

---

# 1 Zellbiologie

## 1.1 Was ist Leben?

Die Biologie ist die Lehre von den Lebewesen. Doch was kennzeichnet ein Lebewesen, was unterscheidet es von der unbelebten Umwelt?

Die Unterschiede bestehen darin, dass Lebewesen wachsen und sich entwickeln, indem sie körperfremde in körpereigene Substanzen umbauen. Sie können also Energie und Stoffe umsetzen und somit die Voraussetzung für alle Lebensvorgänge schaffen. Zu diesen Lebensvorgängen gehört, dass Lebewesen sich fortpflanzen und auf ihre Umwelt reagieren, also reizbar sind. Weiterhin halten sie ihr inneres Milieu auch bei wechselnden Umweltbedingungen weitgehend konstant.

Typisch ist außerdem, dass alle Organismen aus Zellen aufgebaut sind. Die Zelle ist die kleinste lebende Einheit. Diese Zellen gehen immer aus Zellen hervor, so wie Lebewesen nur aus Lebewesen entstehen.

## 1.2 Die Zelle

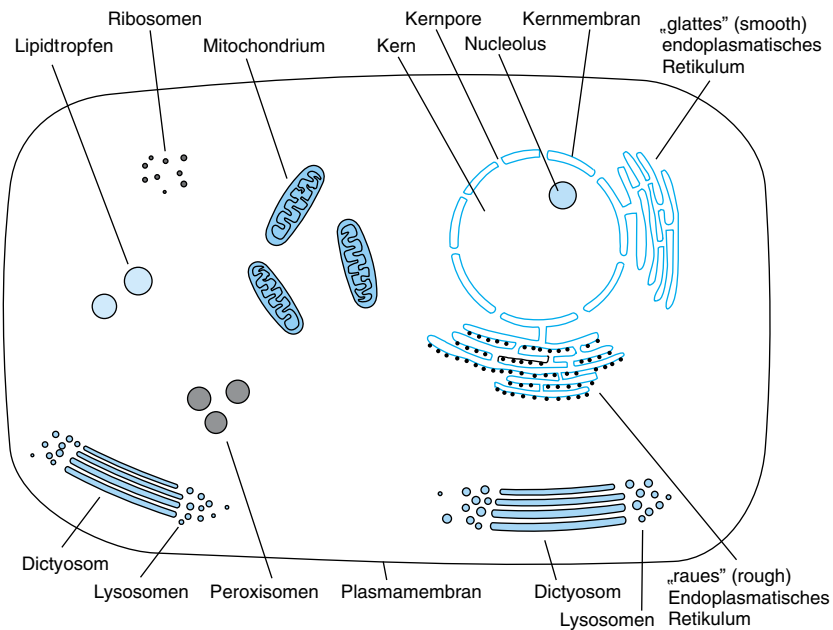
Da die Zelle die kleinste Funktionseinheit darstellt, gibt es auch Lebewesen, die nur aus einer Zelle bestehen (Einzeller). Andere Organismen setzen sich dagegen aus einer Vielzahl von Zellen zusammen (Mehrzeller); dabei können Zellen spezielle Aufgaben übernehmen und sich zu Geweben zusammenschließen. Derart spezialisierte Zellen unterscheiden sich oftmals in ihrem Aussehen, dennoch ist ihre Grundausstattung prinzipiell gleich. Im menschlichen Körper findet man etwa 200 verschiedene Zelltypen, von der Keimzelle über die Muskelzelle, die Blutzellen, die Drüsenzellen bis hin zu den Nervenzellen und vielen, vielen mehr.

Unterscheiden muss man zwischen **Prokaryonten** (Bakterien und Archaeobakterien) und **Eukaryonten** (Pflanzen, Tiere, Pilze, auch Einzeller). Die prokaryontischen Zellen haben im Gegensatz zu den eukaryontischen Zellen keinen Zellkern, keine membranumgebenen Organellen und kein Cytoskelett. Sowohl Prokaryonten als auch Eukaryonten besitzen Ribosomen (► Kap. 1.3.2), allerdings kommen bei Prokaryonten 70S-Ribosomen vor, während es sich bei den Eukaryonten um 80S-Ribosomen handelt.

## 1.3 Aufbau der tierischen Zelle

Tierische Zellen haben zwar einen einheitlichen Grundaufbau, unterscheiden sich aber stark in Form und Gestalt, je nach Vorkommen und Aufgabe, die sie zu erfüllen haben. Lichtmikroskopisch erkennt man den Zellkern, das Kernkörperchen und die Zellmembran, weitere Strukturen wie Mitochondrien, endoplasmatisches Retikulum (ER) usw. erschließen sich nur im elektronenmikroskopischen Bild. ◉ Abbildung 1.1 gibt eine Übersicht über die Zellstrukturen.

Charakteristisch für eukaryontische Zellen ist ihre Kompartimentierung, d. h. die Abgrenzung von verschiedenen Räumen. Diese Kompartimentierung führt zur Ab-



• **Abb. 1.1:** Schema einer tierischen Zelle.

trennung von Reaktionsräumen. Auf diese Art und Weise können verschiedene Reaktionen, die unterschiedliche Bedingungen benötigen, nebeneinander ablaufen. Beispielsweise können Enzyme arbeiten, die saure oder basische pH-Werte benötigen. Somit werden in der Zelle Räume mit optimalen Reaktionsbedingungen für einzelne Reaktionen geschaffen, nicht anders als es auch im Chemielabor geschieht.

### 1.3.1 Die Biomembran

Biomembranen bilden eine Abgrenzung der Zelle nach außen und unterteilen sie in ihrem Inneren. Die nur 7–10 nm dicke Zellmembran steuert den Stoffaustausch mit der Umgebung, während die inneren Membranen für eine Kompartimentierung sorgen und so Reaktionsräume schaffen und die innere Oberfläche vergrößern.

Im Lichtmikroskop kann man die Zellmembran nur als dünnes unstrukturiertes Häutchen erkennen. Das Elektronenmikroskop offenbart drei Lagen, zwei dunkle, die durch eine hellere Lage getrennt sind. Bestandteile der Membran sind Lipide (Fette) und Proteine (Eiweiße). Kohlenhydrate kommen in deutlich geringerem Umfang vor, sind aber ebenfalls wichtig, insbesondere für die Zell-Zell-Erkennung (► Kap. 8.1). Die Lipide (vor allem handelt es sich um Phospholipide) haben einen hydrophilen (Wasser liebenden) Kopf und einen hydrophoben (Wasser abweisenden) Schwanz. Die Kopfteile ordnen sich in der Biomembran nebeneinander an und ragen in die wässrige Umgebung. Die Schwanzteile werden vom Wasser abgeschirmt, indem sie sich zueinander wenden. So entsteht eine **Lipid-Doppel-**

**schicht**, bei der die hydrophilen Kopfteile die Grenze nach innen und außen darstellen (Abb. 1.2). In diese Lipid-Doppelschicht sind die Proteine eingelagert. Sie durchspannen die gesamte Membran oder ragen nur ein Stück in sie hinein. Andere Proteine sitzen der Membran auf. Kohlenhydrate befinden sich lediglich auf der Außenseite.

Biomembranen werden durch hydrophobe Wechselwirkungen zusammengehalten; solche Wechselwirkungen sind nur relativ schwach, sodass die Membran kein starres Gebilde ist. Die Lipide und Proteine in ihr können sich um ihre Längsachse und seitwärts bewegen. Relativ selten kommt es auch zu einem Wechsel von der Innen- zur Außenseite und umgekehrt (Flip-Flop-Bewegung). Diese Vorstellung vom Aufbau einer Membran wurde von **Singer** und **Nicolson** entwickelt und wird als **Flüssig-Mosaik-Modell** bezeichnet, da ein Mosaik aus Proteinen sich schwimmend in einer zähflüssigen Lipid-Doppelschicht bewegt. Grundsätzlich sind alle Biomembranen wie hier beschrieben aufgebaut; sie unterscheiden sich allerdings hinsichtlich des Proteinanteils in ihrer Zusammensetzung.

Die Funktionen der Membranproteine sind vielfältig, so sind einige von ihnen für den Stofftransport zuständig, andere besitzen Enzymaktivität. Wieder andere dienen als Rezeptoren und übertragen Signale in die Zelle. Manche Proteine schaffen Verbindungen zu benachbarten Zellen.

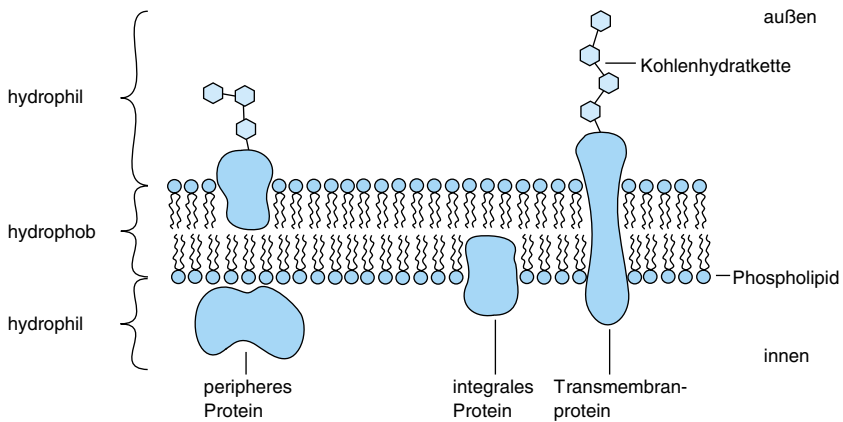
### 1.3.2 Zellorganellen

Zellorganellen sind funktionelle Untereinheiten der Zelle, die z. T. von einer Membran umschlossen sind und spezielle Funktionen besitzen. Sie sind im **Cytoplasma** eingebettet, das zu ca. 70% aus Wasser besteht, zu 15–20% aus Proteinen und zu 2–3% aus Lipiden. Außerdem befinden sich im Cytoplasma Mineralsalze, Kohlenhydrate und Nukleinsäuren.

#### Zellkern

Der Zellkern ist in der Regel von runder bis linsenförmiger Gestalt und nimmt etwa 1/10 des Zellvolumens ein. Er ist die Steuer- und Informationszentrale der Zelle. In ihm wird die genetische Information, die DNA, als Original aufbewahrt; nur die Kopie, die RNA, verlässt den Zellkern. Außerdem wird die Proteinsynthese vom Kern aus gesteuert.

Der Kern ist von einer doppelten Kernhülle umgeben. Diese beiden Lipid-Doppelschichten sind durch einen 20–40 nm breiten Spalt voneinander getrennt. Die äußere **Kernmembran** geht in die Kanäle des endoplasmatischen Retikulums (siehe unten) über. Um den Austausch von Stoffen zwischen Cytoplasma und Kernplasma zu gewährleisten, hat die Kernhülle bestimmte Pforten, die **Kernporen**, die den selektiven Transport von Höhermolekularen Stoffen (Nukleinsäuren, Proteine) sicherstellen. Diese Kernporen haben eine Weite von 70–100 nm. Kernporen bestehen aus Proteinen, die die äußere und innere Kernmembran durchspannen und in der Mitte eine Öffnung lassen. Kernporen sind allerdings nicht einfach Löcher in der Membran, die wahllos alles hindurchlassen; auch durch sie können nur bestimmte Stoffe in den Kern hinein bzw. aus ihm heraus. Sie sind also selektiv durchlässig.



• **Abb. 1.2:** Flüssig-Mosaik-Modell der Biomembran.

Das Innere des Kerns ist nicht weiter untergliedert. Seine Form wird jedoch durch Strukturproteine aufrechterhalten. So ist die Kerninnenseite von einer netzförmigen Anordnung von Proteinfasern, der **Kernlamina**, bedeckt. Die Strukturproteine sorgen auch dafür, dass die DNA nicht ungeordnet im Kern liegt. Die DNA mit ihren Proteinen befindet sich als **Chromatin** im Kern. Die langen Chromatinfäden sind durch ihren DNA-Anteil färbbar und erhielten daher ihren Namen (gr. Chróma = Farbe). Sichtbar wird die Erbsubstanz in Form von Chromosomen erst kurz vor der Zellteilung (► Kap. 1.6), wenn das Chromatin sich verdichtet.

Außer der DNA findet man im Kern noch die **Kernkörperchen (Nucleoli, Sing.: Nucleolus)**. Meistens besitzt jeder Kern ein Kernkörperchen, manchmal kommen aber auch zwei oder mehrere Nucleoli vor. Dies ist abhängig von der Tier- bzw. Pflanzenart und dem Entwicklungsstadium der Zelle. Kernkörperchen produzieren die Untereinheiten von Ribosomen (siehe unten); diese werden dann aus dem Kern ausgeschleust und im Cytoplasma zu funktionsfähigen Ribosomen zusammengesetzt. Die Nucleoli schrumpfen zu Beginn der Mitose (► Kap. 1.6.1) und verschwinden dann ganz, um sich nach der Teilung in den neuen Tochterzellen wieder zu bilden.

### Ribosomen

Ribosomen sind die Organellen der Proteinsynthese. Es handelt sich bei den Ribosomen um kleine Körperchen von 15–30 nm Größe, die aus RNA (40%) und Proteinen (60%) bestehen. Sie besitzen keine Membran. Ribosomen bestehen aus zwei Untereinheiten, einer großen und einer kleinen. Sie besitzen die Fähigkeit zum Selbstaufbau (self-assembly), d. h. wenn die Untereinheiten zusammenkommen, ob in der Zelle oder in einem Reagenzglas, formieren sie sich selbstständig zu Ribosomen. Bei den Eukaryonten findet man **80S-Ribosomen** (S steht für das Sedimentationsverhalten in der Ultrazentrifuge, sogenannte Svedberg-Einheit),

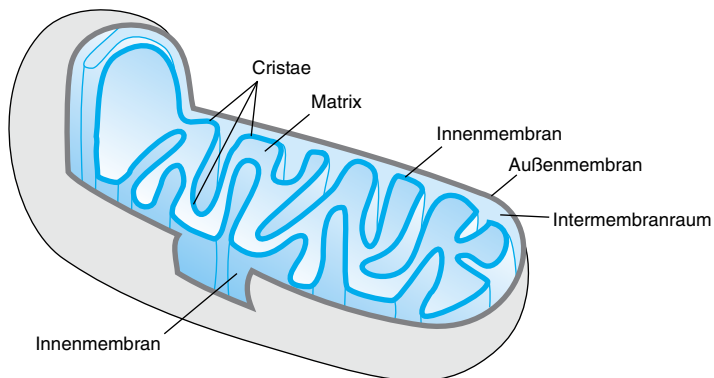
die sich aus der größeren 60S-Untereinheit und der kleineren 40S-Untereinheit zusammensetzen.

Man unterscheidet freie Ribosomen, die im Cytoplasma verstreut sind und membrangebundene Ribosomen, die an der Außenseite des endoplasmatischen Retikulums liegen. Die an den membrangebundenen Ribosomen produzierten Proteine werden in Vesikel verpackt an das endoplasmatische Retikulum (siehe unten) weitergeleitet.

### Mitochondrien

Mitochondrien werden häufig als die „Kraftwerke“ der Zelle bezeichnet. Allerdings erzeugen sie keine Energie, sondern wandeln die durch die Nahrung aufgenommenen energiereichen Verbindungen in eine für die Zelle verwertbare Form, das ATP (Adenosintri-phosphat), um. ATP ist sozusagen der Kraftstoff der Zelle wie Benzin für den Ottomotor – hier würde man nicht versuchen mit Erdöl zu fahren (►Kap.2.1). Man findet Mitochondrien in fast allen Eukaryontenzellen. Ihre Anzahl kann allerdings stark variieren. Manche Zellen haben nur ein großes Mitochondrium, andere haben Hunderte oder gar Tausende dieser „Mini-Kraftwerke“. Besonders viele Mitochondrien findet man in sehr stoffwechselaktiven Zellen, so z. B. in Leber-, Nieren- und Herzmuskelzellen. Oftmals sind die Mitochondrien innerhalb der Zelle direkt am Ort des hohen Energieverbrauchs in besonders großer Zahl versammelt. Ein Beispiel dafür ist das Spermium, bei dem die Mitochondrien um Teile der Geißel gewickelt sind. Daraus ergibt sich auch schon, dass Mitochondrien nicht einheitlich in der Form sind; meist sind sie aber kugelige bis stäbchenförmige Organellen mit einer Länge von 1–10  $\mu\text{m}$ .

Wie der Zellkern ist auch das Mitochondrium von zwei Membranen umgeben. Jede von ihnen ist eine Lipid-Doppelschicht mit den dort eingelagerten Proteinen. Die äußere dieser Membranen ist glatt, während die innere zahlreiche Einbuchtungen besitzt. Diese nach innen gerichteten Falten werden **Cristae** genannt und vergrößern die innere Oberfläche des Mitochondriums enorm (◉ Abb.1.3). Der zwischen den beiden Membranen liegende Raum wird als Intermembranraum be-



◉ **Abb. 1.3:** Schematische Darstellung eines Mitochondriums.

zeichnet und beinhaltet an der Innenmembran die Proteine der Atmungskette (► Kap. 2.3.3), die ATP-Synthase und Transportproteine. Dementsprechend sind die Cristae der Ort der Atmungskette und der ATP-Synthase. Der als **Matrix** bezeichnete Innenraum des Mitochondriums enthält die Enzyme des Kohlenhydrat- und Lipidstoffwechsels sowie die Mitochondrien-DNA und mitochondriale Ribosomen. Hier findet der Zitronensäurezyklus (► Kap. 2.3.2) statt. Bei den Ribosomen handelt es sich um 70S-Ribosomen, wie sie bei Prokaryonten vorkommen.

