

Das Bild der modernen BIOLOGIE



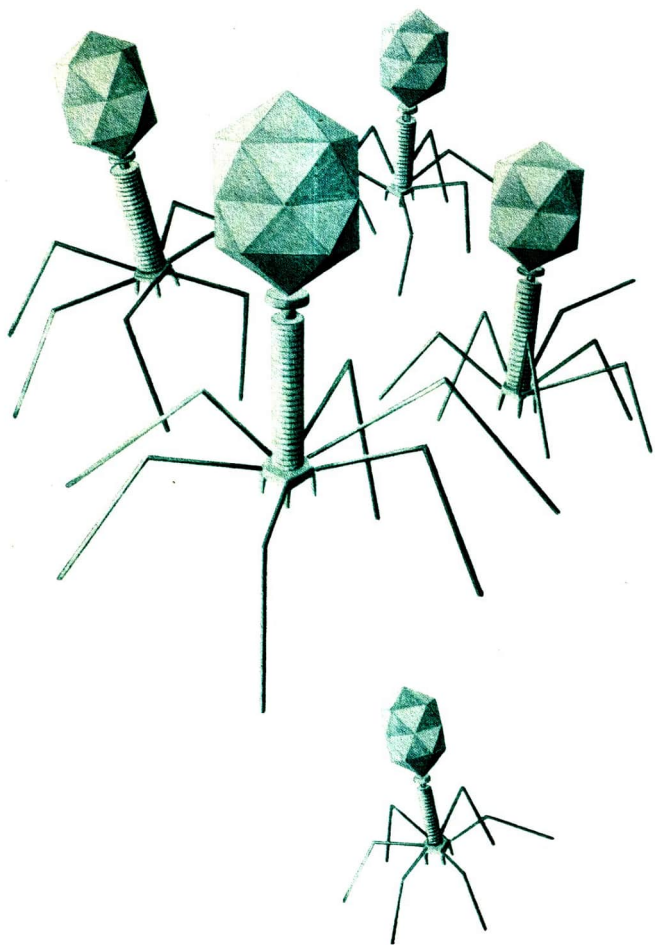
Prof. Dr. habil. Horst Füller

Das Bild der modernen BIOLOGIE

*Mit insgesamt 253 Abbildungen
Illustrationen
von Lutz-E. Müller*

Urania-Verlag
Leipzig · Jena · Berlin

1. Auflage 1980, 1. bis 20. Tausend
Alle Rechte vorbehalten
© Urania-Verlag Leipzig · Jena · Berlin,
Verlag für populärwissenschaftliche Literatur, Leipzig
VLN 212-475/9/80 · LSV 1309
Lektor: Bernd Scheiba
Buchgestaltung: Lutz-E. Müller
Printed in the German Democratic Republic
Lichtsatz: INTERDRUCK Graphischer Großbetrieb
Leipzig – III/18/97
Offsetreproduktion, Druck und buchbinderische
Verarbeitung: Sachsenendruck Plauen
Best.-Nr.: 653 6249
DDR 18,— M



Inhalt

Der Weg zur modernen Biologie 9

Die Entwicklung der biologischen Forschungsrichtungen vom 16. bis 19. Jahrhundert 11

Die Biologie des 20. Jahrhunderts 15

Bausteine des Lebens 21

Die Dimensionen der Lebewesen 21

Überall Zellen 27

Leben und das periodische System der Elemente 34

Die molekularen Bausteine des Lebens 37

Polysaccharide 40

Proteine 41

Nucleinsäuren 46

Lipide 48

Von der Licht- zur Elektronenmikroskopie 50

Die Architektur der Zelle 57

Bioenergetik – ein Hauptkapitel der Zellbiologie 68

ATP – das energetische Kleingeld der Zelle 72

Lebensgeschichte einer Zelle 79

Das Rätsel der Vererbung 88

DNA – Träger der Erbinformationen 90

Die identische Verdoppelung der DNA 93

Der Wirkungsmechanismus der Gene 97

Pflanzen, Tiere und Mikroben 105

Viren – Teilchen an der Grenze des Lebendigen 111

Bakterien als Objekte der modernen Biologie 121

Genübertragung bei Bakterien 124

Die Photosynthese – Grundlage des Lebens 128

Die Umwandlung der Lichtenergie in biochemisch verwertbare Energie 132

Der Weg des Kohlenstoffs bei der Photosynthese 136

Die Organisation des Photosyntheseapparats 138

Die Leistungen des tierischen Organismus 139

Die Organisation des Nervensystems 141

Bioelektrizität – Grundlage für die Funktion des Nervensystems 149

Die Erregungsleitung der Nervenzeile 153

Die Funktion der Sinnesorgane 156

Die Übertragung der Erregung auf andere Zellen 162

Informationsverarbeitung im Nervensystem 167

Der Weg zum Organismus 173

Das Wesen der sexuellen Fortpflanzung 174

Zelldifferenzierung und Genregulation 180

Probleme der Gestaltbildung 185

Zellbastarde 190

Möglichkeiten und Methoden der
Gentechnik 194

Das Problem der Mannigfaltigkeit 201

Die Anzahl der Pflanzen- und Tierarten 202

Die Gliederung der Mannigfaltigkeit 205

Sensationen für den Systematiker 207

Moderne Methoden der systematischen
Forschung 218

*Verwandschaftsaufklärung durch Chromo-
somenanalyse* 221

Die Chemotaxonomie 223

Verhaltensforschung und Taxonomie 226

*Errechnung der Ähnlichkeit – die numerische
Taxonomie* 228

Was ist eine Art? 229

Populationsgenetik – der Schlüssel
zum Verständnis der Artbildung 236

*Die Wirkung der Evolutionsfaktoren
in der Population* 240

*Das Zusammenwirken der Evolutionsfaktoren
bei der Artbildung* 246

Molekularbiologie und Evolution 248

Die Entstehung des Lebens 252

Leben und Umwelt 261

Ökosysteme 262

Energiefluß und Stoffwechsel im Haushalt
der Natur 264

Biogeochemische Kreisläufe 269

Die Dynamik der Ökosysteme 272

Das Problem des Umweltschutzes 275

Ausblick 280

Literatur 282

Bildquellen 285

Namen- und Sachwortregister 287

Ich habe oft gedacht,
um wievieles interessanter doch die Wissenschaft
sein könnte, wenn die Forscher
berichten würden, wie es wirklich geschah,
anstatt es,
wie das in wissenschaftlichen Arbeiten
so oft getan wird, logisch
und unpersönlich darzustellen.

George W. Beadle



Erste Zeugnisse der Faszination des Menschen durch das Lebendige sind die Tierdarstellungen der jungpaläolithischen Eiszeitkunst, wie die abgebildeten, über 15 000 Jahre alten Wandmalereien aus der 1940 ent-

deckten Höhle von Lascaux in Südwestfrankreich. In dieser berühmten Bilderhöhle fand man neben 40 Ritzzeichnungen 80 meist mehrfarbige Tierbilder, die teilweise 5 m groß sind.

Der Weg zur modernen Biologie

Die ersten Anfänge der Beschäftigung des Menschen mit Tier und Pflanze verlieren sich im Dunkel der Urgeschichte. Über Jahrhunderttausende wurde bei den Frühformen des Menschen das Interesse an den Lebewesen durch praktische Belange zur Sicherung des Lebensunterhalts bestimmt. Tier und Pflanze lieferten ihm Nahrung, Kleidung, Werkzeuge. Die Kenntnis ihrer Lebensweise, ihres Vorkommens und mancher anderer Eigenschaften mußte von unschätzbarem Vorteil für die Erlangung der Beute und deren Nutzung sein.

Sobald der Mensch jedoch begann, über sich und seine Umwelt nachzudenken, wurde er von jener Faszination erfaßt, die vom Lebendigen ausgeht und bis heute für viele ein Anlaß zu tiefergehender Beschäftigung mit Tier und Pflanze ist. Erste Zeugnisse dieser Ergriffenheit des Menschen von seiner belebten Umwelt sind die Tierdarstellungen der jungpaläolithischen Eiszeitkunst, deren Anfänge über 30 000 Jahre zurückverfolgt werden können. Man mag darüber streiten, welche Bedeutung diese großartigen Höhlenmalereien der Eiszeit für ihre Schöpfer gehabt haben. Unbestritten bleibt, daß die Künstler über eine hervorragende Kenntnis der von ihnen abgebildeten Jagdtiere verfügten.

Als vor etwa 11 000 Jahren in Vorderasien die Menschen von ihrer bisherigen Lebensweise als Jäger und Sammler dazu übergingen, Haustiere zu halten und Ackerbau zu treiben, bedeutete das nicht nur eine revolutionäre Umgestaltung der Lebensbedingungen. Es entwickelte sich zugleich ein neues Verhältnis zum Tier und zur Pflanze. Tierhaltung und Pflanzenbau erforderten eine tiefergehende Kenntnis der Lebens-

gewohnheiten und Existenzbedingungen jener Arten, die nun in der unmittelbaren Umwelt des Menschen gehalten wurden. Mit der Züchtung von Haustieren und Kulturpflanzen, die gegenüber den Wildformen im menschlichen Interesse veränderte Eigenschaften aufweisen, trieb der Mensch erstmals angewandte Genetik – und das Jahrtausende vor der Begründung einer Wissenschaft vom Leben.

Es wäre gewiß verfehlt, wenn man für die folgenden Jahrtausende des Altertums das Interesse des Menschen an Tier und Pflanze nur unter dem Gesichtspunkt ihrer praktischen Nutzung für den menschlichen Lebensunterhalt sehen würde. Zahllose Kunstwerke der alten Hochkulturen belegen das Gegenteil. Es kann hier nicht auf die in den alten Hochkulturen verbreitete kultische Bedeutung von Tieren und Pflanzen eingegangen werden. Hervorgehoben sei jedoch die Naturnähe zahlreicher ihrer Tier- und Pflanzendarstellungen.

Besondere Erwähnung verdienen jene zahllosen Tierplastiken und Tierbildnisse mit großer realistischer Darstellungstreue, die frühzeitig in der ägyptischen Kunst aufkamen. Der in unserer Abbildung wiedergegebene Gänsefries aus dem Grabmal des Baumeisters Nefermaat in Medum belegt nicht nur, daß der vor 4 700 Jahren lebende Künstler über eine ausgezeichnete Kenntnis der abgebildeten Vögel verfügte, sondern bringt auch dem heutigen Ornithologen eine interessante Erkenntnis. Die in der Wandmalerei dargestellte Rothalsgans muß damals bis nach Ägypten gewandert sein, während sie heute aus ihrem Brutgebiet in den nordasiatischen Tundren zur Überwinterung an das Südufer des Kaspischen



Der 4700 Jahre alte Gänsefries aus dem Grabmal des Baumeisters Nefermaat in Medum enthält eine hervorragende Darstellung zweier Rothalsgänse.

Meeres sowie den Unterlauf von Euphrat und Tigris zieht.

Auch für die Beziehungen der Menschen zu den Pflanzen liefert die darstellende Kunst der alten Kulturvölker Anhaltspunkte, so die Verwendung schmückender Pflanzendarstellungen und -ornamente vor nahezu 5000 Jahren bei den Ägyptern und auf Schmuckstücken des sumerischen Stadtstaates Ur. Besondere Erwähnung verdient in diesem Zusammenhang die minoische Kunst auf Kreta, von der wohl erstmals Pflanzen um ihrer selbst willen aus Freude an ihrer Schönheit dargestellt wurden. In der von 1700 bis 1500 v. u. Z. dauernden naturalistischen Periode der kretisch-minoischen Kultur wurden über zwanzig Pflanzenarten in Malerei und Plastik so naturgetreu dargestellt, daß man sie heute noch bestimmen kann.

Erste Anfänge einer wissenschaftlichen Betrachtung der Lebewesen finden wir im griechischen Altertum. Als eigentlicher Begründer der Wissenschaft vom Leben ist Aristoteles (384–322 v. u. Z.) zu nennen. Im Gegensatz zu den allgemein naturphilosophischen Erklärungen

und Spekulationen der älteren griechischen Philosophen wandte er sich auch dem Studium der Einzelobjekte zu. Neben eine philosophische Erklärung der Lebenserscheinungen tritt bei Aristoteles das Bemühen, durch Sammlung und Ordnung biologischer Objekte sowie durch Beobachtung von Lebenserscheinungen und erste Ansätze von Experimenten empirische Grundlagen zur Erkenntnis der lebenden Natur zu gewinnen. Aristoteles wandte sich vor allem dem Studium der Tierwelt zu und ist so als Begründer der Zoologie anzusehen. Er kannte etwa 540 Tierarten und hat uns seine umfangreichen zoologischen Erkenntnisse in mehreren Werken überliefert, die sich mit der Naturgeschichte, Anatomie, Entwicklung, Bewegung und Fortbewegung der Tiere beschäftigen.

Die Begründung der Botanik ist das Verdienst von Theophrastos (372–287 v. u. Z.). Als jüngerer Zeitgenosse und Schüler von Aristoteles hatte er mit diesem seit 345 auf der Insel Lesbos begonnen, botanische Sammlungen anzulegen, die dann von ihm allein weitergeführt wurden. Von seinen beiden botanischen Hauptwerken beschäftigt sich die »Historia plantarum« mit Gestalt, Bau, Vorkommen und Systematik der Pflanzen, während das zweite Werk, »De causis plantarum«, Probleme der Pflanzenphysiologie und der angewandten Botanik behandelt.

Als dritte Quelle biologischer Erkenntnisse des Altertums sind neben den zoologischen und botanischen Forschungen der Griechen die Bemühungen der Ärzte um ein Verständnis von Bau und Funktion des gesunden und kranken menschlichen Körpers zu erwähnen. Für die Entwicklung biologischer Erkenntnisse und Theoriebildung erlangte unter ihnen neben dem Griechen Hippokrates (460–377 v. u. Z.) vor allem der aus Pergamon stammende römische Arzt Claudius Galenus (129–199) Bedeutung. Von ihm wurde das anatomische und physiologische Wissen seiner Zeit in großartiger Weise zusammengefaßt und durch eigene Befunde erweitert. Grundsätzlich dienten Galenus' Bemühungen der Erforschung des Menschen. Da er jedoch keine Sektionen menschlicher Leichen durchführen konnte, war er weitgehend auf die Untersuchung von Säugetieren angewiesen. Zur Klärung der Organfunktionen führte er dabei neben der anatomischen Untersuchung toter Tiere auch wohldurchdachte Experimente und Vivisektionen durch.

Mit dem Zusammenbruch des Römerreichs kam für das gesamte Mittelalter eine Periode des Stillstands der biologischen Forschungen. Für über ein Jahrtausend trat das Interesse an der Erforschung der Natur völlig in den Hintergrund. Es ist das Verdienst der Araber gewesen, in jener

Zeit die in Europa völlig in Vergessenheit geratenen Erkenntnisse des Altertums erhalten und der im 13. Jahrhundert allmählich wieder erwachenden Naturwissenschaft überliefert zu haben. Als Grundlagen boten sich zunächst die Werke von Aristoteles und Galenus an. Bis zu Beginn des 16. Jahrhunderts blieben diese als unangefochtene Autoritäten bestimmend.

Die Entwicklung der biologischen Forschungsrichtungen vom 16. bis 19. Jahrhundert

Die Renaissance brachte als eine ihrer wichtigsten Errungenschaften die Entwicklung der Naturwissenschaft hervor. Studium und Interpretation der Klassiker des Altertums befriedigten auf die Dauer nicht mehr den wachsenden Drang nach Naturerkenntnis. Der Mensch begann sich im Bewußtsein seines eigenen Wertes von den kirchlichen Dogmen und scholastischen Traditionen zu lösen und mehr und mehr wieder die Natur selbst zu befragen. Die Erfindung des Buchdrucks und die großen geographischen Entdeckungswesen gaben der Entwicklung der Naturwissenschaften in dieser Zeit mächtigen Auftrieb.

Für die Beschäftigung mit der lebenden Natur bedeutete dies, daß mit dem 16. Jahrhundert eine Zeit begann, in der sich alles Interesse auf die Erfassung, Beschreibung und Ordnung der Mannigfaltigkeit an Pflanzen- und Tierarten richtete, die mit jeder neuen Entdeckungsreise in größerer Anzahl bekannt wurden. Man legte botanische Gärten, Herbarien, Sammlungen tierischer Objekte und »Raritätenkabinette« an. Das über Pflanzen, Tiere und den Menschen zusammengetragene Wissen wurde in zahlreichen enzyklopädischen »Naturgeschichten« dargestellt.

In der kurzen Zeit von 1530 bis 1558 erschienen jene drei Werke, die für die weitere Entwicklung der Botanik, Zoologie und Medizin bestimmend wurden. Otto Brunfels (1488–1535) brachte 1530 als erstes der zahlreichen Kräuterbücher des 16. Jahrhunderts sein in lateinischer Sprache verfaßtes Werk »Herbarium vivae eicones« her-



Aus der von 1700 bis 1500 v. u. Z. dauernden naturalistischen Periode der kretisch-minoischen Kultur wurden uns naturgetreue Pflanzendarstellungen überliefert. Die Abbildung zeigt Fragmente einer Freskenmalerei.



Zuchenschell. Gadertkraut.

CONSTITUTUMVS ab ipso flatum operis nostri initio, quicquid esset huiusmodi herbarum incognitarum, et de quarum nomenclaturis dubitaremus, ad libri calceam appendere, & eas tantum fumere defendendas, quar fuisse plane vulgatilime, adeoque & officinis in usum uerum longe locus accidit, & recipiis periculum nos edocuit interdum feruendum esse ferre, & magis sapienter, quod dicitur. Nam cum formarum delinimatores & sculptores, uehementer nos remorarentur, ne interim oculos agerent & prela, coacti fumus, quamlibet proxime obuiam arripere. Statim igitur nudas herbas, quarum tantum nomina germanica nobis cognita sunt, preterea nihil. Nam latina neque ab medicis, neque ab herbariis rimari ualuerimus (antum abest, ut ex Dioscoride, uel alioquo ueterum hanc quiescerimus demonstrare) magis adeo ut locum supplere, & occasionem preberent doctoribus de his deliberandi, quod

Abbildung einer Seite aus dem 1530 erschienenen Kräuterbuch von Otto Brunfels

aus, das 1532 als »Contrafayt Kreuterbuch« auch in deutscher Übersetzung erschien. Im Jahre 1543 legte Andreas Vesalius (1514–1564) mit seinem umfangreichen Foliowerk »De humani corporis fabrica« den Grundstein zur modernen Anatomie. In gleicher Weise wie vor ihm Leonardo da Vinci (1452–1519) nur den eigenen Beobachtungen vertrauend, fand er sich in fünfjähriger, unermüdlicher Arbeit um die Aufklärung des menschlichen Körperbaues bemüht und damit die Autorität des Galenus endgültig zu Fall gebracht. Die Entwicklung der Zoologie wurde nachhaltig durch das berühmte Tierbuch des schweizerischen Naturforschers Konrad Gesner (1516–1565) gefördert, von dem 1551 bis 1558 unter dem Titel »Historia animalium« die ersten vier Bände erschienen, während ein fünfter erst 1587 nach Gesners Tod veröffentlicht wurde.

Kennzeichnend für diese drei grundlegenden Werke war das Bemühen der Autoren, ihre Bücher durch möglichst naturgetreue Abbildungen der behandelten Objekte zu illustrieren. So werden in Brunfels' Kräuterbuch die besprochenen Pflanzen in prachtvollen Holzschnitten abgebildet, die von dem Maler und Holzschneider Hans Weydig größtenteils nach der Natur gezeichnet wurden. Vesals Werk verdankt seine große Anschaulichkeit den ausgezeichneten anatomischen Abbildungen des Tizianschülers Johann Stephan von Kalkar. Gesner verpflichtete für die Illustration seiner Tierkunde die besten zeitgenössischen Künstler.

Bei dem für das 16. bis 18. Jahrhundert bestimmenden Bemühen der Naturforscher, die ungeheure Mannigfaltigkeit der Formen und Strukturen der Lebewesen zu erfassen, bildeten



Andreas Vesalius (1514–1564) legte in seinem umfangreichen Werk »De humani corporis fabrica«, in dem das abgebildete Porträt des Wissenschaftlers enthalten ist, den Grundstein der neuzeitlichen Anatomie.

sich bald verschiedene Forschungsrichtungen heraus, die sich nebeneinander weiterentwickelten. Das in den frühen »Naturgeschichten« erkennbare Bemühen um die Beschreibung möglichst aller bekannten Pflanzen und Tiere wurde mit der ständigen Zunahme der Formenkenntnis infolge zahlreicher Forschungsreisen und der intensiveren Erforschung von Flora und Fauna der verschiedensten Gebiete vor immer umfangreichere Aufgaben gestellt. Somit bildete sich als grundlegende Disziplin die biologische Systematik heraus, deren Aufgabe in der Erfassung und Ordnung der Vielfalt bekannter Pflanzen- und Tierformen gesehen wurde. Eine wichtige methodische Voraussetzung für diese Arbeiten war die Einführung und Definition des Begriffes der »Art« als systematische Grundeinheit durch den bedeutenden englischen Naturforscher John Ray (1628–1705). Im 18. Jahrhundert erreichte die Systematik mit den Werken des Schweden Carl von Linné (1707–1778) ihren Höhepunkt. Die von ihm eingeführte doppelnamige Benennung der Pflanzen- und Tierarten, die »binäre Nomenklatur«, blieb bis heute verbindlich.

Für die tieranatomische Forschung des 17. Jahrhunderts ist kennzeichnend, daß sie sich zunehmend aus der Bindung an medizinische Fragestellungen löst und als »Zootomie« zu einer eigenständigen biologischen Forschungsrichtung wird. Unter dem Einfluß der mit Bacon, Galilei und Kepler aufblühenden exakten Naturwissenschaften setzte sich eine mechanistische Auffassung der Biologie durch, von der die Organismen für Maschinen erklärt wurden, deren Funktionen aus der Struktur derselben erschlossen werden können. Im Anschluß an die von Descartes (1596–1650) entwickelten Vorstellungen über mechanisch-physikalische Vorgänge im menschlichen Körper bemühten sich auch die bedeutenden Zootomen des 17. Jahrhunderts um eine mechanische Erklärung der Organfunktionen aus der Kenntnis des Baues der tierischen Organe.

Nachdem gegen Ende des 16. Jahrhunderts das Mikroskop erfunden und 1625 von Stelluti (1577–1651) erstmalig bei seiner Untersuchung der Biene verwendet wurde, war damit die Möglichkeit gegeben, auch den Feinbau der Organismen zu erforschen. Das Mikroskop wurde zum wichtigsten Forschungsinstrument der Biologen und erschloß ihnen eine neue Welt



Abbildung einer Seite aus der Anatomie des Andreas Vesalius, die 1543 unter dem Titel »De humani corporis fabrica« erschien

an Formen und Strukturen. Neben der mikroskopischen Tieranatomie konnte sich nun auch eine Pflanzenanatomie entwickeln, deren bedeutendste Vertreter im 17. Jahrhundert der vielseitige italienische Naturforscher Marcello Malpighi (1628–1694) und der Engländer Nehemia Grew (1641–1711) waren.

Mit zunehmender Kenntnis des Baues und der Lebensprozesse der Organismen ergaben sich immer größere Schwierigkeiten, diese ausschließlich durch Gesetze der Mechanik zu erklären. Als Reaktion auf die Mängel der mechanistischen Betrachtungsweise entwickelte sich so seit dem Ende des 17. Jahrhunderts der



Konrad Gesner (1516–1565) förderte mit seiner »Historia animalium« entscheidend die Entwicklung der Zoologie.

Vitalismus. Er glaubte eine spezifische, nicht-materielle Lebenskraft annehmen zu müssen, durch die die Lebewesen gegenüber der unbelebten Natur zu ihren spezifischen Leistungen befähigt werden. Der Vitalismus bekam für das Verständnis der Organismen keine konstruktive Bedeutung und wurde später mit der zunehmenden Erforschung grundlegender Lebensprozesse widerlegt. Sein historisches Verdienst bestand jedoch darin, daß er auf die spezifischen Eigenschaften der Lebewesen hingewiesen hat, durch die jene sich von der unbelebten Materie unterscheiden.

Während man bis dahin Pflanzen und Tiere isoliert betrachtete, wurde nun der Blick für die allen Lebewesen gemeinsamen Eigenschaften geschärft. Für die in diesem Sinne einheitliche Wissenschaft vom Leben prägten im Jahre 1802 unabhängig voneinander Gottfried Reinhold Treviranus (1776–1837) und Jean Baptiste de Lamarck (1744–1829) den Begriff »Biologie«.

Neben der Anwendung des Mikroskops wurde seit dem 17. Jahrhundert die Einführung des Experiments von entscheidender Bedeutung für

die Entwicklung der biologischen Forschung. Zu den ersten Naturforschern, die Versuche an Pflanzen durchführten, gehörte Marcello Malpighi. William Harvey (1578–1657) führte bei der Erforschung des Blutkreislaufes erstmals experimentelle Untersuchungen durch. Das Experiment wurde zur wesentlichen Methode bei der Aufklärung der in den Organismen ablaufenden Prozesse. Neben der Anatomie, die sich mit ihren Möglichkeiten ebenfalls um eine Aufklärung der Organfunktionen bemühte, entstand so als Experimentalwissenschaft die Physiologie des Menschen und der Tiere, deren bedeutendste Vertreter im 18. Jahrhundert Albrecht von Haller (1708–1777) und in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts Johannes Müller (1801–1858) waren.

Unter den Botanikern, die im 18. Jahrhundert pflanzenphysiologische Versuche durchführten, ist vor allem Stephan Hales (1677–1761) zu nennen, der als Mitbegründer der Pflanzenphysiologie gilt. Als selbständige wissenschaftliche Arbeitsrichtung wurde die moderne Pflanzenphysiologie dann im 19. Jahrhundert durch Julius Sachs (1832–1897) begründet, dessen »Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen« 1865 erschien.

Zu den faszinierendsten Eigenschaften der Lebewesen, die den Menschen in ihren Bann zogen, gehörten seit jeher die Entwicklungsprozesse, durch die aus einem Ei der erwachsene Organismus entsteht. Kaum ein Gebiet der Biologie war so lange Tummelplatz von Hypothesen und Spekulationen, wie das der Embryonalentwicklung der Lebewesen. Für das 17. Jahrhundert, in dem Harvey und Malpighi die ersten embryologischen Untersuchungen an Tieren machten, und für das 18. Jahrhundert wurde die Präformationstheorie bestimmend, nach der die Struktur der erwachsenen Organismen im Keim bereits in Miniaturform vorgebildet sei.

Gegen diese idealistisch-metaphysische Lehre wandte sich der junge Caspar Friedrich Wolff (1734–1794) in seiner 1759 erschienenen berühmt gewordenen Doktorarbeit »Theoria generationis«, in der er auf Grund eigener Untersuchungen über die Entwicklung der Pflanzen und Tiere die Theorie der Epigenese begründete. Mit seiner Vorstellung, daß die embryonale Entwicklung der Lebewesen als Aufeinanderfolge von Neu-

bildungen aufzufassen sei, wurde Wolff zu einem Bahnbrecher der embryologischen Forschung. Den Grundstein zur neueren Embryologie legte Karl Ernst von Baer (1792–1876) mit seinem Werk »Über Entwicklungsgeschichte der Tiere«, dessen erster Band 1828 erschien.

Obwohl der Begriff »Biologie« bereits 1802 geprägt wurde, kann man die Vielfalt der zu Beginn des 19. Jahrhunderts nebeneinander aufblühenden Forschungsrichtungen, die sich mit Pflanzen, Tieren und dem Menschen beschäftigten, doch noch nicht als einheitliche Wissenschaft vom Leben bezeichnen. Dies wurde erst möglich, nachdem in der Mitte des 19. Jahrhunderts mit der »Zelltheorie« und »Abstammungslehre« zwei Theorien begründet wurden, die eine einheitliche Betrachtung aller Lebewesen er-

laubten. Beide Theorien trafen sich in dem Bemühen, die Entstehung der Mannigfaltigkeit des pflanzlichen und tierischen Lebens auf die Wirkung einheitlicher Bauprinzipien und Naturgesetze zurückzuführen.

Auf die durch den Botaniker Matthias Jakob Schleiden (1804–1881) und den Zoologen Theodor Schwann (1810–1882) im Jahre 1838 formulierte Zelltheorie sowie auf die Abstammungslehre, die mit dem 1859 erschienenen berühmten Buch von Charles Darwin (1809–1882) über »Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl« nach langer Vorgeschichte umfassend begründet wurde, wird später ausführlich einzugehen sein. Hier mag der Hinweis genügen, daß beide Theorien bis zur Gegenwart für die Entwicklung der modernen Biologie bestimmend wurden.

Eine Würdigung der imposanten Entwicklung der Biologie des 19. Jahrhunderts wäre unvollständig, ohne die Verdienste Mendels zu erwähnen. Dem Jahrtausende währenden Bemühen des Menschen um ein Verständnis der geheimnisvollen Vererbungsprozesse wurde mit der Begründung der Genetik durch Johann Gregor Mendel (1822–1884) in seiner 1865 erschienenen kleinen Schrift »Versuche über Pflanzenhybriden« eine wissenschaftlich exakte Grundlage gegeben. Mit der Wiederentdeckung der von Mendel erkannten, von den Biologen aber zunächst nicht beachteten Gesetzmäßigkeiten begann im Jahre 1900 jene erregende Entwicklung der Vererbungswissenschaft, deren Zeugen wir gegenwärtig sind.

Die Biologie des 20. Jahrhunderts

Will man die Situation der Biologie zu Beginn unseres Jahrhunderts charakterisieren, so kann man sagen, daß um 1900 all jene Forschungsrichtungen begründet waren, die wir heute als klassische Disziplinen der Biologie bezeichnen. Die Systematik beschäftigte sich seit Jahrhunderten erfolgreich mit der Erfassung und Beschreibung der ungeheuren Mannigfaltigkeit pflanzlicher und tierischer Lebewesen. Bei dem

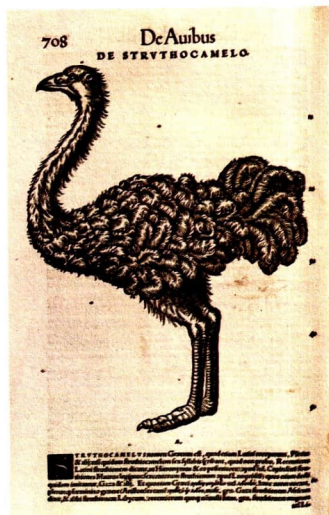


Abbildung einer Seite aus dem 1555 erschienenen Vogelband von Konrad Gesners »Historia animalium«.



Der kleine Garten des ehemaligen Augustinerklosters in Brno diente Mendel zur Durchführung seiner berühmten Kreuzungsexperimente an Erbsen, mit denen er 1865 die wissenschaftliche Genetik begründete.

Bemühen der Morphologen um die Erforschung des Baues der Organismen hatten sich mit der Vertiefung der Fragestellung und der Vervollkommen der Untersuchungsmethoden die Spezialrichtungen der Anatomie, Histologie und Cytologie herausgebildet, deren Forschungsgegenstände die Struktur der Organe, Gewebe und der Zellen geworden waren.

Mit der Aufklärung der Lebensprozesse war die Physiologie beschäftigt, bei der sich in Analogie zur Strukturforschung eine Gliederung in Organ-, Gewebe- und Zellphysiologie herauszubilden begonnen hatte. Die Individualentwicklung der Organismen wurde von der Embryologie untersucht. Aus der speziellen Frage nach der Übertragung der Erbmerkmale bei der Fortpflanzung der Lebewesen war die Genetik hervorgegangen. Im letzten Drittel des 19. Jahrhunderts hatte sich schließlich als eine der jün-

sten Disziplinen die Ökologie herausgebildet, deren Bemühen dem Studium der Umweltbeziehungen der Organismen galt. Als Grenzgebiete zur Geographie und Geologie waren schon früher die Biogeographie und die Paläontologie entstanden, die sich mit der geographischen Verbreitung der Lebewesen und mit der Lebewelt vergangener Erdzeitalter beschäftigten. Ihren theoretischen Zusammenhalt hatte die Vielzahl dieser biologischen Disziplinen durch die Zelltheorie und die Abstammungslehre bekommen.

Während der ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts nahm die Entwicklung der Biologie in den um die Jahrhundertwende vorgezeichneten Bahnen einen verhältnismäßig ruhigen Verlauf. Bis zu den dreißiger Jahren erlangten die klassischen biologischen Forschungsrichtungen einen hohen Entwicklungsstand, so daß bei manchen Wissenschaftlern damals der Eindruck entstehen konnte, daß auf längere Sicht nicht mit grundlegend neuen Erkenntnissen über das Lebensgeschehen zu rechnen sei. Für viele unerwartet, setzte dann jedoch eine derart imposante Entwicklung der Biologie ein, daß diese heute in ihrer Bedeutung für die menschliche

Gesellschaft gleichberechtigt neben die Physik und Chemie getreten ist. Man kann ohne Übertreibung sagen, daß die Biologie in den letzten Jahrzehnten mehr grundlegende Erkenntnisse über die Lebensprozesse erlangte als in ihrer gesamten vorhergehenden Geschichte.

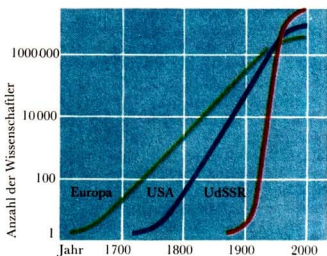
Bei der Suche nach den Ursachen dieser faszinierenden Entwicklung der modernen Biologie wird man auf mehrere Faktoren verwiesen, die sich wechselseitig bedingten und beeinflussten. Während für Jahrhunderte die Erforschung der spezifischen Eigenschaften der verschiedenen Organismenarten und -gruppen und damit das Verständnis der biologischen Mannigfaltigkeit im Vordergrund gestanden hatte, rückten im 20. Jahrhundert die allgemeinen, für alle Lebewesen gleichermaßen gültigen Gesetzmäßigkeiten des Lebensgeschehens immer mehr in den Brennpunkt des Interesses. Dies hatte eine deutliche Veränderung der Stellung des Untersuchungsobjektes in der Biologie zur Folge. Es kam nicht mehr so sehr darauf an, den Bau, die Lebensprozesse oder den Entwicklungsgang bestimmter Pflanzen- und Tiergruppen aufzuklären. Der um die Erforschung allgemeingültiger Gesetze bemühte Biologe begann seine Untersuchungsobjekte mehr nach praktischen Gesichtspunkten auszuwählen. Dabei spielten unter anderem solche Fragen wie leichte Beschaffbarkeit, Züchtbarkeit oder besondere Zugänglichkeit für die geplanten experimentellen Untersuchungen eine zunehmende Rolle. Dies führte dazu, daß sich die verschiedenen experi-

mentellen Forschungsrichtungen der Biologie mehr und mehr auf die Untersuchung bestimmter Organismenarten konzentrierten, die gewissermaßen zu ihren »Haustieren« wurden. In den physiologischen Laboratorien spielt diese Rolle seit Jahrzehnten der Frosch, während die Genetiker ihr ideales Untersuchungsobjekt zu Beginn des 20. Jahrhunderts in der kleinen Taufliege *Drosophila* fanden und die in der zweiten Hälfte unseres Jahrhunderts aufblühende Mikrobiologie zahlreiche fundamentale Lebenserscheinungen an dem auch im menschlichen Darm lebenden Bakterium *Escherichia coli* aufklärten.

Die Fragestellung der allgemeinbiologischen Forschung verlagerte sich während der letzten Jahrzehnte zunehmend von der Ebene der Organismen, Organe und Zellen in den molekularen Bereich. Das Bemühen der Biologen richtete sich immer stärker darauf, die allgemeinen Lebenserscheinungen auf molekulare Strukturen und Prozesse zurückzuführen. Voraussetzung für diese anspruchsvolle Problemstellung war aber die Einführung moderner chemischer und physikalischer Untersuchungsmethoden in die biologische Forschung und die Entwicklung hochleistungsfähiger Forschungsgeräte, wie etwa des Elektronenmikroskops.

Mit der Vertiefung ihrer Fragestellung und der Anwendung zahlreicher spezieller Untersuchungsmethoden und Geräte ergaben sich zwangsläufig für die Biologie immer engere Kontakte zu den übrigen Naturwissenschaften, zur Mathematik und Technik. Einerseits muß der Biologe heute in ständig steigendem Maße die Erkenntnisse und Methoden der Chemiker, Physiker, Mathematiker und selbst Techniker nutzen, andererseits suchen diese ihre Forschungsprobleme zunehmend auf dem Gebiet der Aufklärung biologischer Strukturen und Prozesse. Als Resultat dieser immer enger werdenden Verflechtung der Biologie mit anderen Disziplinen sowie der damit im Zusammenhang ständig steigenden Anforderungen an den in der biologischen Forschung tätigen Wissenschaftler ergibt sich die Notwendigkeit einer weitgehenden Spezialisierung.

Neben der Tendenz einer zunehmenden Spezialisierung der einzelnen Forschungsrichtungen kann man in der modernen Biologie seit einigen Jahrzehnten eine sich verstärkende Integration der verschiedenen Disziplinen beobachten. In-

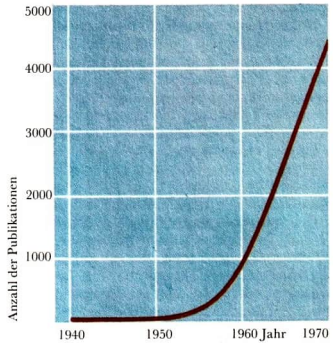


Zunahme der Anzahl der Wissenschaftler in Europa, den USA und der UdSSR

nerhalb der Biowissenschaften selbst ergaben sich durch Verknüpfung der Fragestellungen und Untersuchungsmethoden unterschiedlicher Teildisziplinen Impulse für die Entwicklung neuer Forschungsrichtungen. So war schon gegen Ende des 19. Jahrhunderts aus der Verbindung embryologischer und physiologischer Problemstellungen die Entwicklungsphysiologie, zwei Jahrzehnte später aus der Genetik und Cytologie die Cytogenetik und in den zwanziger Jahren aus der Anwendung chemischer Nachweisverfahren in der Gewebelehre die Histochemie hervorgegangen.

Das Bemühen um eine Aufklärung der grundlegenden Lebensprozesse mit chemischen, physikalischen oder kybernetischen Methoden führte zum Aufblühen der Biochemie, Biophysik und Biokybernetik, jener Wissenschaften also, die von der Biologie eine Brücke zu den anderen Naturwissenschaften und der Mathematik schlagen. Die Frage nach den molekularen Ursachen des Vererbungsgeschehens wurde schließlich in der Mitte unseres Jahrhunderts zum Ausgangspunkt für die Entwicklung der Molekulargenetik. Diese Forschungsrichtung war es, die innerhalb weniger Jahrzehnte zu völlig neuen Einsichten in das Wesen der Lebensprozesse führte und zum Kern der modernen Biologie wurde. Ihre faszinierenden Entdeckungen lassen bereits heute erkennen, daß die moderne Biologie für das Leben der menschlichen Gesellschaft in naher Zukunft größere praktische Bedeutung bekommen dürfte, als sie die Atomphysik in den vergangenen Jahrzehnten erlangte. Für den Biologen ergibt sich aus dieser Erkenntnis zugleich die Mahnung, sich stets seiner großen Verantwortung gegenüber der Gesellschaft bewußt zu bleiben.

