebook.com/balgard.flammentod.art/ ,	

Abbildung 8.11:	Zur Verfügung gestellt und mit freundlicher Genehmigung von Jürgen Stöffelbauer https://www.facebook.com/balgard.flammentod.art/ ,	95
Abbildung 8.12:	Zur Verfügung gestellt und mit freundlicher Genehmigung von Jürgen Stöffelbauer https://sl.m.wikipedia.org/wiki/Slika:World_ecozones.svg , World ecozones von Dietzel unter der Lizenz CC BY-SA 2.5	95 96

Kapitel 9

Abbildung 9.1:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/1a/Chromosom.svg , „Chromosom“, gemeinfrei verfügbar	100
Abbildung 9.2:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e0/Cell_Cycle_2-2.svg , „Cell Cycle 2-2“ von Histidine unter der CC-BY-SA 3.0 Lizenz	101
Abbildung 9.3:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/6/6b/Schemazeichnung_Mitose.svg , „Schemazeichnung Mitose“ von Matthias M. unter der CC-BY-SA 3.0 Lizenz	102
Abbildung 9.4:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/08/Cell_cycle_diagram.svg , „Cell cycle diagram“ von Brat Ural unter der CC-BY-SA 3.0 Lizenz	103
Abbildung 9.5:	Barbara Hamilton	104
Abbildung 9.6:	Barbara Hamilton	104
Abbildung 9.7:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/6/6c/Meiosis_Stages_-_Numerical_Version.svg , „Meiosis_Stages_-_Numerical_Version“ von Ali Zifan unter der CC-BY-SA 4.0 Lizenz	105
Abbildung 9.8:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/95/Mitosis_Stages_-_Numerical_version.svg , „Mitosis_Stages_-_Numerical_version“ von Ali Zifan unter der CC-BY-SA 4.0 Lizenz, https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/6/6c/Meiosis_Stages_-_Numerical_Version.svg , „Meiosis_Stages_-_Numerical_Version“ von Ali Zifan unter der CC-BY-SA 4.0 Lizenz	106
Abbildung 9.9:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/cd/DBP_1984_1199_Gregor_Mendel.jpg , „DBP 1984 1199 Gregor Mendel“ von NobbiP, (noch) gemeinfrei verfügbar	107
Abbildung 9.10:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/bc/Mendelian_inheritance.png , „Mendelian_inheritance“, gemeinfrei verfügbar	109
Abbildung 9.11:	https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/03/Figure_12_03_02.png , „Figure_12_03_02“ von CNX OpenStax unter der CC-BY-SA 4.0 Lizenz	109



universität
wien