Das Besondere an Mitochondrien ist, dass sie eine eigene DNA besitzen und sich durch Querteilung vermehren. Sie werden bei der Zellteilung (► Kap. 1.6) zufällig auf die Tochterzellen verteilt. Die Zelle ist nicht in der Lage, Mitochondrien zu bilden.

### **Endoplasmatisches Retikulum (ER)**

Das endoplasmatische Retikulum (ER) ist ein umfangreiches Membrannetz, das sich labyrinthartig im Cytoplasma ausdehnt. Das ER ist eine Fabrik zur Produktion von Protein- und Lipidbestandteilen; außerdem handelt es sich beim ER um ein „Straßennetz“ für den Transport von neu synthetisierten Proteinen, die ausgeschieden werden sollen, sowie für Proteine innerhalb der Zelle.

Das ER ist ein Geflecht von Membranröhren und Säcken, die sich zu Hohlräumen (den **Zisternen**) erweitern. Durch die ER-Membranen wird das Innere des ER, das ER-Lumen, vom Cytoplasma getrennt. Es entsteht also wiederum ein abgeschlossenes Kompartiment. Da das ER wie bereits erwähnt in die äußere Kernmembran übergeht, besteht eine Verbindung zwischen dem ER und dem Zwischenraum der beiden Kernmembranen.

Man kann zwischen glattem und rauem ER unterscheiden. Das **glatte ER** ist auf der cytoplasmatischen Seite frei von Ribosomen, während die dem Cytoplasma zugewandte Seite beim **rauen ER** mit Ribosomen besetzt ist. Funktionell bestehen Unterschiede zwischen den beiden ER-Sorten.

Das glatte ER spielt eine Rolle beim Kohlenhydratstoffwechsel und bei der Beseitigung von Giften und Medikamenten. Dabei werden wasserunlösliche Stoffe derart umgebaut, dass sie wasserlöslich werden. Dadurch können sie dann über die Nieren ausgeschieden werden. Weiterhin werden am glatten ER Fettsäuren, Steroidhormone und Lipide synthetisiert. Viele Zellen enthalten nur wenig glattes ER. Einige spezialisierte Zellen sind allerdings reich an glattem ER. Dabei handelt es sich z.B. um Zellen der Keimdrüsen, die Steroidhormone herstellen, oder um bestimmte Leberzellen.

Am rauem ER werden insbesondere Proteine hergestellt. Dazu gehören sowohl Enzyme und Strukturproteine (wie Kollagen) als auch Peptidhormone wie das Insulin. Daher sind sekretorisch sehr aktive Zellen auch reich an rauem ER. Weiterhin dient das raue ER dem Transport von Proteinen innerhalb der Zelle und aus der Zelle heraus. Proteine, die aus der Zelle ausgeschleust werden sollen, werden dazu in Bläschen (sogenannte Vesikel) verpackt, die sich aus dem ER abspinnen.

### *Dictyosomen und Golgi-Apparat*

**Dictyosomen** sind flache, durch Membranen abgegrenzte Hohlräume (Zisternen), die wie Suppenteller übereinander gestapelt sind. Die Gesamtheit aller Dictyosomen einer Zelle bezeichnet man als **Golgi-Apparat**. Vier bis zehn solcher Zisternen liegen übereinander, an ihren Seiten bilden sie eine Wulst. Umgeben ist ein Dictyosom von zahlreichen Membranbläschen (Vesikel). Dictyosomen findet man besonders in der Nähe des Zellkerns; sehr zahlreich sind sie in Zellen, die Sekrete abgeben, so z. B. in den Zellen der Darmschleimhaut.

Man kann bei den Zisternen zwei Pole erkennen, es wird zwischen der **cis-Seite** (konvexer Teil) und der **trans-Seite** (konkaver Teil) unterschieden. Die beiden Seiten unterscheiden sich in ihrer Struktur und in ihrer Funktion. Die dünnere Membran der cis-Seite ist dem ER und dem Zellkern zugewandt und nimmt Stoffe auf. Die etwas dickere Membran der trans-Seite zeigt in Richtung Plasmamembran und gibt Stoffe ab.

Der Transport von Substanzen vom ER zum Golgi-Apparat erfolgt in **Vesikeln**. Diese von einer Membran umgebenen Bläschen verschmelzen auf der cis-Seite mit der Membran der Dictyosomen und geben ihren Inhalt in die Zisterne ab. Innerhalb der Zisterne kommt es nun zu einer Modifikation der im ER vorproduzierten Stoffe. Die Substanzen durchlaufen die einzelnen Zisternen und werden dabei verändert. Dazu werden die Stoffe immer wieder an den Seiten in Vesikel verpackt, diese schnüren sich ab und gelangen zur Membran der nächsten Zisterne, mit der sie wiederum verschmelzen, ihr Inhalt wird in die Zisterne entleert. Am Ende werden die fertiggestellten Stoffe auf der trans-Seite wiederum in Vesikel verpackt, abgeschnürt und entweder aus der Zelle ausgeschleust (Sekretion) oder innerhalb der Zelle zum internen Verbrauch transportiert. Der bei diesen Vorgängen erlittene Verlust an Membranen wird durch das ER wieder ausgeglichen und außerdem werden Vesikelbestandteile aus der Plasmamembran wieder aufgenommen.

Der Golgi-Apparat ist also der zentrale Umschlagplatz für im ER produzierte Substanzen. Hier werden die dort vorproduzierten Stoffe fertiggestellt, gelagert, sortiert und schließlich an ihren Bestimmungsort verschickt.

### *Lysosomen und Peroxisomen*

**Lysosomen** sind von einer Membran umgebene Bläschen (Vesikel), die der kontrollierten Verdauung innerhalb der Zelle dienen. In den Lysosomen ist eine Reihe von verschiedenen Enzymen vorhanden, mit denen Makromoleküle abgebaut werden können. Die Enzyme und die Membran der Lysosomen werden vom rauen ER gebildet und in den Golgi-Apparat (siehe oben) geschleust. Auf der trans-Seite der Dictyosomen entstehen dann die sogenannten primären Lysosomen. Durch eine Fusion mit zellfremdem oder zelleigenem Material bilden sich die sekundären Lysosomen. Charakteristisch für Lysosomen ist der niedrige pH-Wert in ihrem Inneren (er liegt bei pH 5), während im Cytoplasma ein pH-Wert von 7,2 herrscht. Erzeugt wird dieser pH-Wert durch Protonenpumpen in der Lysosomenmembran. Das saure Milieu stellt ein Optimum für die Funktion der in den Lysosomen enthaltenen Enzyme dar. Wird ein Lysosom zerstört, so sind die Enzyme im Cyto-

plasma nur wenig aktiv. Erst wenn eine große Zahl von Lysosomen zugrunde geht, kommt es zu einer Selbstverdauung der Zelle. Die Membran der Lysosomen ist durch eine spezielle Zusammensetzung vor der Verdauung durch die Enzyme geschützt.

Wenn Lysosomen mit zelleigenem Material verschmelzen, spricht man von **Autophagosomen**. Zelleigenes Material wird verdaut und die Verdauungsprodukte werden einer Wiederverwertung in der Zelle zugeführt. Dazu besitzt die Membran der Lysosomen Transportproteine, durch die die Abbauprodukte ins Cytoplasma gelangen. Auf diese Art und Weise werden Zellorganellen, wie z. B. überalterte Mitochondrien recycelt. Unverdauliche Reste verbleiben in den Lysosomen und bilden **Residualkörper** oder **Telolysosomen**. Diese können mit der Zellmembran verschmelzen und ihren Inhalt nach außen entleeren.

Beim Verschmelzen der Lysosomen mit zellfremdem Material entstehen **Heterolysosomen**. Der Einschluss zellfremden Materials dient zum einen dazu, Nährstoffe in kleinere Bausteine zu spalten und diese der Zelle zur Verfügung zu stellen. Zum anderen werden unverdauliche Fremdkörper von den Lysosomen aufgenommen und so aus dem Verkehr gezogen. Dazu können Schwermetalle gehören, aber auch Viren und Bakterien. Aus diesem Grund sind Leukozyten und Makrophagen reich an Lysosomen.

Lysosomen sind also einerseits Verdauungsorgane der Zelle, andererseits aber auch Recyclingstation und Abfallbeseitiger.

**Peroxisomen** sind spezialisierte Lysosomen. Sie werden auch **Microbodies** genannt. Sie sind ebenfalls von einer einfachen Membran umhüllt und enthalten Oxidasen und Katalasen. Sie können durch  $\beta$ -Oxidation langkettige Fettsäuren zu kleineren Molekülen abbauen. Dazu wird Wasserstoff abgespalten und auf molekularen Sauerstoff übertragen. Das bei dieser Reaktion entstehende extrem giftige Wasserstoffperoxid ( $H_2O_2$ ) wird von den Peroxisomen selbst wieder vernichtet. Die zur Enzymausstattung der Peroxisomen gehörende **Katalase** spaltet Wasserstoffperoxid in Wasser und Sauerstoff. Außerdem sind Peroxisomen u. a. für die Entgiftung von Phenolen und Ethanol zuständig. Besonders zahlreich sind Peroxisomen in Leber- und Nierenzellen.

Lysosomen und Peroxisomen sind weitere Beispiele dafür, wie durch eine Kompartimentierung Reaktionsräume geschaffen werden, in denen Reaktionen, die für die Zelle als Ganzes schädlich wären, abgeschirmt ablaufen können.

## Cytoskelett

Die bisher genannten Bestandteile einer Zelle schwimmen nicht ungeordnet in dieser herum. Bei ausreichend starker elektronenmikroskopischer Vergrößerung erkennt man ein Netzwerk aus Fasern und Strängen, die aus Proteinen bestehen. Dieses Proteinnetz bildet ein Cytoskelett, das der Zelle ihre äußere Form verleiht und auch im Inneren für Ordnung sorgt. Das Cytoskelett macht die Zelle aber keineswegs zu einem statischen Gebilde, in dem es keine Veränderungen gibt. Es ist ein dynamisches System, in dem die an ihm assoziierten Zellorganellen „wandern“ können. Wie auf einem Schienennetz gelangen z. B. Vesikel zu ihrem Bestimmungsort, beispielsweise vom Golgi-Apparat zur Plasmamembran, um dort nach



außen entleert zu werden. Die Dynamik dieses Systems ist gegeben, weil es rasch auf- und wieder abgebaut werden kann. Dadurch sind Formveränderungen und sogar Bewegungen möglich.

Im Wesentlichen besteht das Cytoskelett aus drei verschiedenen Elementen; dies sind die großen Mikrotubuli, die mittelgroßen Intermediärfilamente und die kleinen Mikrofilamente.

**Mikrotubuli** sind Röhren mit einem Durchmesser von ca. 25 nm und einer Länge von 200 nm bis 25  $\mu\text{m}$ . Die Rohrwände bestehen aus dem Protein **Tubulin**, das aus den Dimeren  $\alpha$ - und  $\beta$ -Tubulin besteht. Dieses Dimer ist ein hantelförmiges Molekül, das sich in schraubenartigen Windungen aneinanderlegt und so den Mikrotubulus bildet. Organellen können an Mikrotubuli entlanggleiten. Außerdem spielen Mikrotubuli bei der Zellteilung (► Kap. 1.6) eine wichtige Rolle. Mikrotubuli gehen in vielen Zellen von einem kernnah gelegenen Centrosom aus, das in tierischen Zellen ein paar Centriolen enthält, die wiederum wichtig für die Zellteilung sind. Cilien und Geißeln (► Kap. 1.3.3) bestehen ebenfalls aus Mikrotubuli. Mikrotubuli nehmen vor allem auf die Zelle einwirkende Druckkräfte auf. Sie werden durch das Gift der Herbstzeitlosen zerstört. Bei Einwirkung dieses Giftes (Colchicin) nimmt die Zelle Kugelform an.

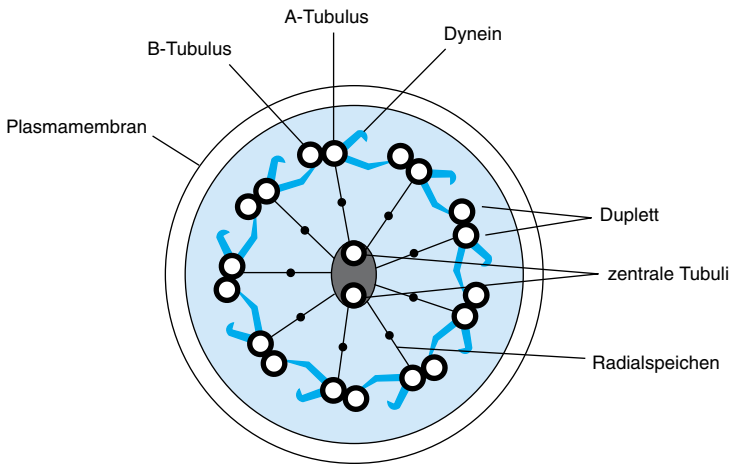
**Intermediärfilamente** sind Faserproteine in Spiralform mit einem Durchmesser von 8–12 nm. Sie werden aus verschiedenen Proteinen gebildet; dazu gehören auch die Keratine. Sie dienen der Formgebung und sorgen für eine Reißfestigkeit der Zelle. Außerdem sind bestimmte Organellen an ihnen befestigt.

Die kleinste Struktur des Cytoskeletts stellen die **Mikrofilamente** mit einem Durchmesser von 5–7 nm dar. Zu ihnen gehören Aktin- und Myosinfilamente, die wichtig für die Muskelkontraktion (► Kap. 4) sind. Außerdem sind sie bei der Bewegung der Amöben unverzichtbar. Zellen, die für den Transport von Substanzen zuständig sind, wie z. B. die Darmschleimhaut, besitzen eine Reihe von Membranausstülpungen, die mit Mikrofilamenten verstärkt sind. Dies ist der Mikrovillisaum, der die Oberfläche der Zelle stark vergrößert.

Aktinmoleküle sind globuläre Proteine, die Stränge formen. Jeweils zwei dieser Stränge sind umeinander gewunden. Oftmals befindet sich unterhalb der Plasmamembran ein dreidimensionales Geflecht von Mikrofilamenten, die die Zelle gegenüber Zugkräften stabilisieren.

### 1.3.3 Cilien und Geißeln

Cilien und Geißeln sind von Plasmamembran überzogen und werden im Inneren durch Mikrotubuli gestützt, die in charakteristischer Form angeordnet sind (◉ Abb. 1.4). Diese Anordnung im sogenannten **9+2-Muster** verleiht ihnen ihre Beweglichkeit. Dabei sind zwei in der Mitte liegende Mikrotubuli von neun Doppelmikrotubuli, die am Rand liegen, umgeben. Diese Dupletts bestehen aus einem A- und einem B-Tubulus. Die beiden zentralen Tubuli sind von einer Scheide umgeben, mit der die peripheren Tubuli über Radialspeichen in Verbindung stehen. Die neun Doppeltubuli sind über das Protein **Dynein** mit ihren benachbarten Tubuli verbunden. Zum Erzeugen von Bewegung treten diese sogenannten Dyneinarme an den Nachbartubulus heran und gleiten an ihm entlang. Dabei kommt es zu einer



• **Abb. 1.4:** Cilium im Querschnitt.

Verbiegung des Ciliums bzw. der Geißel. Dieser Vorgang verbraucht ATP, ist also energieabhängig.

Cilien oder Wimpern haben einen Durchmesser von etwa  $2,5\ \mu\text{m}$  und eine Länge von  $2\text{--}20\ \mu\text{m}$ . Sie kommen in großer Anzahl auf der Zelloberfläche vor. Bei manchen Einzellern dienen sie der Fortbewegung (z. B. bei den Wimpertierchen [Ciliaten]). Außerdem kann durch Cilien Nahrung herbeigestrudelt werden. In manchen Geweben dienen Cilien dazu, Flüssigkeiten zu transportieren, so z. B. zum Schleimtransport in den Bronchien.

Geißeln entsprechen im Durchmesser den Cilien, sind aber länger ( $10\text{--}200\ \mu\text{m}$ ). Zudem treten Geißeln an einer Zelle meist nur einzeln oder in geringer Zahl auf. Wie die Cilien dienen sie der Fortbewegung bei Einzellern, z. B. bei den Geißeltierchen (Flagellaten). Doch auch die Spermien bewegen sich mithilfe von Geißeln fort. Unterschiedlich ist bei Cilien und Geißeln auch die Schlagbewegung. Diese ist bei den Geißeln wellenförmig, während sie bei den Cilien einer Ruderbewegung gleicht.

### 1.3.4 Zellkontakte

Zellen bilden im mehrzelligen Organismus Gewebe und Organe. Dazu müssen Kontakte zwischen den Zellen geknüpft werden. In Epithelien liegen die Zellen zwar nah beieinander, zwischen ihnen verbleibt aber ein ca.  $30\ \text{nm}$  breiter Interzellularspalt. Um nun ein Aneinanderhaften und eine Kommunikation zu ermöglichen, gibt es drei unterschiedliche Arten von Zellkontakten: Tight junctions, Desmosomen und Gap junctions.

**Tight junctions** bilden in bestimmten Epithelien einen dichten Gürtel um die Zellen und werden auch als „Verschlusskontakte“ bezeichnet. Die Membranen benachbarter Zellen verschmelzen mit ihren äußeren Schichten miteinander und ste-

hen über Transmembranproteine, das **Occludin**, in Verbindung. Wie eine Schweißnaht verhindert der Gürtel von Tight junctions die Passage von Gewebeflüssigkeit. Somit dienen Tight junctions der Aufrechterhaltung des interzellulären Milieus und sie kommen vor allem dort vor, wo Flüssigkeiten nicht frei passieren dürfen, so z. B. an den Epithelzellen der Blase, der Niere, des Dünndarms und der Hirngefäße. Bei Letzteren sind sie besonders an der Aufrechterhaltung der wichtigen Blut-Hirn-Schranke beteiligt.