Als letzter Gesichtspunkt zur Charakterisierung der heutigen Biologie muß jene ungeheure Vermehrung des biologischen Wissens angeführt werden, die in unserem Jahrhundert zu beobachten ist. Die für alle Naturwissenschaften kennzeichnende Wissensexplosion findet ihren Niederschlag in einer nahezu unübersehbaren Flut wissenschaftlicher Veröffentlichungen. Während die Anzahl der in der Welt erscheinenden wissenschaftlichen Zeitschriften im Jahre 1800 etwa 100 betrug, waren es 1900 bereits 10 000. Für das Jahr 1950 wurde ihre Anzahl mit etwa 100 000 angegeben. Die Anzahl der jährlich



Zunahme der jährlichen Anzahl von Veröffentlichungen über das Gebiet der biologischen Ultrastrukturforschung

erscheinenden wissenschaftlichen Artikel kann nur grob geschätzt werden. Für das Jahr 1969 wurde sie mit 1 bis 2,5 Millionen angenommen. Bei der Beurteilung dieser Zahl ist weiterhin zu beachten, daß sich die Menge der insgesamt für die Menschheit verfügbaren wissenschaftlichen Informationen im Zeitraum von jeweils 10 Jahren verdoppeln soll. Grundlage dieser imposanten Wissenschaftsentwicklung ist vor allem die ungeheure Zunahme der Anzahl an der Forschung beteiligter Wissenschaftler. Man kann sagen, daß gegenwärtig 90 Prozent aller Wissenschaftler leben, die jemals auf der Welt geforscht haben.

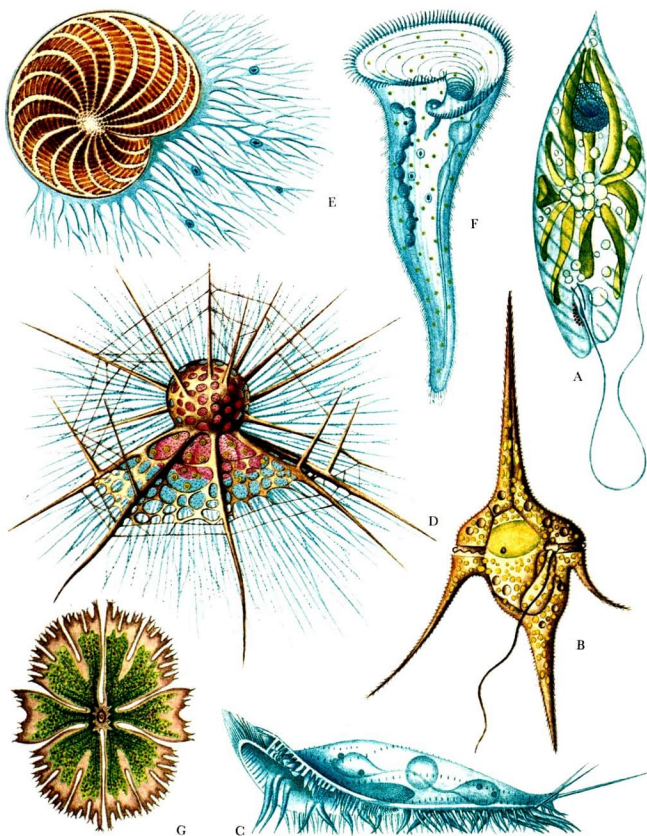
Was hier für die Wissenschaftsentwicklung insgesamt gesagt wurde, gilt speziell auch für die Biologie. Während es im Jahre 1850 nur 73 biologische Zeitschriften gab, erschienen 100 Jahre später mehr als 5000. Die Gesamtzahl der in ihnen veröffentlichten Aufsätze wesentlichen Inhalts betrug im Jahr 1966 etwa 180 000.

Als Beispiel für die Entwicklung einer biologischen Forschungsrichtung, die erst in der Mitte unseres Jahrhunderts begründet wurde, sei die biologische Ultrastrukturforschung angeführt. Unsere Abbildung veranschaulicht die Zunahme der jährlichen Anzahl von Veröffentlichungen auf dem Gebiet der biologisch-medizinischen Ultrastrukturforschung für die Zeit von

1940 bis 1970. Für diesen Zeitraum wurden 27 425 Publikationen erfaßt, die sich mit der Ultrastruktur der tierischen und menschlichen Zellen beschäftigen. Nimmt man die dabei nicht berücksichtigten Artikel über pflanzliche Zellen, Bakterien und Viren hinzu, so bekommt man eine Vorstellung von der Intensität, mit der sich dieses für die moderne Biologie so wichtige Forschungsgebiet entwickelt, das erst mit der Erfindung des Elektronenmikroskops begründet wurde.

Angeichts des faszinierenden Entwicklungstempos der modernen Biologie ist es heute keinem Wissenschaftler mehr möglich, die Originalliteratur auch nur einer Forschungsdisziplin

vollständig zu übersehen. Für die über sein Spezialgebiet hinausgehende Orientierung ist er mehr und mehr auf zusammenfassende Berichte angewiesen. Wenn im Folgenden für den Nichtbiologen ein erster Einblick in die Ergebnisse und Probleme der modernen Biologie gegeben werden soll, so kann es sich naturgemäß nur um eine sehr begrenzte Auswahl aus der vielschichtigen Thematik der heutigen Biowissenschaften handeln. Bei der Darstellung der einzelnen Problemkreise werden wir dabei der aufsteigenden Linie biologischer Organisations- und Integrations Ebenen folgen und von der Biologie der Zellen zu jener der Organismen, Populationen und Ökosysteme fortschreiten.



Der Grundbauplan der eukaryotischen Zelle ist bei den einzelligen Pflanzen und Tieren in mannigfacher Weise variiert und zu überaus komplizierten Zellformen entwickelt worden. Die Abbildung zeigt repräsentative

Vertreter mehrerer Gruppen der Einzeller. A Flagellat *Euglena*, B Panzergeißler *Ceratium*, C Zieralge *Euastrum*, D Radiolar *Arachnocorys*, E Foraminifere *Elphidium*, F Ciliat *Stentor*, G Ciliat *Stylonychia*

Bausteine des Lebens

Leben ist stets an individuelle Lebewesen gebunden, die in außerordentlicher Mannigfaltigkeit als Pflanzen, Tiere und Mikroorganismen unseren Planeten bevölkern. Jedes Lebewesen bildet ein überaus komplexes System, das die Fähigkeit besitzt, sich im Rahmen einer zeitlich begrenzten Lebensdauer in seiner Umwelt selbstständig als Individuum zu erhalten. Die Komplexität dieser lebenden Systeme findet ihren Ausdruck in der Kompliziertheit ihrer stofflichen Zusammensetzung, in einer spezifischen hochkomplexen Struktur sowie in dem räumlich und zeitlich geordneten Ablauf einer Vielzahl chemischer und physikalischer Prozesse, die insgesamt die Erhaltung des Systems gewährleisten.

Jedes Lebewesen kann durch eine Vielzahl von Eigenschaften charakterisiert werden, die in ihrer Gesamtheit den Organismus von seiner unbelebten Umwelt unterscheiden. Zu diesen allgemeinen Lebensfunktionen gehören der Stoff- und Energiewechsel als Grundlage aller übrigen Lebensprozesse, die Reizbarkeit und Beweglichkeit, das Wachstum und die Individualentwicklung sowie als hervorragende Merkmale aller Lebewesen ihre Fähigkeit zur Fortpflanzung, Vermehrung und Vererbung.

Vergleichen wir beispielsweise Bakterien, Amöben, Algen, Regenwürmer, Sonnenblumen und Schimpansen miteinander, so wird uns klar, daß die lebenden Systeme sehr unterschiedliche Komplexitätsgrade zeigen. Es ergibt sich die Frage, ob man bei der fortschreitenden Zergliederung solcher hochkomplizierten Lebewesen wie Blütenpflanzen oder Säugetieren nicht schließlich zu Subsystemen gelangt, die ebenso

die wesentlichen Lebens Eigenschaften aufweisen wie ein selbstständiges winziges Bakterium oder eine Amöbe. Wir möchten darüber hinaus wissen, welche molekularen Strukturen und Prozesse den elementaren Lebensfunktionen zugrunde liegen. Die Beschäftigung mit diesen Fragen führt uns bald zu zentralen Problemen der modernen Biologie.

Die Dimensionen des Lebewesen

Wenn wir ein Lebewesen beschreiben, pflegen wir als wichtiges Merkmal seine Größe anzugeben. Wir bezeichnen den Elefanten als großes, die Maus als kleines Tier und weisen ihnen damit in den Dimensionen unserer Umwelt einen bestimmten Platz zu. Im Grunde handelt es sich bei diesen Feststellungen um das Ergebnis einer Messung. Messen bedeutet Vergleichen mit einer Maßeinheit, als die im vorliegenden Fall unbewußt die Größe des Menschen dient. Wir machen es damit ähnlich wie in früheren Zeiten die meisten Völker bei der Festsetzung der alten Längenmaße. Der Mensch wurde als Maß aller Dinge angesehen und die Grundmaße den Körpermaßen des Menschen entnommen.

Es darf in diesem Zusammenhang nicht übersehen werden, daß bei unserem Beispiel der Größenvergleich des Elefanten und der Maus mit dem Menschen auch biologisch sinnvoll erscheint. Alle drei Organismen gehören zu den

Säugetieren, zeigen als Vertreter einer Verwandtschaftsgruppe denselben Grundbauplan und sind also direkt vergleichbar. Wenn demgegenüber ein Mikrobiologe das *Bacterium murisepticum* als klein und die Schwefelpurpurbakterienart *Thiospirillum jenense* als groß bezeichnet, so ist damit natürlich kein Vergleich zum Menschen angestellt, sondern auf die Durchschnittsgröße der Bakterien Bezug genommen. Die Gegenüberstellung beider Beispiele zeigt, daß solche relativen Angaben wie »groß« und »klein« nur begrenzten Wert haben, wenn man die Größenverhältnisse der Lebewesen charakterisieren will.

Wer die Größe von Organismen verschiedener Verwandtschaftsgruppen vergleicht, muß absolute Maße angeben. Für ihn ist die Feststellung des Zoologen wichtig, daß der Afrikanische Elefant im erwachsenen Zustand eine Höhe von 3,50 m und eine Masse von mehr als 4000 kg erreichen kann, während die erwachsene Hausmaus bei einer Gesamtlänge von 16,5 cm, von der die Hälfte auf den Schwanz entfällt, nur 25 g schwer wird. Das »große« *Thiospirillum jenense* erreicht demgegenüber eine Länge von nahezu 0,1 mm und die kleine Bakterienart *Bacterium murisepticum* wird gar nur 0,001 mm groß.

Die angeführten Beispiele zeigen uns einerseits, daß verschiedene Organismenarten derselben Verwandtschaftsgruppe sehr unterschiedliche Größen haben können, andererseits aber auch, daß sich die Durchschnittsgrößen der Lebewesen verschiedener Verwandtschaftsgruppen erheblich unterscheiden. Bei weiterer Beschäftigung mit den Größenverhältnissen der Lebewesen werden wir auf die Frage nach den absoluten Grenzen der Organismengröße geführt. Es interessiert uns, wie groß die größten und wie klein die kleinsten Lebewesen sind.

Unter den Riesen des Pflanzenreichs sind an erster Stelle die Mammutbäume Kaliforniens zu nennen. Das größte bisher gemessene Exemplar des Riesenmammutbaums erreichte eine Höhe von 135 m und hatte am Grunde des Stammes einen Durchmesser von 12 m. Eukalyptusbäume sollen eine vergleichbare Höhe erreichen. Neben diesen Maßen nimmt sich die Größe des Blauwals recht bescheiden aus. Bei einer Länge von 30 m erreicht dieses größte lebende Tier eine Masse von 135 000 kg.

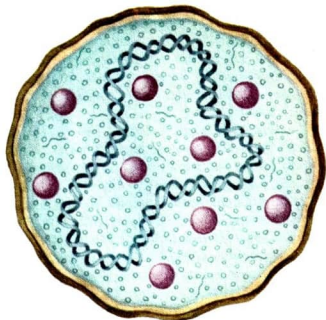
Riesenformen haben nicht nur die höchstent-



Größte Landlebewesen der Gegenwart sind die bis zu 135 m hohen Mammutbäume Kaliforniens und die 3,5 m hohen Elefanten. Die Riesensaurier des Mesozoikums erreichten Körperlängen bis zu 22 m.

wickelten Organismengruppen der Blütenpflanzen und Wirbeltiere hervorgebracht. Der zu den Braunalgen gehörende Riesentang *Macrocystis pyrifera* wird in den arktischen Meeren 70 m lang und soll nach unbestätigten Angaben mancher Autoren sogar noch größere Längen erreichen können. Auch der Stamm der Weichtiere hat in den Riesentintenfischen der Gattung *Architeuthis* gewaltige Organismen aufzuweisen, die sich allerdings in den mittleren und tiefen Regionen des Meeres im allgemeinen der Beobachtung entziehen. Der größte bisher beobachtete Tintenfisch, der 1933 an der Küste Neufundlands tot angetrieben wurde, erreichte mit ausgestreckten Fangarmen eine Länge von 21,95 Metern! Seine Masse dürfte an die 40 000 kg betragen haben.

Die kleinsten Lebewesen finden wir unter den Bakterien. Als einen sehr kleinen Vertreter der stäbchenförmigen Bakterien hatten wir *Bacterium murisepticum* kennengelernt. Winzige Bakterienformen gibt es aber auch unter den schraubenförmigen Spirillen und vor allem den kugelförmigen Kokken. Noch kleiner sind die erst in neuerer Zeit näher untersuchten Mycoplasmataceen, die nach der englischen Bezeichnung »pleuropneumonia-like organism« oft mit der Abkürzung »PPLO« benannt werden. Sie leben entweder im Boden oder verursachen als pathogene Formen Krankheiten von Vögeln und Säugetieren. Bei diesen kleinsten Lebewesen handelt es sich um unregelmäßig geformte



Als kleinste Lebewesen gelten die nur 0,2 µm großen Mycoplasmataceen, die in ihren Zwergzellen alle für den Ablauf der Lebensprozesse erforderlichen Molekülsorten enthalten.

Zwergzellen ohne Zellwand, die Ruhestadien mit einem Durchmesser von nur 0,1 µm ausbilden. Während des aktiven Stoffwechsels vergrößert sich deren Durchmesser auf 0,2 bis 0,25 µm.

Vergleicht man die Mycoplasmen mit den riesigen Mammutbäumen, so kann man sagen, daß sich die Längenverhältnisse der kleinsten und größten Organismen um neun Größenordnungen unterscheiden. Da bei der Größenzunahme das Volumen eines Körpers mit der dritten Potenz der Länge zunimmt, ergeben sich für die Massen der kleinsten und größten Organismen bei vergleichbaren Körperproportionen gewaltige Unterschiede.

So sehr die Feststellung beeindruckt, daß die Länge des größten Lebewesens die des kleinsten um das Milliardenfache übertrifft, so darf man doch nicht übersehen, daß die Dimensionen der Organismen in einem Bereich liegen, der relativ begrenzt ist, wenn man ihn vom kosmischen Standpunkt aus betrachtet. Unsere Abbildungen veranschaulichen diese Größenverhältnisse.

Bei näherer Beschäftigung mit der Größe der Lebewesen stößt man zwangsläufig auf die Frage, durch welche Faktoren die obere und untere Grenze der Organismengröße bestimmt wird. Überlegungen über die maximale Größe der Tiere hatte bereits Galilei (1564–1642) angestellt.



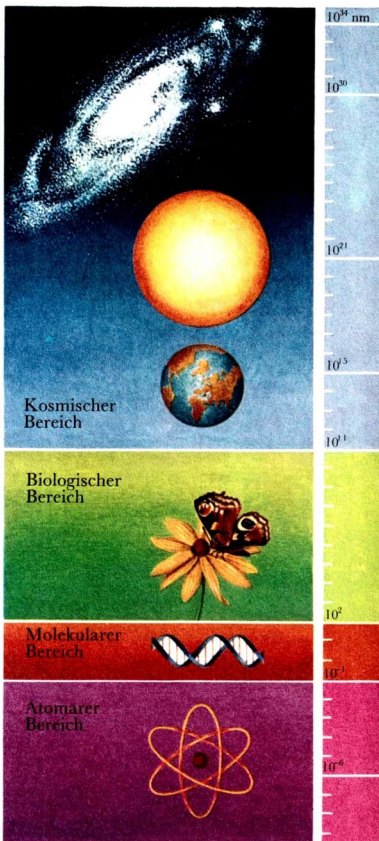
Unter den im Wasser lebenden Organismen ist der Riesentang *Macrocystis pyrifera* mit 70 m Länge die größte Pflanze und der Blauwal mit 30 m Länge das größte Tier.

Er wies darauf hin, daß die Größe der Tiere nicht über bestimmte Grenzen ansteigen kann, ohne daß diese aus festerem Material aufgebaut und monströs verdickt wären, so daß ein Tier mit riesigen Dimensionen eine unmäßige Dicke haben müßte.

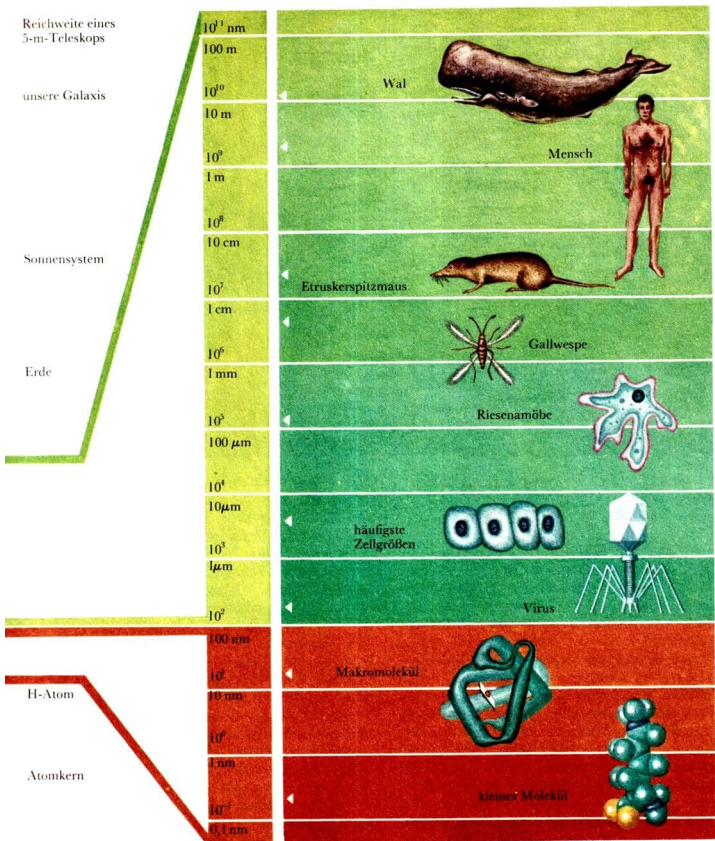
Es läßt sich leicht belegen, daß Galilei mit dieser Feststellung mindestens für die Landtiere Recht hatte. Bei Landtieren ist die Erreichung bedeutender Körpergrößen mit einem Außenskelett schlecht vereinbar, da dieses bei der Vergrößerung unproportional schwer würde. Die Gliederfüßer mit ihrem cuticularen Außenskelett haben dementsprechend keine an Land lebenden Riesenformen hervorgebracht. Für die Entwicklung riesenhafter Landtiere waren jedoch die Wirbeltiere auf Grund ihres Innenskeletts prädestiniert. Die größten Formen wie etwa Elefanten, Nashörner oder die ausgestorbenen Riesensaurier zeichnen sich durch den Besitz dicker Säulenbeine mit außerordentlich massigen Knochen aus. Diese Verhältnisse sind dadurch bedingt, daß die Knochen nur proportional ihrem Querschnitt, also zweidimensional, als Stützelemente und Ansatzstellen der Muskeln wirksam sind, während das Volumen und damit die Masse des von ihnen zu tragenden Körpers bei Größensteigerung mit der 3. Potenz anwächst.

Begrenzende Faktoren für die Größe der Riesenformen sind weiterhin durch die Beziehungen des Organismus zu seiner Umwelt gegeben. Für ein großes Tier, das ja seine Nahrung aus der Umwelt bezieht, ist eine hinreichende Aufnahme von Nährstoffen nur gewährleistet, wenn das Verhältnis der resorbierenden Oberfläche des Darms zur Masse des Körpers nicht unter ein bestimmtes Maß fällt. Wenn bei riesenhaften Tieren die Nervenstrecken für die Reizleitung und Reizbeantwortung zu groß werden, erscheint weiterhin auf Grund der längeren Reaktionszeit ein zweckentsprechendes Verhalten gegenüber den jeweiligen Umweltsituationen beeinträchtigt.

Es läßt sich somit aus den funktionellen Anforderungen an die verschiedenen Organe des Tierkörpers eine ganze Reihe von Faktoren herleiten, die auf eine mögliche Vergrößerung des Tierkörpers begrenzend einwirken. Diese sind letzten Endes auf die physikalisch-chemischen Eigenschaften der Bauelemente des Organismus zurückzuführen.

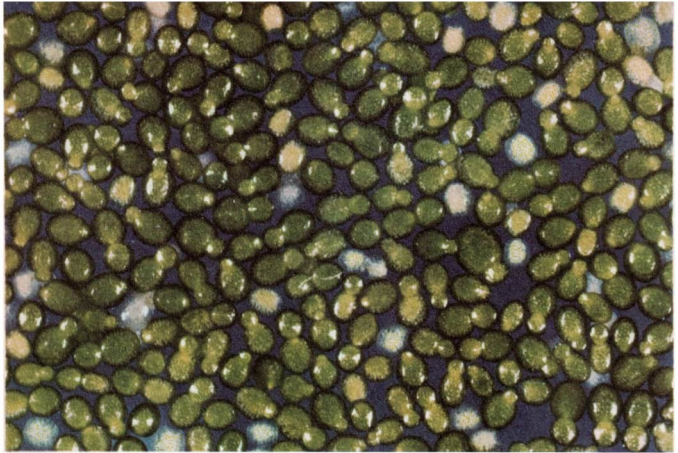


Die Dimensionen der Lebewesen



Für die maximale Größe der Landpflanzen sind neben den mechanischen Anforderungen an den Pflanzenkörper in erster Linie die Möglichkeiten eines Wassertransports von den Wurzeln

zur Spitze der Baumkrone bestimmend. Wir wissen, daß der ständig durch den Pflanzenkörper hindurchziehende Wasserstrom vor allem durch die bei der Verdunstung des Wassers an



Die Zwergwasserlinse *Wolffia arrhiza* wird als kleinste Blütenpflanze nur etwa 1 mm groß.

den Blättern entwickelte Kraft angetrieben wird, die als »Transpirationssog« in den Bäumen $4,05 \times 10^6$ Pa betragen kann. Von den Blättern ziehen so durch die Gefäße des Stammes zahlreiche kontinuierliche Wasserfäden bis in die Wurzeln.

Der äußere Luftdruck von $1,01 \times 10^5$ Pa könnte nur eine Wassersäule von 10 m, in den engen Gefäßen der Pflanze infolge des auftretenden Filtrationswiderstandes sogar nur eine solche von 4 m tragen. Wenn die Wasserfäden in den Stämmen der Bäume wesentlich größere Längen erreichen, ohne abzureißen, so ist dies auf die Kohäsion der Wassermoleküle im Zusammenhang mit der Adhäsion des Wassers an den Gefäßwänden zurückzuführen. Aus experimentellen Untersuchungen ergab sich, daß zur Überwindung dieser Kohäsion des Gefäßinhalts etwa $3,55 \times 10^6$ Pa erforderlich sind. Unter den Bedingungen, die in den pflanzlichen Gefäßen gegeben sind, können $3,55 \times 10^6$ Pa eine Was-

tersäule von 140 m tragen. Es ist damit zugleich die obere Grenze für die von Pflanzen erreichbare Höhe angegeben, die von den riesigen Mammut- oder Eukalyptusbäumen auch nicht überschritten wird. Wir kommen somit zu der überraschenden Erkenntnis, daß die maximale Größe der Bäume letzten Endes durch die physikalischen Eigenschaften des Wassers bestimmt ist.

Um die untere Grenze der Organismengröße richtig einzuschätzen, muß man sich zunächst einmal die außerordentliche Komplexität der in jedem Lebewesen nebeneinander ablaufenden Prozesse vergegenwärtigen. Man kann annehmen, daß eine Mindestanzahl von Stoffwechselreaktionen erforderlich ist, um das Leben eines Organismus zu erhalten. Die minimale Größe eines Lebewesens wird somit durch die hierfür erforderliche kleinste Anzahl der Moleküle und deren Größe bestimmt. Eine unter stark vereinfachenden Annahmen gemachte Überschlagsrechnung kann uns diese veranschaulichen.

Für den Ablauf jeder Stoffwechselreaktion im Organismus ist im allgemeinen ein spezifisches Enzymprotein erforderlich. Wir wissen an-

dererseits, daß für die Synthese jedes Eiweißmoleküls eine spezifische Ribonucleinsäure und ein Abschnitt der in der Zelle vorhandenen Desoxyribonucleinsäure benötigt werden. Diese drei Sorten von Makromolekülen beanspruchen den größten Teil des Trockengewichts einer lebenden Zelle. Wenn wir ihre Anzahl und Größe abschätzen können, ergeben sich somit Hinweise auf die geringstmögliche Größe eines Lebewesens.

Wir sahen, daß die Zwergzellen der Mycoplasmen im aktiven Zustand einen Durchmesser von etwa 200 nm haben. Dies entspricht einem Zellvolumen von rund $4000\,000\text{ nm}^3$. Da etwa 80 Prozent der Zelle aus Wasser bestehen, bleiben 20 Prozent Trockensubstanz mit einem Volumen von $800\,000\text{ nm}^3$. Als mittleren Durchmesser der Protein- und Nucleinsäuremoleküle kann man 10 nm, als durchschnittliches Volumen 500 nm^3 je Makromolekül annehmen. Unter Vernachlässigung aller niedermolekularen Verbindungen würde das Trockengewicht der Zwergzelle also Platz für rund 1600 Makromoleküle bieten.

Da für jede Stoffwechselreaktion drei Makromoleküle erforderlich sind, könnten in einer Zelle mit 1600 Makromolekülen kaum mehr als 500 verschiedene Reaktionen ablaufen. Dies dürfte dem Minimum an Stoffwechselprozessen entsprechen, die zur Aufrechterhaltung des Lebens notwendig sind. Von jeder benötigten Makromolekülsorte wären dabei nur ein oder höchstens zwei Exemplare in der Zwergzelle vorhanden. Eine weitere Verkleinerung der Zellen erscheint ohne Beeinträchtigung ihrer Lebensfähigkeit nicht denkbar.

Überall Zellen

Alles Leben ist an einzelne Lebewesen gebunden, die neben uns Menschen in überwältigender Fülle unseren Planeten bevölkern. Dem unbefangenen Betrachter früherer Zeiten erschien der einzelne Organismus als Grundeinheit des Lebens, an der alle wesentlichen Lebens Eigenschaften zu beobachten sind. Wir erfahren heute bereits im Schulunterricht, daß alle Organismen aus einer mehr oder weniger großen Anzahl



Matthias Jakob Schleiden (1804–1881) begründete mit T. Schwann die Zelltheorie.

kleinerer, elementarer Lebenseinheiten, den Zellen, aufgebaut sind oder einer einzelnen Zelle entsprechen. Diese Vorstellung einer einheitlichen Organisation aller Lebensformen erscheint uns so selbstverständlich, daß es schwerfällt, sich zu vergegenwärtigen, welchen ungeheuren Fortschritt die Begründung der Zellenlehre im 19. Jahrhundert für die Biologie bedeutete.

Die Auffassung der einzelnen Organismen als Grundeinheiten der biologischen Aktivität entsprach ja der direkten Anschauung, der unmittelbaren Erfahrung des Menschen im täglichen Leben. Ein zwingender Grund zur Postulierung noch kleinerer Lebenseinheiten schien dem naiven Beobachter vergangener Jahrhunderte nicht gegeben und die wesentliche Aufgabe der Botaniker und Zoologen darin zu bestehen, die speziellen Eigenschaften der zahlreichen bekannt gewordenen Pflanzen- und Tierarten zu erforschen. In der Zeit bis zum 19. Jahrhundert



Theodor Schwann (1810–1882) begründete 1839 mit M. J. Schleiden die Zelltheorie.

wurde so eine Fülle botanischer und zoologischer Einzelkenntnisse zusammengetragen. Von einer einheitlichen Wissenschaft vom Leben, einer Biologie im heutigen Sinne, kann man jedoch erst seit der Begründung der Zellenlehre durch den Botaniker Matthias Jakob Schleiden und den Zoologen Theodor Schwann in den Jahren 1838 und 1839 sprechen. Mit der Entdeckung der Zellen als den elementaren Bausteinen aller Lebewesen rückte das Interesse an den allgemeinen, für alle Organismen gleichermaßen gültigen Gesetzmäßigkeiten des Lebens in den Vordergrund des Interesses.

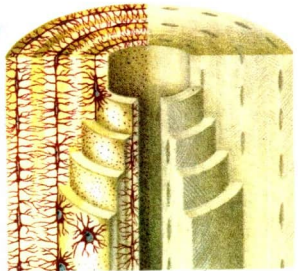
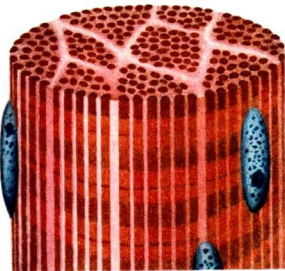
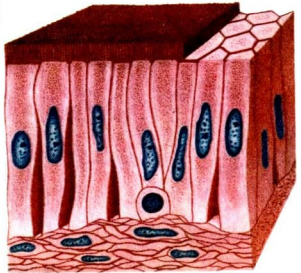
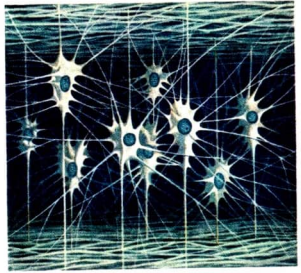
Wenn man Schleiden und Schwann auch als Begründer der Zellenlehre bezeichnen kann, so waren beide doch nicht die eigentlichen Entdecker der Zellen. Diese sind vielmehr unter den ersten Pionieren der Mikroskopie zu suchen. Dem unbewaffneten menschlichen Auge mit seinem begrenzten Auflösungsvermögen war der zelluläre Aufbau des pflanzlichen und tierischen

Körpers verborgen geblieben. Erst die Erfindung des Mikroskops gegen Ende des 16. und seine Verbesserung in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts brachten die Voraussetzungen für die Entdeckung der Zellen. Wie so oft in der Geschichte der Naturwissenschaften gaben auch hier die Erfindung eines neuen Forschungsinstruments und die Einführung neuer Untersuchungsmethoden den Anstoß zur intensiven Entwicklung einer ganzen Wissenschaftsrichtung.

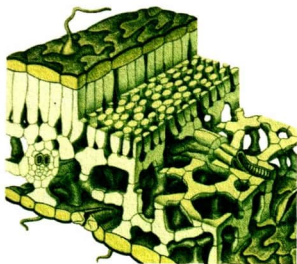
Die erste Beschreibung von Pflanzenzellen verdanken wir Robert Hooke (1635–1703), auf den auch die Bezeichnung »Zellen« zurückgeht. Für ihn war die Entdeckung der Pflanzenzellen nur eine Gelegenheitsbeobachtung unter zahlreichen anderen, die er bei der Erprobung seines Mikroskops machte. Dies wird beim Durchblättern seiner im Jahre 1665 erschienenen »Micrographia« und auch beim Betrachten jener Tafeln deutlich, auf der sich neben der Abbildung eines Mimosenblattes ohne erkennbaren Zusammenhang die berühmt gewordene Abbildung der Zellen des Flaschenkorkes findet.

Von Hookes Beobachtungen oder den Beschreibungen pflanzlicher und tierischer Zellen durch Grew (1641–1711), Malpighi (1628–1694), Swammerdam (1637–1680) und Leeuwenhoek (1632–1723) war es ein weiter Weg bis zur Begründung der Zellenlehre. Während des 18. und im ersten Drittel des 19. Jahrhunderts wurde von den mikroskopierenden Naturforschern eine Fülle von Einzelbeobachtungen über den mikroskopischen Bau der Organismen zusammengetragen und eine Vielzahl verschiedener Pflanzen- und Tierzellen beschrieben. Es fehlte jedoch die Erkenntnis, daß es sich dabei um wesensverwandte Strukturen handelt, die als Elementarbausteine aller Lebewesen zu betrachten sind.

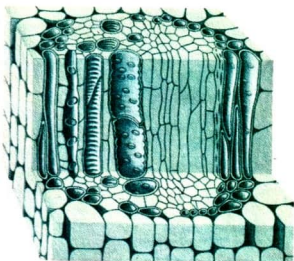
Das historische Verdienst der von Schleiden und Schwann begründeten Zelltheorie bestand darin, daß sie mit der Erkenntnis des einheitlichen Bauprinzips aller Lebewesen die Vereinigung der Botanik und Zoologie zu einer einheitlichen Wissenschaft vom Leben, der Biologie im modernen Sinne, ermöglichte. Einige ihr zunächst noch anhaftende irrtümliche Vorstellungen über Bau und Entstehung der Zellen wurden in den folgenden Jahren überwunden, so daß ein Vierteljahrhundert nach der Begründung der Zelltheorie deren Inhalt in drei allgemeinen Er-



Alle Organe und Gewebe des Tierkörpers sind aus Zellen aufgebaut, von denen vier charakteristische Zelltypen abgebildet sind.



Zellen des
Blattes



Zellen der
Sproßachse



Zellen der
Wurzel



Der gesamte Körper einer Blütenpflanze mit seinen Grundorganen Blatt, Sproßachse und Wurzel ist aus einer Vielzahl spezialisierter Zellformen aufgebaut.

kenntnissen zusammengefaßt werden konnte:

1. Alle Lebewesen bestehen aus Zellen.
2. Alle Zellen zeigen einen einheitlichen Grundaufbau aus Protoplasma und Zellkern.
3. Jede Zelle entsteht durch Zellteilung aus einer anderen Zelle.

Daß man bereits vor über einem Jahrhundert in den Zellen nicht nur die Elementarbausteine der Organismen sah, sondern sie zugleich als die mit allen Lebereigenschaften ausgestatteten Grundeinheiten der biologischen Aktivität erkannt hatte, geht aus einer berühmt gewordenen Zelldefinition hervor, die Max Schultze (1825–1874) im Jahre 1861 prägte: »Die Zelle ist ein mit den Eigenschaften des Lebens begabtes Klümpchen Protoplasma, in welchem ein Zellkern liegt.«

Es ist ein faszinierender Gedanke, daß der turmhohe Stamm eines Baums, das komplizierte Gefüge des menschlichen Körpers, der gallertige Körper einer Qualle oder ein Pilz in gleicher Weise aus Zellen aufgebaut sind. Bei näherer Betrachtung sehen wir freilich, daß in den verschiedenen Organen eines vielzelligen Tieres oder einer höheren Pflanze das Grundmotiv »Zelle« in mannigfacher Weise variiert ist.

Am Aufbau des Wirbeltierkörpers ist eine Vielzahl verschiedener Zellformen beteiligt, von denen auf unserer Abbildung nur vier charakteristische Beispiele dargestellt sind. Wir sehen, daß die den Stützapparat des Körpers bildenden festen Knochen, der im Dienste der Verdauung und Nahrungsaufnahme stehende Darmkanal und die zu starker Kontraktion befähigten Muskeln ebenso aus Zellen aufgebaut sind wie das im Dienst der Aufnahme, Verarbeitung und Weiterleitung von Informationen stehende Nervensystem. Wenn man die kompakten prismatischen Zellen der Darmwandung mit den langgestreckten Muskelzellen oder den stark verästelten und extrem lange Fortsätze aussendenden Nervenzellen vergleicht, bekommt man eine Vorstellung von der Mannigfaltigkeit der existierenden Zellformen. Diese wenigen Beispiele lassen bereits erkennen, daß zwischen der Gestalt und den Aufgaben, die eine Zelle im Dienst des Gesamtorganismus zu erfüllen hat, enge Zusammenhänge bestehen. Wir begegnen hier erstmals jenem Prinzip der Beziehungen zwischen Struktur und Funktion, das für viele biologische Erscheinungen bestimmend ist.

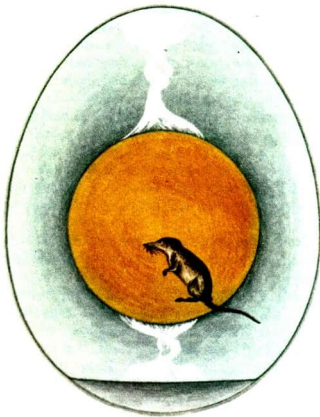
Auch im Körper einer höheren Pflanze finden wir mannigfaltige Zelltypen, und auch dort lassen sich klare Beziehungen zwischen Struktur und Funktion der Zellen beobachten. Unsere Abbildung vermittelt eine Vorstellung von dem Zellgefüge des Körpers einer Blütenpflanze, an dessen Aufbau etwa 80 verschiedene Zellsorten beteiligt sein können. Wir erkennen, daß ein der Photosynthese hochgradig angepaßtes Laubblatt nach demselben zellulären Prinzip aufgebaut ist wie etwa das Holz eines Baumes, in dem sich lebende und abgestorbene Zellen zu einem komplizierten Zellverband vereinigt haben.

Die Zelltheorie beruhte zunächst auf einer vergleichenden Betrachtung des Baues der vielzelligen Pflanzen und Tiere. Wenn man die Zelle aber als Grundeinheit der biologischen Aktivität bezeichnet, so ist in dieser Feststellung bereits die Forderung enthalten, daß Zellen auch als selbständige Organismen existenzfähig sein müssen. Die Begründer der Zellenlehre hatten diesen Schluß noch nicht gezogen, obwohl damals bereits zahlreiche einzellige Organismen bekannt waren. Nachdem Leeuwenhoek 1675 die ersten Einzeller beobachtet hatte, waren im 18. Jahrhundert zahlreiche Arten von »Aufgüßtierchen« oder »Infusorien« beschrieben worden. Ihre Zellnatur wurde jedoch erst nach der Begründung der Zelltheorie erkannt. So charakterisierte Siebold (1804–1885) erstmals 1845 die Protozoen als Tiere, »deren unregelmäßige Form und einfache Organisation sich auf eine Zelle reduzieren lassen«. Allerdings konnte sich diese Auffassung nach heftigen Kontroversen erst in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts durchsetzen.

Die Erkenntnis, daß es neben vielzelligen auch einzellige Pflanzen und Tiere gibt, führte zu einer Erweiterung unserer Vorstellungen von der Mannigfaltigkeit der Zellformen. Wenn im Körper eines vielzelligen Lebewesens zahlreiche unterschiedliche Zellsorten zu beobachten sind, so ist dies darauf zurückzuführen, daß im Rahmen einer Arbeitsteilung die Zellen der verschiedenen Organe für die Erfüllung unterschiedlicher Funktionen spezialisiert sind. Ein Einzeller hingegen muß alle für die Erhaltung der Art erforderlichen Leistungen selbst vollbringen. Bestimmte Aufgaben werden dabei oft von besonderen Bereichen der Zelle erfüllt, die in Analogie zu den Organen der Vielzeller als

»Organellen« der Zelle dann vielfach eine spezifische Gestaltung aufweisen. Die Einzeller zeigen dementsprechend oft einen komplexeren Aufbau als die Gewebezellen der Vielzeller.

Als ein Grundanliegen jeder Wissenschaft kann man das Verlangen nach präzisen Definitionen der verwendeten Begriffe bezeichnen. Zu den grundlegenden Begriffen der Biologie gehört seit Begründung der Zelltheorie der Begriff »Zelle«. Seine Einführung bedeutete einen Markstein in der Geschichte der Wissenschaft vom Leben. Wenn Schultze die Zelle als ein mit den Eigenschaften des Lebens begabtes Klümpchen Protoplasma definierte, in dem ein Zellkern liegt, so waren damit die Zellen der vielzelligen Pflanzen und Tiere ebenso charakterisiert wie die der einzelligen. Der klassische Zellbegriff brachte damit eine Vereinheitlichung unserer Vorstellung von der Organisation der Lebewesen und gab den Anstoß zu zahllosen Untersuchungen über Bau, Entstehung und Lebensprozesse der Zellen.