**Desmosomen** sind „Haftkontakte“, die Zellen druckknopfartig zu einer widerstandsfähigen Gewebeschicht verbinden. Sie verankern die Zellen untereinander und schützen den Zellverband gegen Scherkräfte. Desmosomen bestehen aus scheibenförmigen Cytoplasmaverdickungen. Der Interzellularraum ist mit einer Kittsubstanz aus Glykoproteinen und Mucopolysacchariden ausgefüllt. In die Verdickungen sind senkrecht zur Membran Fibrillen (die Tonofilamente) eingesenkt. Diese bestehen aus Keratin.

Die **Gap junctions** sind „Kommunikationskontakte“. Es handelt sich dabei um flüssigkeitsgefüllte Cytoplasmakanäle, die durch das Protein **Connexin** gebildet werden. Dazu lagern sich sechs Connexinmoleküle kreisförmig zusammen und lassen in ihrer Mitte einen Kanal von ca. 2 nm Durchmesser, der von Zelle zu Zelle zieht. Eine solche Einheit aus sechs Connexin-Molekülen nennt man **Connexon**. Connexone benachbarter Zellen sitzen genau aufeinander und bilden so die Gap junction. Durch den Kanal passen Ionen, Aminosäuren, Zucker und weitere kleine Moleküle hindurch. Somit dienen Gap junctions dem Signalaustausch zwischen Zellen. Sie kommen in allen Zellen eines Organismus vor, erfüllen aber in manchen Organen besondere Aufgaben. So sind die Gap junctions der Herzmuskulatur elektrische Synapsen und synchronisieren dort die Erregungsausbreitung (► Kap. 3.1.3). In der Embryonalentwicklung steuern sie das Wachstum und die Gewebedifferenzierung.

## 1.4 Besonderheiten der pflanzlichen Zelle

Pflanzenzellen zeigen im Vergleich zu tierischen Zellen einige charakteristische Unterschiede (◉ Abb. 1.5). Auffälligste Merkmale sind sicher die Zellwand, die Vakuole und das Vorhandensein von Plastiden (siehe unten). In Pflanzenzellen findet man dagegen keine Lysosomen und Centriolen. Die Funktion der Lysosomen wird in Pflanzenzellen durch die Vakuole übernommen.

Insbesondere in den Speichergeweben fettreicher Pflanzensamen findet man eine spezielle Art der Peroxisomen, die **Glyoxysomen**. Diese sind für den oxidativen Abbau der Fettsäuren zuständig, der in ihnen über den Glyoxylat-Zyklus abläuft.

### 1.4.1 Vakuole

Die Vakuole füllt bei reifen Pflanzenzellen den größten Teil der Zelle aus. Es handelt sich dabei um einen mit einer wässrigen Flüssigkeit gefüllten Hohlraum. Bei jungen Pflanzenzellen ist der Zellraum vollständig mit Cytoplasma ausgefüllt. Während der Zellvergrößerung bilden sich mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume, die

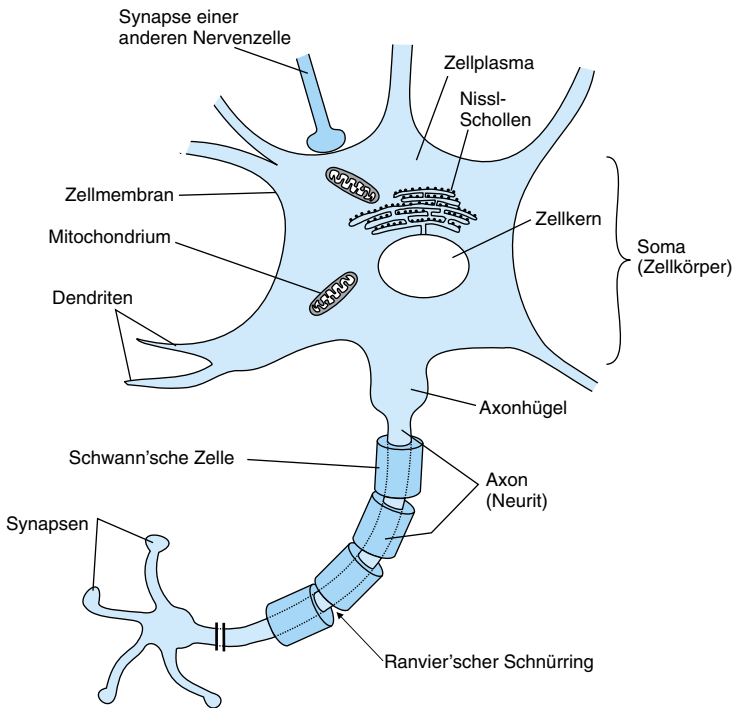
## 3 Nerven- und Sinnesphysiologie

Das Nervensystem und die Sinnesorgane befähigen ein Tier dazu, auf seine Umwelt zu reagieren. Änderungen der Umwelt werden durch die Sinnesorgane wahrgenommen und entsprechende Verhaltensänderungen durch das Nervensystem eingeleitet. Nervensysteme kommen im Tierreich in vielfältiger Gestalt vor, vom einfachen Nervennetz über die Bildung erster Ganglien (Zusammenlagerung von Nervenzellkörpern) bis hin zum komplexen Gehirn. Grundeinheit all dieser unterschiedlich strukturierten Nervensysteme ist jedoch die Nervenzelle, das Neuron, das nach einem einheitlichen Grundprinzip funktioniert.

### 3.1 Bau und Funktion von Nervenzellen

Eine Nervenzelle oder Neuron hat einen Zellkörper (**Soma**) und meistens zwei Typen von Zellfortsätzen (◉ Abb. 3.1). Dabei handelt es sich zum einen um die **Dendriten** – kurze, stark verzweigte Fortsätze, über die Informationen von benachbarten Zellen empfangen werden. Zum anderen tritt aus dem Soma das **Axon** (auch **Neurit** genannt) hervor. Das Axon ist deutlich länger als die Dendriten und leitet die Erregungen vom Soma zu anderen Zellen, über die es wie auch die Dendriten mit Synapsen verbunden ist. Das Axon entspringt am **Axonhügel** aus dem Soma. Es kann einzelne Aufzweigungen (**Kollateralen**) haben. Insbesondere an seinem Ende zweigt sich das Axon häufig mehr oder minder stark auf. Das Axon wird von der **Schwann'schen Zelle** begleitet. Ist das Axon nur in diese eingebettet, spricht man von einer **marklosen Faser**. In diesem Fall ist das Axon auf der ganzen Länge erregbar. Wirbeltieraxone sind von der Schwann'schen Zelle in mehreren Schichten umwachsen. Sie liegen in einer **Markscheide**, die auch als **Myelinscheide** bezeichnet wird; es handelt sich um **markhaltige Fasern**. Entlang des Axons ist die Myelinscheide in regelmäßigen Abständen von den **Ranvier'schen Schnürringen** unterbrochen. Hier endet die eine Schwann'sche Zelle und die nächste beginnt. Dazwischen bleibt ein unmyelinisierter Spalt. An diesen Stellen ist das Axon elektrisch erregbar. Die Markscheide wirkt wie ein Isolator und macht das Axon dort, wo sie es umgibt, unerregbar. Durch diese Isolation können markhaltige Nervenfasern sehr viel dünner sein als marklose Fasern und dabei hohe Leitungsgeschwindigkeiten aufbauen. Bei den marklosen Fasern sinkt der Widerstand mit dem Durchmesser der Axone, d. h. um hohe Leitungsgeschwindigkeiten zu erreichen, muss der Durchmesser der Nervenfasern groß sein. Ein typisches Beispiel dafür sind die Riesenaxone der Tintenfische.

Die Länge eines Axons weist große Variationen auf; es kann zwischen 1  $\mu\text{m}$  und 1 m lang sein. Wie andere Zellen besitzen auch Nervenzellen in ihrem Soma einen Zellkern, Mitochondrien, Golgi-Apparat usw. Charakteristisch für Nervenzellen ist das Auftreten von **Nissl-Schollen**. Dabei handelt es sich um eine Anhäufung von endoplasmatischem Retikulum, die im gesamten Cytoplasma, nicht aber im Axon, in den Dendriten und im Bereich des Axonhügels vorkommt.



• **Abb. 3.1:** Aufbau einer Nervenzelle.

Weitere Zellen im Nervensystem sind die **Gliazellen**, zu denen auch die Schwann'schen Zellen gehören. Sie haben eine Stütz- und Haltefunktion, dienen der elektrischen Isolation, sorgen für den Flüssigkeits- und Nährstofftransport und sind nach neueren Erkenntnissen auch an der Informationsverarbeitung beteiligt. Neben den Schwann'schen Zellen zählen die Astrocyten zu den Gliazellen. Diese sternförmigen Zellen kommen im zentralen Nervensystem (ZNS) vor. Sie umgeben mit ihren Fortsätzen die Blutkapillaren im Gehirn und induzieren die Bildung von Tight junctions (► Kap. 1.3.4), sodass die Blut-Hirn-Schranke entsteht, die für viele Stoffe unpassierbar ist. Oligodendrozyten bilden im ZNS die isolierende Myelinschicht um die Axone.

### 3.1.1 Ruhe- und Aktionspotenzial

Sticht man eine feine Elektrode in eine Nervenzelle ein und misst das Potenzial der Innenseite gegenüber einer Referenzelektrode auf der Außenseite der Zelle, so stellt man fest, dass die Innenseite im Vergleich zur Außenseite negativ geladen ist. Es herrscht also eine Potenzialdifferenz zwischen innen und außen, das sogenannte **Ruhepotenzial** einer Nervenzelle. Es liegt in der Regel zwischen  $-50$  und  $-80$  mV und beruht auf der unterschiedlichen Verteilung von Ionen (■ Tab. 3.1).

Wie aus ■ Tabelle 3.1 zu entnehmen ist, liegt die Konzentration der  $K^+$ -Ionen innen bei einem deutlich höheren Wert als außen. Dagegen ist die Konzentration der  $Na^+$ -Ionen auf der Außenseite deutlich höher als im Zellinneren. Bei den Anionen überwiegen auf der Außenseite die Chloridionen, während innen vor allem große Anionen vorkommen. Dabei handelt es sich um negativ geladene Aminosäuren und Polypeptide. Die Gesamtmenge der Ionen ist innen und außen allerdings gleich groß, es herrscht also ein **osmotisches Gleichgewicht**.

Das Ruhepotenzial ist bedingt durch die unterschiedlichen **Permeabilitäten** der Ionen. Am besten ist die Membran durchlässig für  $K^+$ -Ionen, sodass das Ruhepotenzial annähernd dem  **$K^+$ -Gleichgewichtspotenzial** entspricht.  $K^+$ -Ionen treten über ständig offene, nicht spannungsabhängige  $K^+$ -Sickerkanäle aus der Zelle aus, um das Konzentrationsgefälle zwischen Innen- und Außenseite auszugleichen. Allerdings können ihnen nicht die entsprechenden Anionen folgen. Daher wird die Außenseite gegenüber der Innenseite positiv geladen. Der sich aufbauende elektrische Gradient wirkt dem chemischen Gradienten – also dem Konzentrationsgefälle – entgegen. In dem Moment, in dem beide Gradienten sich die Waage halten, herrscht ein Gleichgewicht, d. h. die Zahl der nach innen und nach außen wandernden Ionen ist gleich groß. Ohne Änderungen der Membraneigenschaften stellt dieses Gleichgewichtspotenzial sich von selbst ein und bedarf keiner Energiezufuhr zu seiner Aufrechterhaltung.

Auch andere Ionen sind aufgrund ihrer, wenn auch geringen, Permeabilität am Ruhepotenzial beteiligt; so treten auch  $Na^+$ -Ionen im Austausch mit  $K^+$ -Ionen in die Zelle ein. Allerdings werden eingedrungene  $Na^+$ -Ionen durch Ionenpumpen wieder aus dem Zellinneren herausbefördert. Dabei handelt es sich um einen aktiven Transport, der Energie verbraucht.

Schnelle Potenzialänderungen in einem Axon werden als **Aktionspotenziale** bezeichnet. Dabei kommt es kurzfristig zu einer Umkehrung des Membranpotenzials, sodass die Membraninnenseite ein Potenzial von bis zu +30 mV erreichen kann. Damit es zu einem solchen Aktionspotenzial kommen kann, muss das Neuron gereizt werden. Der auslösende Reiz muss eine bestimmte Schwelle – das **Schwellenpotenzial** – überwinden, um ein Aktionspotenzial zu induzieren. Die Membran wird depolarisiert. Ein solches Aktionspotenzial ist bedingt durch die Öffnung von spannungsabhängigen Natriumkanälen. Durch diese fließen dann

■ **Tab. 3.1:** Ionenverteilung auf der Innen- und Außenseite eines Neurons.

Ion	Innenseite [mmol/l]	Außenseite [mmol/l]
$K^+$	155	4
$Na^+$	12	145
$Ca^{2+}$	5	2
$Mg^{2+}$	14	1
$Cl^-$	2	77
$HCO_3^-$	12	27
Große Anionen	74	13

innerhalb kürzester Zeit  $\text{Na}^+$ -Ionen in das Axon. Dem schnellen Aufstrich (der **Depolarisation**) folgt die **Repolarisation**, das Ruhepotenzial baut sich wieder auf. Meistens geht der Wert auf der Innenseite kurzfristig sogar etwas unter den Ruhewert, die Membran hyperpolarisiert (• Abb. 3.2). Während eines Aktionspotenzials kann an der betreffenden Stelle kein neues Aktionspotenzial ausgelöst werden, die Membran ist refraktär. Man unterscheidet die **absolute** und die **relative Refraktärzeit**. In der absoluten Refraktärzeit ist es auch mit extrem überhöhten Reizen nicht möglich, ein Aktionspotenzial auszulösen. Während der relativen Refraktärzeit ist durch überhöhte Reize die Auslösung eines weiteren Aktionspotenzials möglich.

Das Aktionspotenzial verläuft nach dem **Alles- oder-Nichts-Prinzip**. Das bedeutet, dass es zu einem Aktionspotenzial kommt, sobald der Schwellenwert überschritten wurde und dieses läuft dann in gleicher Weise ab, unabhängig von der Reizstärke. Der schnelle Aufstrich des Aktionspotenzials ist durch das Öffnen der spannungsabhängigen  $\text{Na}^+$ -Kanäle bedingt. Diese Natriumkanäle können drei unterschiedliche **Aktivierungszustände** einnehmen. Während des Ruhepotenzials

### Gleichgewichtspotenzial und Nernst-Gleichung

Das sich einstellende Gleichgewichtspotenzial kann mit der **Nernst-Gleichung** berechnet werden, dabei ergibt sich folgende Gleichung:

$$E_K = \frac{RT}{F} \cdot \ln \frac{[\text{K}^+]_i}{[\text{K}^+]_a} = k \cdot \log \frac{[\text{K}^+]_i}{[\text{K}^+]_a}$$

$F$  = Faraday-Konstante (96485,34 C mol<sup>-1</sup>),  $R$  = allgemeine Gaskonstante (8,31447 J mol<sup>-1</sup> K<sup>-1</sup>),  $T$  = absolute Temperatur (K).