Die Eizelle des Straußes übertrifft als größte Zelle um ein Vielfaches das Volumen des im gleichen Maßstab abgebildeten kleinsten Säugetiers, der Etruskerspitzmaus.

Bei aller Bedeutung, die Schultzes Zelldefinition für die Weiterentwicklung der Biologie hatte, darf man nicht übersehen, daß sie die Biologen in der Folge auch vor manche schwierige Frage stellte. Trotz aller Bemühungen gelang es nicht, in den Bakterien und Blaualgen Zellkerne nachzuweisen. Wenn zum Wesen einer Zelle der Besitz eines Zellkerns gehört, könnten diese also keine Zellen sein. Da es sich aber andererseits bei den Bakterien und Blaualgen doch um Lebewesen handelt, durfte man entweder die Zellen nicht als Elementarbausteine aller Organismen ansehen, oder es machte sich eine Erweiterung des Zellbegriffes notwendig. Von beiden Alternativen wurde die zweite gewählt.

Wir bezeichnen heute auch Bakterien und Blaualgen als Zellen und unterscheiden somit Zellen mit Kern von solchen ohne Kern. Alle Lebewesen, die Zellen mit »echten« Kernen besitzen, nennen wir heute »Eukaryoten«. Zu ihnen gehören alle einzelligen und vielzelligen Pflanzen und Tiere. Die Bakterien und Blaualgen werden ihnen als »Prokaryoten« gegenübergestellt.

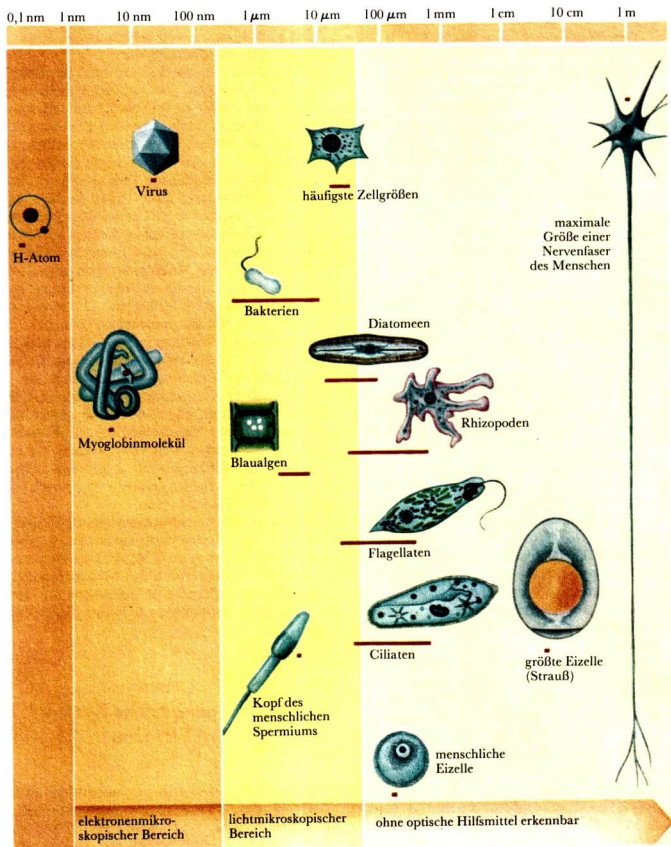
Wir haben bisher die Zellen als Elementarbausteine aller Lebewesen charakterisiert, dabei aber zunächst die Frage nach der Größe dieser Bausteine außer acht gelassen.

Größen kugeligter Zellen

Zellart	Länge	Volumen
Kleinste Bakterien	0,15 μm	$1,8 \times 10^{-3} \mu\text{m}^3$
Menschliche Eizelle	250 μm	$8,2 \times 10^6 \mu\text{m}^3$
Hühnerei	35 000 μm	$4,3 \times 10^{13} \mu\text{m}^3$
Straußenei	75 000 μm	$2,2 \times 10^{14} \mu\text{m}^3$

Wenn man die Zellen gemeinhin als mikroskopisch kleine Gebilde bezeichnet, so stimmt das im wesentlichen. Die der vielzelligen Tiere und Pflanzen erreichen meist eine durchschnittliche Größe von 10 bis 100 μm . Dabei liegen die Durchschnittswerte der Tierzellen meist etwas niedriger als die der Pflanzenzellen. Aus unserer Tabelle geht hervor, daß es allerdings auch viel größere Zellen gibt.

Wenn wir nach den größten Zellformen fragen, ist es zweckmäßig, zwischen kompakt gebauten und langgestreckten Zelltypen zu unterscheiden.



Dimensionen der Zellen

Große Vertreter der ersten Gruppe, die bereits mit bloßem Auge wahrgenommen werden können, findet man unter zahlreichen pflanzlichen und tierischen Einzellern sowie häufig in Speicherorganen der Blütenpflanzen wie etwa Kartoffelknollen oder dem Fruchtfleisch vieler Beeren. Viel größer können jedoch die Eizellen der Tiere werden.

Während das menschliche Ei mit 0,25 mm Durchmesser zwar größer als die übrigen menschlichen Zellen ist, muß man es doch im Vergleich zu den riesenhaften Eiern der Vögel noch als winzig bezeichnen. Das allein der einzelnen Eizelle entsprechende Eigelb eines Hühnereies erreicht 35 mm Durchmesser. Die bezüglich ihres Volumens größte Zelle ist jedoch die Eizelle des größten lebenden Vogels, des Straußes. Mit einem Durchmesser von 75 mm übertrifft sie sogar die Größe des kleinsten Säugtiers, der mit dem Schwanz nur 65 mm langen Etruskerspitzmaus. Man muß sich einmal vergegenwärtigen, daß somit im Volumen dieser riesenhaften Zelle der Körper eines hochentwickelten Wirbeltiers mit all seinen Organsystemen mehrmals Platz findet.

Neben solchen kompakt gebauten Riesenzellen, wie sie die Eizellen darstellen, gibt es auch zahlreiche Zellsorten, die bei geringer Breite extreme Längen erreichen. So werden Baumwollhaare 50 bis 75 mm, Ramiefasern sogar 250 bis 550 mm lang. In beiden Fällen handelt es sich um normale einkernige Zellen. Dasselbe gilt von jenen Nervenzellen im Rückenmark des Menschen, die bis in den Fuß reichende Nervenfasern aussenden und damit die Länge von einem Meter erreichen.

Derartig extreme Zellgrößen bilden Ausnahmen, die im allgemeinen nur von besonders spezialisierten Zellen der vielzelligen Pflanzen und Tiere erreicht werden. So wird durch die extreme Länge der Nervenzellen eine schnelle Weiterleitung von Informationen im Körper des Tieres ermöglicht, während das gewaltige Volumen der Vogeizellen auf der Anhäufung großer Mengen von Reservesubstanzen zum Aufbau des jungen Vogels beruht. In diesem Zusammenhang verdient aber auch die im Mittelmeer lebende einzellige Alge *Acetabularia* Erwähnung, die eine Länge von 5 cm erreicht. Diese einkernige, schirmchenförmige Riesenzelle hat sich als hervorragendes Versuchsobjekt der experimentel-

len Zellforschung erwiesen, das in den letzten Jahren auch Gegenstand zahlreicher molekularbiologischer Forschungen war.

Die kleinsten Zellen finden wir bei den Bakterien und Blaualgen. Sie werden in extremen Fällen nicht größer als 0,15 bis 0,2 μm und liegen somit unmittelbar an der Grenze der Sichtbarkeit im Lichtmikroskop. Als die kleinsten bekannten Vertreter hatten wir im vorhergehenden Abschnitt die Mycoplasmen charakterisiert. Bei näherer Betrachtung ihrer Größenverhältnisse ergab sich, daß die untere Grenze der überhaupt möglichen Zellgröße offenbar durch jenes Volumen gegeben ist, das von einer bestimmten Mindestanzahl von Makromolekülen eingenommen wird, die für die Aufrechterhaltung der Lebensprozesse erforderlich sind. Das Minimum der Zellgröße hat also molekulare Ursachen.

Aus unserer Abbildung ist zu ersehen, daß die Größenordnung der kleinsten Zellen an die Dimensionen der Makromoleküle angrenzt, die ja als wesentliche Komponenten der lebenden Zelle zu betrachten sind. Wenn wir die Längenverhältnisse der kleinsten und größten Zelle miteinander vergleichen, ergeben sich Unterschiede, die bis zu acht Größenordnungen ausmachen. Beim Vergleich der Volumina kommen wir zu noch viel gewaltigeren Unterschieden.

Bei derartigen Betrachtungen über die Größenvariabilität der Zellen darf man aber nicht übersehen, daß die meisten Eukaryotenzellen doch eine mittlere Größe von 10 bis 100 μm einhalten, die offenbar optimale Bedingungen für den Ablauf der Lebensprozesse in den Zellen bietet.

Leben und das periodische System der Elemente

Die mannigfachen Lebensprozesse einer Zelle sind auf das Wirken chemisch-physikalischer Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen. Wenn wir diese näher ergründen wollen, ist es notwendig, zunächst einmal die chemische Zusammensetzung der Zellen aufzuklären. Als eine der ersten Fragen taucht dabei die auf, welche Elemente eigentlich in Lebewesen vorkommen. Die Ant-

H									He
Li	Be	B	C	N	O	F	Ne		
Na	Mg	Al	Si	P	S	Cl	Ar		
K	Ca		Sc	Ti	V	Cr	Mn	Fe	Co
	Cu	Zn	Ga	Ge	As	Se	Br	Kr	
Rb	Sr		Y	Zr	Nb	Mo	Tc	Ru	Rh
	Ag	Cd	In	Sn	Sb	Te	J	Xe	
Cs	Ba		La	Hf	Ta	W	Re	Os	Ir
	Au	Hg	Tl	Pb	Bi	Po	At	Rn	
Fr	Ra		Ac	Ku					

Stellung der in der lebenden Zelle vorkommenden Elemente im periodischen System. *Rot*: Hauptelemente, mit 1–50% am Zellgewicht beteiligt. *Blau*: Elemente, die mit 0,01–1% in der Zelle vorkommen. *Grün*: Spurenelemente, mit weniger als 0,001% Häufigkeit

wort darauf war mit den Methoden der qualitativen und quantitativen chemischen Analyse relativ leicht zu finden.

Von den heute bekannten Elementen des periodischen Systems wurde nahezu die Hälfte in Organismen nachgewiesen. Allerdings erwiesen sich nur etwa 20 als wesentlich für den Aufbau der lebenden Zellen. Nach der prozentualen Häufigkeit ihres Vorkommens kann man sie in die drei Gruppen der Hauptelemente, Spurenelemente und Ultraspurenelemente zusammenfassen.

In der ersten Gruppe finden sich als universelle Bausteine der in den Zellen vorkommenden organischen Verbindungen Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel und Phosphor. Als häufigstes Element unter ihnen ist der Kohlenstoff zu nennen, der etwa 50 Prozent des Trockengewichts der Zelle ausmacht, während Phosphor nur zu etwa 1 Prozent in der Zelle vorkommt. Diese Zentralstellung des Kohlenstoffs in der belebten Natur könnte man etwa so charakterisieren, daß von ihm gewissermaßen

das Gerüst der organischen Moleküle gebildet wird, in das die übrigen Atome eingefügt sind. Wesentlich ist dabei die Fähigkeit des Kohlenstoffatoms, sich mit anderen Kohlenstoffatomen zu beliebig langen Ketten zu verbinden und auf Grund seiner Vierwertigkeit den Aufbau dreidimensionaler Strukturen zu ermöglichen.

Zur Gruppe der biologischen »Spurenelemente« kann man Natrium, Magnesium, Chlor, Kalium und Calcium rechnen. Deren Anteil an der Zusammensetzung der Zelle beträgt jeweils nur 0,01 bis 1 Prozent des Trockengewichts. Ihre Bedeutung ist vor allem darin zu sehen, daß sie an physikalischen Prozessen in der Zelle beteiligt sind und den Ablauf von Stoffwechselprozessen beeinflussen.

Welche Aufgaben die mit weniger als 0,001 Prozent in der Zelle vorkommenden »Ultraspurenelemente« für den Ablauf der Lebensprozesse haben, ist noch nicht in jedem Fall geklärt. Die Erforschung dieses Problems ist mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden, da man beispielsweise die beim Fehlen dieser Elemente auftretenden Ausfallserscheinungen im Experiment nur nachweisen kann, wenn die verwendeten Chemikalien oder das Wasser äußerst rein sind. Als Verunreinigungen enthaltene geringste Spuren der Elemente können bereits zu fehlerhaften Schlüssen führen. Auf die biologische Bedeutung einiger Ultraspurenelemente wurde

man überhaupt erst durch das Auftreten von Krankheitserscheinungen bei Pflanzen und Tieren aufmerksam, die in solchen Gebieten leben, in denen die betreffenden Elemente fehlen. So führt etwa der Ausfall von Kobalt bei der Entwicklung der Tiere, der von Bor bei Pflanzen zu schweren Schädigungen. Ganz allgemein kann man aber wohl sagen, daß auch die Ultraspurenelemente vor allem den Ablauf von Stoffwechselprozessen beeinflussen.

Recht aufschlußreich ist es, wenn man einmal die Stellung der lebenswichtigen Elemente im periodischen System betrachtet (Abbildung). So ergibt sich, daß am Aufbau der lebenden Zellen nur leichte Elemente beteiligt sind. Unter den für die biologische Strukturbildung wichtigen Hauptelementen ist Schwefel mit der Ordnungszahl 16 am schwersten. Bemerkenswert ist weiterhin, daß es sich bei diesen Hauptelementen ausschließlich um Nichtmetalle handelt. Sie erreichen ihre stabilste Konfiguration interessanterweise durch Aufnahme von einem Elektron beim Wasserstoff, von zwei Elektronen beim Sauerstoff, von drei beim Stickstoff, vier beim Kohlenstoff, fünf beim Phosphor und sechs Elektronen beim Schwefel. Durch Kombination dieser sechs Elemente wird in der Zelle die überwiegende Mehrzahl aller Moleküle gebildet. Nur in besonderen Fällen sind andere Atome beim Aufbau lebenswichtiger Verbindungen beteiligt. Die metallischen Elemente machen nur 1 bis 2 Prozent der Zellsubstanz aus.

Kein einziges der in den Organismen nachgewiesenen Elemente kommt nur in Lebewesen vor. Alle finden sich auch in der unbelebten Natur. Bei Gegenüberstellung der prozentualen Häufigkeiten, mit denen diese in den Organismen und in der Erdkrinde vorkommen, ergeben sich auffallende Unterschiede. Die Erdkrinde besteht zu über 99 Prozent aus Sauerstoff, Silicium, Aluminium, Natrium, Calcium, Eisen, Magnesium und Kalium. Alle übrigen Elemente machen weniger als 1 Prozent aus. Am Aufbau der Lebewesen sind demgegenüber mit nahezu 97 Prozent allein die vier leichtesten der Hauptelemente, nämlich Wasserstoff, Kohlenstoff, Sauerstoff und Stickstoff, beteiligt. Von den häufigsten Elementen der Erdkrinde ist also nur der Sauerstoff mit größerer Häufigkeit in der lebenden Materie zu finden.

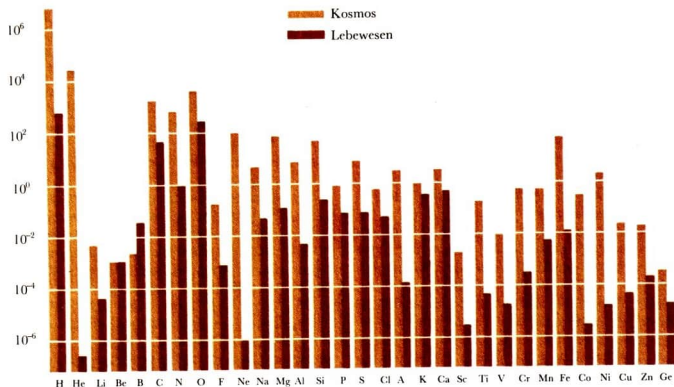
Die Tatsache, daß sich nur ein Teil der auf der

Erde vorkommenden Elemente in den Organismen findet und dies außerdem in sehr unterschiedlicher Häufigkeit im Vergleich zur Erdkrinde, läßt Rückschlüsse auf bemerkenswerte Eigenschaften der Zellen zu. Offenbar ist die lebende Zelle in der Lage, unter den in ihrer Umgebung vorkommenden Elementen eine Auswahl zu treffen. Manche werden in das Cytoplasma aufgenommen, andere nicht. Obwohl beispielsweise in den tropischen Lateritböden Titan in erheblichen Prozentsätzen vorkommen kann, wird es doch von den Zellen der dort lebenden Pflanzen nicht aufgenommen.

Andererseits können Zellen bestimmte Elemente in erheblicher Menge im Cytoplasma anreichern. So sind vor allem die lebenswichtigen Elemente Kohlenstoff und Stickstoff, aber auch Phosphor und Schwefel in den Zellen in viel höheren Konzentrationen als in der Erdkrinde oder Atmosphäre vorhanden. Auch an den Ultraspurenelementen kann man diese Fähigkeit der Zellen zur Konzentrierung bestimmter Elemente nachweisen. Es wurde beispielsweise gefunden, daß Meerestiere Vanadium um das 280 000fache jener Konzentration anreichern, mit der es im umgebenden Meerwasser vorhanden ist.

Eine erstaunliche Feststellung kann man machen, wenn man die relativen Häufigkeiten der Elemente in den Lebewesen nicht mit jenen an der Erdoberfläche, sondern mit ihrer Gesamthäufigkeit im Kosmos vergleicht. Die aus spektrographischen Befunden der Astrophysiker gewonnenen Werte zeigen eine überraschende Ähnlichkeit mit denen, die uns von der elementaren Zusammensetzung der Organismen bekannt sind (Abbildung). Auffällig ist vor allem, daß die biologisch wichtigsten Elemente H, O, C und N auch im Kosmos am häufigsten sind, wenn man von reaktionsträgen Edelgasen absieht, die in der Zelle kaum festgehalten werden können. Wie man diese Übereinstimmung zu deuten hat, ist bisher nicht entschieden.

Viele der lebensnotwendigen Elemente liegen als Ionen in der Zelle vor. Man findet in ihnen regelmäßig die Kationen Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} oder die Anionen Cl^- , SO_4^{--} , PO_4^{--} und NO_3^- in charakteristischen Konzentrationen. Wie wichtig diese Ionen für die Zellen sind, kann man bereits aus der Tatsache entnehmen, daß ihre absoluten Mengen und relativen Häufigkeiten in engen



Relative Häufigkeit der ersten Elemente des periodischen Systems im Kosmos (in % der Siliciumatome) und in den lebenden Organismen (in % der Kohlenstoffatome)

Grenzen konstant gehalten werden. Veränderungen der Ionenkonzentrationen führen zu auffallenden Veränderungen der Zelleigenschaften, wie etwa der Erregbarkeit, der Stoffaufnahme oder des Bewegungsvermögens der Zellen. Die Ionen beeinflussen die physikalischen Eigenschaften des Cytoplasmas und greifen in verschiedenster Weise in wichtige Stoffwechselprozesse ein.

Die molekularen Bausteine des Lebens

Für das Verständnis der lebenden Zellen ist eine Kenntnis ihrer molekularen Zusammensetzung viel wichtiger als die ihres elementaren Aufbaus. Auch in der kleinsten Zelle sind viele Milliarden Atome vorhanden, die sich zu den verschiedensten Molekülen vereinigt haben.

Damit werden einige grundsätzliche Fragen aufgeworfen:

- Welche Moleküle kommen in der Zelle vor?
- In welcher Häufigkeit treten die verschiedenen Molekülsorten auf?
- Welche Moleküle gehören als lebensnotwendige Verbindungen zum Grundbestand aller Organismen?
- Für welche Aufgaben werden die verschiedenen Moleküle in der Zelle benötigt?

Bereits die Beantwortung der ersten Frage nach der molekularen Zusammensetzung der Zelle bereitet wesentlich größere Schwierigkeiten als die Elementaranalyse. Stets finden sich hier auf kleinstem Raum nebeneinander zahllose Verbindungen der verschiedensten Art mit den unterschiedlichsten Eigenschaften. Ihre Menge ist in den meisten Fällen verschwindend gering, so daß ihr Nachweis außerordentlich erschwert wird. Es kommt hinzu, daß im komplizierten Gefüge der Zellen ein ständiger Auf-, Ab- und Umbau ihrer molekularen Bestandteile zu beobachten ist und viele Verbindungen demnach nur kurze Zeit vorhanden sind. Trotz dieser Schwierigkeiten ist es in mühsamen Untersuchungen gelungen, ein Bild von der qualitativen und quantitativen chemischen Zusammensetzung der Zellen zu gewinnen.

Die Aufklärung der in Lebewesen und damit

in den Zellen vorkommenden chemischen Verbindungen ist Aufgabe der Naturstoffchemie, die uns mit zahllosen derartigen Verbindungen bekannt gemacht hat. Wie groß die genaue Zahl der in Organismen vorkommenden Naturstoffe ist, läßt sich allerdings nicht angeben, da einerseits ständig neue entdeckt, andererseits nur wenige der über 1,5 Millionen lebenden Organismenarten bisher untersucht wurden. Sicher ist die Zahl der überhaupt in Lebewesen vorkommenden Verbindungen sehr viel größer als die der bisher in ihnen nachgewiesenen.

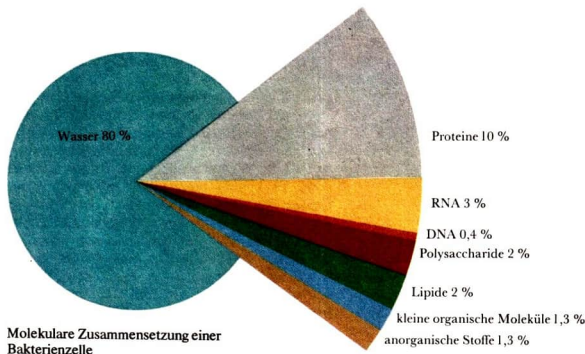
Es kann nicht unsere Aufgabe sein, auch nur die wichtigsten dieser Stoffe zu nennen. Jedes Lehrbuch der organischen Chemie oder Biochemie gibt darüber genauer Auskunft. Es interessieren hier auch nicht die sogenannten sekundären Naturstoffe, die nur in manchen Organismen gebildet werden und spezielle Bedeutung haben. Wir wollen uns vielmehr auf eine kurze Charakterisierung jener Stoffgruppen beschränken, die in Lebewesen universell vorkommen und für den Aufbau und die Lebensprozesse aller Zellen gleichermaßen Bedeutung haben.

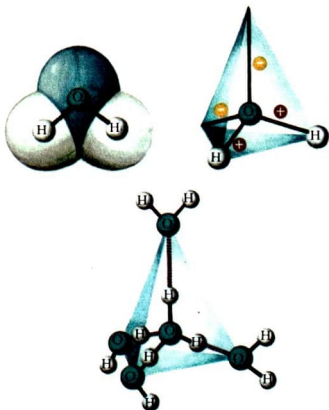
Einen ersten Eindruck vom molekularen Aufbau der Zelle vermittelt unsere Abbildung, in der die prozentualen Häufigkeiten der Stoffgruppen einer Bakterienzelle dargestellt sind. Wir sehen, daß der überwiegende Teil der Zellmasse, im angeführten Beispiel 80 Prozent, vom Wasser

gestellt wird. Die anorganischen Bestandteile der Zelle machen nur wenig mehr als 1 Prozent aus. Der gesamte Rest der Trockensubstanz besteht aus organischen Verbindungen der verschiedensten Art. Bei den meisten dieser Stoffe handelt es sich um makromolekulare Verbindungen, also um Proteine, Nucleinsäuren, Polysaccharide und Lipide. Nur etwa 1,3 Prozent des Gesamtgewichts der Zelle wird von kleinen organischen Molekülen gestellt.

Den Außenstehenden mag es überraschen, wenn dem Wasser eine zentrale Rolle für den Aufbau der Zelle und die in ihr ablaufenden Prozesse zugesprochen werden muß. Diese Bedeutung ist nicht nur im quantitativen Anteil an der lebenden Substanz begründet, der oft mehr als 90 Prozent des Zellgewichts ausmacht. Viel wichtiger sind die chemisch-physikalischen Eigenschaften des Wassers, die dieses zum universellen Lösungsmittel der Zelle machen und maßgeblich die Eigenschaften der in ihr gelösten Substanzen sowie deren Reaktionen bestimmen.

Wasser ist im Grunde ein Stoff mit ganz ungewöhnlichen Eigenschaften, die sich auffallend von jenen verwandter chemischer Verbindungen unterscheiden. Im Vergleich zu den Wasserstoffverbindungen des Schwefels, Selen oder Tellurs liegt beim Wasser der Gefrierpunkt um 100 Grad und der Siedepunkt um 180 Grad zu hoch. Un-





Molekülstruktur des Wassers. Es ist der Abstand und Winkel zwischen dem O-Atom und den beiden H-Atomen, die Verteilung der elektrischen Ladungen im Raum und die Anordnung von 4 Wassermolekülen im Eis unter Ausbildung von Wasserstoffbrücken dargestellt.

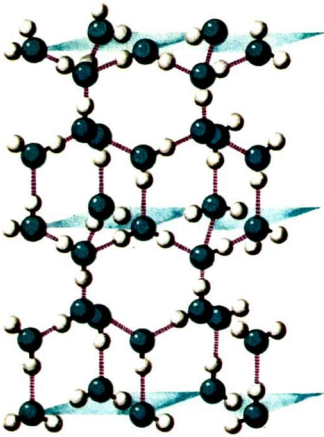
gewöhnlich ist seine hohe Wärmekapazität und sein hohes Wärmeleitvermögen. Als Anomalie muß man es bezeichnen, wenn das Wasser seine größte Dichte bei 4°C hat und sich bei weiterer Abkühlung ausdehnt. Außergewöhnlich hoch ist auch die Dielektrizitätskonstante, und besondere Beachtung verdient schließlich die hervorragende Eignung des Wassers als Lösungsmittel der verschiedensten Stoffe.

Im Grunde sind es gerade diese Anomalien, die ihm seine große Bedeutung als Milieu aller Lebensvorgänge gegeben haben und Leben in der uns bekannten Form unter den heutigen Bedingungen unseres Planeten ermöglichen. Es mag hier der Hinweis genügen, daß es ohne die ungewöhnliche Lage des Gefrier- und Siedepunktes unter den seit Hunderten von Millionen Jahren auf der Erde herrschenden Temperatur- und Druckverhältnissen kein flüssiges Wasser geben würde und sich überhaupt kein irdisches Leben entwickelt hätte.

Die erwähnten Eigenarten des Wassers finden ihre einfache Erklärung darin, daß Wassermoleküle die Fähigkeit besitzen, sich mit anderen Wassermolekülen zu mehr oder weniger großen Molekülaggregaten zusammenzulagern. Ausgangspunkt für das Verständnis dieser Eigenschaften des Wassers ist die Kenntnis seiner räumlichen Struktur und Ladungsverteilung (Abbildung). Jedes Wassermolekül bildet eine Art Dipol, in dem die Schwerpunkte der positiven und negativen Ladungen auf verschiedene Molekülbereiche verteilt sind. Dieser Dipolcharakter ermöglicht es dem Wassermolekül, mit anderen Wassermolekülen Aggregate zu bilden. Da am einzelnen Molekül zwei positive und zwei negative Zentren vorhanden sind, kann es sich mit vier Nachbarmolekülen zusammenlagern. Zwischen einem Wasserstoffatom des einen Wassermoleküls und dem Sauerstoff eines anderen wird dabei auf Grund elektrostatischer Anziehungskräfte eine als »Wasserstoffbrücke« bezeichnete Bindung eingegangen. Ihren klarsten Ausdruck findet die daraus resultierende tetraedrische Zusammenlagerung der Moleküle in der Kristallstruktur des Eises.

Der Dipolcharakter des Wassermoleküls und seine Fähigkeit zur Wasserstoffbrückenbildung sind auch für die Eigenschaften des flüssigen Wassers bestimmend. In erster Linie ist in diesem Zusammenhang seine hervorragende Eignung als Lösungsmittel der verschiedenartigsten Substanzen zu erwähnen. Die in Wasser gelösten Verbindungen richten sich – vor allem wenn sie Ladungen tragen – nach den Dipolen des Wassers aus. Den Wechselwirkungen zwischen Wasser und den anderen molekularen Bausteinen der Zellen, insbesondere auch den Makromolekülen, kommt für das Zustandekommen zahlreicher biologischer Erscheinungen große Bedeutung zu. Im einzelnen ist freilich die Deutung dieser Wechselwirkungen im komplexen biologischen System der Zelle schwierig und trotz zahlreicher Untersuchungen der letzten Jahre vielfach noch ungeklärt.

Wasser bildet nicht nur als ideales Lösungsmittel das innere Milieu der Zelle, in dem sich die biochemischen Umsetzungen des Stoffwechsels abspielen, sondern es ist auch Partner zahlreicher chemischer Reaktionen. Viele Abbauprozesse von Molekülen erfolgen unter Wasseraufnahme. Umgekehrt wird beim Aufbau von Riesen-



Anordnung zahlreicher Wassermoleküle im Eis

molekülen in der Zelle Wasser freigesetzt. Ganz besondere Bedeutung hat es schließlich durch seine Beteiligung an der Photosynthese der grünen Pflanzen für das Leben auf unserer Erde bekommen, wie später noch ausführlich zu erörtern ist.

Von großer Bedeutung für unser Verständnis der Lebensprozesse war die Erkenntnis, daß die überwiegende Masse der organischen Verbindungen in Form von sehr großen Molekülen in der Zelle vorkommt. Noch vor wenigen Jahrzehnten hielt man die Existenz derartiger Riesemoleküle für ausgeschlossen. Als im Jahre 1926 der spätere Nobelpreisträger und Begründer der Makromolekularchemie Hermann Staudinger (1881–1956) auf der Naturforscherversammlung in Düsseldorf seine Ansichten über die Bildung von Makromolekülen darlegte, stieß er auf weitgehende Ablehnung. Sein Kollege Wieland meinte damals zu ihm: »Lieber Herr Kollege, lassen Sie doch die Vorstellung mit den großen Molekülen, organische Moleküle mit einem Molekulargewicht über 5000 gibt es nicht. Rei-

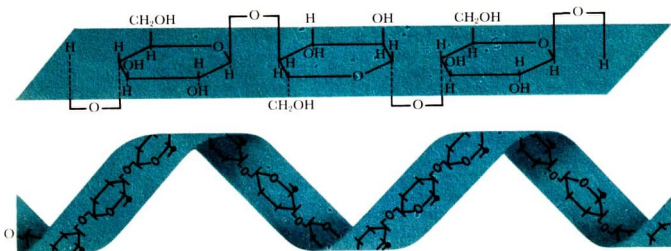
nigen Sie Ihre Produkte, wie zum Beispiel den Kautschuk, dann werden diese kristallisieren und sich als niedermolekular erweisen.«

Wir wissen heute, daß es in der lebenden Zelle sehr viel größere Moleküle mit Molmassen von vielen Millionen, ja sogar einigen Milliarden gibt. Gerade diese Riesemoleküle müssen als wesentliche Träger der Lebensprozesse betrachtet werden. Die Erkenntnis, daß in dem Zusammenspiel der beiden Riesemolekülsorten der Nucleinsäuren und Eiweiße die Lösung des Rätsels der Vererbung zu suchen ist, muß man als einen der wichtigsten Fortschritte nicht nur der modernen Biologie, sondern der Naturwissenschaften überhaupt bezeichnen.

Polysaccharide

Wenn man die Bedeutung der makromolekularen Verbindungen nach der Häufigkeit ihres Vorkommens einschätzen würde, so müßten die Polysaccharide an erster Stelle genannt werden. Man hat geschätzt, daß von der Zellulose allein etwa die Hälfte aller auf unserem Planeten vorkommenden organischen Substanzen gestellt wird. Andere wichtige Vertreter der Polysaccharide sind die Stärke, das Glykogen oder das Chitin. Die biologische Bedeutung dieser makromolekularen Verbindungen ist im allgemeinen darin zu sehen, daß sie – wie das Glykogen und die Stärke – Speicherstoffe darstellen oder – wie die Zellulose und das Chitin – als extrazellulär gelagerte Stützsubstanzen der Lebewesen dienen.

Trotz der Größe ihrer Moleküle, die Molekulargewichte von einigen Millionen erreichen können, sind die Polysaccharide recht einfach aufgebaut. Im einfachsten Fall bestehen sie aus mehreren hundert oder tausend gleichförmigen Bausteinen, die linear aneinandergereiht sind. Bei diesen Monomeren handelt es sich je nach dem Typ des untersuchten Polysaccharids um Zuckermoleküle verschiedener Art. So ist die zu 20 bis 30 Prozent in den Stärkekörnern der Pflanzen auftretende Amylose aus etwa 1 000 bis 4 000 Glucoseeinheiten zusammengefügt. Da die benachbarten Glucoseeinheiten nicht in einer



Ausschnitt aus der Struktur des Zellulose- und des »gerollten« Amylosekettenmoleküls

Ebene liegen, sondern einen Winkel bilden, zeigt das gesamte Kettenmolekül die Form einer lockeren Schraube.

Bei der Zellulose hingegen, die ebenfalls aus Glucoseeinheiten aufgebaut ist, ist die Kette infolge einer anderen Bindungsart der benachbarten Einheiten weitgehend gestreckt. Das ebenfalls unverzweigte Zellulosemolekül, in dem 3000 bis 5000 Glucoseeinheiten vereinigt sind, wird so zu einem geradlinigen, relativ starren Gebilde, dessen Länge bis zu $5\mu\text{m}$ betragen kann. Durch Parallelagerung zahlreicher Zellulosemoleküle können sich demzufolge Zellulosefasern bilden, die auf Grund ihrer mechanischen und chemischen Widerstandsfähigkeit die wichtigsten Stützelemente der pflanzlichen Zellwände darstellen.

Bei manchen Polysacchariden, wie dem Amylopektin der pflanzlichen Stärke oder dem Glykogen der Tierzellen, sind die ebenfalls aus Glucoseeinheiten aufgebauten Molekülketten in mehr oder weniger großen Abständen verzweigt. Das Gesamtmolekül bekommt dadurch eine kompakte Form. Beide Polysaccharide stellen die Speicherform dar, in der die Glucose bei Pflanze und Tier für die wechselnden Bedürfnisse des Stoffwechsels bereitgehalten wird.

Neben den angeführten kommen in der Natur zahlreiche andere Polysaccharidsorten vor. Ihre chemischen und biologischen Eigenschaften werden einerseits durch Natur und Anzahl der miteinander verknüpften Zuckerreste, andererseits durch die Art und räumliche Lage der

Bindungen zwischen den monomeren Bausteinen des Riesenmoleküls bestimmt. Aber selbst dann, wenn verschiedene Zucker oder Zuckerderivate am Aufbau eines Moleküls beteiligt sind, zeigt dies eine sehr gleichförmige Struktur, da die molekularen Bausteine in regelmäßiger Folge miteinander verknüpft sind.

Neben den eigentlichen Polysacchariden haben in neuerer Zeit die Mucopolysaccharide in zunehmendem Maße das Interesse der Biochemiker und Biologen erregt. Es handelt sich bei diesen um komplexe Polysaccharide, die neben ihrer Kohlenhydratkomponente andere Bestandteile enthalten und zum Teil mit Proteinen verbunden sind. Sie werden von den verschiedensten Zelltypen im allgemeinen an der Zelloberfläche oder in die Umgebung der Zelle abgeschieden und üben die unterschiedlichsten Funktionen aus.

Proteine

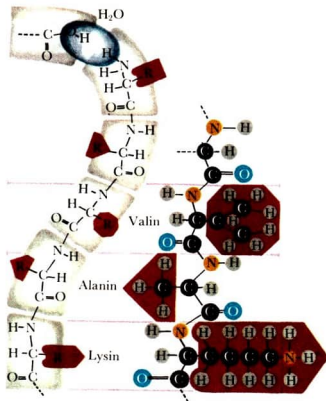
Wir hatten gesehen, daß von den Polysacchariden mehr als die Hälfte aller auf der Erde vorkommenden organischen Verbindungen gestellt wird. Dabei ist jedoch zu beachten, daß es sich bei der größten Menge dieser Polysaccharide um extrazellulär abgeschiedene Stoffe handelt. Am Aufbau der Zellen selbst sind in viel stärkerem Maße die Eiweiße oder Proteine beteiligt, die etwa die Hälfte der Trockensubstanz einer Bakterienzelle ausmachen. In anderen Zellen kann ihr Anteil sogar noch größer sein.

Man hatte bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts vermutet, daß die Eiweiße nicht nur in quantitativer Hinsicht wichtige Komponenten der Zellen sind, sondern für die Lebensprozesse grundsätzliche Bedeutung haben. Mit der damals für die Eiweißstoffe eingeführten Bezeichnung »Proteine«, die aus dem Griechischen stammt und die »Ersten« oder »Wichtigsten« bedeutet, sollte diese Ansicht zum Ausdruck gebracht werden.

Nach ihren wesentlichen Funktionen unterscheidet man die beiden Gruppen der Strukturproteine und Enzymproteine, ohne allerdings beide streng voneinander trennen zu können. Auf die unterschiedliche Form der Eiweißmoleküle bezieht sich die Unterscheidung kugeliger oder »globulärer« und faserförmiger oder »fibrillärer« Proteine. Im einzelnen haben die Eiweiße freilich zahlreiche Aufgaben zu erfüllen. Als strukturbildende Komponenten sind sie maßgeblich am Aufbau der Zellorganellen und der Zwischenzellsubstanz beteiligt. Von den Enzymproteinen werden die mannigfachsten zellulären Stoffwechselprozesse gesteuert. Proteine sind bei der Kontrolle der Genaktivität wirksam, stellen wichtige Komponenten der Atmung und Photosynthese oder können als Hormone bei der Steuerung der verschiedensten Lebensprozesse beteiligt sein. Sie sind bei Stofftransporten und Bewegungsprozessen wirksam und haben entscheidende Bedeutung für die Spezifität der Immunreaktionen von Lebewesen.

Die Vielfalt der angeführten Leistungen läßt bereits vermuten, daß in den Zellen zahlreiche verschiedene Proteinsorten nebeneinander vorkommen müssen. Man hat geschätzt, daß eine Zelle allein über 3000 verschiedene Enzymeiweiße enthält, die alle spezifische Funktionen erfüllen. Die Spezifität dieser Funktionen ist in der Besonderheit der jeweiligen Molekularstruktur begründet. Der Aufbau eines Proteinmoleküls muß somit verschiedenen Prinzipien gerecht werden. In ihrem Grundaufbau entsprechen alle Eiweißmoleküle einem einheitlichen Strukturchema. Trotz der Einhaltung dieses allgemeinen Bauprinzips ist aber die Möglichkeit zur Bildung einer großen Mannigfaltigkeit verschiedener Molekülsorten gegeben.

Unsere Abbildungen veranschaulichen in schematischer Weise das Bauprinzip der Proteine. Am Aufbau der kettenförmigen Eiweiß-



Primärstruktur des Proteinmoleküls

moleküle sind im allgemeinen 20 verschiedene Bausteinsorten beteiligt. Bei diesen Monomeren handelt es sich um Aminosäuren, die alle dadurch ausgezeichnet sind, daß sie am gleichen Kohlenstoffatom die Karboxylgruppe $-\text{COOH}$ und die Aminogruppe $-\text{NH}_2$ tragen. Die Verschiedenheiten der 20 Aminosäuren werden durch die am selben Kohlenstoffatom sitzenden Seiten- oder Restgruppen R bedingt.