Bei Körpertemperatur (310 K) ergibt sich für das Kalium-Gleichgewichtspotenzial:

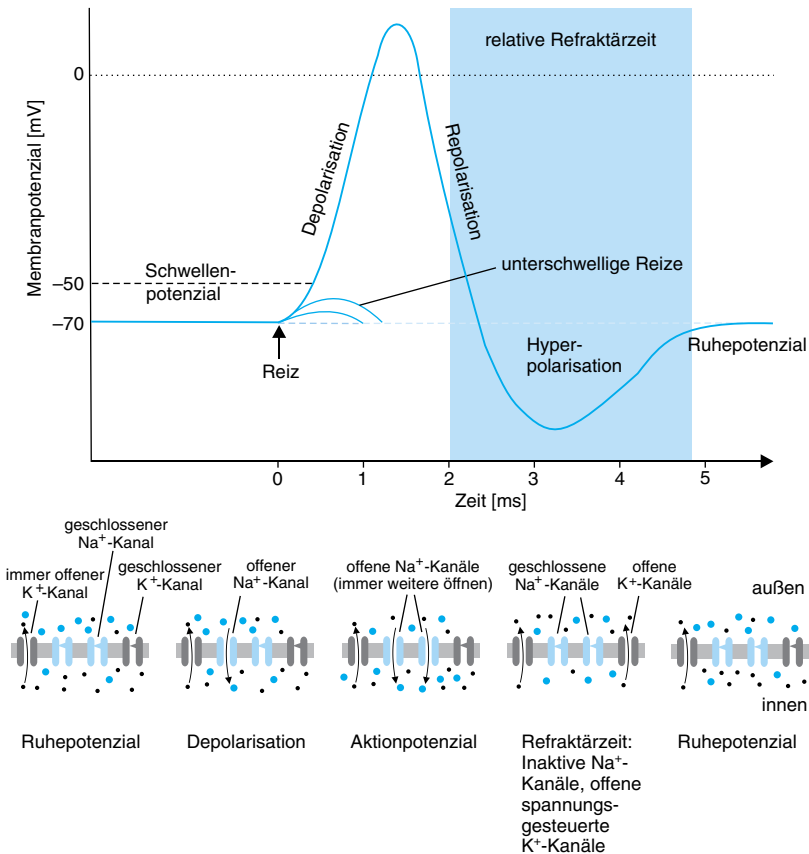
$$E_K = -61 \text{ mV} \cdot \log \frac{[\text{K}^+]_i}{[\text{K}^+]_a}$$

Setzt man die Werte aus □ Tabelle 3.1 ein, erhält man ein Membranpotenzial von -97 mV. An Muskelzellen kann tatsächlich ein Ruhepotenzial von -90 mV gemessen werden. Die Abweichung zum errechneten Wert ergibt sich daraus, dass das Ruhepotenzial zwar näherungsweise dem Kalium-Gleichgewichtspotenzial entspricht, aber nicht exakt. Zur genauen Bestimmung des Ruhepotenzials müssen auch die anderen Ionen einbezogen werden. Dies wird in der **Goldman-Gleichung** berücksichtigt. Dabei gehen nicht nur die Konzentrationen der einzelnen Ionen ein, sondern auch deren Permeabilität durch die Membran:

$$E_M = \frac{RT}{F} \cdot \ln \frac{p_K [\text{K}^+]_a + p_{\text{Na}} [\text{Na}^+]_a + p_{\text{Cl}} [\text{Cl}^-]_i}{p_K [\text{K}^+]_i + p_{\text{Na}} [\text{Na}^+]_i + p_{\text{Cl}} [\text{Cl}^-]_a}$$

$p$  = Permeabilitätskoeffizient

liegen sie in **geschlossenem aktivierbarem Zustand** vor. Na<sup>+</sup>-Ionen können also nicht passieren. Mit Erreichen des Schwellenpotenzials gehen die Kanäle in den **offenen aktivierten Zustand** über. Der Kanal ist geöffnet und Na<sup>+</sup>-Ionen können passieren, sie fließen von außen nach innen. Bereits innerhalb 1 ms werden die Kanäle inaktiviert, d. h. der Kanal gelangt in den dritten Aktivierungszustand, den **geschlossen inaktivierten**. Nun können keine Na<sup>+</sup>-Ionen mehr in die Zelle eindringen. In diesem Zustand kann kein weiteres Aktionspotenzial ausgelöst werden, das Axon ist refraktär. Aus dem geschlossenen inaktivierten Zustand geht der Natriumkanal wieder in den geschlossenen aktivierbaren Zustand über. In den aktivierbaren Zustand gelangt der Natriumkanal erst nach Beendigung der Repolarisation. Neben den spannungsabhängigen Natriumkanälen befinden sich auch spannungsabhängige Kaliumkanäle in der Membran, diese öffnen während der Depolarisation ebenfalls, allerdings langsamer als die Natriumkanäle. Dadurch



◉ **Abb. 3.2:** Verlauf eines Aktionspotenzials. Im unteren Bereich der Abbildung ist der Öffnungszustand von Natrium- und Kaliumkanälen während der unterschiedlichen Phasen des Aktionspotenzials angegeben.



### **Ionenkanäle**

Ionenkanäle bestehen aus Proteinen, die die Membran durchziehen und in ihrer Mitte eine Pore bilden. Sie setzen sich meistens aus mehreren Proteinsegmenten zusammen. Der durch die Proteine gebildete Kanal ist mit Flüssigkeit gefüllt. Im Bereich der Pore befinden sich geladene Aminosäuren, die letztlich für die Spezifität des Ionenkanals verantwortlich sind. Durch die Ladungen im Kanal und dessen Durchmesser ist dieser nur für bestimmte Ionen durchlässig. Der Transport durch Ionenkanäle ist passiv, die Ionen folgen dem elektrischen bzw. osmotischen Gradienten. Allerdings sind die Kanäle nicht jederzeit freipassierbar. Sie können im offenen oder geschlossenen Zustand vorliegen. Der Wechsel zwischen diesen beiden Zuständen ist durch Konformationsänderungen der Kanalproteine bedingt. Das Signal zur Änderung der Konformation ist bei den spannungsabhängigen Ionenkanälen die Änderung der Membranspannung, wie oben beim Na<sup>+</sup>- und K<sup>+</sup>-Kanal beschrieben. Außerdem existieren ligandenabhängige Ionenkanäle, bei denen die Konformationsänderung aufgrund der Bindung eines Liganden erfolgt. Solche Liganden können z. B. Neurotransmitter wie Acetylcholin, Gamma-Aminobuttersäure (GABA) oder Glycin sein.

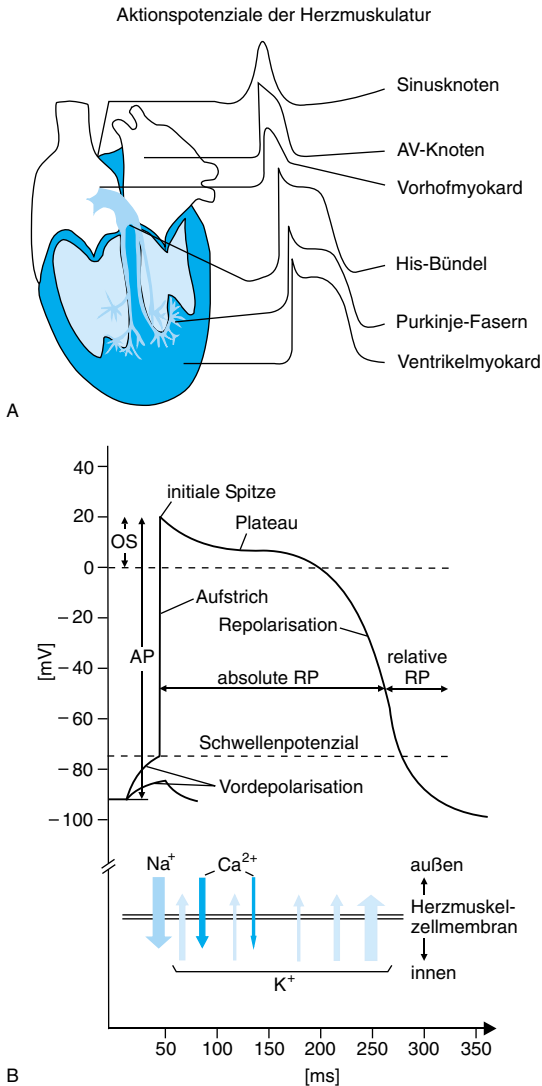
strömen K<sup>+</sup>-Ionen aus dem Axon aus und leiten die **Repolarisation** ein. Durch das verzögerte Schließen der Kaliumkanäle sind mehr K<sup>+</sup>-Ionen aus der Zelle ausgetreten als Na<sup>+</sup>-Ionen in das Zellinnere hineingeströmt, wodurch das Membranpotenzial unter das Ruhepotenzial sinkt; es kommt zur **Hyperpolarisation**. Durch die Aktivität der Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-Pumpe (► Kap. 1.5.2) wird das Ruhepotenzial wiederhergestellt. Aktionspotenziale können nur an Membranen entstehen, die mit spannungsabhängigen Ionenkanälen besetzt sind (◉ Abb. 3.2).

### **Aktionspotenziale am Herzen**

Die Zellen der **Erregungsbildungszentren** (► Kap. 2.7.1) sind in der Lage, spontan Depolarisationen zu bilden. Das Ruhepotenzial der Zellen des Sinusknotens liegt bei -60 mV, bedingt durch eine verhältnismäßig gute Leitfähigkeit für Na<sup>+</sup>. Am Ende des vorausgehenden Aktionspotenzials nimmt die K<sup>+</sup>-Leitfähigkeit der Membran wieder ab, gleichzeitig setzt ein langsamer Einstrom von Ca<sup>2+</sup>-Ionen ein. Zusammen mit der erhöhten Leitfähigkeit für Na<sup>+</sup>-Ionen wird das Schwellenpotenzial von ca. -40 mV erreicht und ein neues Aktionspotenzial ausgelöst. In ähnlicher Weise entstehen Aktionspotenziale im AV-Knoten. Da die Frequenz im AV-Knoten jedoch geringer ist als im Sinusknoten, bestimmt Letztgenannter die Herzfrequenz.

In der **Arbeitsmuskulatur** (Arbeitsmyokard) des Herzens können keine spontanen Depolarisationen gebildet werden. Ausgelöst wird ein Aktionspotenzial dort durch einen benachbarten, bereits erregten Bereich. Das Ruhepotenzial liegt in den Zellen des Arbeitsmyokards bei -90 mV, das Schwellenpotenzial zur Auslösung eines Aktionspotenzials beträgt -70 bis -75 mV. Charakteristisch für das Aktionspotenzial des Arbeitsmyokards ist seine Dauer, sie liegt bei ca. 180–400 ms (zum Vergleich: Das Aktionspotenzial an normalen Axonen dauert ca. 1–2 ms). Es

ist gekennzeichnet durch einen schnellen Aufstrich, an den sich eine lange **Plateauphase** anschließt (Abb. 3.3), während der das Membranpotenzial sich nur langsam wieder dem Ruhepotenzial nähert. Wie bei anderen Aktionspotenzialen beruht der schnelle Aufstrich auf der Öffnung der schnellen spannungsabhängigen

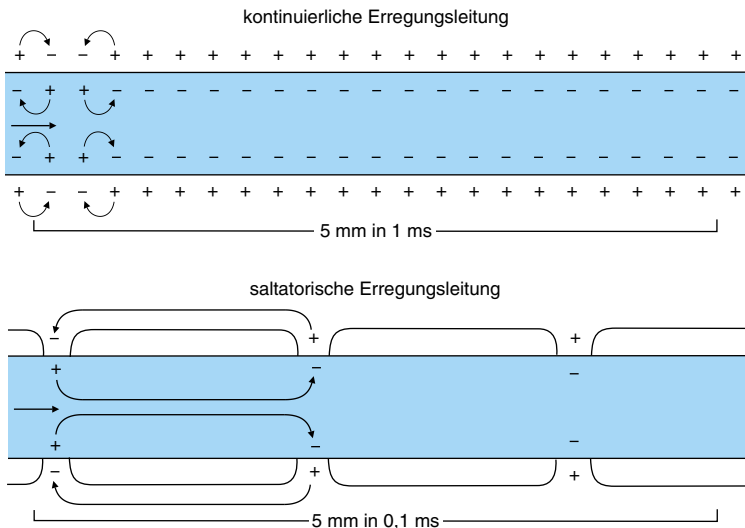


• **Abb. 3.3:** Aktionspotenziale am Herzen. A: Unterschiedliche Potenziale in den einzelnen Bereichen des Herzens (Erregungsbildungszentren und Arbeitsmuskulatur). B: Einzelnes Aktionspotenzial im Ventrikelmyokard. Im unteren Bereich ist der Ein- und Ausstrom der Ionen dargestellt. OS = Overshoot, RP = Refraktärphase, AP = Aktionspotenzial

Na<sup>+</sup>-Kanäle. Diese werden jedoch rasch wieder inaktiviert, sodass eine Repolarisation beginnt. Die Repolarisation läuft allerdings verzögert ab, da beim Einsetzen der Depolarisation auch Ca<sup>2+</sup>-Kanäle geöffnet werden. Durch den langsamen Einstrom von **Ca<sup>2+</sup>-Ionen** in die Zelle entsteht also die Plateauphase. Die Länge des Aktionspotenzials bedingt eine lange Refraktärphase, sodass Erregungen innerhalb der Herzmuskulatur nicht kreisen können. Außerdem ist die Kontraktion des Herzmuskels in jedem Fall abgeschlossen, bevor die nächste Erregung das Arbeitsmyokard erreicht. Dadurch ist ein Tetanus (also eine Dauerkontraktion, ► Kap. 4.2) des Herzmuskels ausgeschlossen.

### 3.1.2 Erregungsleitung

Aktionspotenziale sind zunächst zwar lokale Ereignisse, sie breiten sich aber rasch über das Axon oder eine Muskelfaser aus. Ist an einer Stelle ein Aktionspotenzial entstanden, so existiert eine Potenzialdifferenz zwischen dem erregten Teil des Axons und dem benachbarten nicht erregten Teil. Es kommt zu einem Stromfluss zur unerregten Stelle, es fließt ein **Ausgleichsströmchen**. Dieses Ausgleichsströmchen breitet sich **elektrotonisch** aus, das bedeutet, dass es sich passiv ausbreitet und mit zunehmender zurückgelegter Strecke an Stärke verliert. Erreicht das Ausgleichsströmchen spannungsabhängige Natriumkanäle und ist noch groß genug, um die Schwelle zu erreichen, so führt das Öffnen dieser Natriumkanäle zu einem erneuten Aktionspotenzial. Das ursprüngliche Aktionspotenzial wurde fortgeleitet (◉ Abb. 3.4). Dabei geht nicht das ursprüngliche Aktionspotenzial auf Wanderschaft, sondern es wird ein neues aufgebaut. Da spannungsabhängige Na<sup>+</sup>-Kanäle am Axon dicht aufeinander folgen, reichen die Ausgleichsströmchen aus, um ein neues Aktionspotenzial zu erzeugen. Die Ausgleichströmchen fließen vom Aktions-



◉ **Abb. 3.4:** Fortleitung von Aktionspotenzialen in marklosen und markhaltigen Fasern.

potenzial ausgehend zwar in beide Richtungen, können jedoch nur in Fortleitungsrichtung ein neues Aktionspotenzial auslösen. Das liegt daran, dass die Membran sich in der anderen Richtung noch in der **Refraktärphase** befindet. Die Fortleitung von Erregungen geschieht also nur in eine Richtung – Nervenfasern sind Einbahnstraßen. Die **Leitungsgeschwindigkeit** hängt vom Widerstand der Nervenfasern ab, dieser sinkt mit zunehmendem Durchmesser, d.h. je dicker ein Axon ist, desto höhere Leitungsgeschwindigkeiten können erzielt werden. Grundsätzlich handelt es sich bei der hier beschriebenen Art der Erregungsfortleitung um eine **kontinuierliche Fortleitung** an marklosen Nervenfasern. Etwas anders stellen sich die Verhältnisse an **markhaltigen Nervenfasern** dar, die von einer Myelinscheide umgeben sind. Hier sind die spannungsabhängigen Na<sup>+</sup>-Kanäle vor allem im Bereich der Ranvier'schen Schnürringe angesiedelt. Der Einstrom von Na<sup>+</sup>-Ionen geschieht also am Schnürring. Die Ausgleichsströmchen fließen im Inneren des Axons nahezu ohne Verlust zum nächsten Schnürring und lösen dort ein weiteres Aktionspotenzial aus. Die Erregung springt also von Schnürring zu Schnürring, man spricht von einer **saltatorischen Erregungsleitung**. Eine solche Fortleitung hat Vorteile: Die Erregungsleitung markhaltiger Nervenfasern kann deutlich höhere Geschwindigkeiten erreichen als die markloser Fasern (◉ Abb. 3.4). Durch die Isolation der Faser durch die Myelinscheide können die Axone bei gleichen oder höheren Leitungsgeschwindigkeiten einen deutlich geringeren Durchmesser haben als marklose Axone, es wird also Platz und Material gespart. Auch ist der Energiebedarf markhaltiger Nervenfasern geringer als der markloser, da auf gleicher Strecke weniger Aktionspotenziale aufgebaut werden. Dadurch müssen weniger Ionen wieder aus der Faser herausgepumpt werden und es wird somit weniger ATP verbraucht.

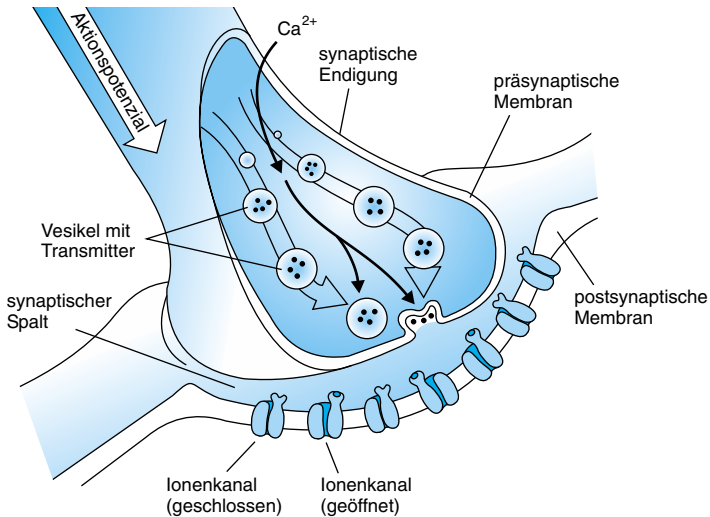
### 3.1.3 Synapsen

Nervenzellen sind keine isolierten Systeme, sie stehen im Kontakt mit anderen Nervenzellen oder mit Sinnes- oder Muskelzellen. In einem Axon gebildete Aktionspotenziale müssen nicht nur fortgeleitet, sondern auch auf andere Nervenzellen oder Muskelzellen übertragen werden. Die Verknüpfung der Zellen erfolgt durch Synapsen, sie sind die Kontaktstellen, an denen Erregungen übertragen werden. Man unterscheidet elektrische und chemische Synapsen.