Bei der Verknüpfung der monomeren Aminosäuren zum Protein trägt jede Aminosäure denselben Anteil zum Aufbau der Achse des Kettenmoleküls bei. Die Karboxylgruppe der einen Aminosäure verbindet sich dabei unter Wasseraustritt jeweils mit der Aminogruppe einer anderen unter Bildung einer Peptidbindung. Durch die Verknüpfung zweier Aminosäuren entsteht so ein Dipeptid, aus drei Aminosäuren ein Tripeptid und durch Verbindung zahlreicher Aminosäuren ein Polypeptid. Verbindungen aus mehr als hundert Aminosäuren werden als Proteine oder Eiweiße bezeichnet.

Die außerordentliche Mannigfaltigkeit, in der Proteine vorkommen können, ist weniger durch

die unterschiedliche Länge des Kettenmoleküls als vielmehr durch die unterschiedliche Reihenfolge der monomeren Bausteine bedingt. Bereits die Verknüpfung von nur 20 verschiedenen Aminosäuren ergibt eine riesige Anzahl unterschiedlicher Anordnungsmöglichkeiten dieser Bausteine. Vom Mathematiker erfahren wir, daß so $P = 20!$, also mehr als $2,4 \times 10^{18}$ verschiedene Kombinationen gebildet werden können. Bei der Vereinigung von 20 verschiedenen Aminosäuren zu Kettenmolekülen, die jeweils aus 100 Bausteinen aufgebaut sind, ergäben sich 20^{100} oder etwa 10^{130} verschiedene Kombinationen. Dies wären viel mehr Sorten, als Atome im ganzen Weltall enthalten sind. Bedenkt man, daß in zahlreichen Eiweißmolekülen noch wesentlich mehr als 100 Aminosäuren miteinander verbunden sind und alle Aminosäuresorten in wechselnder Häufigkeit in den verschiedenen Eiweißmolekülen vorkommen können, so wird klar, daß theoretisch der Mannigfaltigkeit der Proteinstruktur kaum Grenzen gesetzt sind.

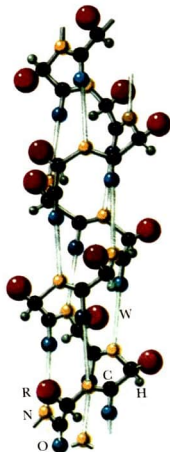
Wenn wir bisher von der Struktur der Proteinmoleküle sprachen, so wurde darunter im wesentlichen die Reihenfolge der miteinander verknüpften Aminosäuren oder die »Aminosäuresequenz« verstanden, die auch als »Primärstruktur« bezeichnet wird. Man kann es als bedeutende Erfolge der Biologie vermerken, daß in den letzten Jahrzehnten die Aufklärung der genauen Aminosäuresequenz zahlreicher Proteine und Polypeptide gelang. Wir kennen sie heute beispielsweise vom Insulin, Myoglobin, Hämoglobin und Cytochrom C. Von manchen Polypeptiden gelang bereits die chemische Totalsynthese.

Eine jede Polypeptidkette bildet normalerweise ein unverzweigtes fadenförmiges Molekül. Aus zahlreichen Beobachtungen geht aber hervor, daß Proteinmoleküle im allgemeinen weder die Form eines langgestreckten noch die eines zufallsmäßig zusammengeknäulten Fadens aufweisen. So ist die tatsächlich gemessene Moleküllänge kleiner als die theoretisch aus der Anzahl und Länge der miteinander verbundenen Aminosäuren errechnete. Da andererseits Proteine kristallisieren können, sind die verschiedenen Molekülindividuen derselben Proteinsorte offenbar nicht zufallsmäßig unterschiedlich zusammengeknäult. Alle Moleküle müssen vielmehr dieselbe, für das betreffende Eiweiß cha-

rakteristische räumliche Form aufweisen, die eine Kristallisation ermöglicht.

Die genaue Aufklärung der räumlichen Anordnung von Proteinmolekülen verdanken wir der Strukturanalyse durch Beugung von Röntgenstrahlen an der zu untersuchenden Verbindung. Es ergab sich, daß die Polypeptidketten der Eiweiße in verschiedener Weise aufgewunden oder gefaltet sein können. Eine der häufigsten Anordnungsformen der Proteinmoleküle ist die von Pauling und Corey 1951 erstmals beschriebene »Helix«, bei der das Kettenmolekül gewissermaßen auf einem Zylinder schraubenförmig aufgerollt erscheint. Bei der sogenannten » α -Helix« kommen dabei auf 10 Umgänge 37 Aminosäuren. Der Zusammenhalt des dreidimensionalen Gebildes wird durch Wasserstoffbrücken gewährleistet, die sich jeweils zwischen den NH-Gruppen eines Umgangs und den Sauerstoffatomen der CO-Gruppen des benachbarten Umgangs ausbilden.

Da die verschiedenen Seitengruppen der



Vereinfachte Darstellung der Sekundärstruktur (α -Helix) eines Eiweißmoleküls



Nach der Verleihung der Nobelpreise des Jahres 1962 in Stockholm. Von links nach rechts: M. H. F. Wilkins (geb. 1916), M. F. Perutz (geb. 1914), F. H. C. Crick (geb. 1916), J. E. Steinbeck (1902–1968), J. D. Watson (geb. 1928), J. C. Kendrew (geb. 1917).

Perutz und Kendrew erhielten den Preis für ihre Untersuchungen über die Struktur globulärer Proteine. Crick, Watson und Wilkins wurden für die Aufklärung der Molekularstruktur der DNA und ihre Bedeutung für die Informationsübertragung in den Lebewesen ausgezeichnet.

Aminosäuren unterschiedliche Größe haben, erscheint die »Oberfläche« des aufgeschraubten Eiweißmoleküls unregelmäßig modelliert. Jedes Proteinmolekül bildet so ein charakteristisches Oberflächenmuster aus, das letztlich durch die festgelegte Reihenfolge der verschiedenen Aminosäuresorten bestimmt wird. Diese spezifischen Oberflächenmuster haben für die Wechselwirkungen des Moleküls mit anderen chemischen Verbindungen und damit für die spezifische Funktion der Eiweiße Bedeutung. Zu beachten ist weiterhin, daß sich an die Aminosäurereste vielfach Wassermoleküle anlagern, so daß das Proteinmolekül im allgemeinen von einem Wassermantel umgeben ist.

Die helixförmige Anordnung der Polypeptidkette wird im Unterschied zu der Primärstruktur als »Sekundärstruktur« des Moleküls bezeichnet. Eine seltener vorkommende Sekundärstruktur ist die »Faltblattstruktur«, bei der die Kettenmoleküle nicht schraubenförmig gewunden, sondern zickzackförmig gefaltet sind. Mehrere parallelgelagerte Polypeptidketten solcher Anordnung können dann durch Wasserstoff-

brücken zu Proteinblättern zusammengefügt werden.

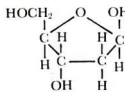
Die Polypeptidkette eines helixartig aufgeschraubten Eiweißmoleküls bildet in vielen Fällen keine durchgehende Helix. Es können vielmehr helikale mit nichthelikalen, gestreckten Abschnitten abwechseln, die gegeneinander gefaltet sind und so eine komplizierte dreidimensionale Anordnung des ganzen Moleküls verursachen. Die so entstandene räumliche »Konformation« der Polypeptidkette wird als »Tertiärstruktur« des Proteins bezeichnet. Für die Stabilisierung der Faltung können die verschiedenartigsten Bindungstypen wie Wasserstoffbrücken, Ionenbindungen oder Disulfidbrücken verantwortlich sein. Durch die Faltung entsteht so die »globuläre« Gesamtform eines Kettenmoleküls.

Von »Quartärstrukturen« spricht man dann, wenn mehrere Polypeptidketten zu größeren Komplexen zusammentreten. Das bekannteste Beispiel einer solchen Quartärstruktur bietet der rote Blutfarbstoff Hämoglobin, für dessen Strukturaufklärung Kendrew und Perutz 1962 mit dem Nobelpreis ausgezeichnet wurden. Ein Hämoglobin-Molekül besteht aus 4 Eiweiß-Untereinheiten, die paarweise übereinstimmende Struktur zeigen. Jede Eiweißkette ist mit einer eisenhaltigen Farbstoffkomponente (Hämgruppe) verbunden und bildet eine charakteristische Tertiärstruktur, in der helikale und gestreckte Abschnitte abwechseln. Die komplexe Gesamtstruktur des Moleküls ergibt sich letzten Endes gesetzmäßig aus der spezifischen Aminosäuresequenz, also der Primärstruktur der vier Polypeptidketten.

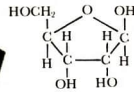
PHOSPHORSÄURE



ZUCKER



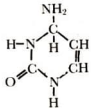
Desoxyribose



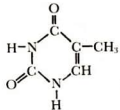
Ribose



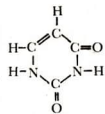
PYRIMIDINE



Cytosin

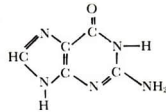


Thymin

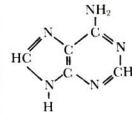


Uracil

PURINE

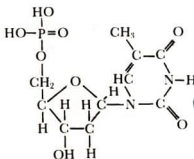


Guanin

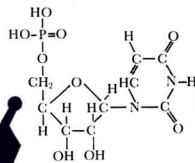


Adenin

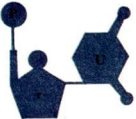
NUCLEOTID



Thyminidin-5'-monophosphat



Uridin-5'-monophosphat



Bausteine der Nucleinsäuren

Nucleinsäuren

Als der junge Doktor der Medizin Friedrich Miescher am 21. August 1869 aus Tübingen an seine Eltern in Basel einen Brief schrieb, in dem er von seinen Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung des Zellkerns berichtete, konnte er nicht ahnen, daß damit der Grundstein für jene bemerkenswerten Entdeckungen gelegt wurde, die 75 Jahre später zur Begründung der Molekularbiologie führten. Miescher fand bei seiner Untersuchung der chemischen Zusammensetzung von Eiterzellen eine phosphorreiche Verbindung, die nur in den Zellkernen vorkommt und von ihm deshalb »Nuclein« genannt wurde. 1874 gelang es ihm, das Nuclein in eine Eiweißkomponente und einen eiweißfreien Rest aufzutrennen, den er als mehrbasische Säure charakterisierte. Für diesen prägte Altmann 1899 die Bezeichnung »Nucleinsäure«, die heute aus keiner Darstellung der modernen Biologie mehr wegzudenken ist.

Die Bedeutung der Nucleinsäuren für das Leben der Zellen blieb lange unbekannt. Wir wissen heute, daß sie die Träger der Erbinformationen sind und verstehen so das intensive Bemühen zahlloser Chemiker, Physiker und Biologen, die Eigenschaften der Nucleinsäuren bis in alle Einzelheiten aufzuklären. Zunächst interessiert uns hier der Grundaufbau dieser bedeutungsvollen Verbindungen. Die Besonderheiten ihrer Raumstruktur, ihrer Bildungsweise und ihrer Funktionen werden uns in den folgenden Kapiteln immer wieder zu beschäftigen haben.

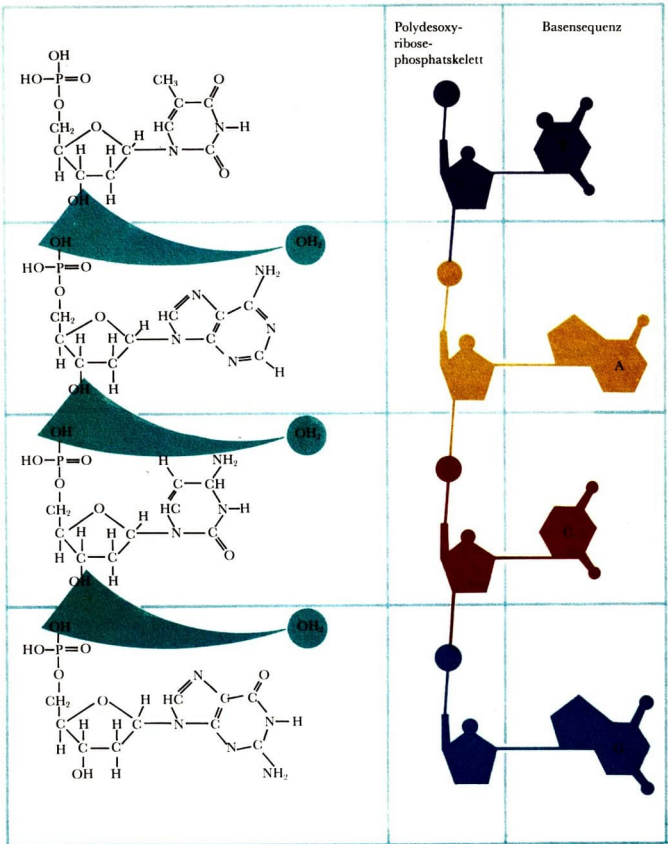
Nucleinsäuren sind Makromoleküle, deren Größe die der Proteine in zahlreichen Fällen um ein Vielfaches übertrifft. Ihr Molekulargewicht kann bis zu einigen Milliarden betragen und ein einzelnes Molekül somit unter Umständen Millimeterlänge erreichen.

Ebenso wie die Proteine sind auch die Nucleinsäuren aus zahlreichen monomeren Bausteinen in Form von Kettenmolekülen zusammengefügt. Bei diesen Monomeren handelt es sich um »Nucleotide«, von denen in jedem Nucleinsäuremolekül vier Sorten vorkommen. Im Gegensatz zu den Bausteinen der Proteine, den Aminosäuren, sind die Nucleotide selbst zusammengesetzter Natur (Abbildung). Am Aufbau eines Nu-

cleotids sind jeweils ein Molekül Phosphorsäure, ein Molekül Zucker und ein Molekül einer organischen stickstoffhaltigen Base beteiligt. Die Phosphorsäure ist in allen Nucleotiden gleich beschaffen. Von den Zuckermolekülen können zwei verschiedene Sorten am Aufbau der Nucleotide beteiligt sein. In beiden Fällen handelt es sich um Zucker mit 5 Kohlenstoffatomen, um Pentosen, die sich nur in dem Besitz eines Sauerstoffatoms unterscheiden. Jener Zucker, der das betreffende Sauerstoffatom enthält, wird als Ribose, der andere als Desoxyribose bezeichnet. Da in jedem Nucleinsäuremolekül immer nur eine Zuckersorte vorkommt, kann man grundsätzlich zwei verschiedene Sorten von Nucleinsäuren unterscheiden. Nach den jeweiligen Zuckerkomponenten werden diese als Ribonucleinsäure und Desoxyribonucleinsäure bezeichnet. Nach den englischen Bezeichnungen »ribonucleic acid« und »deoxyribonucleic acid« werden für beide Verbindungen international die Abkürzungen RNA beziehungsweise DNA verwendet.

Die am Aufbau der Nucleinsäuren beteiligten Basen leiten sich von heterozyklischen Verbindungen mit Ringstrukturen aus Kohlenstoff- und Stickstoffatomen, dem Purin und Pyrimidin, ab. Derivate des Pyrimidins sind die Basen Cytosin, Thymin und Uracil. Vom Purin leiten sich Adenin und Guanin ab. Wenn hier fünf Basen als Nucleotidbausteine aufgezählt wurden, so ist das nur ein scheinbarer Widerspruch zu unserer obigen Feststellung, daß am Aufbau jeder Nucleinsäure stets vier Nucleotidsorten beteiligt sind. Der Widerspruch klärt sich mit der Feststellung, daß Cytosin, Adenin und Guanin sowohl in der DNA wie in der RNA vorkommen, Thymin und Uracil aber immer nur in einer Nucleinsäuresorte zu finden sind. Thymin ist in seinem Vorkommen auf die DNA, Uracil auf die RNA beschränkt. Wir haben damit ein weiteres Merkmal, durch das sich die DNA und RNA prinzipiell unterscheiden.

Für das Verständnis der Struktur und biologischen Bedeutung der Nucleinsäuren ist es wesentlich, zu wissen, wie Base, Zucker und Phosphorsäure zum Nucleotid und wie die Nucleotide zum Nucleinsäuremolekül zusammengefügt sind. Grundsätzlich sind bei den Nucleinsäuren die Nucleotide in Form einer unverzweigten Nucleotidkette vereinigt. Wie bei



Bildung der Primärstruktur des DNA-Moleküls durch Verknüpfung der monomeren Nucleotide

den Molekülen der Proteine kann man auch beim Nucleinsäuremolekül eine durchgehende Achse oder ein »Rückgrat« von den Seitengruppen des Moleküls unterscheiden. Das Rückgrat des Nucleinsäuremoleküls wird von alternierend miteinander verbundenen Phosphorsäure- und Zuckermolekülresten gebildet. Die Seitengruppen werden von den Purin- und Pyrimidinbasen gebildet, die jeweils mit dem Zuckerrest verknüpft sind (Abbildung).

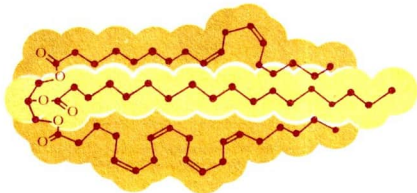
Für die Reihenfolge der an der Molekülachse aufeinanderfolgenden Basen oder, was dasselbe bedeutet, für die Reihenfolge der zum Nucleinsäuremolekül vereinigten Nucleotide ließ sich keinerlei Periodizität feststellen. Während man noch in den vierziger Jahren an einen periodischen Aufbau der Nucleinsäuren glaubte, wissen wir heute, daß in den Nucleotidfolgen verschiedener Nucleinsäuremoleküle eine ebensogroße Mannigfaltigkeit vorkommen kann wie bei den Aminosäurefolgen der Proteinmoleküle. Wir können darüber hinaus sogar feststellen, daß die ungeheure Vielfalt beider Bausteinfolgen in einem gesetzmäßigen Zusammenhang steht, der freilich erst bei Kenntnis der biologischen Funktionen beider Makromolekülsorten verständlich wird. Im einzelnen bereitet allerdings die Aufklärung der genauen Nucleotidfolge oder »Nucleotidsequenz« einer bestimmten Nucleinsäure erhebliche Schwierigkeiten. Man muß es als bedeutende Erfolge der biochemischen Forschung ansehen, wenn in den letzten Jahren die Nucleotidsequenz mehrerer kleiner Ribonucleinsäuren mit 70 bis 80 Nucleotiden aufgeklärt werden konnte. Die genaue Sequenzaufklärung von DNA-Molekülen mit 10 000 000 Nucleotiden dürfte vorläufig ein unerfüllbarer Wunsch sein.

Mit der Nucleotidsequenz ist zunächst die Primärstruktur eines Nucleinsäuremoleküls charakterisiert. Ähnlich wie die Proteine bilden die Nucleinsäuren aber auch Sekundär- und Tertiärstrukturen aus. Die Kenntnis dieser übergeordneten Strukturprinzipien ist wichtig für das Verständnis der biologischen Funktionen der Nucleinsäuren. Wir werden uns mit dieser Problematik in einem anderen Zusammenhang ausführlich zu beschäftigen haben.

Lipide

Gegen Ende des vergangenen Jahrhunderts stellte Ernst Overton (1865–1933) die Hypothese auf, daß alle Zellen von einer ölnähnlichen Haut umgeben sind. Er war zu dieser Vorstellung bei Untersuchungen über das Eindringungsvermögen der verschiedenartigsten Substanzen in die Zellen gekommen. Dabei hatte sich ergeben, daß die Verbindungen um so leichter in die Zellen eintreten können, je stärker sie in fettähnlichen Substanzen, in Lipoiden, löslich sind. Overtons geniale Konzeption, die als »Lipoidtheorie der Permeabilität« in die biologische Literatur einging, ist trotz mancher Modifikationen in ihren Grundzügen bis heute unerschüttert.

Wir wissen jetzt, daß sich fettähnliche Substanzen oder Lipide nicht nur in der äußeren Zellmembran finden, sondern auch am Aufbau zahlreicher im Cytoplasma liegender Organellen maßgeblich beteiligt sind. Ihr Vorhandensein ist für wesentliche Lebensprozesse unerläßlich. Als wichtige molekulare Bausteine der lebenden



Struktur eines Triglycerids (Neutralfett)

Materie verdienen sie somit auch hier eine nähere Besprechung.

In chemischer Hinsicht stellen die Lipide keine einheitliche Verbindungsgruppe dar. Sie haben nur ihre Löslichkeit in organischen Lösungsmitteln wie Benzol, Äther, Aceton oder Chloroform gemeinsam und sind in Wasser weitgehend unlöslich. Dieses Löslichkeitsverhalten ist darauf zurückzuführen, daß in den Lipidmolekülen aliphatische und aromatische Kohlenwasserstoffreste vorkommen.

Bei den Fetten sind die langen Kohlenwasserstoffketten von Fettsäuren esterartig mit dem dreiwertigen Alkohol Glycerin verbunden. Je nach der Anzahl der mit dem Glycerin verbundenen Fettsäuren unterscheidet man Mono-, Di- oder Triglyceride. Bei den Triglyceriden, den Hauptbestandteilen der meisten in Organismen vorkommenden Fette, sind alle drei Kohlenstoffatome des Glycerins mit Fettsäuren verknüpft (Abbildung). Die biologische Bedeutung der Fette ist vor allem darin zu sehen, daß sie als Reservestoffe oder Energiespender dienen.

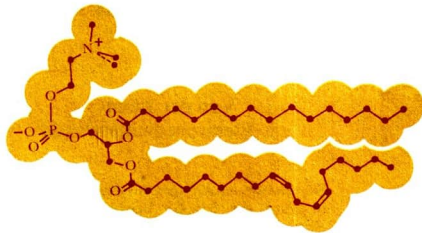
In der Gruppe der Phospholipide oder Phosphatide besitzen die wichtigen Glycerinphosphatide einen ähnlichen Bau wie die Fette. Ein wichtiger Unterschied zu den Triglyceriden ist jedoch darin zu sehen, daß mit dem Glycerin nur zwei Fettsäuren verbunden sind und die dritte Fettsäure durch Phosphorsäure ersetzt ist. Mit der Phosphorsäure ist außerdem meist eine stickstoffhaltige Base verknüpft, bei dem wichtigen Lecithin etwa der Aminoalkohol Cholin.

Durch die Einfügung der Phosphorsäure und der basischen Gruppe bekommt das Phospholipidmolekül einen polaren Bau, beide Molekülen zeigen ein unterschiedliches Ver-

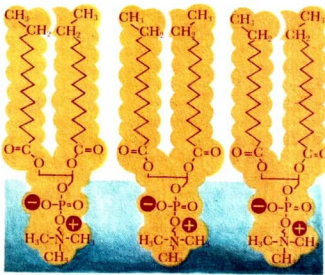
halten. Bei dem etwa stummgabelförmig gestalteten Lecithinmolekül (Abbildung) hat das Ende mit den beiden Kohlenwasserstoffresten der Fettsäuren keinerlei Affinität zum Wasser, es ist hydrophob. Dem anderen Ende werden durch die geladenen Phosphorsäure- und Stickstoffgruppen hydrophile Eigenschaften verliehen. Dieser Bereich zeigt große Affinität zum Wasser.

Wie sich an Hand von Modellversuchen erläutern läßt, haben die Phospholipidmoleküle infolge ihres polaren Baues große Bedeutung als strukturbildende Komponenten der Zellen. Bringt man eine alkoholische Lösung von Phospholipiden auf Wasser, so löst sich der Alkohol bald im Wasser, während sich die Phospholipidmoleküle an der Grenzfläche des Wassers so anordnen, daß ihre hydrophilen Molekülenenden in das Wasser ragen, die hydrophoben Kohlenwasserstoffketten der Fettsäuren aber im rechten Winkel zur Wasseroberfläche herausragen (Abbildung). Die Phospholipidmoleküle bilden somit an der Wassergrenzfläche eine ausgerichtete monomolekulare Schicht. Wenn die polaren Lipidmoleküle in einem Wasser-Phospholipid-Gemisch vollständig vom Wasser umgeben sind, so ordnen sie sich in Form einer bimolekularen Schicht an. Bei diesen Doppelschichten sind die apolaren Kohlenwasserstoffketten der Moleküle gegeneinander, die polaren Gruppen aber zur Wasserphase hin gerichtet.

Es gibt zahlreiche Hinweise dafür, daß dieses Strukturprinzip auch für die Bildung der Zellmembranen Bedeutung hat. Allerdings liegen hier etwas kompliziertere Verhältnisse vor, da die zellulären Membranstrukturen neben Lipiden auch Proteine enthalten. Unsere Abbildung vermittelt eine stark vereinfachte Vorstellung vom



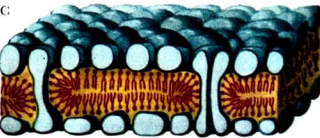
Struktur eines Phospholipids (Lecithin)



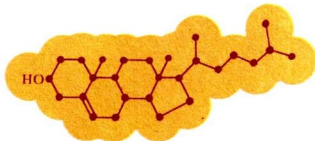
A



B



Modellvorstellungen zum Aufbau der Zellmembranen. A eine monomolekulare Schicht von Phospholipiden ordnet sich so an, daß die hydrophilen Molekülenden in das Wasser ragen, die hydrophoben Kohlenwasserstoffketten senkrecht zur Wasseroberfläche herausstehen, B Modell des Aufbaus einer Lipoproteinmembran nach Danielli, C Membranmodell nach Sitte. In B und C Lipidschicht gelb mit roter Struktur, Proteine blau dargestellt



Struktur des Cholesterins

möglichen Aufbau derartiger »Lipoproteinmembranen«. Der Lipiddoppelschicht sind danach an den äußeren Oberflächen Proteine angelagert, die viele hydrophile Gruppen enthalten und somit Affinität zum Wasser zeigen. Die so entstehende lamellenartige Struktur wird von Poren durchbrochen, in denen die Lipidschicht unterbrochen ist und die Porenwandung von der Proteinschicht ausgekleidet wird. Die Funktionen derartiger Membranen, wie etwa ihr Permeabilitätsverhalten, wird von den Eigenschaften beider Molekülsorten bestimmt. So wirkt die Lipiddoppelschicht als Permeabilitätsbarriere, während die aufgelagerten Proteine oft Enzymfunktionen ausüben.

Trotz seiner bestechenden Einfachheit konnte die Gültigkeit des erläuterten Membranmodells für den Aufbau zellulärer Membranen bisher weder eindeutig bewiesen noch widerlegt werden. Auf jeden Fall dürften die in den Zellstrukturen vorliegenden Verhältnisse komplizierter sein, als unsere Abbildung zeigt. So finden sich unter den Lipidbausteinen der zellulären Membranen neben dem erwähnten Lecithin zahlreiche andere Phospholipide und Vertreter einer dritten Lipidgruppe, der Steroide.

Die als Membranbausteine und Hormone dienenden Steroide unterscheiden sich in ihrer Struktur sehr von den anderen Lipiden. Ihrem chemischen Aufbau liegt der Kohlenwasserstoff Steran zugrunde. Unsere Abbildung vermittelt eine Vorstellung vom Bau des Steroids Cholesterin, das mehrere Ringsysteme aus Kohlenstoffatomen enthält und ein wichtiges Membranlipid darstellt. Man nimmt an, daß die Eigenschaften der Membranen durch Einlagerung von Cholesterin in die Phospholipidschichten verändert werden, da sich beide Molekülsorten gegenseitig so beeinflussen, daß sehr stabile kompakte Strukturen entstehen.

Von der Licht- zur Elektronenmikroskopie

Ein elementares Anliegen des Biologen ist darin zu sehen, den Bau der Lebewesen und ihrer Komponenten aufzuklären. Schon frühzeitig

erkannte der Mensch, daß die Kenntnis der räumlichen Beziehungen des Organismus und seiner Teile eine entscheidende Voraussetzung für das Verständnis jener mannigfaltigen Funktionen bildet, die in ihrer Gesamtheit das Leben eines Tieres oder einer Pflanze ausmachen. So verwundert es nicht, daß bereits Aristoteles ein Buch »Über die Teile der Tiere« schrieb und damit zum Begründer der Anatomie wurde. Das seit dem Altertum immer stärker werdende Bemühen der Ärzte, Zoologen und Botaniker um die Aufklärung des Baues der Organismen machte an der Leistungsgrenze des unbewaffneten menschlichen Auges nicht halt, sondern suchte nach neuen Mitteln und Wegen, um immer feinere Einzelheiten der Organismenstruktur zu erkennen. Die Erfindung des Lichtmikroskops führte so, wie wir sahen, zur Entdeckung der Zellen.

Nachdem die Zelle als elementare Lebenseinheit erkannt worden war, ergab sich zwangsläufig die Frage nach ihrem feineren Aufbau. In der Kenntnis der Zellstruktur wurde eine wesentliche Voraussetzung für das Verständnis der Lebensprozesse gesehen. Den Bemühungen der Lichtmikroskopiker waren allerdings auch hier bald enge Grenzen gesetzt. Es gelang zwar ohne Schwierigkeiten, die Gliederung der Tier- und Pflanzenzelle in Kern und Cytoplasma zu erkennen. Um feinere Einzelheiten des Aufbaues beider Zellkomponenten aufzuklären, bedurfte es aber der Entwicklung spezieller Untersuchungsmethoden.

Von den Schwierigkeiten, die hier dem Zellforscher entgegentreten, kann sich jeder leicht überzeugen, der selbst einmal lebende Zellen unter dem Lichtmikroskop betrachtet. Ein Einzeller, etwa eine lebende Amöbe, erscheint im Durchlichtmikroskop als ein farbloses, gallertartiges Klümpchen Cytoplasma, in dem sich nur schwach die Kontur des bläschenförmigen Zellkerns abhebt und außer kleinen granulären oder vakuoligen Einschlüssen kaum feinere Struktureinheiten erkennbar sind. Wir wissen heute, daß diese scheinbare Unstrukturiertheit der lebenden Zelle dadurch bedingt ist, daß sich ihre verschiedenen Organellen im Brechungsindex und im Absorptionsvermögen gegenüber den verschiedenen Wellenlängen des sichtbaren Lichts kaum unterscheiden. Eine Ausnahme bilden nur die Chlorophyllkörner der Pflanzenzellen, die auch in der lebenden Zelle als grün

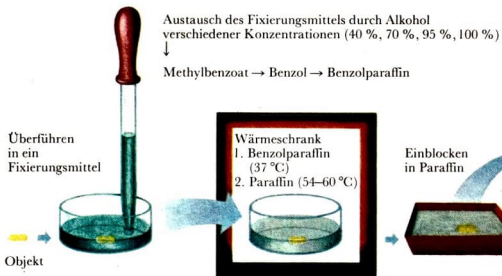
gefärbte Einschußkörper des Cytoplasmas leicht zu erkennen sind.

Schon bald nach der Begründung der Zellenlehre hatten es die Biologen gelernt, durch zwei Kunstgriffe die in der lebenden Zelle gewissermaßen maskierten Organellen sichtbar zu machen. Sie lernten es, die Zellen durch Behandlung mit Schwermetallsalzen, Alkohol, Formaldehyd oder bestimmten Säuren kunstgerecht so abzutöten, daß die im Leben vorhandenen, aber kaum sichtbaren Strukturen fixiert und durch Verstärkung der Unterschied ihrer Brechungsindizes im Lichtmikroskop besser sichtbar wurden. Es ergab sich weiterhin, daß die Zellorganellen gegenüber verschiedenen Farbstoffen eine unterschiedliche Affinität zeigen, so daß es durch Anfärbung möglich ist, künstlich Farbunterschiede der verschiedenen Zellkomponenten und damit ein kontrastreiches Bild der Zelle zu erzeugen. Damit waren zwei wesentliche Voraussetzungen für die Erforschung der Zellstrukturen geschaffen. Zur eigentlichen Untersuchung werden von den fixierten und angefärbten Zellen Dauerpräparate hergestellt, indem diese nach Entfernung des Zellwassers in ein durchsichtiges und erhärtendes Harz eingebettet werden.

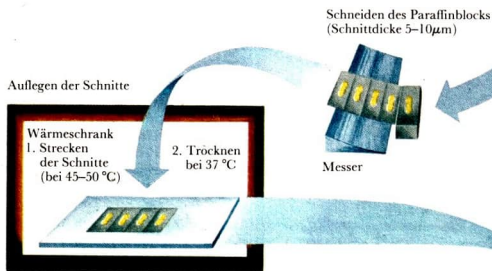
Während für die lichtmikroskopische Untersuchung einzelner Zellen die erwähnten Methoden ausreichen, ergeben sich für die Erforschung der Zellstrukturen vielzelliger Pflanzen und Tiere zusätzliche Schwierigkeiten, die in der Größe dieser Organismen begründet sind. Im Durchlichtmikroskop können nur Präparate untersucht werden, die dünn genug sind, um vom Licht durchstrahlt zu werden. Wenn man den zellulären Aufbau der Organe eines Wirbeltiers oder einer Blütenpflanze untersuchen will, muß man diese also so weit zerkleinern, daß Präparate geeigneter Dicke hergestellt werden. Relativ einfach hat es dabei der Botaniker, der von vielen pflanzlichen Organen auch ohne vorherige Fixierung mittels eines Rasiermessers hinreichend dünne Scheiben abschneiden kann. Auf dem Objektträger können diese in einem Tropfen Wasser bereits im lebenden Zustand untersucht werden.

Dem Zoologen bereitet die Anfertigung entsprechender »Schnitte« tierischer Objekte wesentlich größere Schwierigkeiten, die in der geringen Festigkeit tierischer Gewebe begründet sind. Es bedeutete deshalb eine wesentliche

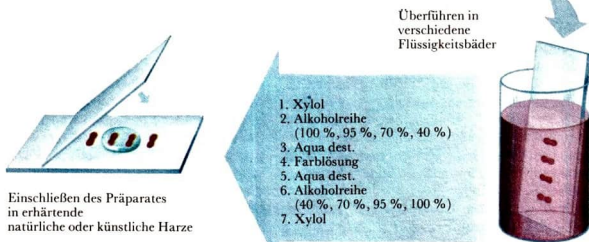
Einbetten



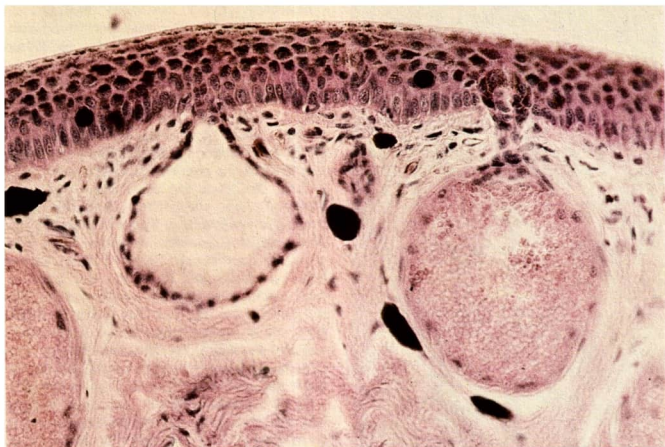
Schneiden



Färben



Schematische Darstellung des Präparationsgangs zur Herstellung mikroskopischer Dauerpräparate von Gewebeschnitten



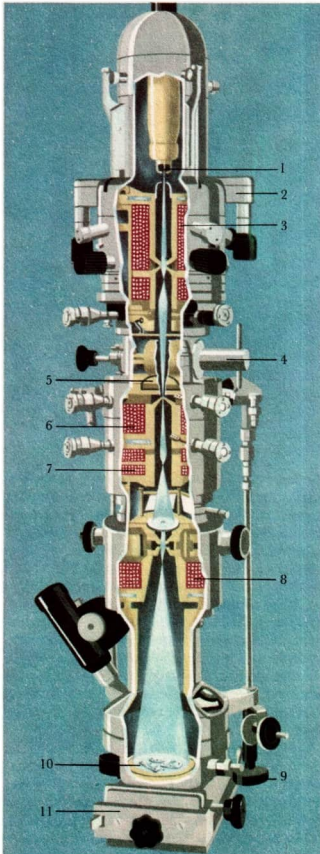
Mit Haemalaun-Eosin angefarbter Schnitt durch die Haut des Frosches

Voraussetzung für die tierische Gewebe- und Zellforschung, als vor etwa 100 Jahren die histologische Schneidetechnik entwickelt wurde. Im Prinzip handelt es sich dabei um ein Verfahren, bei dem fixierte Organ- und Gewebestücke in einen hinreichend festen Zustand überführt werden, um von ihnen mittels eines Präzisionsinstruments, des Mikrotoms, Scheiben abzuschneiden, deren Dicke nur wenige tausendstel Millimeter beträgt. In den meisten Fällen werden dabei die Objekte nach Entfernung ihres Wassers von geschmolzenem Paraffin durchtränkt und anschließend in erstarrendes Paraffin eingebettet. Das die Objekte enthaltene Paraffinblöckchen zerlegt man mit dem Mikrotom in eine Serie von Schnitten gleichmäßiger Dicke, die auf einen Objektträger aufgeklebt, gefärbt und zu Dauerpräparaten verarbeitet werden.

Die Erfindung der histologischen Mikrotechnik, die bald auch in der Botanik angewendet wurde, führte in der zweiten Hälfte des 19. Jahr-

hunderts zur Entwicklung des imposanten Gebäudes der Zell- und Gewebeforschung, die sich damals zu einem der wichtigsten Forschungsgebiete der Biologie entwickelte. In zahllosen Arbeiten wurde die Mannigfaltigkeit der spezialisierten Zellformen von Pflanzen und Tieren beschrieben. Die Kenntnis des Grundaufbaues der Zellen konnte durch die Entdeckung verschiedener Zellorganellen, wie der Chromosomen, Centriolen, Mitochondrien, des Ergastoplasmas und des Golgi-Apparates, vervollständigt werden. Der weiteren Erforschung des zellulären Feinbaues blieben aber trotz der Entwicklung der Mikrotechnik enge Grenzen gesetzt.

Ernst Abbe (1840–1905) hatte in Jena 1873 das Lichtmikroskop bis zur Grenze seiner Leistungsfähigkeit entwickelt. Er wies nach, daß das Auflösungsvermögen des Mikroskops durch die Wellenlänge des verwendeten Lichts bedingt ist. Da das menschliche Auge aber nur für einen sehr begrenzten Teil des Spektrums elektromagnetischer Wellen empfindlich ist, ergibt sich mit der Wellenlänge des kurzwelligsten sichtbaren Lichts die Grenze des Auflösungsvermögens der



Aufbau des Elektronenmikroskops. 1 Glühkathode, 2 Justierung der Strahlquelle, 3 Kondensorwicklung, 4 Schleuse zum Einführen des Objekts, 5 Objektisch,

Mikroskope. Unter optimalen Bedingungen können so im Lichtmikroskop allenfalls Strukturen getrennt wahrgenommen werden, die 300 nm entfernt sind.

Wenn man bedenkt, daß die Größe eines globulären Eiweißmoleküls etwa 5 nm beträgt, so wird klar, daß zwischen den Dimensionen der Makromoleküle und jenen der lichtmikroskopisch erkennbaren Zellorganellen eine weite Lücke klappt, die zwei bis drei Größenordnungen umfaßt. Natürlich hat die Frage, in welcher Weise die mit chemischen Methoden nachgewiesenen molekularen Komponenten der Zelle diese und ihre Organellen aufbauen, schon frühzeitig das Interesse der Biologen erregt. Da mit lichtmikroskopischen Methoden hier keine direkte Aufklärung erwartet werden konnte, war der Spekulation Tür und Tor geöffnet. Gegen Ende des 19. und zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurden so zahlreiche Hypothesen über den Grundaufbau des Protoplasmas aufgestellt, die heute nur noch historische Bedeutung haben.

Trotz Anerkennung der uneingeschränkten Gültigkeit von Abbes Theorie der Bildentstehung im Mikroskop war auch weiterhin das Bemühen der Cytologen darauf gerichtet, Untersuchungsmethoden zu finden, die gesicherte Aussagen über den molekularen Aufbau des »Protoplasmas« erlauben. Eine Möglichkeit wurde darin gefunden, durch Verwendung kurzwelligeren, ultravioletten Lichts das Auflösungsvermögen des Mikroskops um 50 Prozent zu steigern. Der Nachteil solcher UV-Mikroskope, die allerdings kaum Verwendung fanden, bestand darin, daß die entstehenden Bilder nur indirekt über die Belichtung von Photoplatten sichtbar gemacht werden können.

Größere Bedeutung erlangte die in den zwanziger Jahren eingeführte Polarisationsmikroskopie. Durch Untersuchung biologischer Objekte im polarisierten Licht und den Nachweis der Doppelbrechung von Zellstrukturen konnten auf indirekte Weise Aussagen über den molekularen Aufbau von Zellorganellen gemacht sowie Vorstellungen über den Grundaufbau des Cytoplasmas entwickelt werden, die auch heute noch Bedeutung haben. In manchen Fällen war

6 Objektivwicklung, 7 Zwischenlinsenwicklung, 8 Projektivwicklung, 9 Feinverstellung des Objektisches, 10 Endbildschirm, 11 Aufnahmekammer

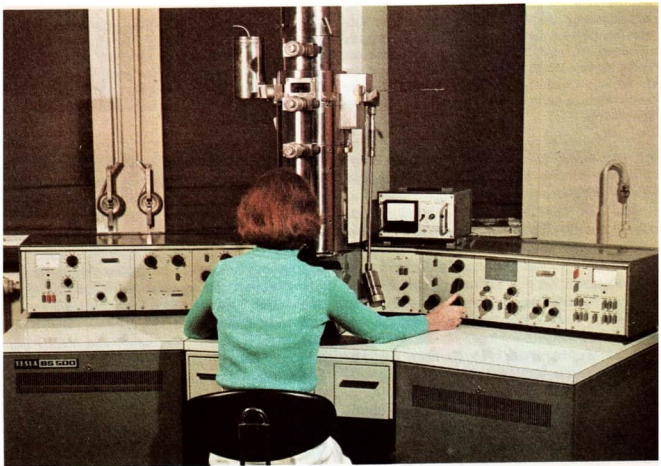
es auch möglich, mit den Methoden der Röntgenstrukturanalyse Aufschluß über den molekularen Bau von Zellstrukturen zu bekommen. Der entscheidende Durchbruch zur Aufklärung der Architektur der Zelle und ihrer »Ultrastruktur« gelang jedoch erst mit der Erfindung des Elektronenmikroskops.

Die Entwicklung der Elektronenmikroskopie erfolgte in den dreißiger Jahren durch Ernst Ruska und Bodo v. Borries. Das erste serienmäßig hergestellte Elektronenmikroskop wurde 1939 ausgeliefert. Aber erst nach 1950 begann die biologische Anwendung der Elektronenmikroskopie ihren Siegeslauf, der schnell zu einer neuen Blütezeit der Zellforschung führte.

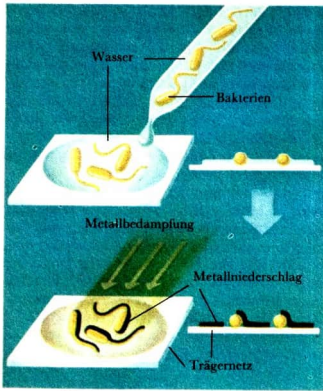
Vergleicht man die Leistungsfähigkeit eines modernen Hochleistungselektronenmikroskops mit der eines Lichtmikroskops, so erscheinen die Fortschritte gewaltig. Die Grenzauflösung der Elektronenmikroskope beträgt etwa 0,2 nm und

übertrifft damit um mehr als das Tausendfache die der Lichtmikroskopie. Da im elektronenmikroskopischen Bild die molekularen Größenordnungen erfaßt und unter günstiger Voraussetzung einzelne Moleküle abgebildet werden können, ist somit die große Lücke zwischen der Dimension der Moleküle und jener der lichtmikroskopisch erkennbaren Zellorganellen geschlossen. Vom Grundsätzlichen her erscheint heute die Möglichkeit zur Erforschung des molekularen Aufbaues der Zelle gegeben. In der Praxis stehen dem allerdings zahlreiche Schwierigkeiten gegenüber. Bevor wir uns das von der modernen Elektronenmikroskopie entwickelte Bild der Zellarchitektur im einzelnen vergegenwärtigen, ist es deshalb zweckmäßig, einige Bemerkungen zur elektronenmikroskopischen Untersuchungsmethodik zu machen.

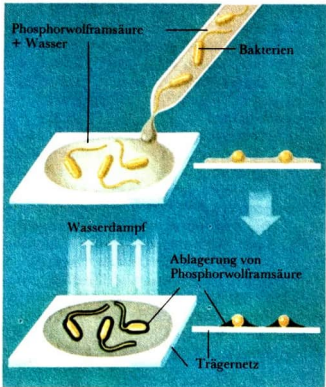
Es gehört heute bereits zum Schulwissen, daß die Entstehung des Bildes im Elektronenmikro-



Zu den grundlegenden Forschungsmethoden des Biologen gehört heute die Arbeit mit dem Elektronenmikroskop.



Präparationsgang zur Bedampfung elektronenmikroskopischer Objekte mit Metallen. Nach Trocknung der in Wasser auf eine Trägermembran aufgegebenen Objekte wird ein Metall zur Verdampfung gebracht, das sich auf dem Objekt niederschlägt und im Bild eine Schattenwirkung hervorbringt, die die Objektform gut erkennen läßt.



Präparationsgang zur Negativkontrastierung elektronenmikroskopischer Objekte, die in einer wäßrigen Lösung von Phosphorwolframsäure auf die Trägermembran aufgebracht werden. Nach Verdunstung des Wassers lagert sich die Phosphorwolframsäure um die Objekte, deren Struktur im negativen Kontrast gut erkennbar wird.

skop prinzipiell mit der des Lichtmikroskops verglichen werden kann. An Stelle der Lichtstrahlen durchdringen Elektronenstrahlen das Objekt. Den Glaslinsen des Lichtmikroskops entsprechen die »Elektronenlinsen« des Elektronenmikroskops. Die Abbildung des Objekts erfolgt auf dem fluoreszierenden Bildschirm oder der Photoplatte. Da den Elektronenstrahlen eine von der Beschleunigungsspannung abhängige Wellenlänge zugeordnet werden kann, die um fünf Zehnerpotenzen geringer als die des sichtbaren Lichts ist, ergibt sich so nach der Abbeschen Theorie der Bildentstehung das entsprechend größere Auflösungsvermögen.

Dem Vorteil des größeren Auflösungsvermögens der Elektronenstrahlen stehen als wesentliche Nachteile gegenüber, daß diese als Korpuskularstrahlen nur sehr dünne Objekte durchdringen können und deren Untersuchung im Vakuum erfolgen muß. Die Notwendigkeit einer Durchstrahlung der Objekte im Vakuum schließt

im allgemeinen die Untersuchung lebender und damit wasserhaltiger Zellen im Elektronenmikroskop aus. Ganze Zellen oder gar Zellverbände können im normalen Elektronenmikroskop schon deshalb nicht untersucht werden, weil diese für die Durchstrahlung zu dick sind. Auch Mikrotomschnitte für lichtmikroskopische Untersuchungen, die im günstigsten Fall etwa $1\text{ }\mu\text{m}$ dünn sind, erweisen sich für elektronenmikroskopische Zwecke als viel zu dick. Da es sich erforderlich machte, Präparate von nur $0,01$ bis $0,1\text{ }\mu\text{m}$ Dicke herzustellen, mußten spezielle elektronenmikroskopische Präparationsmethoden entwickelt werden, die allerdings mit der klassischen Mikrotomtechnik vergleichbar sind. Es machte sich die Konstruktion sehr präzise arbeitender »Ultramikrotome« erforderlich. Für die Anfertigung hinreichend dünner Schnitte war außerdem eine höhere Konsistenz des Einbettungsmediums als bei der Paraffintechnik und eine bessere Qualität der Messerschneide Vor-

aussetzung. Ganz besondere Bedeutung kommt schließlich für die elektronenmikroskopische Untersuchung einer sehr guten Fixierung zu, durch die auch die feinsten Zellstrukturen lebensecht erhalten und Kunstprodukte vermieden werden. Die Entwicklung der elektronenmikroskopischen Fixierungs-, Entwässerungs-, Einbettungs- und Schneidetechnik war bis zum Jahre 1953 so weit gediehen, daß in der Folge die »Ultramikrotomie« zur wichtigsten Präparationsmethode der modernen Zellforschung wurde.

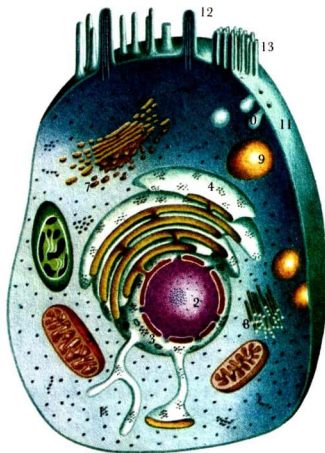
Als meist verwendetes Fixierungsmittel dient gepufferte Osmiumteroxidlösung. Die Einbettung der in Alkohol und Aceton entwässerten Objekte erfolgt in polymerisierende Kunststoffe, die nach der Polymerisation eine hinreichende Härte erlangen. Zur Anfertigung der Schnitte

dienen die Bruchkanten von Glasmessern, die mittels besonderer Messerbrechgeräte aus 5 bis 10 mm starken Glasstreifen gebrochen werden. Die nur 0,5 bis 1,5 mm² großen Schnitte werden auf der Oberfläche eines Wassertropfens aufgefangen, der sich in einer kleinen, am Glasmesser befestigten Wanne befindet, und anschließend auf spezielle Objektträger übertragen, bei denen es sich meist um sehr dünne Lackfolien handelt, die über ein feines Drahtnetz ausgedehnt sind.

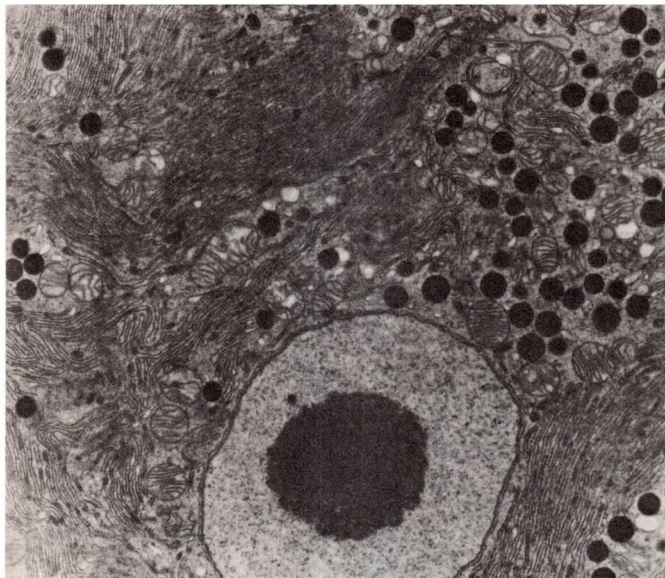
Würden wir von einer 10 µm großen Zelle »Dünnschnitte« von 0,1 µm Dicke anfertigen, so müßte die ganze Zelle in 100, bei 0,01 µm Schnittstärke sogar in 1000 Scheibchen zerlegt werden. Aus der lückenlosen Übereinanderlagerung der Elektronenbilder aller dieser Schnitte und deren Auswertung ergäbe sich die Rekonstruktion des Aufbaues der ganzen Zelle. Der mit einer solchen Rekonstruktion verbundene Arbeitsaufwand kann und braucht vom Forscher in den meisten Fällen nicht geleistet zu werden. Es genügt im allgemeinen die Untersuchung einiger repräsentativer Querschnitte aus verschiedenen Ebenen, um eine Vorstellung von der Struktur der Zelle zu bekommen.

Die Architektur der Zelle

Fragen wir nach den wesentlichen Fortschritten, die sich durch die Entwicklung der Elektronenmikroskopie für unsere Kenntnis des Zellaufbaues ergaben, so ist an erster Stelle die Entdeckung der »Kompartimentierung« der pflanzlichen und tierischen Zellen zu nennen. Während die Lichtmikroskopiker noch in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts die Zelle als ein nur wenig gegliedertes Gebilde ansahen, in dem das relativ einheitliche Cytoplasma außer dem Zellkern vereinzelte, isoliert liegende Zellorganellen enthielt, ergab sich nun, daß pflanzliche und tierische Zellen einen viel reicher gegliederten Aufbau besitzen. Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigten, daß der Zellkörper der Eukaryoten durch membranartige Strukturen in zahlreiche Teilräume getrennt ist, die man als »Kompartimente« bezeichnete. Mit dieser Entdeckung wurden manche Rätsel, die bis dahin den Biolo-



Bauplan der eukaryotischen Zelle. 1 Grundcytoplasma mit Ribosomen, 2 Zellkern, 3 Kernhülle, 4 endoplasmatisches Reticulum mit aufgelagerten Ribosomen, 5 Mitochondrium, 6 Chloroplast, 7 Golgi-Apparat, 8 Centriol, 9 Lysosom, 10 Pinocytosevakuole, 11 Zellmembran, 12 Cilie, 13 Mikrovilli



Elektronenmikroskopisches Bild einer Drüsenzelle mit angeschnittenem Zellkern

gen beschäftigten, ihrer Lösung ein Stück näher gebracht.

Man wußte seit langem, daß in der lebenden Zelle stets zahllose verschiedene Stoffwechselreaktionen auf kleinstem Raum nebeneinander ablaufen. Neben energieverbrauchenden kommen energieliefernde Prozesse vor, neben Synthesereaktionen, die zum Aufbau biologisch wichtiger Verbindungen führen, finden sich andere, durch die organische Bausteine abgebaut werden. Alle diese Umsetzungen bilden ein hochgeordnetes System biochemischer Reaktionen, deren Ablauf in einer den Lebensbedürfnissen der Zelle entsprechenden Weise gesteuert wird.

In welcher Weise im Cytoplasma der ungestörte gleichzeitige Ablauf einander entgegengesetzter Prozesse ermöglicht wird, blieb lange ein ungelöstes Rätsel der Zellbiologie. Die elektronenmikroskopische Strukturfor schung konnte nun dieses Problem klären. Offensichtlich ist die wesentlichste Bedeutung der von ihr entdeckten »Kompartimentierung« darin zu sehen, daß durch die zahlreichen cytoplasmatischen Membransysteme Reaktionsräume abgeteilt werden, in denen die unterschiedlichsten Stoffwechselprozesse ohne gegenseitige Beeinträchtigung ablaufen können.

Gegen ihre Umwelt wird jede Zelle durch die äußere Zellmembran abgegrenzt. Diese Zellmembran bildet nicht nur die räumliche Umgrenzung, sondern stellt vor allem eine Grenzschicht dar, durch die alle Stoffe hindurchtreten

müssen, die eine Zelle aus der Umgebung aufnimmt oder an diese abgibt. Da der Stoffdurchtritt offensichtlich um so leichter erfolgt, je größer die durchsetzte Fläche ist, findet sich bei Zellen mit starkem Stoffaustausch zur Umgebung eine auffällige Vergrößerung der Zelloberfläche. Man findet so beispielsweise bei resorbierenden Darmepithelzellen an der freien Oberfläche zahlreiche »Mikrovilli«, eine Art Mikrozotten, die als fingerförmige Ausstülpungen des Cytoplasmas eine starke Oberflächenvergrößerung verursachen. Stoffe, die durch die Zellmembran in die Zelle eintreten, gelangen zunächst in das Grundcytoplasma, von dem alle übrigen Reaktionsräume der Zelle umschlossen werden.

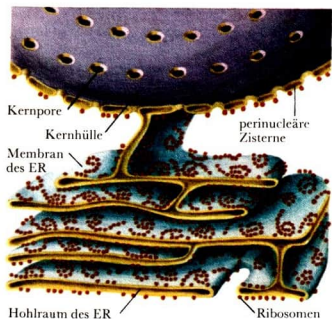
In dem mehr oder weniger flüssigen Grundcytoplasma schwimmt gewissermaßen der Zellkern oder »Nucleus«. Man hatte schon früher vermutet, daß dieser durch eine besondere Kernmembran abgegrenzt wird. Im elektronenmikroskopischen Bild ergab sich nun, daß die tatsächlich nachweisbare Kernmembran einen recht komplizierten Aufbau hat. Im Grunde handelt es sich bei der Kernhülle um eine Doppelmembran, die einen flachen Raum von 10 bis 30 nm Weite, die sogenannte »perinucleäre Zisterne«, umschließt. Bei einem kugelförmigen Zellkern hat die komplexe Kernhülle somit die Form einer Hohlkugel, deren doppelte Wandung aber an zahlreichen Stellen von porenförmigen Öffnungen, den Kernporen, durchbrochen ist. An deren Peripherie steht die äußere mit der inneren Kernmembran in Verbindung. Bei diesen Poren handelt es sich nicht um einfache Löcher, sondern um komplizierte Strukturen, deren Aufbau noch nicht in allen Einzelheiten aufgeklärt ist. Durch die Kernporen ist ein Stoffaustausch zwischen dem Kerninneren und dem Grundcytoplasma möglich. Es spricht aber mancherlei dafür, daß derartige Transportvorgänge durch die Kernporen kontrolliert und reguliert werden.

Das Innere des Zellkerns wird als »Karyoplasma« bezeichnet und enthält als wesentlichste Komponenten die Chromosomen. Wir wissen, daß diese Chromosomen als Träger der Erbanlagen von fundamentaler Bedeutung für das Leben der einzelnen Zellen und des gesamten vielzelligen Organismus sind. Die Erforschung der Chromosomenfunktion steht heute im Mittelpunkt des Interesses der Biologen. Sie soll in

einem späteren Kapitel ausführlich behandelt werden. Hier interessiert uns zunächst die Frage der Chromosomenstruktur.

Obwohl es sich bei den Chromosomen um permanent existierende Organellen handelt, deren Größe über der Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops liegt, sind sie normalerweise doch nur zu bestimmten Zeiten des Lebensablaufs einer Zelle lichtmikroskopisch sichtbar. Die Lösung dieses scheinbaren Widerspruchs liegt darin begründet, daß die Chromosomen im Lebenszyklus der Zelle einen komplizierten Formwandel durchmachen. Es handelt sich bei ihnen um lange fadenförmige Gebilde, die bei einer Dicke von 20 bis 30 nm Millimeterlänge erreichen können. Da während des normalen Lebens der Zelle diese Chromosomenfibrillen als relativ gestreckte Fäden vorliegen, sind sie trotz der großen Länge auf Grund ihrer geringen Dicke im Lichtmikroskop nicht zu sehen. Während der Zellteilung rollen sie sich jedoch auf und nehmen die Gestalt kompakterer kürzerer Körper an, die dann vor allem in Dauerpräparaten lichtmikroskopisch gut erkennbar sind. In elektronenmikroskopischen Untersuchungen gelang es übrigens, mittels spezieller Untersuchungsmethoden die Chromosomenfibrillen in den verschiedenen Phasen des Zellzyklus direkt sichtbar zu machen. Wenn wir den Zellkern einer lebenden Zelle im Lichtmikroskop betrachten, müssen wir uns also vergegenwärtigen, daß der scheinbar homogene Kerninhalt einem mehr oder weniger dichten Knäuel entspiralisierter Chromosomenfibrillen entspricht, das mit der flüssigen Phase des »Kernsaftes« innig vermischt ist.

Eine weitere wichtige Komponente des Zellkerns ist das Kernkörperchen oder der »Nucleolus«, der in Einzahl oder Mehrzahl vorhanden sein kann. Auf Grund der hohen Dichte und ihres hohen Brechungsindex sowie infolge starker Anfärbbarkeit sind die Nucleolen sowohl bei Lebenduntersuchungen wie in Dauerpräparaten gut erkennbar. Sie besitzen meist rundliche Form und sind vom umgebenden Karyoplasma nicht durch eine besondere Membran abgegrenzt. Die eigentliche Nucleolarsubstanz besteht aus Proteinen und Ribonucleinsäuren, die für die spezifische Anfärbbarkeit verantwortlich sind. Elektronenmikroskopisch lassen sich an den Nucleolen drei Komponenten unterscheiden, wobei neben einer amorphen Grundsubstanz und fein-



Schematische Darstellung der dreidimensionalen Struktur des endoplasmatischen Reticulums und der Kernhülle

fibrillären Strukturen vor allem zahlreiche granuläre Partikel von etwa 15 nm Durchmesser auffallen. Die Funktion des Nucleolus und seiner Komponenten, die in den letzten Jahren weitgehend aufgeklärt werden konnte, wird uns in anderem Zusammenhang noch näher beschäftigen.

Mit dem Grundcytoplasma, dem Karyoplasma und der perinucleären Zisterne haben wir drei Reaktionsräume der Zelle kennengelernt. Die Zahl der in einer Zelle vorkommenden verschiedenen Kompartimente ist damit aber noch nicht erschöpft, da vom Grundcytoplasma außer dem Zellkern mit seinen beiden Kompartimenten noch andere Reaktionsräume umschlossen werden.

An erster Stelle sei hier das »endoplasmatische Reticulum« genannt, das enge Beziehungen zur Kernhülle hat. Es war für die Zellforscher eine große Überraschung, als sie zu Beginn der elektronenmikroskopischen Forschung feststellten, daß das Cytoplasma der meisten Zellen von einem komplizierten Netzwerk membranumgrenzter Räume durchzogen wird. Die Form dieses endoplasmatischen Reticulums, das kurz als ER bezeichnet wird, ist in den verschiedenen Zellen unterschiedlich und kann sich auch in

derselben Zelle im Laufe der Zeit verändern. In manchen Fällen handelt es sich um ein System verzweigter, rohrförmiger Kanäle. Das endoplasmatische Reticulum kann aber auch in Form abgeflachter, sackartiger Hohlräume auftreten, die miteinander in Verbindung stehen.

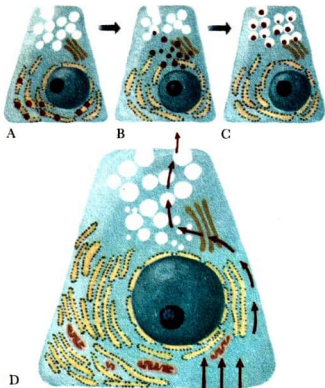
Unabhängig von dieser Vielgestaltigkeit kommt das Reticulum in zwei verschiedenen Modifikationen vor, die als rauhes oder granuläres und als glattes oder agranuläres ER bezeichnet werden. Beide unterscheiden sich vor allem dadurch, daß den Membranen des granulären Typs auf der Seite des Grundcytoplasmas granuläre Partikel von 15 bis 20 nm Durchmesser, die Ribosomen, aufgelagert sind. Wir wissen heute, daß dieses granuläre endoplasmatische Reticulum der Ort intensiver Eiweißsynthese ist. Die auf der Cytoplasmaseite an den Ribosomen gebildeten Proteinmoleküle können in das Lumen der Zisternen oder Kanälchen des Reticulums gelangen und von dort in andere Bereiche der Zelle transportiert werden. Die Aufgaben des agranulären ER sind in den verschiedenen Zellen unterschiedlicher Natur. In manchen Drüsenzellen stehen sie im Dienste des Lipid- und Steroidstoffwechsels, in quergestreiften Muskelzellen dienen sie dem Ionentransport oder auch der Reizeleitung.

Auf elektronenmikroskopischen Bildern kann man nicht selten eine Kommunikation der Kanälchen des endoplasmatischen Reticulums mit dem Lumen der perinucleären Zisterne beobachten. Derartige Bilder sowie Beobachtungen über die Bildung und Auflösung der Kernmembran bei der Zellteilung führten zu der Vorstellung, daß die perinucleäre Zisterne und damit die Kernhülle nur einen spezialisierten Abkömmling des endoplasmatischen Reticulums darstellt.

Enge funktionelle und genetische Beziehungen zeigt das endoplasmatische Reticulum auch zum Golgi-Apparat. Dieses Zellorganell, das für mehr als ein halbes Jahrhundert zu den rätselhaftesten Gebilden der Eukaryotenzellen zählte, demonstriert eindrucksvoll, welchen Einfluß der Entwicklungsstand von Untersuchungsmethoden und Forschungsgeräten auf die Entwicklung unserer Kenntnis der Zellstrukturen hat. Im Jahre 1898 hatte der italienische Arzt und spätere Nobelpreisträger Camillo Golgi (1844–1926) mittels der Methode der Metallimprägnation mit Osmiumsäure und Silberosalzlösungen in Nerven-



Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Schnittes
durch das mit Ribosomen besetzte endoplasmatische
Reticulum



Markierung des Syntheseortes und Transportweges von Enzymproteinen in den Zellen der Bauchspeicheldrüse des Meerschweinchens durch Verabreichung radioaktiv markierter Aminosäuren. *A* die neugebildeten Proteine gelangen zunächst in das ER, *B* nach 17 Minuten sind sie im Bereich des Golgi-Apparates nachweisbar, *C* 3 Stunden nach Markierung Nachweis der Proteine in Sekretvakuolen, die aus der Zelle entleert werden, *D* Zusammenfassung des Transportweges.

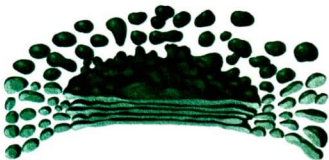
zellen erstmals eigentümlich netzartige Strukturen nachgewiesen, die später nach ihrem Entdecker als »Golgi-Apparat« bezeichnet wurden. Um die Realität dieser Strukturen, die manche Forscher für Kunstprodukte der Fixierung hielten, entwickelte sich in den folgenden Jahrzehnten eine lebhaft diskussion, die zu einer Flut von Veröffentlichungen führte. Erst von den Elektronenmikroskopikern konnte eindeutig bewiesen werden, daß es sich bei dem Golgi-Apparat um ein Zellorganell handelt, das in nahezu allen Eukaryotenzellen vorkommt.

Der Golgi-Apparat besteht aus Stapeln von etwa 5 bis 20 flachen, membranumgrenzten Säckchen, die als Golgi-Zisternen bezeichnet werden. Meist sind in einer Zelle mehrere bis Hunderte solcher Membranstapel vorhanden, die in manchen Zellen auch netzartig miteinander verbun-

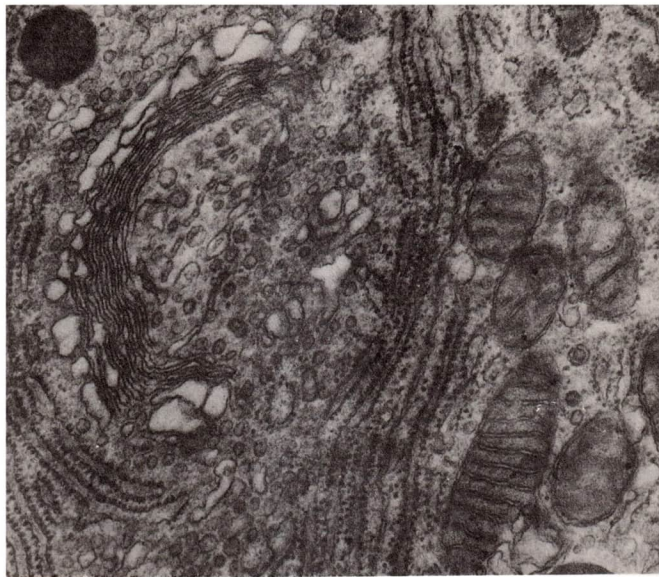
den sein können. Der Abstand der einzelnen Zisternen beträgt etwa 20 bis 30 nm. Durch welche Kräfte die Membransäckchen zusammengehalten werden, ist noch unklar. Auf jeden Fall wird ein Membranstapel von keiner zusammenhaltenden Membran umgeben.

Aus elektronenmikroskopischen Bildern und experimentellen Untersuchungen mit radioaktiv markierten Verbindungen ergab sich, daß das endoplasmatische Reticulum an der Bildung des Golgi-Apparates beteiligt ist. Es konnte nachgewiesen werden, daß abgeschnürte Vakuolen des ER mit ihrem Inhalt zum Golgi-Apparat gelangen und dort in den Membranstapel eingegliedert werden. Dies macht uns zugleich eine der wichtigsten Funktionen dieses Zellorganells verständlich, das als eine Art Umschlags- und Verpackungsplatz von Substanzen dient, die in der Zelle gebildet wurden. So gelangen mit den Vakuolen und Vesikeln des endoplasmatischen Reticulums an den Ribosomen gebildete Proteine in den Golgi-Apparat. Der proteinhaltige Vesikelinhalt wird dort verdichtet und am Rande der Golgi-Zisternen in membranumgrenzten Vakuolen abgeschnürt. Im Falle der Drüsenzellen können diese als »Sekretvakuolen« aus der Zelle ausgestoßen werden. Wenn es sich bei den in den Golgi-Zisternen enthaltenen Proteinen um Enzyme handelt, die im Stoffwechsel der Zelle selbst Verwendung finden, so bezeichnet man die vom Golgi-Apparat abgeschnürten Vakuolen als »Lysosomen«.

Verabreicht man lebenden Zellen Aminosäuren, die mit schwerem Wasserstoff radioaktiv markiert wurden, so lassen sich die aus diesen radioaktiven Vorstufen gebildeten Proteine zuerst an den Ribosomen und dem endoplas-



Schematische Darstellung eines durchschnittenen Golgi-Apparates



Elektronenmikroskopisches Bild eines Golgi-Apparats, rechts Mitochondrien

matischen Reticulum, aber erst nach 20 bis 40 Minuten im Golgi-Apparat nachweisen. Wir haben damit einen eindrucksvollen Beweis für die vorstehend erläuterte Funktion des Golgi-Apparats als Umschlagsplatz für die am ER synthetisierten Proteine. Etwas anders sehen die Ergebnisse aus, wenn wir der Zelle radioaktiv markierte Polysaccharidbausteine, etwa ^3H -markierte Zucker verabreichen. Diese sammeln sich nicht an den Ribosomen oder im ER an, sondern sind nach wenigen Minuten bereits in den Golgi-Zisternen nachweisbar. Der Golgi-Apparat ist somit unter anderem für die Synthese komplexer Polysaccharide verantwortlich. Bei der Bildung der wichtigen Glykoproteide werden

den am ER gebildeten Proteinmolekülen im Golgi-Apparat kurze Kohlenhydratketten angeheftet.

Zu den eindrucksvollsten Strukturen, die man auf elektronenmikroskopischen Aufnahmen tierischer und pflanzlicher Zellen sehen kann, gehören die Mitochondrien. Die Existenz dieser wichtigen Zellorganellen konnte bereits von den Lichtmikroskopikern der Jahrhundertwende nachgewiesen werden. Eine Aufklärung ihres charakteristischen Feinbaues und ihrer fundamentalen Bedeutung für das Leben der Zellen war jedoch erst mit den Methoden der modernen Elektronenmikroskopie und Zellphysiologie möglich.

Größe und Form der Mitochondrien sind variabel. Meist handelt es sich um länglich-wurstförmige Gebilde, die bei einem Durchmesser von

0,5 bis 1 μm eine Länge von mehr als 5 μm erreichen können. Aus Lebendbeobachtungen ergab sich, daß sich die Mitochondrien in vielen Zellen in ständiger Bewegung befinden können und auch die Fähigkeit zur Formänderung besitzen. Wenn mitunter verzweigte Mitochondrien zu beobachten sind, so kann dies als Hinweis gewertet werden, daß sie sich teilen oder auch miteinander verschmelzen können. Die Zahl der in einer Zelle vorkommenden Mitochondrien ist sehr unterschiedlich. Während manche Zellen nur einige enthalten, wurden beispielsweise in Leberzellen mehr als 1000 gezählt.

Ein Mitochondrium besteht gleichsam aus zwei ineinander geschachtelten Membransystemen, durch die zwei Reaktionsräume voneinander getrennt werden. Die äußere Mitochondrienmembran umgibt wie eine Wursthülle das ganze Organell. Zwischen ihr und der inneren Mitochondrienmembran liegt der 6 bis 10 nm breite äußere Mitochondrienraum. Das von der inneren Membran umgebene Kompartiment wird als innerer Mitochondrienraum, Matrix oder Grundsubstanz des Mitochondriums bezeichnet. Auffällig ist eine starke Oberflächenvergrößerung der inneren Membran, von der zahlreiche Einstülpungen in den inneren Mitochondrienraum ragen. Je nach ihrer Gestalt werden diese scheiben-, röhren- oder säckchenförmigen Einstülpungen als Cristae, Tubuli oder Sacculi bezeichnet.

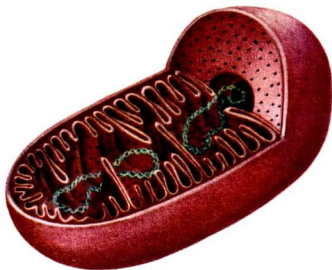
Wie bei den anderen Membransystemen der Zelle sind auch am Aufbau der Mitochondrienmembranen Lipide und Proteine beteiligt. Von diesen Proteinen wissen wir, daß sie nicht nur strukturbildende Bedeutung haben, sondern als Enzyme an fundamentalen Lebensprozessen beteiligt sind. Die Mitochondrien erwiesen sich als Kraftwerke der Zelle, in denen die für den Unterhalt des zellulären Lebens erforderlichen Energiereserven bereitgestellt werden. Die dazu erforderlichen Enzymgarnituren konnten aus den Mitochondrien isoliert und ihre Funktionen weitgehend aufgeklärt werden. Eine ausführliche Besprechung dieses wichtigen Kapitels der Zellbiologie sei jedoch einem späteren Abschnitt des Buches vorbehalten.

Von besonderem Interesse war die Feststellung, daß im inneren Mitochondrienraum Ribosomen, DNA und RNA vorkommen. Auf die weitreichenden Schlüsse, die aus dieser Beobachtung

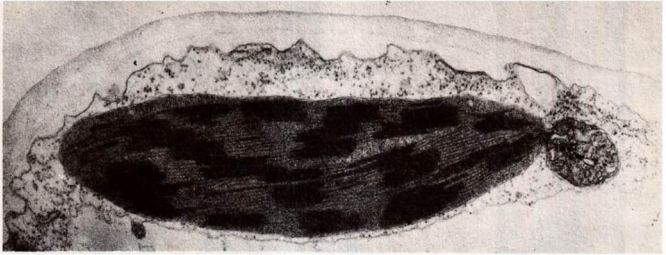
gezogen wurden, soll später eingegangen werden.

Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung von Pflanzenzellen kann man neben den auch hier vorkommenden Mitochondrien Zellorganellen beobachten, die ihnen im Grundaufbau recht ähnlich sind, aber noch bedeutendere Größen erreichen. Es handelt sich um die Plastiden, deren charakteristischste und wichtigste Formen als Chlorophyllkörner oder »Chloroplasten« in den assimilierenden Zellen grüner Pflanzen auch bei lichtmikroskopischer Untersuchung lebender Zellen sofort ins Auge fallen. Die Chloroplasten enthalten neben Lipiden, Proteinen und geringen Mengen anderer Pigmente (Carotinoide) etwa 5 bis 10 Prozent des grünen Farbstoffs Chlorophyll. Als Träger des Blattgrüns sind sie für die Photosynthese verantwortlich, jene wunderbare Fähigkeit also, die es der Pflanze ermöglicht, aus Kohlendioxid und Wasser mit Hilfe der Energie des Sonnenlichts organische Verbindungen aufzubauen.

Zahl und Form der in den verschiedenen Pflanzenzellen vorkommenden Chloroplasten können unterschiedlich sein. Während in Algenzellen meist ein oder wenige große Chloroplasten von artspezifisch unterschiedlicher Gestalt zu finden sind, enthalten die grünen Zellen der höheren Pflanzen einige Dutzend scheiben- oder linsenförmige Chloroplasten, die etwa 4 bis 8 μm



Schematische Darstellung der dreidimensionalen Struktur eines Mitochondriums. Neben ringförmigen DNA-Molekülen enthält es im inneren Mitochondrienraum zahlreiche Ribosomen.



Elektronenmikroskopische Aufnahme des Dünnschnitts durch einen Chloroplasten

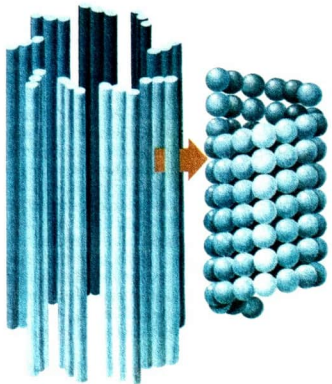
groß werden. Die Chloroplasten sind wie die Mitochondrien aus zwei ineinander geschachtelten Membransystemen aufgebaut. Das innere Membransystem bildet abgeplattete Säckchen, die als »Thylakoide« bezeichnet werden. Während sich diese Thylakoide bei vielen Algenzellen parallel zueinander durch die ganze Länge des Plastiden erstrecken, bilden sie in den Chloroplasten der höheren Pflanzen Stapel kleiner Säckchen. Diese geldrollenartig angeordneten Thylakoidstapel, die durch Membranen miteinander verbunden sind, werden »Grana« genannt. Da die Thylakoidmembranen Träger des Chlorophylls sind, kann man die Grana, in denen die Membranen mit ihren Pigmenten gehäuft vorliegen, bereits im Lichtmikroskop als dunkler grüne Partikeln beobachten.

Auf die molekulare Organisation der Chloroplasten und deren Bedeutung für die Photosynthese der Pflanzen soll später eingegangen werden. Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß in den Plastiden – wie in den Mitochondrien – Ribosomen, DNA und RNA vorkommen.

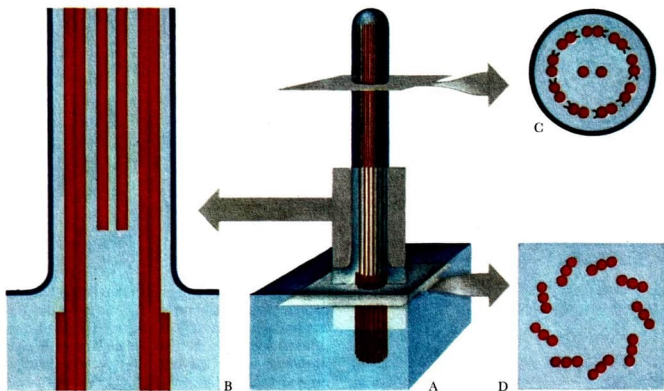
Die bisher besprochenen Zellorganellen stimmen darin überein, daß sie alle aus Membranen aufgebaut sind. Andere Organellen der Eukaryotenzelle zeigen demgegenüber einen Aufbau aus feinen röhrenförmigen Elementen, die zum Teil beträchtliche Längen erreichen können.

Erstaunlicherweise wurde erst im Jahre 1963

von mehreren Forschern darauf hingewiesen, daß derartige Strukturen, für die man die Bezeichnung »Mikrotubuli« prägte, im Cytoplasma pflanzlicher und tierischer Zellen weit verbreitet vorkommen. Es handelt sich um röhrenförmige Gebilde mit einem Durchmesser von 14 bis 30 nm und beträchtlicher Länge, die allerdings im elektronenmikroskopischen Dünnschnitt nur schwer bestimmt werden kann. Mittels diffiziler



Dreidimensionale Darstellung des Aufbaues eines Centriols und bei stärkerer Vergrößerung des molekularen Aufbaues eines Mikrotubulus



Schematische Darstellung des Aufbaues eines Ciliums in verschiedenen Schnittebenen. Im Querschnitt des Cilienschaftes sind 9 periphere Doppeltubuli und 2 einfache Zentraltubuli zu erkennen, im Querschnitt des Basalkörpers 9 Dreifach-tubuli.