#### Chemische Synapsen

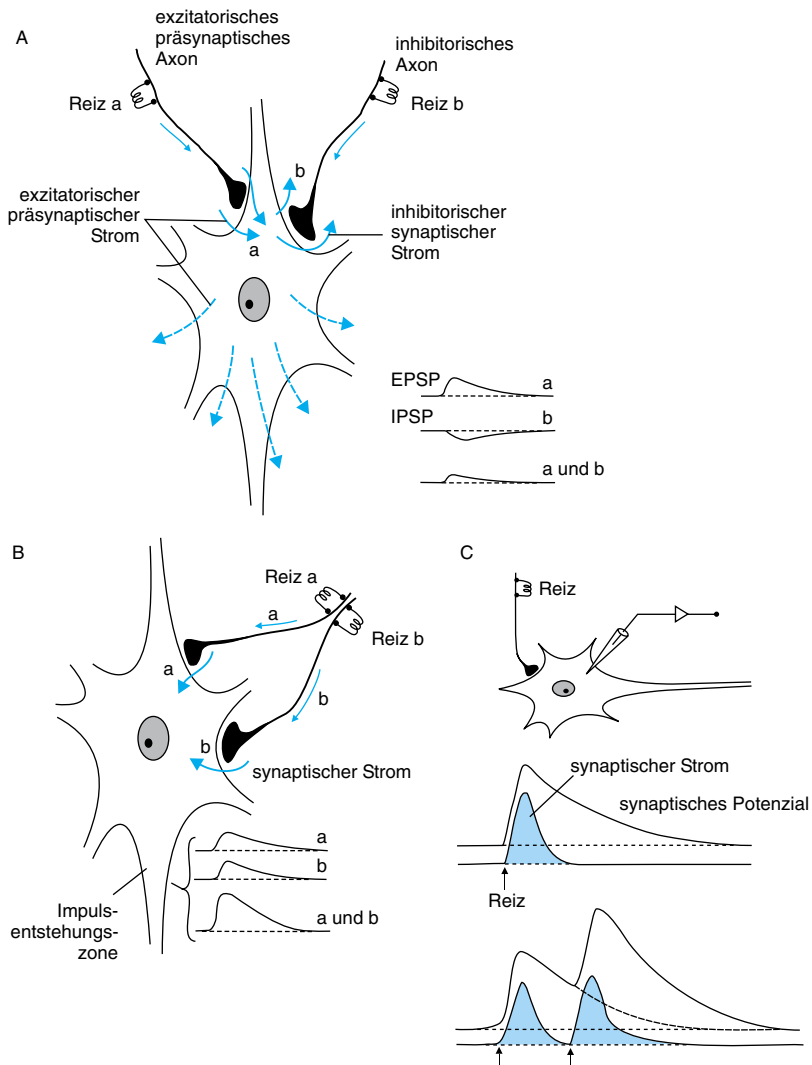
Eine Synapse besteht aus einem verdickten Ende, das durch einen mit Flüssigkeit gefüllten Spalt von der Empfängerzelle getrennt ist (◉ Abb. 3.5). Der Teil mit dem verdickten Ende wird als **präsynaptisch** bezeichnet, die Empfängerzelle als **postsynaptisch**, dazwischen liegt der ca. 20 nm breite **synaptische Spalt**. Die Membranen beiderseits des Spalts werden als prä- und postsynaptische Membran bezeichnet. Im präsynaptischen Teil der Synapse befinden sich mit **Transmittern** (Überträgerstoffen) gefüllte **Vesikel**, die postsynaptische Membran ist mit **Rezeptoren** besetzt, an die die Transmitter binden können. Synapsen setzen elektrische Signale in chemische um.

Ein eintreffendes Aktionspotenzial führt im präsynaptischen Ende zur Öffnung spannungsabhängiger Ca<sup>2+</sup>-Kanäle. Durch den starken Anstieg der Ca<sup>2+</sup>-Konzentra-



• **Abb. 3.5:** Chemische Synapse.

tion im synaptischen Endknöpfchen können die Transmittervesikel mit der präsynaptischen Membran fusionieren und ihren Inhalt in den synaptischen Spalt entleeren. Die Transmittermoleküle diffundieren zur postsynaptischen Membran und binden dort an ihre **Rezeptoren**. Aufgrund der Bindung von Transmittermolekülen kommt es dort entweder zur Öffnung von Ionenkanälen oder zur Aktivierung eines Second-messenger-Systems. Die Öffnung von Ionenkanälen führt direkt zur Änderung des Membranpotenzials der postsynaptischen Zelle. Bei den Ionenkanälen handelt es sich um **ligandenabhängige Kanäle**. Durch die Öffnung der Ionenkanäle fließt ein Strom in der postsynaptischen Zelle, dieser kann depolarisierend oder hyperpolarisierend sein. Welchen Charakter dieser Strom hat, ist abhängig von der Art der Ionenkanäle, mit denen die Rezeptoren gekoppelt sind. Handelt es sich um  $\text{Na}^+$ -Kanäle, so kommt es zu einer Depolarisation. Die so entstehenden Depolarisationen sind lokale Potenziale, die sich **elektrotonisch** ausbreiten. Es handelt sich um postsynaptische Potenziale, die im Falle eines depolarisierenden Charakters als **exzitatorische postsynaptische Potenziale (EPSP)** und beim hyperpolarisierenden Typ als **inhibitorische postsynaptische Potenziale (IPSP)** bezeichnet werden. Das bedeutet, dass am postsynaptischen Ende zunächst kein Aktionspotential entsteht, sondern ein sich mit Verlust (**Dekrement**) ausbreitendes EPSP oder IPSP (• Abb. 3.6). Die Größe des postsynaptischen Potenzials (PSP) ist abhängig von der Zeitdauer, in der die Ionenkanäle geöffnet sind. Dies wiederum wird beeinflusst von der Menge an Transmittern, die an Rezeptoren binden können und von der Dauer der Transmitterausschüttung. Der ausgeschüttete Transmitter wird rasch wieder aus dem synaptischen Spalt entfernt, um das Signal zeitlich zu begrenzen. Dies erfolgt zum einen durch Diffusion und zum anderen durch den enzymatischen



• **Abb. 3.6:** A: Exzitatorische (EPSP) und inhibitorische postsynaptische Potenziale (IPSP) und deren Summation. B: Räumliche Summation von zwei EPSP. C: Zeitliche Summation von zwei EPSP.

Abbau der Transmittermoleküle sowie durch die Wiederaufnahme des Transmitters in die präsynaptische Endigung oder in Gliazellen. Aktionspotenziale können nur an Stellen entstehen, an denen spannungsabhängige  $\text{Na}^+$ -Kanäle vorhanden sind. Dies ist am Axonhügel der Fall. Ist das dort ankommende PSP groß genug, um den Schwellenwert zu erreichen, so öffnen sich die spannungsabhängigen  $\text{Na}^+$ -Kanäle und ein Aktionspotenzial entsteht.

Die Übertragung einer Erregung kann immer nur vom prä- zum postsynaptischen Ende erfolgen. Somit sind Synapsen Gleichrichter, die dafür sorgen, dass ein Strom nur in einer bestimmten Richtung über das Axon fließen kann.

Postsynaptische Potenziale können sich aufsummieren, d. h. mehrere fast zeitgleich eintreffende Signale können sich zu einem PSP mit höherer Amplitude aufsummieren. Es handelt sich dabei um die **zeitliche Summation**. In diesem Fall ist das Ruhepotenzial noch nicht wieder erreicht worden. Da Nervenzellen mit vielen anderen Nervenzellen verknüpft sind, erhalten sie oftmals auch Signale von diesen verschiedenen Zellen. Die dabei an verschiedenen Orten der Zelle gebildeten PSP können sich ebenfalls summieren (**räumliche Summation**). Ebenso summieren sich EPSP und IPSP, d. h. ein IPSP schwächt ein EPSP in seiner Amplitude ab.

Die Reaktion auf die vom präsynaptischen Ende ausgeschütteten Transmitter ist abhängig von den Ionenkanälen, mit denen die Rezeptoren gekoppelt sind. Ein Transmitter kann also an einem Neuron einen depolarisierenden Strom bewirken, an einem anderen einen hyperpolarisierenden. So wirkt Acetylcholin (ACh) an der motorischen Endplatte des quer gestreiften Muskels über den nikotinischen Acetylcholinrezeptor erregend, am Herzen über den muskarinischen ACh-Rezeptor dagegen hemmend. Weitere häufig vorkommende Transmitter sind in [Tabelle 3.2](#) aufgeführt.

### **Elektrische Synapsen**

Bei den elektrischen Synapsen ist der synaptische Spalt sehr klein (ca. 3,5 nm). Prä- und postsynaptische Membran liegen dicht aneinander und sind durch **Gap junctions** (► Kap. 1.3.4) miteinander verbunden. Dadurch kann der Strom direkt von einer Zelle zur anderen fließen. Durch die Gap junctions können die Ausgleichsströmchen eines Aktionspotenzials in der benachbarten Zelle ebenfalls ein Aktionspotenzial auslösen. Die direkte Übertragung auf die nachfolgende Zelle geschieht nahezu ohne zeitliche Verzögerung, die **synaptische Übertragungszeit** ist also deutlich geringer als bei der chemischen Synapse. Elektrische Synapsen findet man in Riesenaxonen der Krebstiere, aber auch in der Arbeitsmuskulatur des Wirbeltierherzens. Durch elektrische Synapsen können Gruppen von Nerven- oder Muskelzellen synchronisiert werden.

## **3.2 Aufnahme und Verarbeitung von Sinnesreizen**

Tiere setzen sich mit ihrer Umwelt auseinander, sie nehmen Reize aus ihrer Umgebung wahr, verarbeiten diese und reagieren in passender Weise darauf. Die Aufnahme von Reizen erfolgt durch Sinneszellen. Die Reize können von unterschiedlicher Qualität sein: optisch, akustisch, chemisch, mechanisch, thermisch oder elektrisch. Sinneszellen sind auf die Aufnahme bestimmter Reize spezialisiert, auf die für sie **adäquaten Reize**. Auch inadäquate Reize können zu einer Sinneswahrnehmung führen, wenn sie extrem stark sind. So führt ein Schlag auf das Auge – ein mechanischer Reiz – zum Sehen von Sternchen, obwohl es sich nicht um den für das Auge adäquaten optischen Reiz handelt.

## 6 Fortpflanzung und Ontogenese

Fortpflanzung ist ein grundsätzliches Kennzeichen des Lebendigen. Durch die Fortpflanzung geben Eltern ihr Erbmaterial an die Nachkommen weiter und sorgen so für ein Fortbestehen der Art. Dabei kommt es in aller Regel zu einer Vermehrung der Individuenzahl. Grundsätzlich unterscheidet man ungeschlechtliche (asexuelle) und geschlechtliche (sexuelle) Fortpflanzung. Bei der ungeschlechtlichen oder auch vegetativen Vermehrung ist an der Reproduktion nur ein Elternteil beteiligt und sie geht auf Mitoseteilungen (► Kap. 1.6.1) zurück. Die geschlechtliche Fortpflanzung beruht dagegen auf der Verschmelzung von zwei Keimzellen, die zumeist von zwei Individuen stammen und durch Meioseteilungen (► Kap. 1.6.2) entstanden sind. Beispielsweise bei vielen Farnen und Moosen wechseln sich geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrung ab, was als **Generationswechsel** bezeichnet wird.

### 6.1 Ungeschlechtliche Fortpflanzung

Wie bereits erwähnt, entstammen die Zellen bei der **vegetativen Fortpflanzung** der Mitose. Im einfachsten Fall handelt es sich dabei um eine **Zweiteilung** eines Organismus, wie man sie z. B. bei den Einzellern antrifft. Auch Bakterien teilen sich bereits durch Zweiteilung (► Kap. 1.8.2). Doch diese Art der Fortpflanzung ist nicht nur auf diese einfachen Organismengruppen beschränkt, sondern auch bei Pflanzen und höher entwickelten Tieren zu finden.

Bei den Pflanzen kommen verschiedene Formen der asexuellen Fortpflanzung vor. So kann es zur einfachen Teilung in zwei Tochterindividuen kommen. Dabei kann sich bei den einzelligen Pflanzen ein Individuum in zwei gleiche Tochterindividuen teilen, wobei man dann von einer **Schizotomie** spricht. Bei der **Schizogonie** kommt es dagegen zu einer ungeschlechtlichen Vielteilung. In einer Zelle laufen also mehrere Teilungen nacheinander ab, bevor die Tochterzellen frei werden. Diese Art der Teilung findet man bei manchen einzelligen Algen. Bei Algen, Pilzen, Flechten, Moosen und Farnen werden **Sporen** gebildet, die der Verbreitung dienen. Solche Sporen werden oft in großen Mengen gebildet und freigesetzt. Bei den Algen und Pilzen besitzen die Sporen oftmals Geißeln oder Wimpern und sind so einer Verbreitung im Wasser angepasst. Solche Sporen werden auch **Zoosporen** oder Schwärmsporen genannt. Die asexuelle Vermehrung ist jedoch nicht auf einfache Pflanzen beschränkt, auch bei den höheren Pflanzen trifft man sie an. Jedermann bekannt ist sicher die Bildung von **Ausläufern**, z. B. bei der Erdbeere. Überall, wo solche Ausläufer Knospen tragen, können neue Pflanzen entstehen. Ausläufer können oberirdisch wie beim Weißklee, dem Kriechenden Fingerkraut und bei der schon genannten Erdbeere verlaufen, aber auch unterirdisch wie bei der Quecke und dem Johanniskraut. Manche Pflanzen bilden **Knollen**, die dem Überdauern ungünstiger Witterungsbedingungen dienen und danach ein rasches Heranwachsen von Tochterindividuen ermöglichen; dazu gehört die Kartoffel. Zudem entwickeln manche Pflanzen **Brutknospen**. Solche Knospen können Seitenwurzeln ausbilden und sich von der Mutterpflanze ablösen. Eines der bekanntes-



ten Beispiele dürfte hierfür die Brutblattpflanze (*Bryophyllum calycinum*) sein, bei der sich an den Blättern kleine Brutpflänzchen entwickeln, die bereits mit Blättern und Wurzeln ausgestattet sind und nach dem Herabfallen direkt wurzeln können. Die Tatsache, dass abgetrennte Pflanzenteile zu ganzen Pflanzen heranwachsen, hat man sich bei der Stecklingszucht zunutze gemacht.

Auch bei den Tieren ist die ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht auf die Einzeller beschränkt. **Querteilungen** kennt man z. B. bei den Hohltieren. Auch **Knospungen** kommen im Tierreich vor, etwa bei Polypen. In manchen Fällen separieren sich solche abgetrennten Teile nicht von ihrem Elterntier und es bilden sich **Kolonien** wie bei den Korallen. **Sporenbildung** findet man bei den Sporozoen. Diese besiedeln als Parasiten verschiedene Wirtsorganismen und sind durch die Sporenbildung in der Lage, einen Wirt rasch zu überschwemmen.

Überhaupt liegt der Vorteil der asexuellen Fortpflanzung in der raschen Produktion einer großen Menge an Nachkommen. Dadurch kann ein Lebensraum von einer Art schnell in Anspruch genommen werden. Außerdem entfällt für festsitzende Arten das Auffinden eines Geschlechtspartners.

Abzugrenzen von der asexuellen Fortpflanzung ist die **Parthenogenese**, die sogenannte Jungferzeugung. Dabei entwickeln sich Nachkommen aus unbefruchteten Eizellen. Zwar stammen die Erbinformationen der so erzeugten Nachkommen auch nur von einem Elternteil, im Gegensatz zur asexuellen Vermehrung entstehen sie jedoch aus Geschlechtszellen – daher spricht man hier auch von **eingeschlechtlicher** oder **unisexueller Vermehrung**. Dabei kann es zur Entwicklung haploider Individuen kommen, also zu Nachkommen mit nur einfachem Chromosomensatz. Auf diese Weise entstehen bei den Honigbienen die männlichen Nachkommen (die Drohnen). Sie entwickeln sich aus den unbefruchteten Eizellen. Dabei unterscheiden sich die Drohnen genetisch von der Königin, da die Verteilung der Chromosomen zufällig ist (► Kap. 1.6.2) Neben haploiden Organismen kann die Parthenogenese auch diploide Nachkommen erzeugen, in diesem Fall unterbleibt dann z. B. die Reduktionsteilung (Meiose I, ► Kap. 1.6.2).

## 6.2 Geschlechtliche Fortpflanzung

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung verschmelzen zwei Keimzellen zu einer Zygote. Dabei können die beiden verschmelzenden Keimzellen von zwei Individuen (**Fremdbefruchtung** oder **Xenogamie**) oder von einem Individuum (**Selbstbefruchtung** oder **Autogamie**) stammen. Bei der Selbstbefruchtung entstehen so Individuen, die nah miteinander verwandt, aber nicht genetisch identisch sind. Der sexuellen Fortpflanzung geht eine Meiose (► Kap. 1.6.2) voraus. Somit sind die beiden **Gameten** (Geschlechtszellen, Eizelle und Samenzelle) haploid und die aus ihnen entstehende **Zygote** ist diploid.

Grundsätzlich zu unterscheiden sind bei den Tieren die innere und die äußere Befruchtung. Bei der äußeren Befruchtung gibt das Weibchen die unbefruchteten Eier an die Außenwelt ab und das Männchen besamt diese außerhalb des Körpers des Weibchens. Bei der **inneren Befruchtung** überträgt das Männchen die Samen

dagegen in oder an den Genitaltrakt des Weibchens, sodass die Besamung (Vereinigung von Sperma- und Eizelle) im Körper des Weibchens stattfindet.