Untersuchungsmethoden und bei Anwendung stärkster elektronenmikroskopischer Vergrößerung gelang es, den Feinbau dieser Organellen bis zur molekularen Größenordnung hin aufzuklären. Man nimmt an, daß die Wand der Mikrotubuli aus globulären Molekülen des Proteins Tubulin aufgebaut ist, die in der Weise spiralg angeordnet sind, daß sie zugleich mehrere Längsreihen von Molekülen bilden. Da es sich bei cytoplasmatischen Mikrotubuli um sehr labile Strukturen handelt, die bei der üblichen Fixierung elektronenmikroskopischer Objekte mit Osmiumteroxid in ihre globulären Bausteine zerfallen, ist es erklärlich, daß ihre Entdeckung erst mit der Vervollkommenung der Untersuchungsmethodik durch Einführung des Glutaraldehyds als Fixierungsmittel möglich wurde.

Man nimmt an, daß die Mikrotubuli im Leben der Zelle mehrere Aufgaben zu erfüllen haben. Ihr häufiges Vorkommen in solchen Zellen, deren Form stark von der Kugelgestalt abweicht, deutet darauf hin, daß sie als eine Art Zellskelett die

Aufrechterhaltung der Zellgestalt gewährleisten. Andererseits dürften sie auch an zellulären Bewegungsprozessen beteiligt sein. So finden sich in den für Bewegungsprozesse spezialisierten komplexen Zellorganellen Mikrotubuli als charakteristische Elemente. Dies gilt sowohl für die Teilungsspindel, deren aus Mikrotubuli aufgebaute Fasern während der Zellteilung die Chromosomenbewegung ermöglichen, als auch für die Geißeln oder Cilien.

Die als Bewegungsorganellen dienenden Cilien und Geißeln der tierischen und – falls sie dort vorkommen – auch der pflanzlichen Zellen zeigen erstaunlicherweise den gleichen Feinbau. Stets handelt es sich bei ihnen um fadenförmige Fortsätze des Cytoplasmas, die von Ausstülpungen der Zellmembran umgeben sind. In ihrer Längsrichtung werden sie von neun peripher liegenden Doppeltubuli sowie zwei zentralen Tubuli durchzogen.

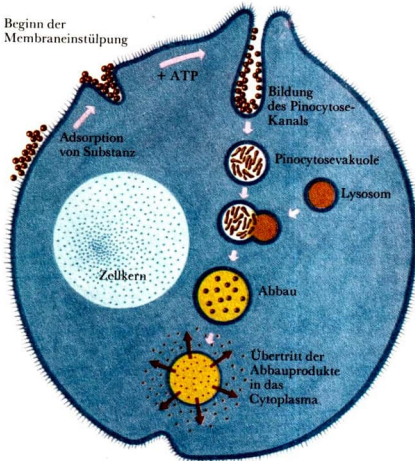
Alle Cilien und Geißeln sind an ihrer Basis durch ein »Basalkorn« in der äußeren Zone des Cytoplasmas verankert. Diese Basalkörper waren den Lichtmikroskopikern trotz ihrer Kleinheit bereits gegen Ende des vergangenen Jahrhunderts bekannt. Die Aufklärung ihrer Ultrastruktur zeigte, daß sie tatsächlich in gestaltlicher Hinsicht enge Beziehungen zur Cilienstruktur aufweisen. Das etwa $0,5\text{ }\mu\text{m}$ lange

zylinderförmige Basalkorn ist ebenfalls aus tubulären Elementen aufgebaut. Im Unterschied zur Architektur der Cilien oder Geißeln sind aber an der Peripherie des Basalkorns nicht Doppel-, sondern neun Dreifachtubuli angeordnet, während Zentraltubuli fehlen.

Bereits im Jahre 1898 hatten zwei Zellforscher unabhängig voneinander die Vermutung ausgesprochen, daß die Basalkörper der Cilien und Geißeln Abkömmlinge jener »Zentralkörperchen« oder »Centriolen« sind, die bei der Zellteilung die Pole der Teilungsspindel bilden. Durch elektronenmikroskopische Untersuchungen der letzten Jahrzehnte konnte diese Theorie eindeutig bewiesen werden. Die Centriolen besitzen denselben Feinbau wie die Basalkörper. Enge Beziehungen zeigt auch die Funktion beider Organellen. Es gibt Hinweise für die Vermutung, daß die Basalkörper für die Bildung der Cilientubuli und die Centriolen für die der Mikrotubuli des Teilungsapparats verantwortlich sind. Allerdings dürften dabei in jedem Fall die globulären Proteinbausteine der Tubuli bereits

vorgefertigt im Cytoplasma vorliegen. Die Beobachtung, daß oft zwei Centriolen im rechten Winkel nahe beieinander liegen, hängt mit ihrer Fähigkeit zur Selbstverdoppelung zusammen, bei der in der Nachbarschaft eines vorhandenen Centriols die Bildung eines neuen induziert wird. Der genaue Mechanismus dieses rätselhaften Vorgangs ist allerdings noch unbekannt.

Während die bisher beschriebenen Zellorganellen entweder bereits den Lichtmikroskopen bekannt waren oder erstmals bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen nachgewiesen wurden, nahm die Entdeckung der als »Lysosomen« bezeichneten Partikeln ihren Ausgang von biochemischen Untersuchungen. Bei der biochemischen Analyse von Zellfraktionen, die durch Ultrazentrifugation zerkleinerter Zellen der Rattenleber gewonnen worden waren, hatte man nachgewiesen, daß sich eine bestimmte Fraktion durch den Gehalt an charakteristischen Enzymen auszeichnet. Es handelte sich dabei um saure Hydrolasen, also um Enzyme, die im sauren Reaktionsmedium eine Spaltung organi-



Schematische Darstellung des »Trinkvorgangs« der Pinocytose bei einer Amöbenzelle. Durch Adsorption von Induktorsubstanzen, die in dem die Zelle umgebenden Medium gelöst sind, an die Zelloberfläche wird die Bildung von Pinocytosevakuolen ausgelöst. Diese verschmelzen mit Lysosomen, deren Enzyme die aufgenommene Induktorsubstanz abbauen. Ähnlich verläuft der »Freßvorgang« der Phagocytose.

Bioenergetik – ein Hauptkapitel der Zellbiologie

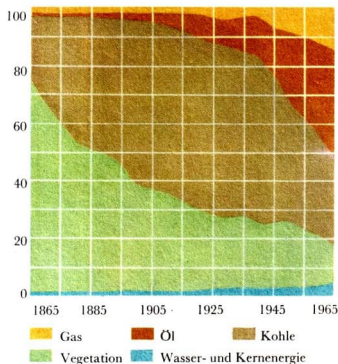
scher Moleküle unter Wasseraufnahme katalysieren. Da sich bei vorsichtiger Isolierung der betreffenden Zellfraktion die Enzyme gegen ihre Substrate zunächst als inaktiv erwiesen, nahm man an, daß sie in sehr empfindlichen Organellen enthalten sind und erst nach deren Zerstörung ihre katalytische Wirksamkeit entfalten. Die vermuteten Zellorganellen wurden nach ihrem Gehalt an lytischen Enzymen »Lysosomen« genannt. Auf Grund ihres Sedimentationsverhaltens in der Ultrazentrifuge wurde für sie eine Größe von etwa $0,4\text{ }\mu\text{m}$ vorausgesagt.

In späteren elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden die Lysosomen tatsächlich als membranumgrenzte Vakuolen identifiziert, in denen mit cytochemischen Methoden hydrolytische Enzyme, insbesondere saure Phosphatase, nachgewiesen werden konnte. Mit einem mittleren Durchmesser von $0,5\text{ }\mu\text{m}$ entsprach ihre Größe dem vorhergesagten Wert. Allerdings kommen auch größere sowie kleinere Vakuolen vor, die sich als Golgi-Vesikel erwiesen und die Entstehung der Lysosomen aus dem Golgi-Apparat wahrscheinlich machten.

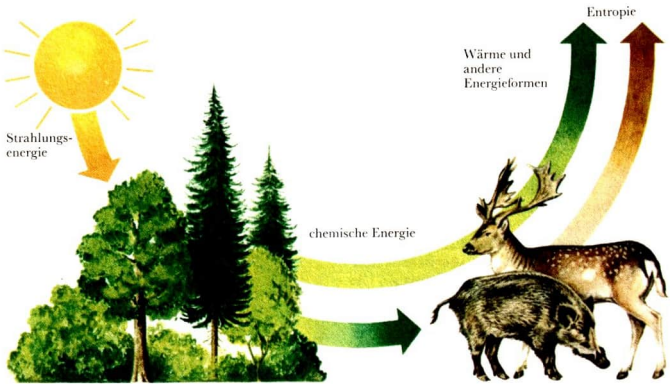
Die in nahezu allen tierischen und wohl auch in pflanzlichen Zellen vorkommenden Lysosomen sind an intrazellulären Verdauungsprozessen beteiligt. Von den in ihnen enthaltenen lytischen Enzymen können alle Makromolekülsorten der Zelle abgebaut werden. Durch die umgrenzende Membran des Lysosoms wird normalerweise eine Selbstverdauung der Zelle durch ihre eigenen Enzyme verhindert. Es konnte aber nachgewiesen werden, daß bei den zellulären »Freßvorgängen« (Phagocytose) und »Trinkvorgängen« (Pinocytose) die lysosomalen Enzyme zum Abbau der aufgenommenen Nahrungsstoffe dienen. Wenn beispielsweise eine Amöbe durch Phagocytose andere Einzeller oder Bakterien »frißt«, so werden diese in eine unter Abschnürung von Teilen der Zellmembran gebildete Nahrungsvakuole aufgenommen. Auf ihrem Weg durch das Cytoplasma der Amöbenzelle verschmilzt die Nahrungsvakuole mit Lysosomen. In den so gebildeten sekundären Lysosomen können die hydrolytischen Enzyme ihre Verdauungstätigkeit entfalten. Ähnliche Verhältnisse liegen bei der Flüssigkeitsaufnahme der Zellen durch Pinocytose vor.

Es gibt wenige naturwissenschaftliche Begriffe, deren Bedeutung dem modernen Menschen von Kindheit an so nachhaltig ins Bewußtsein gerufen wird wie der Begriff »Energie«. Zahlreiche Annehmlichkeiten unseres persönlichen Lebens sind von der kontinuierlichen Bereitstellung von Energie in ihren verschiedenen Zustandsformen abhängig. Jedermann weiß, daß mit den vielschichtigen Aufgaben und Anforderungen der wissenschaftlich-technischen Revolution eine ständige Erhöhung des Energieverbrauchs einhergeht, der andererseits die weltweite Verknappung der wichtigsten konventionellen Energieträger gegenübersteht. Wir sprechen vom Energieproblem unserer Zeit und suchen nach Mitteln und Wegen zur Erschließung neuer Energiequellen.

Angesichts dieser überragenden technischen Aspekte des Energieproblems mag für den Außenstehenden die Frage berechtigt erschei-



Prozentualer Anteil der wichtigsten Energiequellen an der Energiewirtschaft der Erde im Zeitraum 1865 bis 1965



Der Energiefluß durch die Welt der Lebewesen

nen, in welchem Maße denn die biologischen Energieumwandlungen das menschliche Leben berühren. Bei näherer Betrachtung ergibt sich jedoch bald, daß uns Probleme der »Bioenergetik« auf Schritt und Tritt in unserem Leben begegnen und auch die technische Seite des Energieproblems mit ihnen in engstem Zusammenhang steht.

Trotz der weltweiten Bemühungen um die Nutzung der Kern- und Sonnenenergie sind Erdöl, Erdgas, Kohle und Holz noch immer die wichtigsten Energieträger der Gegenwart, von denen etwa 97 Prozent des Energiebedarfs der Menschheit gedeckt werden. Bei den »fossilen Brennstoffen« handelt es sich aber ebenso wie beim Holz um Anhäufungen pflanzlicher oder tierischer Substanz, also um Produkte biologischer Energieumwandlungen, die letzten Endes auf die Umwandlung der Strahlungsenergie des Sonnenlichts in chemische Energie der organischen Verbindungen durch Organismen zurückzuführen sind.

Die beeindruckende Entwicklung der modernen Technik war und ist auch heute noch von der Erschließung jener gewaltigen Energiereserven abhängig, die von den Lebewesen im Laufe der

Erdgeschichte angehäuft wurden. Schon aus diesem Grunde verdienen die Mittel und Wege der biologischen Energieumwandlungen allgemeines Interesse.

Viel unmittelbarer berühren uns freilich Probleme der Bioenergetik im Zusammenhang mit den Fragen unserer Ernährung. Dies kommt schon darin zum Ausdruck, daß wir den Nährwert unserer Lebensmittel in Joule, also in der Maßeinheit der Energie, angeben. Der Mensch ist wie jedes andere Lebewesen nicht nur auf die Zufuhr von Baustoffen, sondern auch auf die ständige Bereitstellung von Energie zur Unterhaltung der Lebensprozesse angewiesen. Unsere gesamte Landwirtschaft zielt letzten Endes darauf ab, Sonnenenergie für die biologische Produktion energiereicher organischer Verbindungen nutzbar zu machen, die wir in Form pflanzlicher oder tierischer Nahrungsmittel zu uns nehmen. Durch die »Verbrennung« dieser Nährstoffe wird im Stoffwechsel unseres Körpers die gebundene Energie wieder freigesetzt und zur Verrichtung der verschiedensten Formen von Arbeit genutzt.

Ganz allgemein können wir feststellen, daß die von den Organismen genutzte Energie des Sonnenlichts auf ihrem Weg durch die Welt der Lebewesen drei verschiedene Prozesse durchläuft. In dem grundlegenden ersten Prozeß der »Photosynthese« wird von der grünen Pflanze

mit Hilfe ihres Chlorophylls die Strahlungsenergie der Sonne in chemische Energie umgewandelt und zur Synthese von Kohlenhydraten aus Kohlendioxid und Wasser genutzt. Beim zweiten Prozeß der »Atmung« wird die chemische Energie der Kohlenhydrate und anderer aus ihnen gebildeter organischer Verbindungen durch deren Oxydation wieder freigesetzt und in eine besser nutzbare Energieform überführt. Beim dritten Prozeß wird schließlich die aus den Nährstoffen stammende Energie durch den Organismus zur Leistung von Arbeit genutzt.

Alle erwähnten biologischen Energieumwandlungen, die im einzelnen sehr komplexer Natur sind, spielen sich im Bereich der Zellen ab. Die Bioenergetik ist somit in erster Linie ein Anliegen der Zellbiologie. Zur Photosynthese sind freilich nur die Chlorophyll enthaltenden Zellen der grünen Pflanzen befähigt. Wir wollen uns mit diesem für die Existenz des irdischen Lebens grundlegenden Prozeß in einem späteren Kapitel ausführlich beschäftigen. Hier sollen vor allem die Probleme der Atmung und Energienutzung näher betrachtet werden, die bei allen Zellen – pflanzlichen wie tierischen – in grundsätzlich ähnlicher Weise ablaufen. Zunächst seien jedoch einige allgemeine Bemerkungen zum Energiehaushalt der Zellen vorangeschickt.

Wir hatten im vorhergehenden Kapitel die überaus komplizierte Architektur der lebenden Zelle kennengelernt, die auf unvorstellbar kleinem Raum zusammengedrängt ist. Diese Tatsache scheint auf den ersten Blick dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik zu widersprechen, nach dem ein sich selbst überlassenes System die Tendenz zeigt, spontan in einen Zustand größerer Unordnung überzugehen und somit seine Entropie zu vermehren. Die isolierte Zelle müßte also allmählich ihren hohen Organisationsgrad verlieren. Wenn dies für die lebende Zelle nicht zutrifft, so ist das nur möglich, weil sie eben kein isoliertes, sondern ein offenes System darstellt, das mit seiner Umgebung Stoff und Energie austauschen kann. Die Gesetze der Thermodynamik besagen, daß der hohe Ordnungsgrad eines Systems dann aufrechterhalten oder gar vermehrt werden kann, wenn ihm freie Energie zugeführt wird. Für die lebende Zelle trifft dies offensichtlich zu. Sie erhält ihren hohen Ordnungsgrad und damit ihre komplizierte Architektur durch ständige Zufuhr von freier



Otto Warburg (1883–1970) machte grundlegende Entdeckungen auf dem Gebiet des Stoffwechsels lebender Zellen. Er erhielt 1931 den Nobelpreis.

Energie aufrecht. Ihren labilen Zustand können wir als Fließgleichgewicht charakterisieren.

Die Zufuhr der Energie, die zur Aufrechterhaltung des Ordnungsgrades und der Lebensprozesse erforderlich ist, kann in unterschiedlicher Weise erfolgen. Nach der Art ihres Stoffwechsels und der damit zusammenhängenden Energienutzung unterscheidet man die beiden Typen der autotrophen und heterotrophen Zellen.

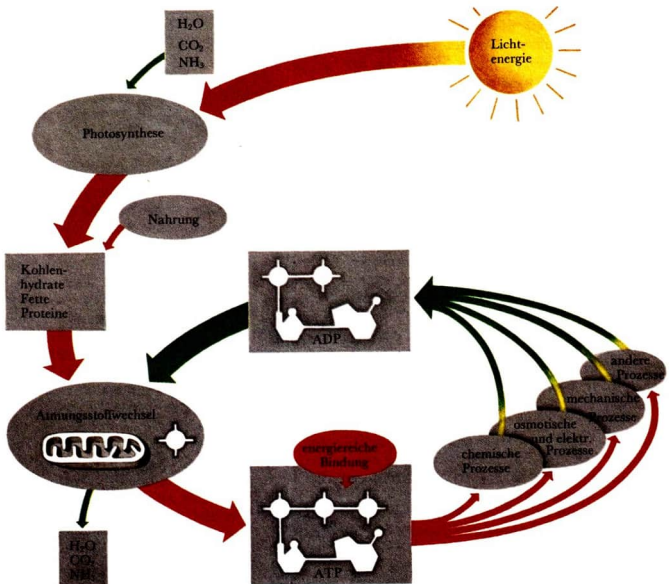
Wir bezeichnen alle Zellen, die ihre energiereichen makromolekularen Verbindungen aus kleineren Molekülen wie Kohlendioxid, Wasser und Ammoniak selbst synthetisieren können, als autotroph. Die dazu erforderliche Energie nehmen diese Zellen meist in Form der Strahlungsenergie des Sonnenlichts auf. Manche Mikroorganismen verfügen allerdings auch über die Fähigkeit, die für Syntheseprozesse erforderlichen Energiebeträge als chemische Energie aus

Oxydationsreaktionen zu gewinnen. Im ersten Fall sprechen wir von Photosynthese, im zweiten von Chemosynthese.

Im Gegensatz zu den autotrophen Zellen der Pflanzen und mancher Mikroorganismen sind die heterotrophen letzten Endes auf die Zufuhr jener energiereichen organischen Verbindungen angewiesen, die auf Grund der Photosynthese von den autotrophen gebildet wurden. Zu diesen heterotrophen Zellen gehören außer den tierischen auch jene Pflanzenzellen, die nicht über die Fähigkeit der Photosynthese verfügen, sowie alle Pilze und die meisten Bakterien.

Autotrophe und heterotrophe Zellen stimmen

darin überein, daß beide die zum Unterhalt der Lebensprozesse erforderlichen Energievorräte in Form jener chemischen Energie bereitstellen, die in den energiereichen organischen Verbindungen enthalten ist. Der Unterschied besteht nur darin, daß diese Substanzen von den autotrophen Zellen selbst synthetisiert, von den heterotrophen hingegen als vorgefertigte Nährstoffe aufgenommen werden. Die Freisetzung der in den Kohlenhydraten, Fetten oder Eiweißen gebundenen Energie erfolgt meist durch deren biologische »Verbrennung«, jenen oxydativen Abbauprozess also, den man als »Atmung« bezeichnet. Verwendung findet die durch die



Schematische Darstellung des Energieflusses durch lebende Systeme

Atmung frei werdende Energie bei der Verrichtung mannigfacher Arten zellulärer Arbeit. Man kann drei Hauptformen derartiger Arbeit unterscheiden, nämlich mechanische, chemische und Transportarbeit.

Mechanische Arbeit wird vor allem bei den zellulären Bewegungsprozessen geleistet. Das gilt für die Fortbewegung einer Amöbe ebenso wie für die Cytoplasmaströmung der Pflanzenzelle. Es trifft für die Bewegung der Cilien und Geißeln, die Chromosomenbewegung während der Zellteilung und für die höchstentwickelte Form der Zellbewegung, die Muskelkontraktion, gleichermaßen zu.

Chemische Arbeit wird von allen Zellen bei den in ihnen ständig ablaufenden Biosyntheseprozessen geleistet. Derartige Synthesen sind natürlich vor allem beim Zellwachstum in großem Umfang zu beobachten, finden sich aber stets auch in Zellen, deren Wachstum abgeschlossen ist. Im Rahmen des Fließgleichgewichts, in dem sich die erwachsene Zelle befindet, müssen ja die Abbauprozesse der Zellsubstanzen ständig durch Neusynthesen ausgeglichen werden. Die Biosynthese der makromolekularen Zellkomponenten aus ihren monomeren Bausteinen erfordert in jedem Fall die Zufuhr von Energie, da der Aufbau komplexer Strukturen aus einfachen ungeordneten Einheiten einer Verringerung der Entropie gleichkommt.

Die dritte Art der von der Zelle geleisteten Arbeit, die man als Transportarbeit bezeichnen kann, ist weniger auffällig als die beiden anderen. Ihre Bedeutung für das Leben der Zelle kann jedoch nicht hoch genug eingeschätzt werden, da sie den Aufbau und die Erhaltung des Stoffbestandes der Zelle gewährleistet.

Jede Zelle besitzt die Fähigkeit, aus ihrer Umgebung lebensnotwendige Substanzen, wie etwa Nährstoffe oder bestimmte Ionen, aufzunehmen und auch anzureichern. Andere Stoffe können von der Zelle aktiv ausgeschieden werden. Da in beiden Fällen oft eine Stoffbewegung erfolgt, die dem Konzentrationsgefälle des Stoffes entgegengerichtet ist, wird von der Zelle offenbar ein aktiver Transport geleistet, der unter Energieaufwand erfolgt. Er wirkt dem Bestreben der Moleküle entgegen, sich gleichförmig im Raum zu verteilen. Die Zelle kann so auf Grund ihrer Fähigkeit, Stoffe aktiv in sich hinein- oder aus sich herauszupumpen, ihren Stoffbestand

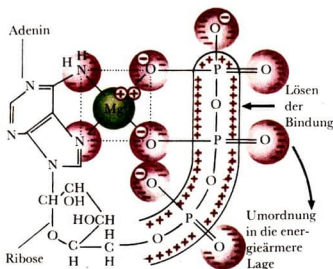
auch in einer Umgebung völlig anderer Zusammensetzung weitgehend konstant erhalten.

Besondere Bedeutung bekommt die Transportarbeit, wenn sie zum aktiven Transport von Ionen dient. Die Ionenbewegungen können dann zum Aufbau elektrischer Potentiale zwischen der Zelle und ihrer Umgebung oder auch zwischen verschiedenen Zellorganellen führen. Wir werden später sehen, daß die aktive Aufnahme von K^+ -Ionen und die Ausscheidung von Na^+ -Ionen zum Aufbau eines elektrischen Potentials zwischen der Zelle und ihrer Umgebung führt, das letzten Endes die Grundlage der Nervenstätigkeit darstellt. Uns interessiert hier vor allem, daß es sich bei der von den Zellen geleisteten elektrischen Arbeit im Grunde um Transportarbeit handelt.

ATP – das energetische Kleingeld der Zelle

Wir hatten gesehen, daß die zur Verrichtung der verschiedenen Formen von Zellarbeit erforderliche Energie letzten Endes aus den energiereichen Nährstoffen der Zelle stammt. Noch nicht geklärt ist die Frage, in welcher Weise die Energieübertragung in der lebenden Zelle erfolgt. Grundsätzlich wird die bei der biologischen Verbrennung der Nährstoffe frei werdende Energie in der Zelle nicht als Wärme abgegeben. Die Zelle ist keine Wärmekraftmaschine und muß ihre Leistungen unter weitgehend »isothermen« Bedingungen vollbringen, da Leben nur innerhalb sehr enger Temperaturgrenzen möglich ist. Die beim Abbau der Nährstoffe gewonnene Energie wird vielmehr als chemische Energie in der niedermolekularen Substanz Adenosintriphosphat gespeichert. Dieser Verbindung, die den Biologen seit mehreren Jahrzehnten unter der Abkürzung ATP bekannt ist, kommt im Energiestoffwechsel der Zelle eine zentrale Bedeutung zu. Sie wurde in treffender Weise als das »energetische Kleingeld« bezeichnet, mit dem jede Zelle ihre laufenden Energieausgaben bestreitet.

Die Entdeckung dieser bemerkenswerten Substanz reicht ein halbes Jahrhundert zurück. Der



Struktur des Komplexes aus Adenosin-5'-triphosphat (ATP) und Magnesium nach Szent-Györgyi. Es ist die Ladungsverteilung in der Phosphatkette und die Strukturänderung bei Lösung einer Pyrophosphatbindung (ATP → ADP) dargestellt.

Biochemiker Karl Lohmann (1898–1978) hatte 1929 das Adenosin-5'-triphosphat aus Muskeln isoliert und seine Konstitution aufgeklärt. Es stellte sich bald heraus, daß ATP im Energiestoffwechsel des Muskels eine wichtige Rolle spielt. Aber erst im Jahre 1941 wies der spätere Nobelpreisträger F. A. Lipmann (geb. 1899) auf die universelle Bedeutung des Adenosin-5'-triphosphats hin. Er hat als erster den Gedanken ausgesprochen, daß die beim Abbau der Nährstoffe freigesetzte Energie zunächst in eine besondere Form chemischer Energie, eben die im ATP enthaltene, überführt werden muß, bevor sie von der Zelle zur Arbeitsleistung in andere Energieformen umgewandelt werden kann.

Bei dieser geheimnisvollen Substanz Adenosin-5'-triphosphat handelt es sich um eine Verbindung, die wir im Grunde bereits als Baustein der Nucleinsäuren kennengelernt hatten. Eine jener fünf Nucleotidsorten, aus denen die DNA und RNA aufgebaut sind, bildet das Adenosinmonophosphat (AMP). Von diesem unterscheidet sich Adenosin-5'-triphosphat (ATP) nur durch den Besitz von zwei weiteren Phosphatresten. Dieser Unterschied hat allerdings weitreichende Bedeutung, da er für den hohen Energiegehalt der Verbindung verantwortlich ist. Bei hydrolytischer Abspaltung des endständigen oder des zweiten Phosphatrestes werden große Energie-

beträge frei, die unter Standardbedingungen etwa 32 000 Joule pro Mol der umgesetzten Verbindung erreichen. Demgegenüber beträgt die bei Abspaltung des dritten Phosphatrestes freigesetzte Energie nur 8 000 bis 12 000 J/mol. Man sagt, daß im ATP eine energiearme und zwei energiereiche Phosphatbindungen enthalten sind.

Als Ursachen für den Energiereichtum des Adenosin-5'-triphosphats spielen mehrere Faktoren eine Rolle. In der lebenden Zelle sind die Phosphatgruppen des ATP-Moleküls ionisiert. Dieses trägt somit vier negative Ladungen, von denen die Phosphatkette umgeben ist. Da sich diese Ladungen gegenseitig stark abstoßen, steht das Molekül unter einer Art Spannung. Diese elektrostatische Spannung lockert sich, wenn vom ATP ein Phosphatrest abgespalten wird und sich die gleichartigen Ladungen auf die beiden entstehenden Ionen verteilen. Elektrostatische Abstoßungskräfte steuern somit zu der bei ATP-Spaltung frei werdenden Energie bei. Für den Energiereichtum des Moleküls dürfte auch dessen eigentümliche Form Bedeutung haben. ATP bildet in der lebenden Zelle meist mit den zwertwertigen Magnesium-Ionen Komplexverbindungen, in denen der »Phosphatschwanz« zur Adeningruppe hin eingebogen ist (Abbildung). Man kann sich vorstellen, daß beim Abspalten der endständigen Phosphatgruppen das Molekül in seine Strecklage zurückschnellt und eine energieärmere Stellung einnimmt.

Die große biologische Bedeutung des Adenosin-5'-triphosphats im Energiehaushalt der Zelle muß in mehrfacher Hinsicht gesehen werden. Bei der hydrolytischen Spaltung des ATP, die unter dem Einfluß des Enzyms Adenosin-5'-triphosphatase (ATPase) erfolgt und zur Bildung von ADP und anorganischem Phosphat führt, wird die Energie der energiereichen Phosphatbindung freigesetzt. Während sie beim Reagenzglasversuch als Wärme auftritt, wird sie in der lebenden Zelle weitgehend in andere Energieformen umgesetzt. Je nach der speziellen Leistung der Zelle kann sie dabei zur Verrichtung mechanischer, elektrischer oder osmotischer Arbeit führen, in manchen Fällen auch als Lichtenergie in Erscheinung treten.

Die hervorragende biologische Bedeutung des Adenosin-5'-triphosphats ist daneben vor allem auf seine Fähigkeit zurückzuführen, als Bindeglied zwischen energieliefernden und energieverbrauch-

chenden Prozessen zu dienen. Um dies richtig zu verstehen, müssen wir ein wenig weiter ausholen und uns vergegenwärtigen, daß es außer ATP auch noch andere energiereiche Phosphatverbindungen gibt. Aus unserer Tabelle geht hervor, daß bei der hydrolytischen Spaltung dieser Verbindungen sehr unterschiedliche Energiebeträge frei werden und ATP durchaus nicht an der Spitze der Werteskala steht. Gerade diese Mittelstellung des Adenosintriphosphats ist es aber, die ihm seine wichtige Vermittlerrolle ermöglicht.

*Freie Energie der Hydrolyse von
Phosphatverbindungen*

	<i>kJ/mol</i>
Phosphoenolbrenztraubensäure	-53,6
1,3-Diphosphoglycerinsäure	-49,4
Kreatinphosphat	-44
Acetylphosphat	-42,3
ATP	-29,3
Glucose-1-phosphat	-20,9
Fructose-6-phosphat	-15,9
Glucose-6-phosphat	-13,8
3-Phosphoglycerinsäure	-13
Glycerin-1-phosphat	- 9,6

Prinzipiell können die endständigen Phosphatreste der energiereichen Verbindungen unter Einwirkung spezifischer Enzyme auf bestimmte andere Moleküle übertragen werden, deren Energiegehalt dabei erhöht wird. Diese Abgabe erfolgt um so leichter, je höher der Betrag freier Energie bei der Hydrolyse ist. Man spricht in diesem Fall von Verbindungen mit einem hohen Phosphatgruppenübertragungspotential. Die Sonderstellung der Adenosinphosphate ist nun darin zu sehen, daß in der lebenden Zelle Adenosindiphosphat Phosphatgruppen von Verbindungen mit hohem Übertragungspotential unter Bildung von Adenosintriphosphat übernimmt. Das ATP kann enzymatisch seine endständigen Phosphatgruppen auf andere Verbindungen übertragen, deren Energiegehalt bei dieser »Phosphorylierung« erhöht wird. Es entsteht dabei wiederum ADP, das aufs neue mit einer energiereichen Phosphatgruppe beladen werden kann.

Die biologische Bedeutung des ADP-ATP-Systems für die Zelle ist somit darin zu sehen, daß es ein Bindeglied zwischen den energiereichen

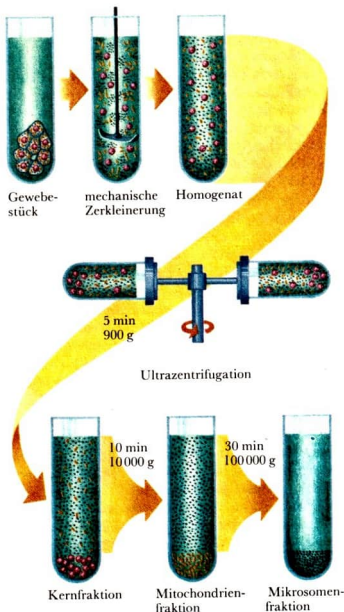
Phosphatgruppenspendern, die bei der Oxydation der Nährstoffe entstehen, und den energieärmeren Phosphatgruppenempfängern bildet. Nach ihrer Phosphorylierung können die nunmehr energiereicher gewordenen Phosphatgruppenempfänger durch Freisetzung ihrer Energie in der Zelle Arbeit leisten.

Die geschilderten Aufgaben des ADP-ATP-Systems legen den Gedanken nahe, daß Adenosintriphosphat in der Zelle sehr schnell umgesetzt wird. Die »Lebensdauer« eines ATP-Moleküls ist sehr kurz. Obwohl der Gesamtgehalt der Zellen und Gewebe an ATP zu einem bestimmten Zeitpunkt sehr gering ist, wird aber doch im Laufe eines Tages vom Organismus eine erhebliche Menge gebildet und umgesetzt. Überschlagsrechnungen ergeben, daß ein Mensch bei einem Tagesverbrauch von 800 g Traubenzucker im Laufe des Tages etwa 85 kg ATP aufbaut. Da aber im menschlichen Körper zu jedem bestimmten Zeitpunkt nur 35 g ATP enthalten sind, bedeutet dies, daß jedes einzelne ATP-Molekül pro Tag 2400mal aufgebaut und wieder abgebaut wird, seine mittlere Lebensdauer also nicht einmal 1 Minute beträgt. In Bakterienzellen soll dieser Wert sogar nur den Bruchteil einer Sekunde betragen.

Wie und wo wird nun das ATP gebildet? Diese wichtige Frage der Zellbiologie können wir heute glücklicherweise recht gut beantworten. Wir hatten gesehen, daß die zum Aufbau des Adenosintriphosphats erforderliche Energie beim Abbau der energiereichen Nährstoffe bereitgestellt wird. Prinzipiell können Kohlenhydrate, Fette und Eiweiße gleichermaßen als »Brennstoffe« der Zelle dienen. Dabei unterscheiden sich die Abbauprozesse der Eiweiße und Fette nur im ersten Abschnitt der Reaktionsfolgen von jenen der Kohlenhydrate, auf die hier näher eingegangen werden soll.

Der energieliefernde Abbau von Kohlenhydraten kann in den Zellen bei Anwesenheit oder Abwesenheit von Sauerstoff, also unter »aeroben« oder »anaeroben« Bedingungen, erfolgen. In beiden Fällen ist der Nährstoffabbau mit einer ATP-Bildung aus ADP und Phosphat gekoppelt. Als Oxydationsmittel dient in der aeroben Zelle der Luftsauerstoff, in der anaeroben hingegen andere Substanzen.

Obwohl nur wenige Mikroorganismen die Fähigkeit besitzen, bei ständigem Sauerstoff-



Arbeitsgänge bei der Herstellung von Zellfraktionen durch differentielle Ultrazentrifugierung

mangel zu leben, verdient deren Methode zur Gewinnung von Energie aus Glucose doch allgemeineres Interesse. Zahllose Zellformen der unterschiedlichsten Organismengruppen können nämlich sowohl aerob wie anaerob leben. Auch dann, wenn diesen Zellen Luftsauerstoff zur Verfügung steht, erfolgen die ersten Schritte des Glucoseabbaues wie bei den anaeroben Organismen ohne Beteiligung des Sauerstoffs.

Man kann annehmen, daß sich im Laufe der biologischen Evolution zunächst anaerobe Organismen entwickelten und die Fähigkeit zur Nutzung des Sauerstoffs als Oxydationsmittel

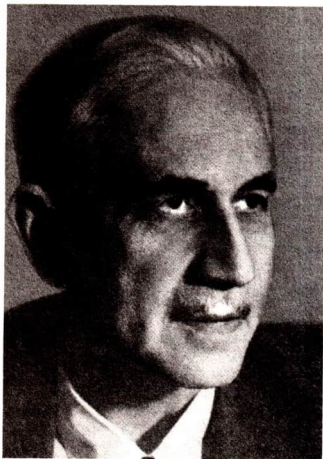
erst später erworben wurde. Bei jenen »fakultativen Anaerobiern«, die unter beiden Bedingungen leben können, hat sich die Fähigkeit zur anaeroben Energiegewinnung möglicherweise als Erinnerung an stammesgeschichtlich frühere Zustände erhalten.

Den wichtigsten Weg, auf dem Glucose ohne Beteiligung von Luftsauerstoff abgebaut wird, bezeichnet man als Gärung oder Glykolyse. In einer komplexen Reaktionsfolge wird dabei das sechs C-Atome enthaltende Traubenzuckermolekül in zwei Bruchstücke mit je drei Kohlenstoffatomen gespalten, die weitere Umwandlungen erfahren. Die zur ATP-Bildung erforderliche Energie wird durch Oxydations-Reduktionsreaktionen freigesetzt, bei denen im Prinzip eines dieser C_3 -Moleküle durch ein anderes oxydiert wird.

Als derartiges »Oxydationsmittel« dient die im Verlauf der Glykolyse gebildete Brenztraubensäure (Pyruvat). Diese wichtige Schlüsselsubstanz des Zellstoffwechsels wird bei der Milchsäuregärung, wie sie in der aktiven Muskulatur vorkommt, zu Milchsäure reduziert. Manche Organismen, wie die Hefezellen, spalten jedoch von der Brenztraubensäure zunächst Kohlendioxid ab. Der dabei entstehende Acetaldehyd dient im Fall der »alkoholischen Gärung« als Oxydationsmittel und wird selbst zu Alkohol reduziert.

Es gibt wenige biochemische Reaktionsfolgen, die so gründlich untersucht wurden und so genau bekannt sind wie die alkoholische Gärung der Hefezellen oder die Milchsäuregärung der Muskulatur. Man kann ohne Übertreibung sagen, daß deren Erforschung wesentliche Schritte der historischen Entwicklung der Biochemie widerspiegelt. Einige in diesen Zusammenhang gehörende historische Anmerkungen verdienen deshalb allgemeineres Interesse.

Gegen 1840 hatte man gefunden, daß die alkoholische Gärung durch einzellige Organismen, und zwar durch Hefezellen verursacht wird. In der Folge entwickelte sich eine lebhaft diskussion um die Frage, ob bei diesem Vorgang eine besondere »Lebenskraft« am Werke sei oder ob die Gärung auch außerhalb der lebenden Zelle ablaufen könne. Während Louis Pasteur (1822–1895) annahm, daß die Gärung an die Gegenwart lebender Hefezellen gebunden sei, betrachtete Justus von Liebig (1803–1873) sie als



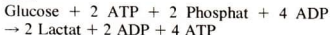
Otto Fritz Meyerhof (1884–1951) war wesentlich an der Erforschung der Glykolyse beteiligt. Er wurde 1922 mit dem Nobelpreis geehrt.

einen rein chemischen Vorgang. Der Streit um Pasteurs Auffassung wurde 1897 durch Eduard Buchner (1860–1917) endgültig entschieden. Er konnte nachweisen, daß Kohlenhydrate auch durch einen zellfreien Hefepreßsaft vergärt werden. Es wurde so bewiesen, daß die in der Hefe enthaltenen Katalysatoren der alkoholischen Gärung, für die man die Bezeichnung »Enzyme« geprägt hatte, ohne Beeinträchtigung ihrer Wirksamkeit aus der Zelle isoliert werden können. Damit war ein wichtiger Schritt zur materialistischen Auffassung der Lebensprozesse getan. Buchners Untersuchungen über die Gärung, für die er 1907 den Nobelpreis erhielt, können zugleich als Geburtsstunde der Enzymforschung bezeichnet werden. In methodischer Hinsicht war es durch Herstellung zellfreier Extrakte möglich geworden, Enzyme zu isolieren und einzeln zu erforschen.

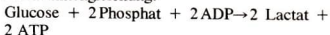
Bei der näheren Untersuchung der Glykolyse ergab sich, daß deren Reaktionsfolge wesentlich

komplexer ist, als die Summenformel zum Ausdruck bringt. Man fand, daß der glykolytische Zuckerabbau an die Wirksamkeit von 13 verschiedenen Enzymen geknüpft ist. Diese sind in der Weise hintereinandergeschaltet, daß das Reaktionsprodukt eines Enzyms jeweils das Substrat des nächsten bildet. Es gibt wenig biochemische Reaktionsfolgen, die so gut bekannt sind wie die Glykolyse. Jedes der Enzyme konnte isoliert und seine Wirkungsweise aufgeklärt werden. Von den zahlreichen Biochemikern, die sich um die Erforschung dieser Probleme verdient gemacht haben, seien nur Embden, Meyerhof und Parnas genannt, nach denen der glykolytische Abbauweg auch als »Embden-Meyerhof-Parnas-Weg« bezeichnet wird.

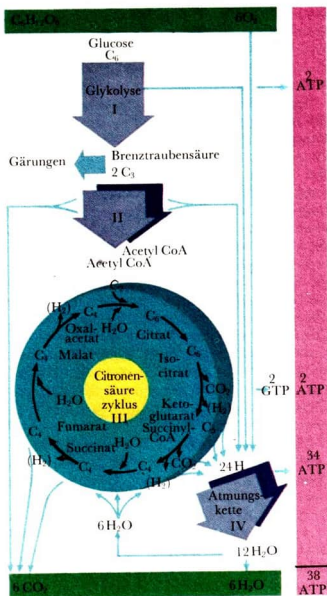
Uns interessiert in diesem Zusammenhang vor allem das Ergebnis des Gesamtprozesses. Als Endprodukte der Glykolyse entstehen bei der Milchsäuregärung aus einem Molekül Traubenzucker zwei Moleküle der C_3 -Verbindung Milchsäure (Lactat). Da bei diesem Abbau zunächst eine Phosphorylierung, also eine Übertragung von Phosphorsäuregruppen auf das Zuckermolekül, erforderlich ist, müssen von der Zelle zur Ermöglichung der Reaktionsfolge zwei ATP-Moleküle pro Zuckermolekül bereitgestellt werden, die unter Bildung von ADP verbraucht werden. Andererseits entstehen im Verlauf der Glykolyse vier ATP-Moleküle. Der Nettogewinn beim Abbau eines Traubenzuckermoleküls beträgt somit zwei ATP-Moleküle. Bei Berücksichtigung der in die Reaktionsfolge eingehenden Verbindungen und ihrer Endprodukte kann man die Glykolysegleichung folgendermaßen schreiben:



Kürzen wir die auf beiden Seiten der Gleichung auftretenden Komponenten heraus, so ergibt sich die Summengleichung:



Recht aufschlußreich ist eine Betrachtung der Energiebilanz dieses Prozesses. Beim einfachen Abbau von Zucker zu Milchsäure gehen normalerweise je Mol Glucose 218 000 Joule an freier Energie verloren. Die in der obigen Gleichung dargestellte Koppelung der Glykolyse mit der Bildung von zwei ATP-Molekülen je Glucosemolekül führt aber nur zu einer Abnahme der



Übersicht über den aeroben Kohlenhydratabbau

freien Energie von 158 000 Joule pro Mol Glucose. Die Differenz von 60 000 Joule ist für die Bildung der zwei Mole des energiereichen ATP erforderlich. Der energetische Gewinn, den die Zelle aus der Milchsäuregärung bezieht, beträgt somit etwa 27 Prozent der frei werdenden Energie.

Allerdings muß beachtet werden, daß bei dem ohne Beteiligung von Sauerstoff erfolgenden Glucoseabbau grundsätzlich nur ein Bruchteil, nämlich 7,5 Prozent, jener Energiemenge freigesetzt werden kann, die bei der vollständigen Glucoseoxydation verfügbar wird. Wenn Traubenzucker unter Beteiligung von Sauerstoff

zu CO_2 und H_2O oxydiert wird, beträgt die frei werdende Gesamtenergie 2 870 000 Joule pro Mol Glucose. Bei der Milchsäuregärung werden somit über 90 Prozent des Gesamtenergiebetrages durch Ausscheidung des energiereichen »Abfallprodukts« Milchsäure verschwendet. Der Vorteil, auch ohne Sauerstoff aus den Kohlenhydraten Energie zu gewinnen, muß demnach von der Zelle teuer erkauft werden. Bei ausschließlich anaerober Energiegewinnung durch Gärung verbraucht die Zelle nahezu zwanzigmal soviel Glucose wie beim oxydativen Abbau der Nährstoffe unter Beteiligung von Sauerstoff.

Obwohl am Ablauf der Glykolyse 13 Enzyme beteiligt sind, handelt es sich um einen relativ einfachen Weg der Energiegewinnung. Wir wissen, daß diese Enzyme nicht an besondere Zellorganellen gebunden sind, sondern frei im Grundcytoplasma der Zelle vorkommen. Die unter Beteiligung von Sauerstoff erfolgende Oxydation der Brenztraubensäure oder Milchsäure zu CO_2 und H_2O , die als Zellatmung bezeichnet wird, erfolgt demgegenüber stets in den Mitochondrien. Da bei der Atmung die gesamte im Nährstoffmolekül verfügbare Energie freigesetzt wird, handelt es sich dabei im Gegensatz zur Glykolyse um einen außerordentlich effektiven Prozeß. Die Energiebilanz der vollständigen Glucoseoxydation ergibt für jedes abgebaute Glucosemolekül einen Gewinn von 38 ATP-Molekülen aus ADP und anorganischem Phosphat. Die Zellatmung liefert also zu den beiden der bei Glykolyse gewonnenen noch weitere 36 ATP-Moleküle hinzu.

Beim Vergleich des Energiegewinns durch Glykolyse und Zellatmung wird verständlich, daß die wesentlich effektivere Atmung als Hauptenergiequelle der meisten Zellen dient. Allerdings handelt es sich beim Atmungsprozeß um eine weitaus kompliziertere Reaktionsfolge als bei der Glykolyse. Die ausführliche Beschreibung dieses wichtigen und reizvollen Kapitels des Zellstoffwechsels bleibt den Lehrbüchern der Biochemie vorbehalten. Hier sollen nur einige Grundlinien der gesamten Reaktionsfolge angedeutet werden, deren Erforschung seit Jahrzehnten zu den zentralen Aufgaben der Biochemiker gehörte. Unsere Abbildung vermittelt einen zusammenfassenden Überblick der bei der Zellatmung ablaufenden Prozesse, an denen drei komplexe Reaktionsfolgen beteiligt sind. Diese

werden als »Zitronensäurezyklus«, Reaktionsfolge der »Atmungskette« und »Atmungskettenphosphorylierung« bezeichnet.

Die Zellatmung beginnt mit einer zyklischen Folge chemischer Reaktionen, die im Grunde ihren Ausgang von der bei der Glykolyse gebildeten Brenztraubensäure (Pyruvat) nimmt. Das C_3 -Molekül des Pyruvats wird zunächst unter Abspaltung von CO_2 und H_2 in das C_2 -Molekül der Essigsäure umgewandelt. Diese Essigsäure wird in Form einer aktivierten Essigsäureverbindung, des energiereichen Acetyl-Coenzyms A, mit der C_4 -Verbindung Oxalacetat umgesetzt. Dabei entsteht die C_6 -Verbindung Zitronensäure. In einer komplizierten Folge von Reaktionsschritten wird die Zitronensäure unter Abspaltung von zwei Molekülen CO_2 wieder zu Oxalacetat abgebaut, das aufs neue in den Zyklus eintreten kann. Nach der zuerst gebildeten Substanz wird die gesamte Reaktionsfolge, an der natürlich wiederum zahlreiche Enzyme beteiligt sind, als »Zitronensäurezyklus« oder »Citratzyklus« bezeichnet.

Bei vier Reaktionsschritten des Citratzyklus und bei der vorangehenden Bildung des Acetyl-Coenzyms A werden Wasserstoffatome auf Coenzyme übertragen, und zwar auf NAD (Nicotinsäureamid-adenin-dinucleotid) und FAD (Flavin-adenin-dinucleotid). Von den dabei entstehenden reduzierten Verbindungen $NADH_2$ und $FADH_2$ wird der Wasserstoff im weiteren Verlauf der Zellatmung unter Bildung von Wasser auf Sauerstoff übertragen. Die Elektronen der von den Coenzymen aufgenommenen H-Atome treten dabei in eine Folge mehrerer Reduktions-Oxydations-Reaktionen ein, deren Enzyme als »Elektronentransportkette« oder »Atmungskette« zusammengefaßt werden.

Wir wissen, daß der Elektronentransport über die Enzyme der Atmungskette als der eigentliche energieliefernde Prozeß der Zellatmung zu betrachten ist. Beim Eintreten der Elektronen in die Atmungskette besitzen diese einen hohen Energiegehalt. Sie geben beim Durchwandern der Reaktionsfolge schrittweise einen beträchtlichen Teil ihrer Energie ab, die zum Aufbau des energiereichen ATP verwendet wird.

Im Grunde wird durch die Atmungskette eine Art »biochemische Knallgasreaktion« vermittelt. Während aber bei der eigentlichen Knallgasreaktion, also der direkten Wasserstoffoxyda-

tion, ein großer Energiebetrag plötzlich freigesetzt wird, versteht es die Zelle, diese explosive Reaktion zu zügeln und die beträchtliche Energiemenge in der Atmungskette stufenweise in kleinere Energiepakete zu zerlegen.

Aus unserer Abbildung ist zu ersehen, daß in der Atmungskette an drei Stellen der Elektronentransport mit der Bildung von ATP aus ADP und Phosphat gekoppelt ist. Man bezeichnet den mit der Atmungskette gekoppelten Phosphorylierungsprozeß als »Atmungskettenphosphorylierung« oder »oxydative Phosphorylierung«. Der Mechanismus dieser Atmungskettenphosphorylierung konnte trotz aller Bemühungen bisher noch nicht eindeutig aufgeklärt werden. Von den in diesem Zusammenhang entwickelten Vorstellungen hat neuerdings die »chemiosmotische Theorie der Phosphorylierung« besondere Beachtung gefunden. Sie wurde von dem britischen Biochemiker Peter Mitchell (geboren 1920) bereits im Jahre 1961 aufgestellt. Mitchell war zu dem Schluß gekommen, daß entgegen älteren Hypothesen ATP nicht über ein Zwischenprodukt entsteht, das Phosphat auf ADP überträgt. Entscheidend dürfte vielmehr ein gerichteter Protonentransport durch die innere Mitochondrienmembran sein, der zum Aufbau eines Protonengradienten und zur Ladungstrennung durch die Membran führt. Dabei kommt es zu einer Protonenanhäufung im äußeren und einer Protonenverarmung im inneren Mitochondrienraum. Es wird angenommen, daß der Ausgleich des Protonengradienten zwischen den verschiedenen Reaktionsräumen des Mitochondriums durch membrangebundene Enzyme (ATPase) zur Bildung von ATP führt. Mitchell wurde 1978 für diese Theorie, mit der er zugleich die ATP-Bildung bei der Photosynthese erklären kann, mit dem Nobelpreis ausgezeichnet.

Wir hatten bereits gesehen, daß die Reaktionsfolgen der Zellatmung in den Mitochondrien ablaufen, die demzufolge mit Recht als »Kraftwerke« der Zelle bezeichnet werden. Es war von vornherein anzunehmen, daß der geordneten zeitlichen Folge der zahlreichen bei der Atmung ablaufenden Reaktionen eine spezifische räumliche Anordnung der beteiligten Enzyme entspricht. Jenes zentrale Problem der Beziehungen zwischen Struktur und Funktion, deren Erforschung uns in vielen Bereichen der Biologie fasziniert, kann somit am Beispiel der Mitochon-

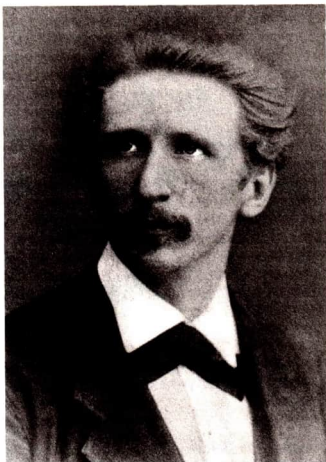
drien bis zur molekularen Dimension zurückverfolgt werden.

Wir wissen heute, daß die Enzyme des Citratzyklus sich überwiegend in der Substanz des inneren Mitochondrienraums finden, während die Enzyme der Atmungskette und oxydativen Phosphorylierung in der inneren Mitochondrienmembran lokalisiert sind. Es gibt Hinweise dafür, daß die verschiedenen Enzymmoleküle der Atmungskette genau in der Reihenfolge nebeneinander angeordnet sind, in der sie nacheinander reagieren, so daß eine möglichst schnelle Abfolge der Reaktionen garantiert ist. Eine vollständige Garnitur derartiger Enzymmoleküle der Atmungskette kann als »Atmungsgruppe« bezeichnet werden. Man konnte berechnen, daß auf der inneren Membran eines einzigen Mitochondriums etwa 15 000 solche Atmungsgruppen lokalisiert sein können.

Lebensgeschichte einer Zelle

Wir haben bisher den Bau und wichtige Lebensprozesse der Zellen betrachtet, diese dabei aber stillschweigend als gegebene Bauelemente der Organismen angesehen. Wie jedes Lebewesen hat jedoch auch die einzelne Zelle eine begrenzte Lebensdauer. Sie wird gebildet, entwickelt sich zum erwachsenen Zustand, den sie eine mehr oder weniger lange Zeit durchlebt, und beendet schließlich ihr individuelles Dasein.

Die Frage, in welcher Weise Zellen entstehen, hat sicherlich seit deren Entdeckung die Gemüter der Forscher bewegt. Es wurden in diesem Zusammenhang die verschiedenartigsten, zum Teil phantastisch anmutenden Vorstellungen entwickelt. Erst um die Mitte des 19. Jahrhunderts erkannte man jedoch, daß jede Zelle aus einer anderen Zelle entsteht. Als grundlegender Entstehungsmodus der Zellen erwies sich die mit einer Teilung des Zellkerns verbundene Zellteilung. Da bei den dabei am Kern auftretenden Veränderungen eigentümliche fädige Strukturen in Erscheinung treten, die als Kernschleifen bezeichnet wurden, nannte man nach dem griechischen Wort »mitos« für Faden den ganzen

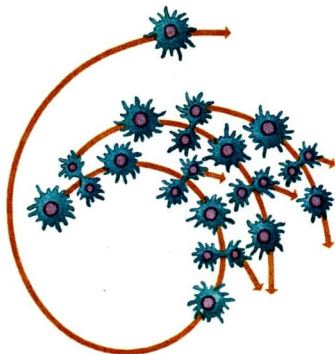


Eduard Strasburger (1844–1912) war wesentlich an der Erforschung der Zellteilung und der Befruchtungsprozesse bei Pflanzen beteiligt. Er begründete 1894 das in zahllosen überarbeiteten Auflagen bis heute maßgebliche Lehrbuch der Botanik.

Vorgang »mitotische Zellteilung« oder »Mitose«.

Die durch Anton Schneider (1831–1890) im Jahre 1873 erfolgte Entdeckung der mitotischen Zellteilung, an deren Erforschung in den folgenden Jahren vor allem Walther Flemming (1843–1905) und Eduard Strasburger (1844 bis 1912) beteiligt waren, kann in ihrer Bedeutung nicht hoch genug eingeschätzt werden. Sie brachte nicht nur Licht in die Frage nach der Entstehung der einzelnen Zellen, sondern wurde in der Folge auch von fundamentaler Bedeutung für die Klärung des Problems der Vererbung. Darüber hinaus förderte sie unser Verständnis der Entwicklung vielzelliger Organismen.

In seinen Grundzügen wurde der Ablauf der Mitose bereits vor einem Jahrhundert beschrieben. Die Kenntnis der verschiedenen Stadien der Zellteilung gehört seit langem zum



Individualzyklus und Lebenskette einer Amöbe mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung durch mitotische Zellteilung

Lehrstoff der Schulen. Dabei darf jedoch nicht übersehen werden, daß dieser fundamentale Prozeß der Zellbiologie bis heute zahlreiche ungelöste Probleme birgt und die Erforschung der Mitose auch in unserer Zeit noch im Mittelpunkt der Zellforschung steht. Freilich geht es dabei nicht mehr um eine Beschreibung der im Lichtmikroskop erkennbaren Strukturänderungen des Zellkerns oder Cytoplasmas. Im Vordergrund stehen jetzt die Ursachen und Mechanismen der Zellteilung sowie deren molekulare Grundlagen, die mit dem ganzen Arsenal der modernen biologischen Forschungsmethoden untersucht werden.

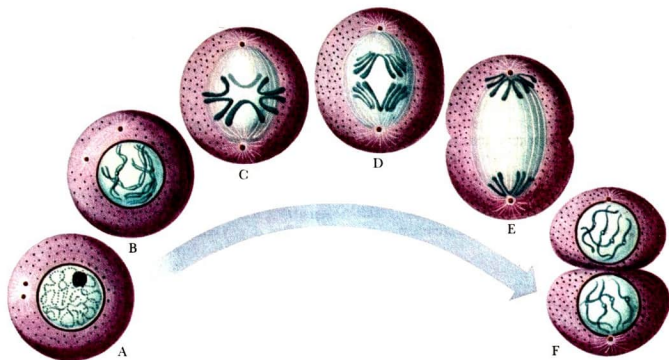
Wir können feststellen, daß die Lebensgeschichte einer Zelle normalerweise mit einer Zellteilung beginnt. Von bestimmten Ausnahmen dieser Regel, die vor allem im Zusammenhang mit der geschlechtlichen Fortpflanzung auftreten, soll hier zunächst abgesehen werden. In ihrer einfachsten Form können wir die Lebensgeschichte einer Zelle bei jenen einzelligen Organismen beobachten, die sich ungeschlechtlich durch Zellteilung vermehren, wie etwa bei den Amöben (Abbildung).

Jede der aus einer Teilung hervorgegangenen kleinen Tochterzellen macht zunächst eine

Wachstumsperiode durch, in der sich das Cytoplasma und der Zellkern vergrößern. Die Amöbenzelle nimmt durch einen als »Phagocytose« bezeichneten Freßvorgang Beuteobjekte, wie Bakterien, Algen oder andere Einzeller, auf und wächst so bei günstigen Ernährungsbedingungen allmählich bis zur normalen Größe heran. Rein äußerlich betrachtet, wird die nächste Zellteilung dadurch eingeleitet, daß das Zellwachstum über die Normalgröße des Einzellers hinausführt und dann im Zellkern mit dem Sichtbarwerden der Kernschleifen oder »Chromosomen« die Teilung der Kernsubstanz eingeleitet wird. Nach Abschluß der Kernteilung wird der Zellkörper geteilt.

Die Teilungsgeschwindigkeit und die Länge der aufeinanderfolgenden Zellzyklen schwanken bei verschiedenen Zelltypen stark. Sie hängen überdies von den jeweiligen Wachstumsbedingungen ab. Bei unserem Beispiel der Amöbenteilung wurde festgestellt, daß sich die Einzeller bei einer Temperatur von 23 °C alle 36 bis 40 Stunden teilen. Durch Erniedrigung der Temperatur auf 17 °C läßt sich bei Amöben eine Verlängerung der Teilungsrate und damit eine Verlängerung des Zellzyklus auf 48 bis 55 Stunden erzielen. Auf die eigentliche Zellteilung, die Mitose, entfällt freilich nur ein Bruchteil der Gesamtdauer des Zellzyklus. Viel länger dauert im allgemeinen der zwischen zwei aufeinanderfolgenden Mitosen liegende Zeitraum, den man als »Interphase« bezeichnet.

Während die in der Interphase erfolgenden Veränderungen der Zellen erst mit den Methoden der modernen Zellforschung aufgeklärt werden konnten, sind die bei der Mitose auftretenden Strukturänderungen so augenfällig, daß es nicht verwundert, wenn die Mitose als eines der ersten Lebensphänomene der Zelle bereits im vergangenen Jahrhundert gründlich untersucht wurde. Es ist seit langem üblich, den zeitlichen Verlauf der Zellteilung in mehrere Abschnitte zu untergliedern, die jeweils durch ein charakteristisches Verhalten der Chromosomen zu kennzeichnen sind. Während man früher durchweg vier Mitosephasen unterschied, wird heute die Mitose vielfach in fünf Teilabschnitte gegliedert, die als Prophase, Prometaphase, Metaphase, Anaphase und Telophase bezeichnet werden. Wir können unter Verweis auf unsere Abbildung auf eine ausführliche Beschreibung des Mitoseverlaufs



Schematische Darstellung der Mitosestadien.

A Prophase, B Prometaphase, C Metaphase, D frühe Anaphase, E späte Anaphase, F Telophase

verzichten. Es sollen hier nur einige Gesichtspunkte hervorgehoben werden, die das Wesen der Zellteilung bestimmen.

Die Bedeutung des komplizierten Mechanismus der Mitose hat man seit langem darin gesehen, daß er eine gesetzmäßige Teilung der Chromosomen und eine gleichmäßige Verteilung der Tochterchromosomen auf die aus der Zellteilung hervorgehenden beiden Tochterzellen gewährleistet. In Zusammenhang mit dieser Funktion der Mitose läßt sich ein charakteristischer Formwandel und ein ebenso typisches Bewegungsverhalten der Chromosomen beobachten.

Während der Interphase sind die Chromosomen mittels des Lichtmikroskops im Zellkern normalerweise nicht erkennbar. Sie liegen als sehr langgestreckte Fäden vor, deren außerordentlich geringe Dicke weit unter der Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops liegt. Der erste Mitoseabschnitt, die Prophase, ist durch das Sichtbarwerden der Chromosomen im Zellkern charakterisiert. Diese sind nun im Lichtmikroskop als lange fädige Gebilde erkennbar, die während der Prophase immer deutlicher hervortreten und einen feinen Längsspalt erkennen

lassen, der das Chromosom in zwei Längshälften, die Chromatiden, aufgliedert.

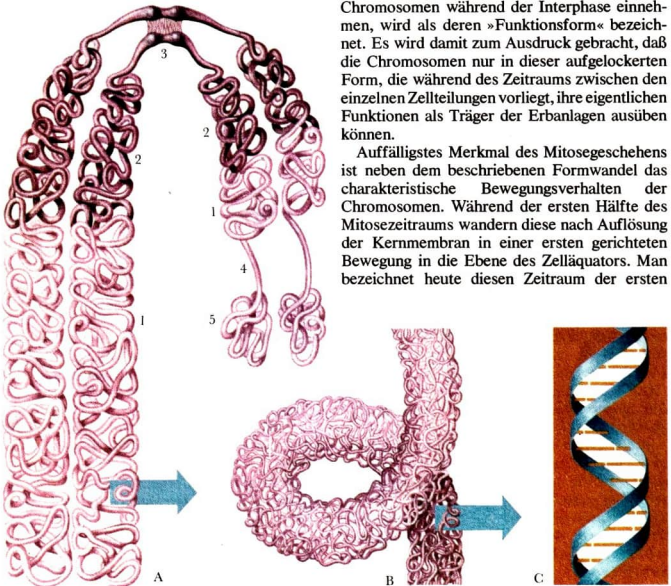
Im weiteren Verlauf der Mitose verkürzen sich die Chromosomen zunehmend und werden zu relativ kompakten Körpern, die während der Metaphase eine charakteristische, für jedes Chromosomenindividuum typische Gestalt annehmen. Bei aller Vielfalt der Form lassen die Metaphasechromosomen einen einheitlichen Grundaufbau erkennen. Es handelt sich bei ihnen im allgemeinen um zweischenklig wurstförmige Gebilde von wenigen Mikrometern Größe. Beide Schenkel werden durch eine Einschnürung getrennt, in der das Centromer liegt, jenes Gebilde also, an dem die Fasern der Teilungsspindel ansetzen. Die Länge beider Schenkel kann bei verschiedenen Chromosomen sehr unterschiedlich sein und die Gestalt der Metaphasechromosomen in manchen Fällen annähernd kugelförmig werden. Nach Abschluß der Kernteilung nehmen die Chromosomen während der Telophase wieder ihre langgestreckte Form an und in der auf die Mitose folgenden Interphase sind sie lichtmikroskopisch nicht mehr erkennbar.

Man hat seit langem vermutet, daß der bei jeder Zellteilung gesetzmäßig ablaufende Formwandel der Chromosomen auf eine zunehmende Spiralisierung und Entspiralisierung dieser fadenförmigen Gebilde zurückzuführen ist, wie ihn unsere

Abbildung veranschaulicht. Die Bedeutung dieses Formwandels wird einem verständlich, wenn man bedenkt, daß die für die Mitose wesentliche, geordnete Bewegung der Chromosomen beim Vorliegen des gestreckten Zustandes kaum möglich wäre. Wir wissen, daß ein solcher Chromosomenfaden im Vergleich zum Durchmesser des Zellkerns eine extreme Länge aufweisen kann. So konnte berechnet werden, daß die DNA-Moleküle, von denen gewissermaßen die Achse der Chromosomenfäden gebildet wird, bei den menschlichen Chromosomen im Durchschnitt eine Länge von 20 mm erreichen. Reiht

man alle 46 Chromosomen einer menschlichen Zelle hintereinander, so käme man gar auf die gewaltige Länge von 92 cm. Es ist klar, daß in einem Zellkern, dessen Durchmesser kaum 0,01 mm beträgt, dieses gewaltig lange Fadensystem der Chromosomen nur in Form eines dichten Knäuels vorliegen kann. Damit die zahlreichen Chromosomen eines Zellkerns bei der Mitose ohne gegenseitige Behinderung gesetzmäßig geteilt und verteilt werden können, ist es nötig, diese langen fadenförmigen Gebilde in eine kompakte »Transportform« zu überführen. Dies geschieht durch eine Aufschraubung oder »Spiralisierung« der Chromosomen. Der entspiralisierte, langgestreckte Zustand, den die Chromosomen während der Interphase einnehmen, wird als deren »Funktionsform« bezeichnet. Es wird damit zum Ausdruck gebracht, daß die Chromosomen nur in dieser aufgelockerten Form, die während des Zeitraums zwischen den einzelnen Zellteilungen vorliegt, ihre eigentlichen Funktionen als Träger der Erbanlagen ausüben können.

Auffälligstes Merkmal des Mitosegeschehens ist neben dem beschriebenen Formwandel das charakteristische Bewegungsverhalten der Chromosomen. Während der ersten Hälfte des Mitosezeitraums wandern diese nach Auflösung der Kernmembran in einer ersten gerichteten Bewegung in die Ebene des Zelläquators. Man bezeichnet heute diesen Zeitraum der ersten



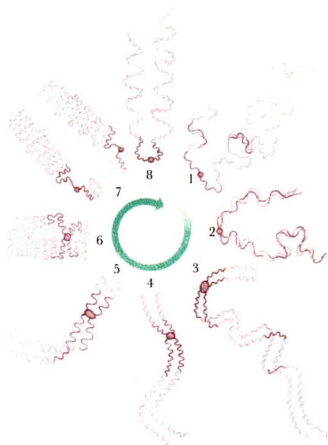
Aufbau des Metaphasechromosoms. A Gesamtübersicht, B Ausschnitt mit feineren Windungen, C Ausschnitt mit DNA-Doppelhelix, 1 Euchromatin, 2 He-

terochromatin, 3 primäre Einschnürung des Chromosoms mit Spindelfaseransatzstelle (Centromer), 4 sekundäre Einschnürung des Chromosoms, 5 Satellit

Chromosomenbewegung als »Prometaphase«. Filmbildanalysen zeigen, daß auch während der folgenden »Metaphase« die Chromosomen nicht völlig ruhig in der Zelle liegen, sondern um die Äquatorialebene hin- und herpendeln können. In der folgenden »Anaphase« schließt sich dann die zweite gerichtete Bewegung an, bei der die auseinanderweichenden Tochterchromosomen vom Äquator zu den Polen der sich teilenden Zelle transportiert werden.

Die Dynamik der Chromosomenbewegungen wurde von den Klassikern der Zellforschung, lange bevor die Zellteilung mit Hilfe des Phasenkontrastmikroskops gefilmt werden konnte, bereits richtig gedeutet. Auf Grund des Vergleichs fixierter und gefärbter Dauerpräparate sich teilender Zellen konnte schon im vergangenen Jahrhundert bewiesen werden, daß für die Chromosomenbewegung ein Zellorganell verantwortlich ist, das nur während der Mitose von der Zelle ausgebildet wird. Dieser Teilungsapparat läßt bereits im Lichtmikroskop einen Aufbau aus zahlreichen faserförmigen Strukturen erkennen, die sich zu einem tonnen- oder spindelförmigen Körper zusammenschließen. Bei den tierischen Zellen sowie denen niederer Pflanzen ließ sich nachweisen, daß die Teilungsspindel zwischen zwei Zentralkörperchen, den Centriolen, ausgespannt ist, die bereits vor nahezu einem Jahrhundert für die Bildung der Spindelfasern verantwortlich gemacht wurden. Während manche Spindelfasern beide Spindelpole miteinander verbinden, ziehen die als »Chromosomenfasern« bezeichneten von den Centriolen zu den Spindelfaseransatzstellen der Chromosomen, den Centromeren oder Kinetochoren. Es gibt Hinweise dafür, daß die Centromeren an der Bildung der an ihnen ansetzenden Spindelfaser beteiligt sind, so daß das alte Rätsel, wie die Fasern ihre Ansatzstellen an den Chromosomen finden, gegenstandslos wird.

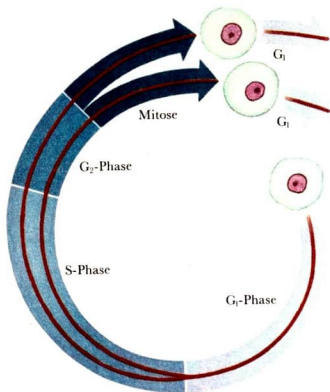
Der grundlegende Prozeß der Zellteilung gehört heute wie vor hundert Jahren zu den faszinierendsten Problemen der Biologie. Trotz der Bemühungen mehrerer Generationen von Zellforschern konnten mit den Methoden der klassischen lichtmikroskopischen Forschung die chemisch-physikalischen Grundlagen des komplizierten Mitosesgeschehens nicht aufgeklärt werden. Umstritten war die Frage nach den Faktoren, die eine Zellteilung auslösen. Ein



Spiralisationszyklus eines Chromosoms während der Mitose. 1 Interphase, 2–4 Prophase, 5 Prometaphase, 6 Metaphase, 7 Chromatidentrennung in der Anaphase, 8 Telophase

Rätsel blieben nach wie vor die Kräfte, die eine Spiralisierung und Entspiralisierung der Chromosomen bewirken. Zur Erklärung der Chromosomenbewegungen war zwar eine Vielzahl verschiedener Theorien aufgestellt worden, keine konnte jedoch den unumstrittenen Anspruch auf Gültigkeit erheben. Unklar blieb der Mechanismus der Chromosomenteilung, und selbst eine scheinbar so einfache Frage wie die nach dem Zeitpunkt der Chromosomenverdoppelung konnte nicht eindeutig beantwortet werden. Es erscheint so die Überlegung berechtigt, was die moderne Biologie mit dem Arsenal ihrer diffizilen Untersuchungsmethoden zur Klärung dieser grundlegenden Probleme der Zellbiologie beitragen konnte.

Die klarste Antwort läßt sich heute auf die letzte Frage nach dem Zeitpunkt der Chromosomenverdoppelung geben. Wir wissen sicher, daß diese nicht erst dann erfolgt, wenn während der mitotischen Prophase der Spalt



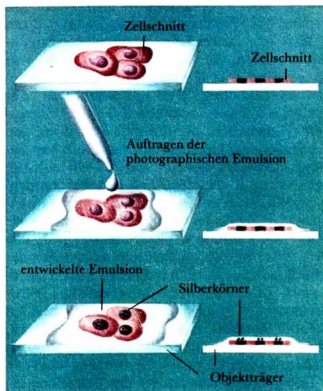
Schematische Darstellung des mitotischen Zellzyklus

zwischen beiden Chromatiden eines Chromosoms sichtbar wird. Unter Verwendung radioaktiver Isotope ließ sich mit der Methode der Autoradiographie eindeutig nachweisen, daß die Chromosomenverdoppelung bereits in der Interphase erfolgt. Da diese Methode allgemeine Bedeutung für die heutige biologische Forschung hat, sei sie hier kurz beschrieben.

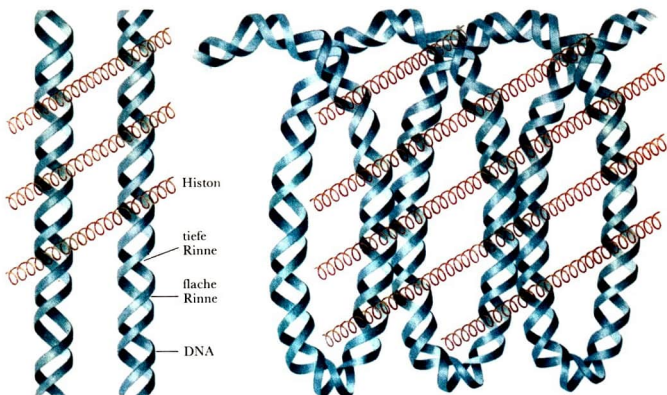
Die autoradiographische Methode beruht im Prinzip auf der Fähigkeit radioaktiver Substanzen, mittels ihrer Strahlung photographische Emulsionen zu »belichten«. Im eigentlichen Versuch werden den Organismen oder auch einzelnen Zellen jene Bausteine, deren Weg oder Lokalisation man verfolgen will, in Form radioaktiv markierter Verbindungen gegeben. Nach dem Einbau, der Inkorporierung der radioaktiven Substanzen, in die zelleigenen Verbindungen werden die Gewebe oder Zellen fixiert und in der üblichen Weise zu histologischen Schnitten verarbeitet. Die Schnitte werden auf dem Objektträger mit einer dünnen Schicht photographischer Emulsion überzogen. Im Dunklen wird dann die Emulsion für mehrere Tage oder Wochen der radioaktiven Strahlung des Präparats

ausgesetzt und anschließend entwickelt. Danach lassen sich im Mikroskop unmittelbar über jenen Strukturen, in denen die radioaktiven Verbindungen enthalten sind, die durch Reduktion des Silberbromids entstandenen Silberkörner nachweisen.

Will man die Autoradiographie zur Zeitbestimmung der Chromosomenverdoppelung verwenden, so muß man natürlich wissen, aus welchen Verbindungen ein Chromosom besteht und welche Bausteine für deren Aufbau Verwendung finden. Für die Eukaryotenchromosomen wurde nachgewiesen, daß sie neben der als Träger der Erbanlagen wesentlichen DNA regelmäßig Proteine vom Histontyp, saure Proteine und RNA enthalten. Da man die DNA als charakteristischste Komponente der Chromosomen betrachten muß, war es naheliegend, einen typischen DNA-Baustein zur Markierung der sich teilenden



Prinzip der autoradiographischen Markierung von Zell- und Gewebeschnitten. Der Schnitt mit eingelagerten radioaktiven Substanzen wird auf einen Objektträger gebracht und anschließend mit einer photographischen Emulsion überzogen. Nachdem das Präparat einige Zeit im Dunklen der Strahlung ausgesetzt wurde, wird die Emulsion entwickelt. Über den Zellstrukturen, die radioaktive Substanzen enthalten, lassen sich Silberkörner nachweisen.



Ältere Vorstellung über die räumliche Zuordnung der DNA und der Histonproteine im Chromosom

Chromosomen zu verwenden. Aus diesem Grunde fand in den Experimenten mit Tritium (^3H) markiertes Thymidin Verwendung.

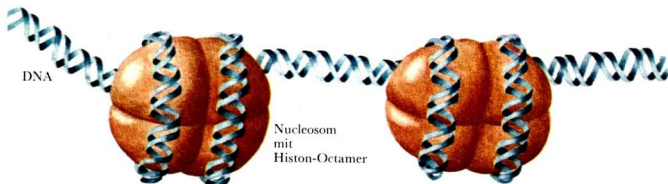
Wenn man Zell- oder Gewebekulturen nur für sehr kurze Zeit ^3H -markiertes Thymidin anbietet und sie dann in nichtradioaktivem Medium weiterwachsen läßt, so werden nur solche Zellen nach der Fixierung eine Radioaktivität aufweisen, die zum Zeitpunkt der Verabreichung von ^3H -Thymidin ihre DNA synthetisierten und die radioaktive Verbindung damit in ihre Chromosomen einbauen konnten. Da man lichtmikroskopisch am Dauerpräparat feststellen kann, in welcher Phase des Zellzyklus sich die markierte Zelle befindet, kann so der Zeitpunkt der Chromosomenverdoppelung eindeutig bestimmt werden. Am besten lassen sich die Isotopenexperimente natürlich mit synchronisierten Zell- oder Gewebekulturen durchführen, bei denen alle Zellen in synchroner Weise ihren Zellzyklus durchlaufen und man von vornherein weiß, in welcher Phase ihres Lebensablaufs sie sich befinden.

Auf Grund der beschriebenen Experimente wissen wir mit Sicherheit, daß die DNA-Bildung

und damit die Chromosomenvermehrung nicht während der Mitose, sondern in der Interphase erfolgt. Durch ähnliche Isotopenexperimente mit radioaktiven Aminosäuren konnte nachgewiesen werden, daß etwa gleichzeitig mit der DNA auch die Chromosomenproteine, insbesondere die Histone, gebildet werden. Genauere Untersuchungen ergaben, daß die DNA-Synthese in einem zeitlich begrenzten Abschnitt der Interphase erfolgt, der längere Zeit vor dem Beginn der Prophase liegt und als S-Phase (von Synthese) bezeichnet wird.

Es ergibt sich damit eine Gliederung der Interphase in drei Abschnitte, deren absolute und relative Länge bei verschiedenen Zelltypen allerdings schwanken kann. Auf eine abgeschlossene Mitose folgt zunächst als erste Wachstumsperiode der jungen Zelle die G_1 -Phase (vom englischen Wort »gap« für Lücke), der sich die S-Phase anschließt. Diese ist wiederum durch eine G_2 -Phase von der nächsten Mitose getrennt.

Die Frage nach den molekularen Grundlagen des Formwandels, den die Chromosomen im Verlauf des Zellzyklus durchmachen, kann vom Cytologen leider noch nicht so eindeutig beantwortet werden, wie die nach dem Zeitpunkt der Chromosomenverdoppelung. Besondere Aufmerksamkeit wird in diesem Zusammenhang seit



Molekularstruktur eines Chromosomenabschnitts im nichttranskribierenden Zustand. Die DNA-Doppelhelix umwindet unter Bildung von Nucleosomen jeweils Gruppen von 8 Histonmolekülen (Histon-Octamere).

einiger Zeit den chromosomalen Proteinen vom Histontyp gewidmet. Biochemische, physikalische und elektronenmikroskopische Befunde deuten darauf hin, daß den Histonen eine wesentliche Bedeutung für die Aufrechterhaltung und Kontrolle der Struktur des Eukaryotenchromosoms während des Zellzyklus zukommt.