Nicht bei allen Organismen müssen die Gameten von unterschiedlicher Gestalt sein. So findet man bei verschiedenen Algenarten gleich aussehende bewegliche Gameten, die aber durchaus männlich und weiblich sind, da nicht jeder Gamet mit jedem verschmelzen kann. Bei solchen gleich gestalteten Gameten spricht man von **Isogamie**. Ebenfalls bei Algenarten anzutreffen sind ungleich groß gestaltete Gameten, die aber beide beweglich sind, in diesem Fall liegt eine **Anisogamie** vor. Typisch für höhere Pflanzen und Tiere ist die **Oogamie**. Dabei sind eine große und unbewegliche Eizelle (Ovum) und kleinere bewegliche Samenzellen (Spermien) vorhanden. Die Eier enthalten außer den Erbinformationen reichlich Zellplasma und Nährstoffe, um den Keim während der Entwicklung zu ernähren. Bei Eierlegenden Tieren wie Reptilien, Vögeln und Insekten ist das Ei sehr viel reicher an Dotter als bei Tieren, bei denen sich die Entwicklung im Mutterleib vollzieht. Die Spermazellen gliedern sich in Kopf- und Schwanzteil, wobei die Chromosomen im Kopfteil liegen. Im Mittelteil befinden sich sowohl die Zentriolen für den Spindelapparat (► Kap. 1.6.1) als auch viele Mitochondrien, die dem Spermium die Energie zur Bewegung zur Verfügung stellen. Außerdem befindet sich am Kopfteil das

### **Hermaphroditismus – Zwitterigkeit**

Als Hermaphroditen (Zwitter) bezeichnet man Individuen, die sowohl männliche als auch weibliche Geschlechtszellen produzieren können. Zwitterigkeit ist insbesondere bei festgewachsenen Lebewesen von Vorteil, da das Problem, einen Partner anderen Geschlechts zu finden, so gelöst ist. Häufig ist Hermaphroditismus bei Pflanzen anzutreffen. Echte Zwitter unter den Pflanzen besitzen nur eine Art von Blüten, die sowohl männliche als auch weibliche Geschlechtsorgane beinhalten. Bei den Samenpflanzen unterscheidet man weiterhin **einhäusige** Pflanzen, die männliche und weibliche Blüten auf einer Pflanze tragen, von **zweihäusigen**, bei denen männliche und weibliche Blüten auf zwei getrennten Pflanzen sitzen. Zwitterigkeit kann zu einer Selbstbestäubung (Autogamie) führen. Allerdings wird diese teilweise ausgeschlossen durch das zeitlich unterschiedliche Heranreifen der Geschlechter. So gibt es Pflanzen, bei denen zunächst die männlichen Blüten heranreifen, sie sind **proterandrisch**, während bei anderen zuerst die weiblichen Blüten bestäubungsreif sind. Letztere werden als **proterogyn** bezeichnet.

Auch im Tierreich kommen Zwitter vor und dort vor allem bei den Wirbellosen. Obwohl einige Zwitter sich selbst befruchten können, kommt es dennoch meistens zu einer Paarung. Manche Tiere sind zur gleichen Zeit Männchen und Weibchen, sie sind **Simultanzwitter**, wie z. B. Schwämme, die Weinbergschnecke oder der Regenwurm. Bei anderen Arten wird zunächst das weibliche Geschlecht ausgeprägt (**Proterogynie**) und das Tier wird im Laufe seines Lebenszyklus zum Männchen. Genau umgekehrt ist es bei der **Proterandrie** (Erstmännlichkeit), bei der die Tiere zunächst Männchen sind. Häufiger ist die Proterandrie.

sogenannte Akrosom, das Enzyme enthält, die das Eindringen in die Eizelle ermöglichen. Mit dem Schwanzteil bewegt die Spermazelle sich fort.

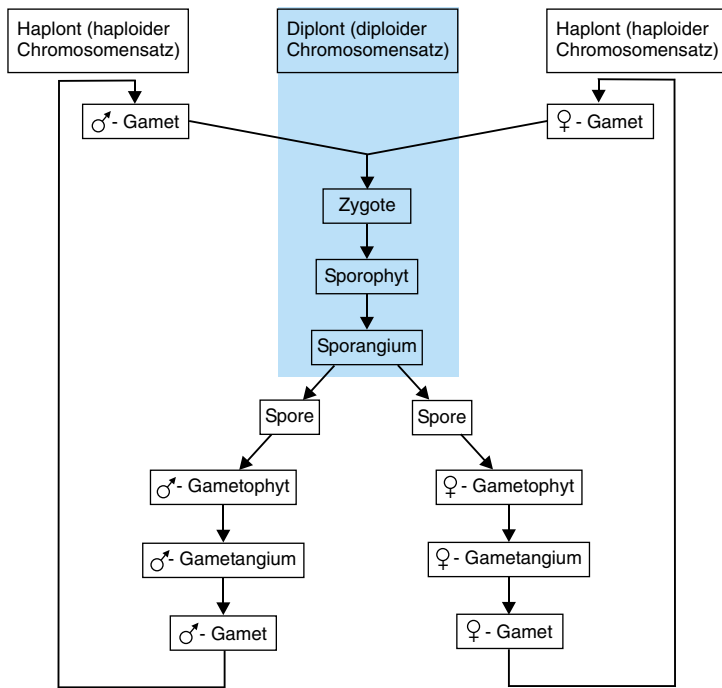
Fortpflanzungsaktivitäten unterliegen Zyklen, die dafür sorgen, dass die Nachkommen unter günstigen Umweltbedingungen heranwachsen. Bei den Tieren muss also neben geeigneten Witterungsbedingungen auch die Nahrung für die Jungenaufzucht in ausreichendem Maße vorhanden sein. Für Pflanzen müssen gute Wachstumsbedingungen herrschen, also gute Lichtbedingungen und ausreichender Wasser- und Nährstoffgehalt. Dazu müssen die Fortpflanzungszyklen synchronisiert sein, was durch Hormone geschieht. Bei Tieren mit innerer Befruchtung müssen die Partner sich finden und ihre Paarungsbereitschaft durch artspezifische Verhaltensweisen (► Kap. 9.6) signalisieren. Doch auch bei einer äußeren Befruchtung ist ein Balzverhalten sinnvoll, um die Besamung (Vereinigung der Spermazelle mit der Eizelle) sicherzustellen. Daher kann man bei vielen Amphibien und Fischen ein solches Verhalten beobachten. Typisch ist auch das Anlocken des Sexualpartners über Pheromone (► Kap. 5.7), wie es bei vielen Insekten stattfindet.

Der Vorteil der geschlechtlichen Fortpflanzung ist die Neukombination des Erbguts. Durch die Vielzahl der Kombinationsmöglichkeiten kann eine Art auch bei wechselnden Umweltbedingungen Nachkommen erzeugen, die mit diesen neuen Bedingungen zurechtkommen.

## 6.3 Generationswechsel

Generationswechsel bedeutet, dass sich aufeinanderfolgende Generationen einer Art auf unterschiedliche Weise fortpflanzen. Beim **primären Generationswechsel** alternieren sich **geschlechtlich** und **ungeschlechtlich** fortpflanzende Generationen. Beim **sekundären Generationswechsel** kommt es z. B. zu einem Wechsel zwischen sich **geschlechtlich** fortpflanzenden Generationen und solchen, die sich parthenogenetisch, also **unisexual**, vermehren. Außerdem gibt es Arten, die einen obligatorischen Generationswechsel haben, bei denen also regelmäßig abwechselnd sexuelle und asexuelle Fortpflanzung auftritt, und solche, bei denen der Generationswechsel fakultativ und damit meistens von den Umweltbedingungen abhängig ist. Einen Generationswechsel gibt es bei vielen Einzellern, bei Algen, Moosen, Farnen sowie bei verschiedenen Würmern und bei Nessel- und Manteltieren. Beim **heterophasischen Generationswechsel** lösen sich haploide und diploide Generationen ab, während beim **homophasischen Generationswechsel** die Kernphase in den Generationen gleich ist. Weiterhin kann man differenzieren zwischen **heteromorphem** – die Generationen sehen unterschiedlich aus – und **isomorphem** – die Generationen sind äußerlich gleich – Generationswechsel.

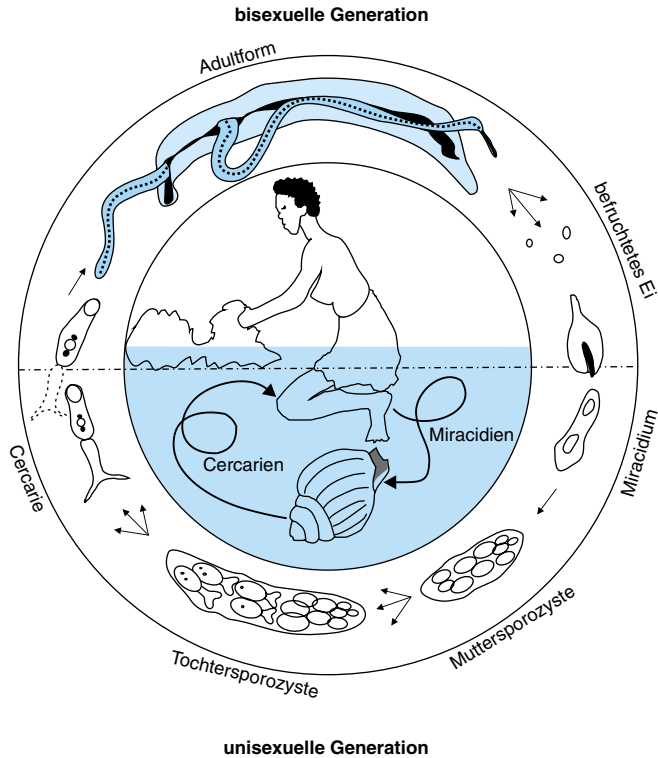
Bei den **Farnen** liegt ein heterophasischer, heteromorpher Generationswechsel vor. Eine Spore keimt und aus ihr entwickelt sich der **Gametophyt**. Der Gametophyt (Vorkeim) ist die Gameten bildende Generation, die sich geschlechtlich fortpflanzt. Er ist, da er aus einer haploiden Spore (auch **Meiospore** genannt) hervorgeht, ebenfalls haploid. Im Fall der Farne wird dieser Vorkeim als **Prothallium** bezeichnet. Das Prothallium ist nur wenige Millimeter groß, grün und ähnelt einem Lebermoos. Auf ihm entstehen die Fortpflanzungsorgane, die männlichen



• **Abb. 6.1:** Schema eines heterophasischen Generationswechsels. Die diploide Phase ist blau unterlegt.

**Antheridien** und die weiblichen **Archegonien**. Die Antheridien bilden die sogenannten Spermatozoiden und die Archegonien die Eizellen. Ist ausreichend Feuchtigkeit vorhanden, schwimmen die Spermatozoiden zu den Eizellen und befruchten diese. Aus der befruchteten Eizelle, der **Zygote**, wächst ein diploider **Sporophyt** heran. Sporophyten sind die diploide Generation der Pflanzen, die in der Lage ist, Sporen zu produzieren. Im Fall der Farne ist der Sporophyt die uns bekannte Farnpflanze mit ihren Wedeln. An der Unterseite der Farnwedel bilden sich die Sporenbhälter (**Sporangien**). In einem zentral stehenden Gewebe dieser Sporangien bilden sich die Sporenmutterzellen, aus denen durch Meiose die Sporen (**Meiosporen**) werden. Diese werden, wenn die Sporangien reif sind und aufplatzen, durch den Wind verbreitet. Einen Überblick über einen solchen heterophasischen Generationswechsel gibt •Abbildung 6.1. Während bei den Farnen der Sporophyt die augenfällige Pflanze ist, ist die grüne uns bekannte **Moospflanze** der Gametophyt, also die haploide Generation. Dagegen ist der Sporophyt bei den Moosen keine eigenständige Pflanze, sondern sitzt dem Gametophyten als kleine Kapsel mit Stiel auf und wird von ihm ernährt.

Einen sekundären Generationswechsel machen beispielsweise die **Trematoden** (Saugwürmer) durch. Zu ihnen gehören der Kleine Leberegel und der Pärchenegel, der die Bilharziose verursacht. Beim Pärchenegel schlüpfen aus den befruchteten

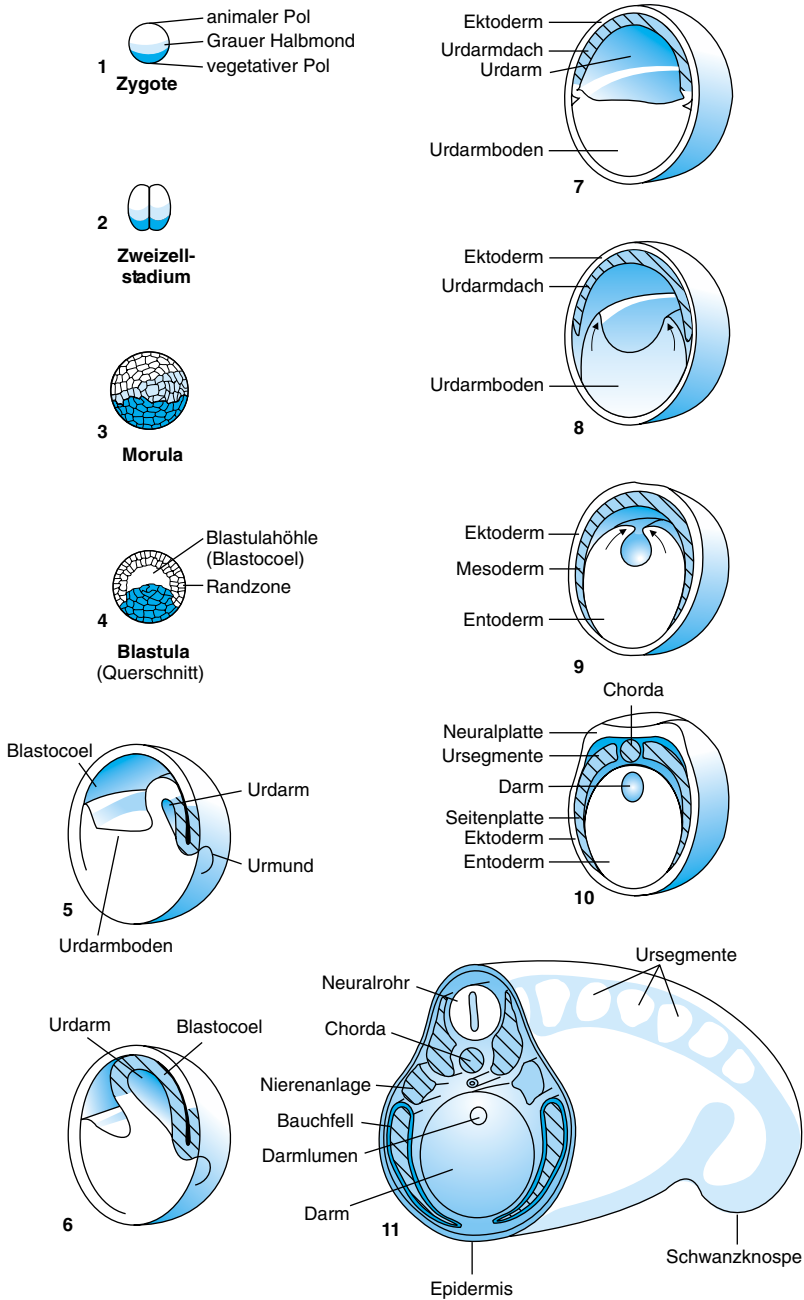


○ **Abb. 6.2:** Entwicklungszyklus des Pärchenegels (*Schistosoma*).


Eiern im Wasser Wimperlarven (**Miracidien**). Diese besiedeln einen **Zwischenwirt** (meistens Schnecken). Es kommt zur Entwicklung von **Mutter- und Tochtorsporozysten**, aus denen dann **Cercarien** entstehen. Die Entstehung dieser Zwischenstadien beruht auf Parthenogenese. Die Cercarien verlassen den Zwischenwirt und suchen den **Endwirt**, in diesem Fall den Menschen, auf. Im Wirt entwickeln sich die Cercarien zu erwachsenen Pärchenegeln. Die Egel paaren sich und das Weibchen legt Eier, die über den Kot ausgeschieden werden und sich zu Miracidien entwickeln (○ Abb. 6.2). Bei vielen Parasiten ist der Generationswechsel mit einem Wirtswechsel verknüpft.


## 6.4 Entwicklung des Keims bei Tieren

Kurz nach der Befruchtung beginnt die **Zygote** sich zu teilen, man spricht in diesem Fall von einer **Furchung**. Es handelt sich um eine rasche Folge von mitotischen Teilungen (► Kap. 1.6.1), bei der die Zellen nicht wachsen, sondern das Cytoplasma der Zygote auf die Zellen verteilt wird. Die so entstandenen Zellen werden auch als



• **Abb. 6.3:** Entwicklung eines Amphibien-Eies.  
Das sich bildende Mesoderm ist schraffiert dargestellt.

**Blastomere** bezeichnet. Aus einer Zygote entstehen also zunächst zwei, dann vier, dann acht, 16, 32 usw. Zellen. Aus dem befruchteten Ei wird ein mehrzelliges Gebilde, das einer Maulbeerfrucht ähnelt und daher als **Maulbeerkeim** oder **Morula** bezeichnet wird. Aus diesem lockeren Zellhaufen entwickelt sich dann der **Blasenkeim**, die **Blastula**, indem sich in der Mitte ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum (das **Blastocoel**) bildet. Dabei rücken die Zellen nach außen und flachen sich ab, sodass sich eine glatte Hohlkugel bildet (siehe  Abb. 6.3). Dabei sieht diese Hohlkugel nicht bei jeder Tierart gleich aus, sondern ihr Aussehen ist abhängig von dem Dotterreichtum des Eies. Grundsätzlich unterscheidet man bei den Eiern einen **animalen** und einen **vegetativen Pol**. Zwischen beiden ist eine schwach pigmentierte Zone, als grauer Halbmond zu erkennen. Mit dem Erscheinen des grauen Halbmondes sind die Achsen (rechts-links, dorsal-ventral) festgelegt. Am vegetativen Pol befindet sich der Dotter, er dient der Ernährung des sich entwickelnden Keimes. Der animale Pol dagegen ist dotterarm. Die Zellen des animalen Pols teilen sich rascher als die des vegetativen Pols. Daher liegt das Blastocoel bei dotterreichen Eiern, z. B. bei denen der Frösche, am animalen Pol.

An dieses Blastula-Stadium schließt sich das **Gastrula-Stadium** an, der zu diesem Stadium führende Vorgang ist die **Gastrulation**. Dazu kommt es zunächst zu einer Einstülpung der Wand des Blastula-Keims, wodurch eine spaltförmige Öffnung, der **Urmund**, entsteht. Das Material, das in den Hohlraum einwandert, bildet den **Urdarm**. Die Gastrula ist doppelwandig, es existiert nun das äußere Keimblatt (Ektoderm). Außerdem differenziert man in das obere dünne Urdarmdach und den inneren dicken Urdarmboden. Mit Fortschreiten der Gastrulation schiebt sich das Urdarmdach zwischen Urdarmboden und Ektoderm. Man kann nun drei Schichten unterscheiden: das äußere **Ektoderm**, das innere **Entoderm** (inneres Keimblatt) und das zwischen beiden liegende **Mesoderm** (mittleres Keimblatt). An die Gastrulation schließt sich die **Organogenese** (Organbildung) an, die mit der **Neurulation** beginnt. Dazu flacht sich das über dem Urdarmdach liegende Ektoderm ab, es bilden sich **Wülste**, die sich immer mehr annähern und schließlich miteinander verschmelzen. Dadurch entsteht ein Rohr, das **Neuralrohr**. Die sich durch das Abflachen bildende Platte wird **Neuralplatte** genannt, die Wülste heißen **Neuralwülste**. Es ist die erste Anlage des Zentralnervensystems, aus dessen vorderem Teil sich das Gehirn und aus dessen hinterem Teil sich das Rückenmark entwickelt. Der Keim wird nun als **Neurula** bezeichnet. Anschließend wächst der Keim in die Länge, Kopf und Schwanz heben sich ab, es entstehen die Extremitäten und aus den seitlichen Ausstülpungen des Hirnbläschens bilden sich die Augen. An der Neuralplatte sondern sich die **Neuralleisten** ab, deren Zellen einzeln auswandern und aus denen bestimmte Strukturen hervorgehen ( Tab. 6.1).

Was genau den Keim dazu veranlasst, bestimmte Entwicklungsschritte zu vollziehen, ist auch heute noch nicht eindeutig verstanden. Offenbar spielen bei der Zellbewegung der Gastrulation aber bestimmte Oberflächenmoleküle, die Glykoproteine Laminin und Fibronectin, eine Rolle. Während der ersten Furchungsschritte ist es wahrscheinlich die unterschiedliche Verteilung des Cytoplasmas und damit auch von dessen Inhaltsstoffen, die für eine Bildung beispielsweise der Körperachsen sorgt. Danach sind es die Interaktionen zwischen den Zellen, die für eine unterschiedliche Genaktivität sorgen und somit eine Spezialisierung der Zel-

▣ **Tab. 6.1:** Keimblätter und die sich daraus entwickelnden Organe und Gewebe sowie die Abkömmlinge der Neuralleistenzellen.

Keimblatt	Organe bzw. Gewebe
<b>Ektoderm</b>	Haut und Nägel Sinnesorgane der Oberhaut Nervensystem Augenlinse Labyrinth im Innenohr Zahnschmelz Anfang und Ende des Darmkanals
<b>Mesoderm</b>	Knorpel und Knochen Herz und Blutgefäße Lymphgefäße Muskulatur Exkretionssystem Geschlechtsorgane Bindegewebe Nebennierenrinde
<b>Entoderm</b>	Auskleidung (Epithel) des Magen- und Darmtrakts und der Atemorgane Harnblase und Harnröhre Leber Bauchspeicheldrüse Schilddrüse und Nebenschilddrüse
<b>Neuralleistenzellen</b>	Nebennierenmark Zellen des peripheren Nervensystems, z. B. Neuronen des Sympathikus, Schwann-Zellen (Myelinscheide) Hirnhäute Pigmentzellen Dentinkeime der Zähne

### **Proto- und Deuterostomier**

Bei den Protostomiern (den Urmundtieren) wird der ursprünglich im Keim angelegte Urmund auch der spätere Mund. Typisch für Protostomier ist außerdem das bauchwärts gelegene Nervensystem (Bauchmark) und das rückenwärts gelegene Herz. Zu den Protostomiern gehören niedere Tiere wie Würmer, Mollusken und Arthropoden (Gliedertiere). Anders verläuft die Entwicklung bei den höheren Tieren wie z. B. den Echinodermaten (Stachelhäuter) und den Wirbeltieren. Sie sind Deuterostomier (Neumundtiere), bei denen sich durch das Längenwachstum der Urmund verkleinert und zum späteren After wird. An dem dem Urmund entgegengesetzten Ende bildet sich eine neue Mundöffnung. Konsequenz dieser Umbildung ist das meist dorsal liegende Nervensystem (Rückenmark) und das bauchwärts liegende Herz.

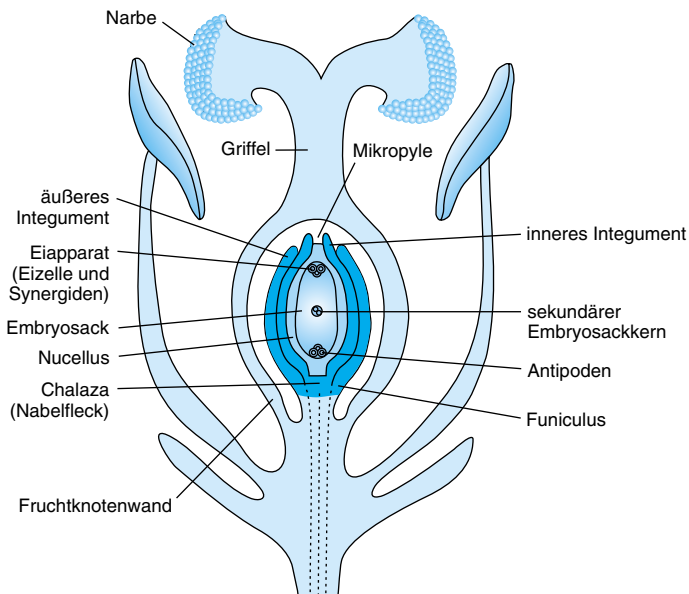


len vorantreiben. Verantwortlich sind hier chemische Signale. Durch Versuche konnte gezeigt werden, dass z. B. die Zellen bis zum Gastrulastadium beim Molch noch in der Lage sind, alle Gene zu aktivieren und einen neuen Organismus entstehen zu lassen. Ab dann aber sind sie festgelegt in ihrem Entwicklungsprogramm, sie sind determiniert.

## 6.5 Entwicklung bei Samenpflanzen

Wie bereits für die Moose und Farne beschrieben, durchlaufen auch Samenpflanzen einen **Generationswechsel** (► Kap. 6.3). Allerdings ist bei ihnen der Gametophyt stark reduziert und nur Teil des Sporophyten. Der **Sporophyt** ist die bekannte Pflanze, also ein Baum, Strauch oder ein Kraut. Der männliche Gametophyt ist das **Pollenkorn** mit dem **Pollenschlauch**. Der weibliche Gametophyt ist der **Embryosack**, der von der Samenanlage ernährt wird.

Die Blüte trägt die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane der Pflanze und ist außerdem vielfach noch von einer Hülle umgeben, die aus sterilen Blättern besteht. Der weibliche Teil sind die **Fruchtblätter**, die in ihrer Gesamtheit **Gynoeceum** genannt werden und die Samenanlagen tragen. Letztere liegen bei den Nacktsamern (Gymnospermen) frei und sind bei den Bedecksamern (Angiospermen) vom **Fruchtknoten** umgeben, der sich aus den Fruchtblättern bildet. Der Fruchtknoten läuft im **Griffel** aus, dessen oberer Teil die **Narbe** bildet.



• **Abb. 6.4:** Aufbau der Samenanlage.

## 11 Evolution

Das Wort Evolution bedeutet langsame, allmähliche Entwicklung. Die Evolution behandelt also die stammesgeschichtliche Entwicklung der Lebewesen auf der Erde. Die heutige Artenvielfalt (ca. 1,5 Millionen Tierarten und 400.000 Pflanzenarten) hat sich im Laufe der letzten Jahrmillionen entwickelt. Dabei sind heutige Arten aus einfacheren Vorfahren hervorgegangen. Dieser Prozess ist nicht abgeschlossen, sondern findet auch weiterhin statt. Für uns wirken die Arten nur unveränderlich, da der Vorgang der Artbildung sich in sehr großen Zeiträumen abspielt.

### 11.1 Evolutionstheorien

Jahrtausendlang war die Schöpfungslehre grundlegende Theorie für die Entstehung der Arten. Nach einem göttlichen Schöpfungsplan sollen die Arten entstanden und in ihrer Ausprägung unveränderlich sein. Erst im 18. Jahrhundert führte die genauere Beschäftigung mit der Natur langsam zum Aufkommen neuer Theorien der Artenstehung. Als Erster ordnete **Carl von Linné** (1707–1778) die Organismen in systematische Kategorien; er führte die binäre Nomenklatur ein, bei der jede Art einen zweiteiligen Namen erhält. Der erste Name benennt die **Gattung**, der zweite die **Art**, z. B. heißt die Honigbiene *Apis mellifera*, *Apis* benennt die Gattung, *mellifera* kennzeichnet die Art. Linné vertrat hinsichtlich der Evolution die dem Schöpfungsbericht angelehnte Lehre von der Konstanz der Arten. **Georges Baron de Cuvier** war Begründer der Paläontologie und der vergleichenden Anatomie. Cuvier untersuchte die Abfolge von Fossilien (Versteinerungen, Überreste von Tieren und Pflanzen) im Pariser Becken. Dabei konnte er feststellen, dass in jeder Schicht charakteristische Fossilien zu finden waren und dass die Fossilien tieferer Schichten der heutigen Flora und Fauna sehr unähnlich waren. Auch konnte er in den einzelnen Schichten immer wieder Arten identifizieren, die in den darauffolgenden Schichten nicht mehr auftauchten. Aus diesen Erkenntnissen entwickelte Cuvier seine Theorie von der Entstehung der Arten, die **Katastrophentheorie**. Das Verschwinden, also das Aussterben der Arten erklärte er mit lokalen Naturkatastrophen wie Dürren oder Überschwemmungen. Danach sollen andere Arten aus benachbarten Regionen das Gebiet wieder besiedelt haben.

**Jean-Baptiste de Lamarck** (1744–1829) gilt als Begründer der Abstammungslehre; er deutete die Ähnlichkeiten und Übergänge der Arten als zeitliche Abfolge. Er ging also von einem **kontinuierlichen Artenwandel** aus. Allerdings führte er die Veränderungen der Arten auf den Gebrauch oder Nichtgebrauch von Organen zurück. Dadurch sollte es bei veränderten Umweltbedingungen zur Veränderung von Organen oder Körperteilen kommen. Schlussendlich sollten solche im Laufe des Lebens **erworbenen Eigenschaften vererbt** werden. Somit müsste das ständige Recken des Halses bei Giraffen, um an das Laub der Bäume zu kommen, dazu führen, dass der Hals sich verlängert und dass diese Eigenschaft dann an die Nachkommen weitergegeben wird. Dementsprechend führte der dauernde Aufenthalt von Maulwürfen unter der Erde aufgrund des Nichtgebrauchs der Augen zu einer Erblindung, die dann an die Nachkommen weitergegeben wurde. Lamarck

ging also davon aus, dass Evolution **zielgerichtet** erfolgt und dass Modifikationen vererbt werden. Durch die Erkenntnisse der Genetik konnte diese Weitergabe von erworbenen Eigenschaften wissenschaftlich widerlegt werden.

Unabhängig voneinander stellten **Charles Darwin** (1809–1882) und **Alfred Russel Wallace** (1823–1913) 1858 ihre Evolutionstheorien vor. 1859 veröffentlichte Darwin dann sein Buch „The Origin of Species“, in dem er seine Gedanken zur Evolution darlegte. Darwins Evolutionstheorie kann man in einigen wesentlichen Aussagen zusammenfassen:

1. **Überproduktion:** Lebewesen haben mehr Nachkommen, als es zur Erhaltung der Art erforderlich ist.
2. **Ressourcen:** Die Ressourcen in einem Lebensraum sind begrenzt.
3. **Konstanz der Populationsgröße:** Über einen längeren Zeitraum bleibt die Größe einer Population relativ konstant, somit muss die Sterblichkeit hoch sein.
4. **Variabilität:** Individuen einer Art unterscheiden sich in ihren Merkmalen. Diese Merkmale sind zum großen Teil vererbbar und werden an die Nachkommen weitergegeben.
5. **Selektion:** Individuen einer Population stehen sich im Kampf ums Dasein (struggle of life) gegenüber, wobei der am besten Angepasste sich durchsetzen kann und überlebt (survival of the fittest).
6. **Änderung der Arten:** Die ungleiche Überlebens- und Fortpflanzungsfähigkeit führt zu einer Veränderung innerhalb der Art, indem sich vorteilhafte Gene über Generationen hinweg durchsetzen.

Genetische Variabilität und Selektion sind also die Triebfedern der Evolution. Darwin sah somit die Evolution als nicht zielgerichtet, sondern als **zufällig** an.

## 11.2 Evolutionsfaktoren

Bei Evolutionsfaktoren handelt es sich um Faktoren, die für die Änderung der Häufigkeit eines Allels in einer Population verantwortlich sind. Sie sind für die Anpassungen der Lebewesen an ihre Umwelt verantwortlich.

### 11.2.1 Variabilität und Mutation

Als Population wurde bereits in ► Kapitel 10.3 eine Gruppe von Lebewesen einer Art definiert, die in einem bestimmten Gebiet leben und sich untereinander fortpflanzen können. Innerhalb einer Population findet man keine zwei Individuen, die absolut identisch sind. Die vorhandene Variabilität ist uns bei den Menschen geläufig. Jeder Mensch hat ein individuelles Aussehen und individuelle Charaktereigenschaften. Solche Variabilitäten findet man bei genauerem Hinsehen auch bei Tieren und Pflanzen, so variieren die Gehäuse von Heideschnecken in einem weiten Spektrum. Variabilität kann auf mehreren Ursachen beruhen. Zum einen kann es sich um **Modifikationen** eines Merkmals handeln, was für die Evolution keine Rolle spielt, da Modifikationen nicht an die Nachkommen vererbt werden. Zum anderen kann es durch Zuwanderung von Individuen anderer Populationen zu einer

Variabilität kommen. Schließlich werden Unterschiede durch **Mutation** und **Rekombination** bewirkt.

Jede Population verfügt über einen bestimmten **Genpool**, das sind alle Gene dieser Population. Durch Mutationen (► Kap. 7.1.4) entstehen nun neue Genvarianten. Diese Genvarianten werden durch zufällige **Rekombination** in der Meiose (► Kap. 1.6.2) neu verteilt und es entsteht eine Vielzahl neuer Genotypen.

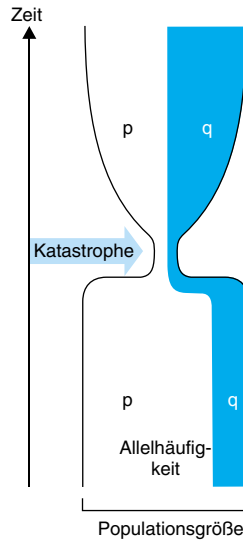
**Mutationen** erfolgen **spontan**, sie stellen das Rohmaterial für die stammesgeschichtliche Entwicklung dar. Mutationen sind ungerichtet und zufällig. Bereits die Änderung nur einer Basenpaarung kann zu einem funktionsunfähigen Protein führen. Für den Träger können Mutationen von Vorteil sein, ebenso aber auch neutral oder gar nachteilig. Die Wahrscheinlichkeit für nachteilige Mutationen ist deutlich größer als für vorteilhafte, da die Organismen sich im Lauf von Jahrmillionen zu komplexen Systemen entwickelt haben, die an ihre Umwelt angepasst sind. Weitere Verbesserungen sind in einer stabilen Umwelt unwahrscheinlich. Verändert sich die Umwelt jedoch, erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, dass eine Mutation für ein Individuum zum Vorteil gereicht, sodass dieses sich bevorzugt fortpflanzen kann.

Insbesondere bei Organismen mit einer **kurzen Generationszeit** bewirken Mutationen eine große genetische Variabilität, die bei veränderten Umweltbedingungen zu einer raschen Anpassung führen kann. Als Beispiel ist die schnell auftretende Resistenz von Bakterien gegenüber Antibiotika zu nennen. Auch beim HI-Virus führt die hohe Mutationsrate dazu, dass Medikamente rasch ihre Wirkung verlieren (► Kap. 8.1.5) und Impfungen derzeit unwahrscheinlich erscheinen.

Viele Mutationen treten im diploiden Organismus nicht in Erscheinung, weil sie rezessiv sind, sodass sie sich erst im homozygoten Individuum ausprägen können. Dennoch bleibt bei Heterozygoten das rezessive Merkmal erhalten. Dadurch entsteht ein großer Genpool, der auch Allele enthält, die unter den geltenden Umweltbedingungen nicht von Vorteil sind, was sich bei wechselnden Umweltbedingungen allerdings ändern kann.

Die **Allelhäufigkeit** einer Population ändert sich nicht nur durch Mutationen, sondern auch durch den sogenannten Genfluss. Unter **Genfluss** versteht man das Einbringen von Genen in den Genpool einer Population durch Migration (Wanderung). Genfluss bewirkt, dass sich Populationen in ihrer Allelhäufigkeit annähern. Genfluss verursacht eine erhöhte genetische Variabilität der Population und damit eine bessere Anpassungsfähigkeit an sich ändernde Umweltbedingungen.

**Gendrift** ist eine zufällige Veränderung der Allelhäufigkeit innerhalb einer Population. Die Wirksamkeit der Gendrift als Evolutionsfaktor ist wohl nur für kleine Populationen gegeben. Sie ist von Bedeutung bei den **Gründerpopulationen**, d. h. dass eine Zufallspopulation ein Gebiet bevölkert, die nur einen bestimmten Ausschnitt des Genpools der Ausgangspopulation in sich trägt. Dies kann beispielsweise dann auftreten, wenn eine kleine Population eine Naturkatastrophe überlebt und den Grundstock für die Neubesiedlung des Lebensraums bildet. Man spricht hier auch von einem **Flaschenhalseffekt** bei der Wiederbesiedlung eines Gebietes nach einer Naturkatastrophe (◉ Abb. 11.1). Dabei kann bei der Wiederbesiedlung nur auf den Genbestand der Überlebenden zurückgegriffen werden; dadurch kommt es zu einer Verschiebung der Allelhäufigkeit in der neuen Popula-



• **Abb. 11.1:** Flaschenhalseffekt bei der Wiederbelebung eines Gebietes nach einer Naturkatastrophe.

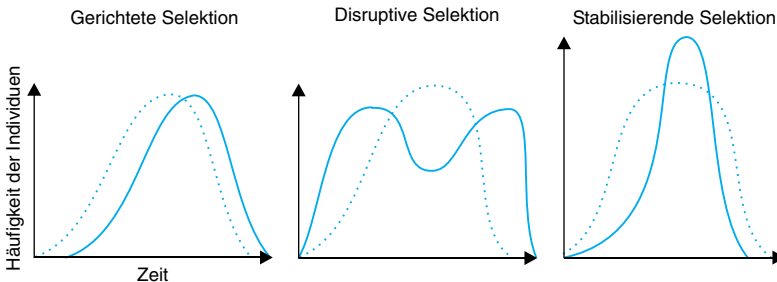
tion im Vergleich zur Ausgangspopulation. So kann es auch dazu kommen, dass sich ehemals ungünstige Merkmale ausbreiten können, weil Fressfeinde oder Konkurrenten nun fehlen.

### 11.2.2 Selektion

Während durch Mutationen das Rohmaterial für die Evolution zur Verfügung gestellt wird, gibt die Selektion der Evolution eine Richtung. Die natürliche Selektion ist eine Auslese, durch die die am besten angepassten Individuen überleben und sich fortpflanzen. Letztlich ist es der **Phänotyp** eines Individuums, der sich mit der Umwelt auseinandersetzt. Die Selektion wirkt auf den Phänotyp ein, dadurch wird eine Population an ihre Umwelt angepasst, indem Genotypen, die von Vorteil sind, zunehmen oder erhalten bleiben. Ein Beispiel dafür stellen die Birkenspanner in Großbritannien in der Mitte des 19. Jahrhunderts dar. Diese Falter haben gewöhnlich ein helles, scheckiges Muster, sodass sie insbesondere auf der Borke von Birken nur schwer auszumachen sind. Durch diese Tarnung sind sie vor ihren natürlichen Feinden, z. B. Meisen und Rotkehlchen, recht gut geschützt. Hin und wieder treten dunkle Varianten des Birkenspanners auf. Obwohl dieses Merkmal dominant vererbt wird, war die Zahl dunkler Falter in einer Population deutlich geringer als die heller, da die dunkle Variante aufgrund ihrer schlechteren Tarnung einem höheren Selektionsdruck unterworfen war. Mitte des 19. Jahrhunderts stellte man jedoch ein Überwiegen der dunklen Birkenspanner gegenüber der helleren Form fest. Untersuchungen zeigten, dass durch die Industrialisierung der Rußanteil in der Luft deutlich gestiegen war, was zu einer Verfärbung der Baumstämme führte. Auf den rußgeschwärzten Borken waren nun die dunkleren Birken-

spanner besser getarnt als die hellen. Somit wurden die hellen Varianten vermehrt gefressen und ihr Anteil nahm ab. Durch die Selektion begünstigt sind die Individuen, deren Merkmale dafür sorgen, dass sie mehr fortpflanzungsfähige Nachkommen erzeugen. Die **Fitness** dieser Individuen ist größer.

Grundsätzlich kann man drei Selektionstypen unterscheiden: die gerichtete (transformierende), die disruptive (aufspaltende) und die stabilisierende Selektion (◉ Abb. 11.2). Bei der **gerichteten Selektion** kommt es zu einer Änderung des Genpools einer Population. Ein solcher Fall liegt bei dem oben genannten Beispiel des Birkenspanners vor. Durch die veränderten Umweltbedingungen kommt es zur bevorzugten Fortpflanzung der dunklen Variante und ihr Anteil im Genpool nimmt zu. Die gerichtete Selektion führt zur Verschiebung der Häufigkeitskurve bestimmter Varianten in eine Richtung. Oftmals werden zuvor seltene Formen bevorzugt. Bei der **aufspaltenden Selektion** werden Phänotypen, die an den beiden Extremen eines Spektrums liegen, gleichermaßen begünstigt. Die vormals häufigste Form wird hingegen zurückgedrängt. Die beiden Extreme bilden unterschiedliche ökologische Nischen (► Kap. 10.2.1). Durch die **disruptive Selektion** kann es bei veränderten Umweltbedingungen zur Rassen- und schließlich zur Artbildung kommen. Als Beispiel für eine aufspaltende Selektion, die zur Artbildung geführt hat, kann man die Darwinfinken heranziehen. Darwinfinken besiedeln die Galapagos-Inseln, die ca. 1000 Kilometer vor der Küste Ecuadors liegen. Eine Gründerpopulation wurde vermutlich durch Stürme auf die Inseln verfrachtet. Dort vermehrten sie sich aufgrund der guten Nahrungs- und Brutbedingungen. Zunehmend kam es jedoch zu einer intraspezifischen Konkurrenz (► Kap. 10.2.1) um Nahrung und Brutplätze. Durch eine geografische Separation auf andere Inseln bildeten die Finken unterschiedliche ökologische Nischen, sodass heute 13 Darwinfinken-Arten die Galapagos-Inseln bevölkern, vom Insektenfresser bis zum Pflanzenfresser, auf Bäumen, am Boden oder in Kakteen lebend. Bei der **stabilisierenden Selektion** werden die häufigsten vorkommenden Varianten begünstigt, während die extremen Formen benachteiligt sind. Stabilisierende Selektion findet vor allem bei gleich bleibenden Umweltbedingungen statt. Varianten um den Mittelwert herum kommen bevorzugt zur Fortpflanzung. Die Variabilität der Phänotypen nimmt so ab.



◉ **Abb. 11.2:** Auswirkungen der gerichteten, der disruptiven und der stabilisierenden Selektion. Gestrichelte Linie = ursprüngliche Population.

**Selektionsfaktoren** sind alle Faktoren, die Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg (Fitness) eines Individuums nehmen. Dazu gehören sowohl biotische als auch abiotische Umweltfaktoren (► Kap. 10.1.1 und ► Kap. 10.1.3).

Durch die Selektion erhöht sich also letztendlich die Häufigkeit der an die herrschenden Umweltbedingungen angepassten Phänotypen in einer Population. Die Häufigkeit bestimmter Allele in einer Population kann durch statistische Methoden untersucht werden. Dazu entwickelten der britische Mathematiker George Hardy und der deutsche Arzt Wilhelm Weinberg unabhängig voneinander eine Methode, um die Häufigkeit von Allelen in einer Population bestimmen zu können. Folgende Bedingungen wurden für eine solche ideale Population vorausgesetzt:

- Die Population ist unendlich groß, Geburt und Tod einzelner Individuen spielen keine Rolle.
- Mutationen finden nicht statt.
- Die Wahrscheinlichkeit, dass die Individuen der Population sich paaren, ist für alle gleich groß (Panmixie).
- Es gibt keine Selektion, d. h. es existieren keine Selektionsvor- oder -nachteile für bestimmte Genotypen.
- Zu- oder Abwanderung kommt nicht vor.

Die **Hardy-Weinberg-Regel** besagt, dass die Allelhäufigkeiten und damit der Genpool einer idealen Population konstant bleiben. Die Allelhäufigkeiten stehen in einem stabilen Gleichgewicht zueinander. Kommt in einer Population ein Gen in den Allelen A und a vor, so ergeben sich die Genotypen AA, Aa und aa. Die relative Häufigkeit des Allels A wird mit p, die des Allels a mit q bezeichnet. Es gilt:

$$p + q = 100\% = 1$$

Für die Häufigkeiten der Genotypen in der F<sub>1</sub>-Generation gilt:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

Dabei ist p<sup>2</sup> die Häufigkeit von AA, pq die Häufigkeit von Aa und q<sup>2</sup> die Häufigkeit von aa. Mit diesen Formeln kann man die Häufigkeit eines Allels in einer Population berechnen, wenn man die Häufigkeiten der einzelnen Genotypen kennt. Ist die Allelhäufigkeit bekannt, kann man die Häufigkeit der Genotypen errechnen.

Phenylketonurie tritt beispielsweise mit einer Wahrscheinlichkeit von 1:10.000 in der Bevölkerung auf. Die Krankheit wird rezessiv vererbt, d. h. nur Individuen mit der Allelkombination aa sind erkrankt. Da ein Mensch von 10.000 erkrankt ist, ist die Häufigkeit von aa 0,0001. Damit ergibt sich für q = 0,01 (die Wurzel aus 0,0001). Da p und q addiert 1 ergeben müssen, ist p = 0,99. Die Häufigkeit der Allelkombination Aa errechnet sich aus 2pq, d. h. 2 × (0,99 × 0,01) = 0,0198. Geht man zu den theoretischen 10.000 Personen zurück, so ist also 1 Person erkrankt (aa), 198 Personen sind heterozygot (Aa) und 9801 Personen sind homozygot für A.

Hat man in einer Population von 16.000 Kaninchen 40 weiße Kaninchen, wobei das Merkmal „weiße Fellfarbe“ rezessiv vererbt wird, kann man die Zahl homo- und heterozygoter Tiere berechnen. Die Häufigkeit des Genotyps aa ergibt sich folgen-

dermaßen:  $q^2 = 40/16.000 = 1/400 = 0,0025 = 0,25\%$ . Die Allelhäufigkeit von  $a$  ist die Wurzel aus  $q^2$ :  $q = 0,05 = 5\%$ . Damit kann man nun auch die Allelhäufigkeit von  $A$  ausrechnen, da  $p + q = 1$  ergibt sich:  $p = 1 - q = 1 - 0,05 = 0,95 = 95\%$ . Damit ergibt sich dann für den Genotyp  $AA$ :  $p^2 = 0,95^2 = 0,9025 = 90,25\%$ . Weiterhin kann man nach  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$  die relative Häufigkeit des Genotyps  $Aa$  errechnen.  $2pq = 2 \times 0,95 \times 0,05 = 0,095 = 9,5\%$ . Auch die absoluten Häufigkeiten der einzelnen Genotypen sind nun berechenbar. Genotyp  $aa$  war gegeben und ist damit bekannt, Genotyp  $AA$  ergibt sich nach:  $p^2 \times 16.000 = 0,9025 \times 16.000 = 14.440$ , für Genotyp  $Aa$  ergibt sich  $2pq \times 16.000 = 0,095 \times 16.000 = 1520$ . Damit sind 1520 der 15.960 normal gefärbten Kaninchen heterozygot.

In den von der Hardy-Weinberg-Regel geforderten idealen Populationen findet keine Evolution statt. Unter natürlichen Bedingungen kommt es jedoch immer wieder zu Änderungen des Genpools, da die für die ideale Population geforderten Voraussetzungen nicht gegeben sind. Dennoch kann man diese Regel anwenden, um näherungsweise Allelhäufigkeiten in realen Populationen zu berechnen.

### 11.2.3 Isolation und Artbildung

„Art“ oder „Spezies“ ist ein grundlegender Begriff aus der Systematik. Angehörige einer Art sind durch Abstammung miteinander verbunden und ähneln sich durch Gestalt, Physiologie und Verhalten. Sie sind dazu in der Lage, gemeinsam **frucht-bare Nachkommen** zu zeugen. Damit bilden Angehörige einer Art eine **potenzielle Fortpflanzungsgemeinschaft**.

Damit Mutation und Selektion die Entstehung neuer Arten bewirken können, ist eine Isolierung von Teilpopulationen notwendig. Damit werden die Genpools voneinander getrennt (**genetische Separation**). Gene, die während der Isolation mutieren, können dann nicht mehr in den Genpool der anderen Population gelangen. Faktoren, die so eine Durchmischung des Genpools beeinträchtigen, bezeichnet man als Isolationsmechanismen:

- **Ökologische Isolation:** Da Teilpopulationen unterschiedliche Lebensräume bewohnen, kommt es nicht mehr zu einer Begegnung potenzieller Fortpflanzungspartner. Dies ist beispielsweise der Fall bei vielen Parasiten, die unterschiedliche Wirtspflanzen oder Wirtstiere besiedeln und so nicht mehr aufeinandertreffen. Ein weiteres Beispiel sind zwei *Anopheles*-Arten; bei diesen Mücken findet die Larvalentwicklung der einen Art im Brackwasser statt, die der anderen im Süßwasser.
- **Geografische Isolation:** Die Trennung der Genpools geschieht durch geografische Barrieren, wie z. B. Gebirge, Wüsten, Flüsse oder Meere (Inselpopulationen), Trennung von Kontinenten.
- **Ethologische Isolation:** Durch unterschiedliche Verhaltensweisen kommt es nicht zur Paarung artfremder Individuen; solche Unterschiede können im Gesang bei Vögeln (Beispiel Zilpzalp und Fitislaubsänger, die äußerlich kaum voneinander zu unterscheiden sind) oder im Balzverhalten liegen.
- **Jahreszeitliche Isolation:** Durch verschiedene Zeitpunkte der Balz kommt es nicht zur Paarung artfremder Individuen. Hier können Grasfrosch (*Rana tem-*



*poraria*, Mitte Februar bis Mitte April) und Kleiner Wasserfrosch (*Rana lessonae*, Ende April bis Mitte Mai) als Beispiel dienen.

Bei der Artbildung wird folgendermaßen unterschieden:

- **Allopatrische Artbildung:** Bei einer längeren geografischen Isolation von Teilpopulationen entstehen neue Arten. Durch Mutationen entwickeln sich die Populationen auseinander; reichen diese Unterschiede aus, dass sich die Teilpopulationen nicht mehr fruchtbar fortpflanzen können, so haben sich aus einer Art allopatrisch zwei Arten gebildet.
- **Sympatrische Artbildung:** Dabei leben Teilpopulationen in einem Gebiet und entwickeln sich aufgrund anderer Isolationsmechanismen (ethologisch, ökologisch, jahreszeitlich) auseinander.

Die Aufspaltung von Populationen und die Bildung neuer Arten verlaufen in großen Zeiträumen. Zunächst ist die Paarung und Zeugung fertiler Nachkommen trotz bereits vorhandener Unterschiede noch möglich. Es haben sich **Rassen** gebildet. Bei einer weiteren Auseinanderentwicklung kann es dann schließlich zur Artbildung kommen. So kam es infolge der Eiszeit zur Trennung der Rabenkrähen in Europa in zwei Teilpopulationen, wobei die Elbe die Trennlinie darstellte. Daraus entwickelten sich Raben- und Nebelkrähe, deren Artbildungsprozess trotz Verhaltensunterschieden noch nicht vollständig abgeschlossen ist.

In manchen Fällen kommt es zur Ausbildung mehrerer Arten aus einer Stammart aufgrund der Bildung ökologischer Nischen. Eine solche Auffächerung in mehrere Arten, die in für die Evolution meist kurzen Zeiträumen abläuft, wird als **adaptive Radiation** bezeichnet. Dafür als Beispiel können die in ► Kapitel 11.2.2 genannten Darwinfinken gelten. In ähnlicher Weise entwickelten sich die zu den Finken gehörenden Kleidervögel auf Hawaii; dort entstanden aus einer Stammform über 50 verschiedene Arten, von denen heute noch 34 Arten existieren. Sie haben sich auf unterschiedliche Arten des Nahrungserwerbs spezialisiert; grob kann man sie in Nektar- und Samenfresser unterteilen. Die Nektarfresser besitzen lange, gekrümmte Schnäbel, ihre Zungen sind röhrenförmig, sodass sie mit deren Hilfe den Nektar aus den Blüten saugen können (◦ Abb. 11.3). Die Schnäbel der Samenfresser sind dagegen kurz und kaum gekrümmt. Man geht davon aus, dass die Kleidervogel-Arten auf eine einzige Stammform zurückgehen, die auf das 3500 km von der nächsten Festlandsküste entfernte Hawaii verdriftet wurde. Diese Stammart hatte vermutlich einen kurzen Schnabel und eine zum Nektartrinken geeignete Zunge.

### 11.3 Belege für die Evolution

Die in großen Zeiträumen ablaufenden Evolutionsprozesse konnten natürlich nicht direkt beobachtet werden. Anhand zahlreicher Belege kann man diese Prozesse allerdings nachweisen. Dazu gehören anatomische und morphologische Kriterien ebenso wie Fossilien und heutzutage die Erkenntnisse der Molekularbiologie.