Man nimmt heute im allgemeinen an, daß die Achsen der während der Interphase sehr langen Chromosomenfäden von DNA-Molekülen gebildet werden, die mit Proteinen assoziiert sind. Die Histone scheinen die Fähigkeit zu besitzen, im Zellkern der Eukaryotenzelle die extreme Länge der DNA durch Spiralisierung oder Faltung des Chromosomenfadens in eine raumsparendere kompakte Form überzuführen. Das von Histonen besetzte DNA-Molekül ist auch im Interphasekern nicht völlig gestreckt, sondern liegt in Form eines aufgeschraubten Fadens mit einem Windungsdurchmesser von 10 bis 25 nm vor. Experimentelle Entfernung der Histone aus der Chromosomensubstanz führt zu einem Übergang dieser kompakteren Chromatinform in die verlängerte der freien DNA.

Eingehende biochemische Untersuchungen haben ergeben, daß am Aufbau der Eukaryotenchromosomen etwa fünf verschiedene Gruppen von Histonen beteiligt sind. Mit Ausnahme des lysinreichen Histons H1 sind diese maßgeblich an der Bildung der chromosomalen Grundstruktur beteiligt. Nach neueren elektronenmikroskopischen Befunden zeigt das Chromosom einen perlenkettenartigen Aufbau. Als »Nucleosomen« bezeichnete globuläre Par-

tikeln sind in regelmäßigen Abständen über den chromosomalen DNA-Faden verteilt und jeweils durch DNA-Segmente von etwa 40 Nucleotidpaaren verbunden. Ein Nucleosom soll aus einem Komplex von acht Histonmolekülen der Gruppen H2A, H2B, H3 und H4 bestehen, um die ein Abschnitt des DNA-Moleküls von ungefähr 150 Nucleotidpaaren Länge wie ein Band gewunden ist (Abbildung). Das lysinreiche Histon H1 ist nicht am Aufbau der Nucleosomen beteiligt, sondern besetzt die dazwischen liegenden DNA-Segmente.

Die Bedeutung des Histons H1 ist nach Meinung einiger Molekularbiologen darin zu sehen, daß es für die Ausbildung der kompakten Transportform und damit für den Formwandel der Chromosomen während der Mitose verantwortlich sein soll. Als auslösender Faktor dieses Prozesses wird eine Phosphorylierung, also Übertragung von Phosphatgruppen auf das Histon durch spezifische Enzyme, in Erwägung gezogen. Falls diese Vermutungen sich bestätigen sollten, so wäre der mitotische Formwandel der Chromosomen mit der allgemeinen Hypothese zu erklären, daß enzymkontrollierte chemische Veränderungen der Histone den Strukturwandel der Chromosomen während des Zellzyklus steuern. Wenn man mit einer solchen Hypothese zugleich den Formwandel der Chromosomen und die Auslösung der Mitose erklären könnte, ergäbe sich eine eindrucksvolle Vereinfachung der gesamten Mitoseproblematik. Man darf aber nicht übersehen, daß die Mitose eine komplexe Folge von Prozessen darstellt und nicht nur den Formwandel der Chromosomen umfaßt. Es ist deshalb problematisch, einen einzelnen Faktor wie die Phosphorylierung des Histons H1 für die Auslösung der Mitose allein verantwortlich zu machen.

Kaum ein Problem des Mitosegeschehens hat

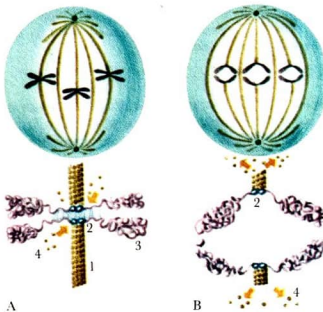
so zur Hypothesenbildung gereizt wie die Chromosomenbewegung. Seit ihrer Entdeckung wurden zu ihrer Erklärung die verschiedenartigsten Kräfte in Erwägung gezogen. Neben mannigfachen mechanischen wurden elektrische oder auch magnetische Kräfte als Ursachen der rätselhaften Bewegungsprozesse diskutiert, bei denen die Chromosomen während der Prometaphase zielgerichtet in die Äquatorialebene und während der Anaphase deren Tochterchromosomen ebenso exakt an die entgegengesetzten Zellpole transportiert werden. Trotz aller Bemühungen konnte aber bisher der Mechanismus der Chromosomenbewegung nicht aufgeklärt werden. Nach wie vor stimmen die Zellforscher nur darin überein, daß der Mitoseapparat für die Bewegungsprozesse verantwortlich ist. Der Erforschung seiner molekularen Eigenschaften gilt deshalb seit langem besondere Aufmerksamkeit.

Dank der Bemühungen der Elektronenmikroskopiker und Biochemiker konnte die Natur der Spindelfasern weitgehend aufgeklärt werden. Entscheidende Fortschritte wurden bei diesen

Untersuchungen möglich, seit es im Jahre 1952 erstmals gelang, aus sich teilenden Seegeleiern in großer Menge Teilungsspindeln zu isolieren und chemisch zu untersuchen. Wir wissen, daß es sich bei den Spindelfasern um Mikrotubuli handelt, die während der Mitose durch Zusammenlagerung globulärer Moleküle des Proteins Tubulin gebildet werden. Mittels immunologischer Methoden konnte nachgewiesen werden, daß die Biosynthese dieses Tubulins lange vor Ausbildung des Mitoseapparats, also bereits in der Interphase, erfolgt. Die Funktion der Centriolen und Centromeren scheint demnach darin zu bestehen, die Aggregation der vorfabrizierten Tubulinmoleküle zu den Spindelfasern auszulösen und zu steuern.

Während der Mitose verändert sich ständig die Beschaffenheit der Mikrotubuli-Verbände des Teilungsapparats. Die vom Centriol zum Chromosom ziehenden Spindelfasern, die in der Prometaphase eine Länge von $10\text{ }\mu\text{m}$ erreichen können, verkürzen sich während der Anaphase auf 3 bis $5\text{ }\mu\text{m}$, während sich gleichzeitig die von Pol zu Pol durchziehenden Fasern verlängern. In einer neueren Hypothese wird angenommen, daß jede Spindelfaser ein im dynamischen Gleichgewicht befindliches System von Untereinheiten darstellt. Unsere Abbildung veranschaulicht, in stark schematisierter Weise, wie nach dieser Vorstellung zur Chromosomenspindelfaser ständig neue Tubulinmoleküle hinzugefügt und andere abgespalten werden. Während der Prophase soll unter dem Einfluß der Centromeren der Zustrom, in der Anaphase hingegen die Abgabe von Untereinheiten am Spindelpol überwiegen. Die anaphasische Chromosomenbewegung käme nach der erwähnten Hypothese durch einen Abbau der Chromosomenspindelfasern und gleichzeitiges Wachstum der kontinuierlichen Fasern zustande.

Andere Forscher meinen, daß bei der Chromosomenbewegung die Chromosomenspindelfasern zwischen den kontinuierlichen Fasern dahingleiten. Als Triebkräfte wurden Elektrophorese oder Elektroosmose in Erwägung gezogen. Eine andere Vorstellung beruht auf neueren elektronenmikroskopischen Befunden über die Ultrastruktur der Spindelfasern. Es ergab sich, daß zwischen den Mikrotubuli ähnliche Brücken ausgebildet werden, wie sie zwischen den Actin- und Myosinfilamenten der



Schematische Darstellung der Hypothese über den Mechanismus der mitotischen Chromosomenbewegung durch Auf- und Abbau von Mikrotubuli. A während der Prometaphase werden die Spindelfasern durch Einbau neuer Tubulinmoleküle verlängert. B während der Anaphase werden sie von den Spindelpolen her verkürzt. 1 Mikrotubulus, 2 Centromer, 3 Chromatide, 4 Tubulinmolekül

Muskelzellen auftreten. Dies legte den Gedanken nahe, daß die Chromosomenbewegung auf einem ähnlichen Mechanismus beruhen könnte, wie er in der Gleitfilament-Theorie der Muskelkontraktion entwickelt wurde. Die Chromosomenspindelfasern sollen demnach durch eine unter Energieaufwand und ATP-Verbrauch erfolgende Bildung und Lösung von Querbrücken zu den kontinuierlichen Spindelfasern zwischen diese hineingezogen werden. Ob mit den erwähnten Theorien der Chromosomenbewegung allerdings dieses faszinierende Problem der Zellforschung endgültig gelöst ist, kann heute noch nicht gesagt werden.

Das Rätsel der Vererbung

Die Frage nach dem Wesen der Vererbung hat den Menschen sicherlich beschäftigt, seit er über sich und seine Umwelt nachdenkt. Es ist ja eine alltägliche Beobachtung, daß Katzen immer wieder Katzen hervorbringen, aus einem Hühnerei stets ein Huhn und keine Ente schlüpft oder daß aus dem Samen einer Fichte stets eine Fichte und keine Buche hervorgeht. In derartigen Beobachtungen werden wir mit jener grundlegenden Eigenschaft aller Lebewesen konfrontiert, die man als Vererbung bezeichnet, mit der Fähigkeit der Organismen zur Erzeugung von Individuen, die ihren Eltern in allen wesentlichen Eigenschaften ähnlich sind.

Im persönlichen Leben macht jeder Mensch Beobachtungen, die ihn schon ein wenig tiefer in die Grundproblematik des Vererbungsgeschehens einführen können. Mit dem für die Besonderheiten der eigenen Art geschärften Blick sehen wir im täglichen Leben immer wieder, daß Kinder ihrer Mutter oder ihrem Vater ähnlich sind, aber doch in vielen Fällen kein genaues Abbild darstellen, sondern sich in bestimmten Merkmalen unterscheiden.

Für eine wissenschaftliche Betrachtung ergibt sich aus solchen Beobachtungen als erstes Grundproblem der Genetik die Frage, welche Gesetze für das Auftreten identischer oder nicht-identischer Merkmale bei der Fortpflanzung bestimmend sind. Mit anderen Worten könnte man auch fragen, nach welchen Regeln die Ver-



Johann Gregor Mendel (1822–1884) begründete 1865 mit seinen »Versuchen über Pflanzenhybriden« die wissenschaftliche Genetik.

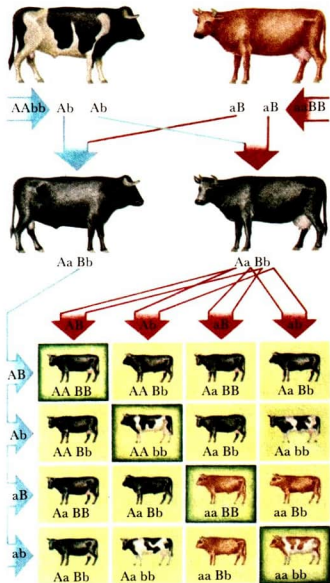
teilung der Erbmerkmale bei den Nachkommen eines Elternpaares erfolgt. Es ist das Verdienst Gregor Mendels gewesen, mit den von ihm entdeckten und später nach ihm benannten drei Mendelschen Regeln auf diese Frage eine exakte Antwort gegeben zu haben. Die Veröffentlichung von Mendels Untersuchungsergebnissen aus Erbsenkreuzungen im Jahre 1865 kann als Geburtsstunde der wissenschaftlichen Genetik bezeichnet werden.

Nachdem Mendels Erkenntnisse für dreieinhalb Jahrzehnte in Vergessenheit geraten und erst im Jahre 1900 wiederentdeckt worden waren, führten Forscher in aller Welt an zahllosen pflanzlichen und tierischen Untersuchungsobjekten ähnliche Kreuzungsexperimente durch. Die Kreuzungsanalyse wurde zur grundlegenden Methode der jungen Vererbungswissenschaft. Ihre stärksten Impulse erhielt diese aber bald nach der Wiederentdeckung der Mendelschen

Regeln durch die Verknüpfung ihrer Erkenntnisse mit den Befunden der Zellforschung. Es entstand so die neue Forschungsrichtung der Cytogenetik, als deren grundlegende Erkenntnis die in den Jahren 1902 und 1903 von W. S. Sutton und Theodor Boveri (1862–1915) begründete Chromosomentheorie der Vererbung zu betrachten ist. Ausgangspunkt dieser Theorie war die Feststellung, daß sich die Chromosomen bei der Zellteilung, Bildung der Keimzellen und Befruchtung so verhalten, wie man es auf Grund der Kreuzungsexperimente von den hypothetischen Erbanlagen vermuten mußte, die für die Ausbildung der Erbmerkmale verantwortlich sind. Die Chromosomen wurden damit als materielle Träger der Erbfaktoren erkannt. Der dänische Botaniker Wilhelm Johannsen (1857–1927) prägte 1909 für diese ihrem Wesen nach noch völlig unbekannten Erbanlagen den Begriff »Gen«, den man zu den wichtigsten Begriffen der modernen Biologie zählen muß.

Wie so oft in der Biologie wurde auch in der Cytogenetik die Forschung durch Einführung eines günstigen Untersuchungsobjektes in entscheidendem Maße gefördert. Der amerikanische Genetiker Thomas Hunt Morgan (1866–1945) verwendete bei seinen Untersuchungen erstmals 1910 die Taufliege *Drosophila melanogaster*, die bis heute das wichtigste Versuchstier der Genetiker geblieben ist. Diese Fliegen lassen sich sehr leicht in großer Menge in Erlenmeyerkolben züchten, durchlaufen in nur 14 Tagen eine Generation und besitzen sehr übersichtliche Chromosomenverhältnisse. Sie enthalten in den Körperzellen nur vier Paar leicht unterscheidbare Chromosomen und zeichnen sich außerdem durch den Besitz eigentümlicher Riesenchromosomen in den Speicheldrüsenzellen ihrer Larven aus. *Drosophila* bildet so ein ideales Objekt zur parallelen Durchführung von Kreuzungsexperimenten und cytologischen Untersuchungen.

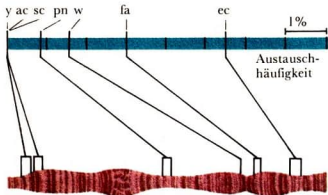
Morgan konnte in seinen Untersuchungen die Chromosomentheorie der Vererbung endgültig beweisen und den Nachweis führen, daß die Gene im Chromosom linear hintereinandergereiht sind. In umfangreichen Kreuzungsexperimenten gelang es ihm und seinen Mitarbeitern auf Grund einer Analyse des sogenannten Faktorenaustausches sogar, die Reihenfolge der Gene zu bestimmen und damit Chromosomen-



Eine Hauptaufgabe der klassischen Genetik war die Aufklärung des Verteilungsmechanismus der Erbmerkmale im Verlaufe der Generationenfolge bei Kreuzung zweier Eltern, die sich in einem oder mehreren Merkmalen unterscheiden. Als Beispiel ist die dihybride Kreuzung zweier Rinderrassen dargestellt, die sich in Farbe und Zeichnung des Fells unterscheiden.

karten der Genverteilung aufzustellen. Für seine bahnbrechenden Forschungsergebnisse wurde Morgan 1933 als erster Genetiker mit dem Nobelpreis ausgezeichnet.

Zu den brennendsten Problemen der Biologie zählte in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts die Frage nach den materiellen Grundlagen des Vererbungsgeschehens. In zahllosen Kreuzungsexperimenten hatten die Genetiker herausgefunden



Vergleich der im Lichtmikroskop erkennbaren Bandenstruktur eines Teils eines Riesenchromosoms von *Drosophila* mit der zugehörigen, aus Kreuzungsexperimenten erschlossenen Chromosomenkarte der Genverteilung

den, wie sich die Gene beim Fortpflanzungsgeschehen und in der Generationenfolge verhalten. Sie hatten wahrscheinlich gemacht, daß die Erbanlagen in den Chromosomen lokalisiert sind, und sogar versucht, deren Anzahl, Größe und Lage zu bestimmen. Über die Natur und Wirkungsweise der Gene war jedoch nichts bekannt. Hier bot sich ein weites Feld zur Bildung mannigfacher Hypothesen und vitalistischer Spekulationen. Für eine materialistische Auffassung des Vererbungsgeschehens erschien die experimentelle Aufklärung von drei prinzipiellen Fragen notwendig:

1. Aus welchen chemischen Verbindungen bestehen die Gene?
2. Welcher Mechanismus liegt der Fähigkeit dieser chemischen Substanz zur identischen Verdoppelung zugrunde?
3. In welcher Weise bewirkt das genetische Material die Ausbildung der Erbmerkmale?

DNA – Träger der Erbinformationen

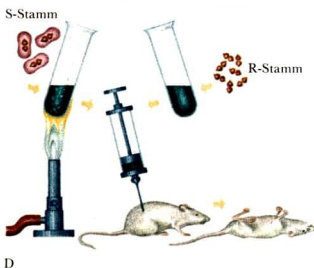
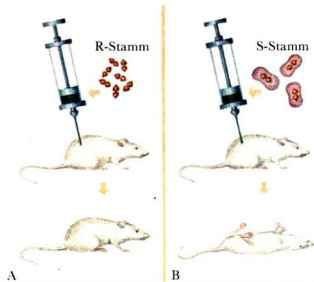
Zu Beginn der vierziger Jahre stand die Vererbungsforschung vor einer paradoxen Situation. Man konnte die Lage der Gene im Chromosom genau bestimmen, obwohl es sich bei diesen

Genen bis dahin im Grunde um Abstraktionen handelte, die aus Kreuzungsexperimenten abgeleitet worden waren. Über die chemische Natur der Erbanlagen konnten jedoch nur Vermutungen geäußert werden. Die Mehrzahl der Forscher neigte zu der Ansicht, daß nur die so mannigfaltigen Proteine als Träger der vielfältigen Erbanlagen in Frage kämen.

Eine endgültige Beantwortung der Frage nach der chemischen Natur der Gene erfolgte im Jahre 1944. O. T. Avery (1877–1955) konnte damals mit seinen Mitarbeitern M. J. McCarty und C. M. MacLeod eindeutig nachweisen, daß nicht Proteine, sondern Desoxyribonucleinsäuren Träger der Erbinformationen sind. Es ist bemerkenswert, daß sich diese außerordentlich wichtige Erkenntnis bei den Biologen nicht sofort durchsetzte. Niemand konnte sich vorstellen, wie in den nach der damaligen Ansicht sehr einförmig aus identischen Tetranucleotiden aufgebauten DNA-Molekülen die vielfältigen Erbinformationen verschlüsselt sein sollten. Erst zu Beginn der fünfziger Jahre wurde die Vorstellung von der DNA-Natur der Erbanlagen allgemein akzeptiert, nachdem A. D. Hershey und Martha Chase auf Grund anderer Experimente ebenfalls zu diesem Schluß gekommen waren.

Es ist bemerkenswert, daß die entscheidenden Untersuchungen zur Aufklärung der chemischen Natur der Gene nicht an Pflanzen oder Tieren, sondern an Mikroorganismen durchgeführt wurden. Avery und seine Mitarbeiter benutzten Bakterien, Hershey und Chase Viren für ihre Versuche, die zur Begründung der Molekulargenetik führten. Man kann sagen, daß wir 90 Prozent unserer seither gewonnenen Erkenntnisse über die molekularen Grundlagen des Vererbungsgeschehens Experimenten mit diesen Versuchsobjekten verdanken.

Zum Verständnis der grundlegenden Versuche von Avery und seinen Mitarbeitern ist die Kenntnis eines bemerkenswerten Phänomens Voraussetzung, das bereits in den zwanziger Jahren bei Experimenten mit den Erregern der Lungenentzündung beobachtet und als »Bakterientransformation« beschrieben wurde. Die pathogenen Zellen der untersuchten Bakterienart *Diplococcus pneumoniae* besitzen die vererbare Fähigkeit zur Ausscheidung einer Polysaccharid-Kapsel, von der die jeweils paarweise zusammenliegenden Bakterien umgeben sind. Werden



Experimente zum Nachweis der Bakterientransformation, die Grundlage für die Untersuchungen wurden, mit denen Avery, MacLeod und McCarty 1944 die Gennatur der DNA bewiesen. A nach Injektion von

solche Zellen einem anfälligen Säugetier, etwa einer Maus, injiziert, so rufen sie eine schwere Erkrankung hervor. Neben diesen krankheits-erregenden gibt es jedoch auch kapsellose Formen derselben Bakterienart, deren Injektion im allgemeinen keine Lungenentzündung erzeugt. Bei gleichzeitiger Injektion von lebenden nicht-pathogenen und von pathogenen Zellen, die durch Hitzebehandlung abgetötet waren, wurde überraschenderweise bei einigen Tieren eine Erkrankung beobachtet. Da aus erkrankten Tieren lebende pathogene Diplococcen isoliert werden konnten, hatten offensichtlich die abgetöteten Zellen ihre erblichen Eigenschaften auf die lebenden kapsellosen Zellen übertragen, von denen sie in pathogene Formen transformiert wurden. In weiteren Untersuchungen ergab sich, daß lebende nichtpathogene Bakterien nicht nur durch Einwirkung abgetöteter pathogener Zellen, sondern auch durch deren Extrakt transformiert werden können.

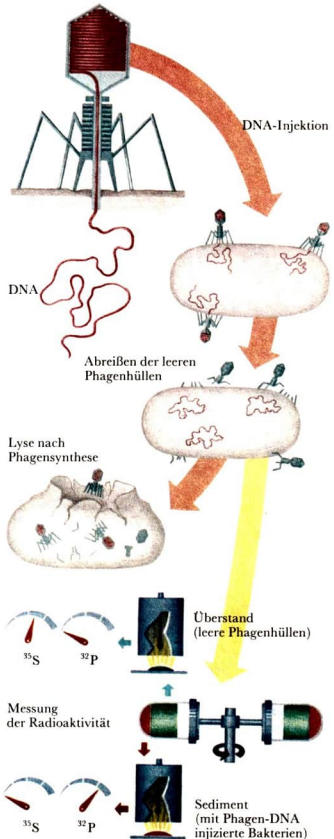
In zehnjähriger mühsamer Arbeit gelang es Avery und seinen Mitarbeitern, jene Substanz zu isolieren und chemisch zu identifizieren, die bei der beschriebenen Bakterientransformation die vererbare Fähigkeit zur Ausbildung der Polysaccharid-Kapsel und zur Krankheitserregung überträgt. Diese mit chemischen Methoden isolierte Erbsubstanz erwies sich als Desoxyribonucleinsäure.

Zur gleichen Erkenntnis der DNA-Natur der Erbsubstanz führten berühmt gewordene Experimente, die 1952 Hershey und Chase mit Bakterienviren anstellten. Diese Bakteriophagen oder – wie sie oft genannt werden – Phagen vermehren sich innerhalb der befallenen Bakterienzelle mit großer Geschwindigkeit. Bereits 20 bis 30 Minuten nach der Infektion platzt das Bakterium und setzt Hunderte von Phagen frei, die in allen Eigenschaften jenem Virusteilchen gleichen, von dem die Zelle infiziert wurde.

Zellen des nichtpathogenen R-Stammes der Pneumococci in eine Maus bleibt diese gesund, B Injektion pathogener Zellen des S-Stammes führt zur Lungenentzündung und zum Tode des Tieres, C durch Hitze abgetötete S-Zellen rufen nach der Injektion im Säugetier keine Krankheit hervor, D werden durch Hitze abgetötete S-Zellen und lebende R-Zellen gleichzeitig injiziert, so erkranken einige Tiere durch Umwandlung von R-Zellen in S-Zellen.

In den entscheidenden Experimenten wurde mit dem Bakteriophagen T2 gearbeitet, der sich in den Zellen der viel untersuchten Bakterienart *Escherichia coli* vermehrt. T2-Phagen haben trotz ihrer Kleinheit – sie sind nur etwa $0,2\,\mu\text{m}$ groß und damit im Lichtmikroskop nicht sichtbar – einen ziemlich komplizierten Bau. Sie besitzen einen polyedrischen Kopf, dessen Hülle aus Eiweißmolekülen besteht, die als Inhalt des Kopfes ein zusammengeknäueltes, langes DNA-Molekül umgeben. Bei ihren eindrucksvollen Experimenten konnten Hershey und Chase in eleganter Weise zeigen, daß bei der Phageninfektion nur das DNA-Molekül in die Bakterienzelle eintritt, während die leere Proteinhülle des Kopfes und der Schwanzteil an der Bakterienoberfläche haftenbleiben. Es kommt damit nur die DNA als Überträger jener Erbinformationen in Frage, die für die Bildung der neuen Bakteriophagen erforderlich sind.

Unsere Abbildung veranschaulicht die im Grunde einfache Untersuchungsmethode, die zu solch wichtigen Erkenntnissen führte. Die Forscher ließen in zwei parallelen Experimenten die Bakterien auf Nährmedien wachsen, die im einen Fall Verbindungen mit radioaktivem Schwefel, ^{35}S , im anderen aber solche mit radioaktivem Phosphor, ^{32}P , enthielten. Da Schwefel nicht in der DNA, wohl aber in den Aminosäuren Cystein und Methionin vorkommt, enthielt die eine Bakteriophagengruppe ihre radioaktive Markierung im Protein. Bei der zweiten Gruppe war demgegenüber die DNA markiert, da die radioaktiven Phosphoratome in die DNA eingebaut wurden. Im weiteren Verlauf beider Experimente wurden mit den radioaktiven Phagen neue Bakterien infiziert. Wenn man diese infizierten Bakterien in einem Mixer Scherkräften aussetzt, ist es möglich, die Phagenhüllen mechanisch von der Bakterienoberfläche abzutrennen. Durch anschließende Bestimmung der Radioaktivität der Zellen und des Suspensionsmediums kann entschieden werden, welche der beiden Phagenkomponenten in die Bakterienzellen eingedrungen ist. Es ergab sich in den Versuchen von Hershey und Chase, daß die Bakterien nur dann radioaktiv waren, wenn die infizierenden Phagen radioaktive DNA enthielten. Nur diese wird demnach vollständig in die Zellen überführt.



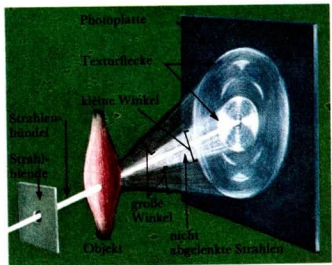
Versuch von Hershey und Chase zum Nachweis der Funktion der DNA als Überträger der Erbanlagen bei der Bakteriophagenbildung. Einzelheiten im Text

Die identische Verdoppelung der DNA

Nachdem erwiesen war, daß die Gene aus Desoxyribonucleinsäure bestehen, erhob sich nachdrücklich die Frage, auf Grund welcher chemisch-physikalischen Eigenschaften die DNA überhaupt als Träger und Überträger von Erbinformationen dienen kann. Insbesondere interessierte zunächst das erwähnte zweite Grundproblem der Molekulargenetik, die Frage nach dem Mechanismus der identischen Selbstverdoppelung der DNA-Moleküle. Voraussetzung für die Beantwortung dieser Frage war die genaue Aufklärung der Struktur und räumlichen Anordnung der DNA-Moleküle. Die Lösung dieses fundamentalen Problems der modernen Biologie gelang J.D. Watson (geb. 1928) und F.H.C. Crick (geb. 1916) im Jahre 1953 durch Kombination chemischer und physikalischer Untersuchungsbefunde.

Wir hatten früher bereits den Grundaufbau der Desoxyribonucleinsäuren kennengelernt und gesehen, daß es sich bei ihnen um Makromoleküle handelt, die aus vier verschiedenen Bausteinsorten, den Nucleotiden, kettenförmig aufgebaut sind. Durch regelmäßige Verknüpfung der Zucker- und Phosphorsäurereste dieser Nucleotide wird eine durchgehende Achse des Moleküls gebildet, an der seitlich die dritten Komponenten der Nucleotide, die Basen Adenin, Thymin, Cytosin und Guanin, ansetzen.

Für die Strukturbestimmung der DNA war die Feststellung der Häufigkeit, mit der diese Basen am Aufbau des Moleküls beteiligt sind, von großer Bedeutung. Bei der Untersuchung der DNA aus zahlreichen verschiedenen Organismen ergab sich nämlich, daß in jeder speziellen DNA der Prozentgehalt an Adenin ebenso groß ist, wie jener an Thymin, daß weiterhin Cytosin mit gleicher Häufigkeit wie Guanin im Molekül vorkommt. Die Summe des prozentualen Vorkommens der Purinbasen Adenin und Guanin war stets gleich jener der Pyrimidinbasen Thymin und Cytosin. Als artspezifisches Merkmal der verschiedenen DNA-Sorten erwies sich das Verhältnis der Summe von Adenin und Thymin zur Summe von Guanin und Cytosin. Man kann also allgemein formulieren:



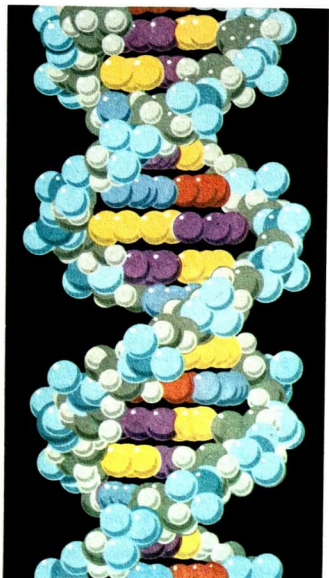
Versuchsanordnung bei der Röntgenstrukturanalyse. Die durch das biologische Objekt abgelenkten Röntgenstrahlen erzeugen auf der Photoplatte ein charakteristisches Beugungsdiagramm, aus dessen Anordnung die Molekularstruktur des durchstrahlten Objektes berechnet werden kann.

$A = T; G = C; A + G = T + C;$

$\frac{A+T}{G+C}$ = artspezifisch

Die Erklärung dieser von E. Chargaff (geb. 1905) nachgewiesenen eigentümlichen Häufigkeitsverhältnisse gelang mit Hilfe der Röntgenstrukturanalyse, einer speziellen physikalischen Untersuchungsmethode, die für die moderne biologische Forschung in zunehmendem Maße Bedeutung gewonnen hat. Unsere Abbildung veranschaulicht das Prinzip dieser Methode.

Die Auswertung der Beugungsdiagramme, die von M.H.F. Wilkins (geb. 1916) und Rosalind Franklin (1921–1958) mittels Röntgenstrukturanalyse an DNA-Fasern erzeugt worden waren, ergab, daß die DNA-Moleküle einen periodischen Aufbau zeigen und jeweils aus zwei DNA-Strängen aufgebaut sind. Auf Grund dieser Befunde und in Verbindung mit den erwähnten Gesetzmäßigkeiten der Basenhäufigkeiten entwickelten Watson und Crick ihre Vorstellung vom Vorliegen einer definierten Raumstruktur des DNA-Moleküls, die inzwischen als »Doppelhelix« berühmt wurde. Die Desoxyribonucleinsäure liegt danach im Grunde in Form eines Doppelmoleküls vor, dessen beide Stränge schraubenförmig um eine gemeinsame Achse



Strukturmodell der DNA-Doppelhelix

gewunden sind. Man kann die Doppelhelix mit einer Wendeltreppe vergleichen, deren Geländer von den Ketten der Zucker- und Phosphatreste gebildet werden, während die nach innen ragenden Basen den Treppenstufen entsprechen. Der Zusammenhalt beider DNA-Ketten wird dadurch gewährleistet, daß je zwei gegenüberliegende Basen durch Wasserstoffbrücken zu einem Basenpaar verbunden sind. Die erwähnten Basenhäufigkeiten der DNA finden ihre einfache Er-

klärung dadurch, daß Adenin immer mit Thymin und Cytosin stets mit Guanin verbunden ist. Beide Partner eines Basenpaares müssen demzufolge im Doppelmolekül mit gleicher Häufigkeit vorkommen.

Die Gesetzmäßigkeit der Basenpaarung von A mit T und G mit C ist auf zwei Ursachen zurückzuführen. Aus räumlichen Gründen ist stets eine größere Purinbase mit einer kleineren Pyrimidinbase verbunden. Zwei einander gegenüberliegende Purinbasen (Adenin und Guanin) würden innerhalb der Doppelhelix zu viel Platz beanspruchen, während andererseits zwei Pyrimidinbasen (Thymin und Cytosin) den Raum nicht ausfüllen können. Für die Spezifität der Basenpaarung ist weiterhin von Bedeutung, daß Adenin und Thymin aus räumlichen Gründen stets zwei Wasserstoffbrücken ausbilden, Guanin und Cytosin hingegen drei.

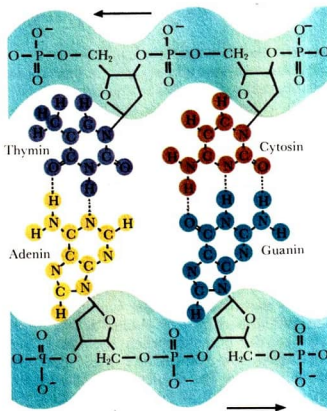
Vergleicht man die Nucleotidfolgen beider Stränge einer DNA-Doppelhelix, so stellt man fest, daß diese nicht identisch sind. Beide Stränge stehen jedoch in einer gesetzmäßigen Beziehung zueinander. Wir sagen, sie sind zueinander »komplementär«. Wenn die Basenfolge des einen Stranges bekannt ist, kann man auf Grund der Gesetze der Basenpaarung die des gegenüberliegenden Stranges ableiten.

Die fundamentale Bedeutung des Strukturmodells der Doppelhelix ist nicht nur darin zu sehen, daß es eine befriedigende Erklärung der räumlichen Anordnung des DNA-Moleküls bietet. Viel wichtiger erscheint die Tatsache, daß durch die Komplementarität beider Stränge der Doppelhelix eine einleuchtende Erklärung für die Fähigkeit der DNA zur identischen Verdopplung (Replikation) gegeben ist. Man braucht sich nur vorzustellen, daß beide Stränge der Doppelhelix von einem Ende her voneinander gelöst werden, die Trennung sukzessiv zum anderen Ende fortschreitet und im gleichen Maße sich an den Einzelsträngen neue komplementäre DNA-Stränge aus einzelnen Nucleotiden bilden. Die Basenfolge der neuen Stränge wird dabei durch die spezifische Basenfolge der alten Stränge eindeutig bestimmt. Nach Abschluß der DNA-Replikation sind aus einer Doppelhelix zwei mit ihr identische »Tochtermoleküle« hervorgegangen (Abbildung).

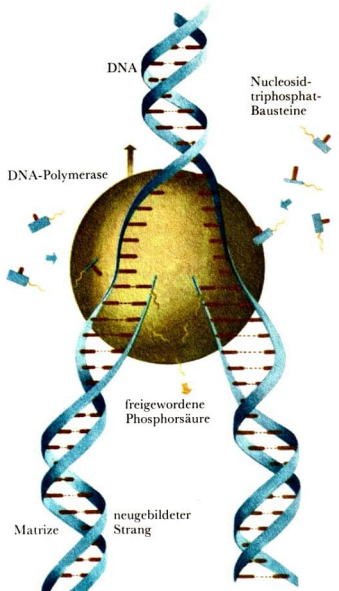
Wenn der beschriebene Mechanismus der DNA-Replikationen tatsächlich zutrifft, so

würde dies bedeuten, daß die beiden Stränge einer Doppelhelix stets ein unterschiedliches Alter haben. Der Nachweis, daß im DNA-Molekül ein alter und ein neuer Strang vereinigt sind, wäre gleichbedeutend mit einem Beweis der Gültigkeit des zunächst theoretisch erschlossenen Replikationsmechanismus. Dieser Beweis ist bereits 1958, also wenige Jahre nach Begründung der Doppelhelix-Vorstellung, M. S. Meselson und F. W. Stahl in einem eleganten Experiment gelungen, das in unserer Abbildung dargestellt ist.

Dieses Experiment geht von der Beobachtung aus, daß man DNA, die das »schwere« Stickstoffisotop ^{15}N enthält, von der normalen DNA mit ^{14}N mittels der sogenannten Dichtegradientenzentrifugation trennen kann. Eine Lösung von Caesiumchlorid bildet nach längerer Ultrazentrifugation im Zentrifugenröhrchen einen Konzentrationsgradienten aus, wobei die Konzentration in zentrifugaler Richtung zunimmt. Die beiden DNA-Sorten sammeln sich bei der Zentrifugation in diesem Konzentrations-

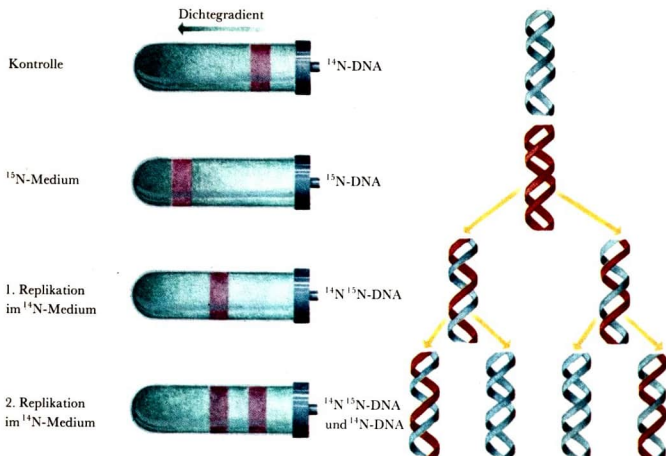


Struktur eines entspiralisierten DNA-Abschnittes, der das Prinzip der komplementären Basenpaarung zwischen Thymin und Adenin sowie Cytosin und Guanin veranschaulicht



Verdoppelung (Replikation) der DNA-Doppelhelix. Erläuterung im Text

gradienten entsprechend ihrer unterschiedlichen Dichte an verschiedenen Stellen an. Beim eigentlichen Versuch ließ man Bakterienzellen der Art *Escherichia coli* zunächst mehrere Generationen in einem Medium mit schwerem Stickstoff wachsen. Anschließend wurden die Bakterien in ein Kulturmedium mit normalem Stickstoff überführt. Es wurde die DNA der Zellen aufeinanderfolgender Bakterienzellgenerationen isoliert und in der Ultrazentrifuge ihre Dichte bestimmt. Ein Vergleich der DNA-Dichten ergab einen eindeutigen Beweis für die Richtigkeit des beschriebenen »semikonservativen« Replikationsmechanismus. Nach Überführung der Bakterien



Nachweis der semikonservativen DNA-Replikation durch Dichtegradienten-Zentrifugation. Rechts schematische Darstellung der aus den Zentrifugationsexperimenten erschlossenen DNA-Beschaffenheit jeder Zellgeneration. Erläuterung im Text

in ein Medium mit leichtem Stickstoff wurden in der ersten Tochtergeneration DNA-Doppelhelices gebildet, die gegenüber der ^{15}N -DNA und ^{14}N -DNA eine mittlere Dichte aufwiesen. Sie waren offenbar aus einem alten, schweren und einem neuen, leichten Strang zusammen-gesetzt.

Bei aller Einfachheit des Grundprinzips der DNA-Verdoppelung darf man nicht übersehen, daß noch längst nicht alle Probleme der Replikation gelöst sind. Wir wissen, daß es sich dabei um einen Prozeß handelt, für dessen Ablauf außer den als DNA-Bausteinen dienenden, energiereichen Triphosphaten der Nucleotide bestimmte Replikationsenzyme erforderlich sind, die vermutlich wie der Öffner eines Reiß-verschlusses an der Öffnungsstelle der Doppelhelix entlanglaufen. Es sind bereits vor Jahren Enzyme isoliert worden, die als DNA-Poly-

merasen die DNA-Synthese katalysieren.

Da diese Enzyme aber nur die kontinuierliche Synthese eines der beiden Stränge einer Doppelhelix bewirken, war lange unklar, wie die gleichzeitige Bildung beider neuer Doppelstränge zustande kommt. Der zweite Strang wird offenbar in kleinen Stücken synthetisiert, die sekundär durch ein besonderes, als »Ligase« bezeichnetes Enzym verknüpft werden. Selbst der Mechanismus der Strangtrennung bei der Replikation birgt noch Rätsel. Wenn sich beide Stränge trennen, muß eine Entwindung der Doppelspirale erfolgen, für die wahrscheinlich spezifische »Entwindungsenzyme« verantwortlich sind.

Wenn auch noch nicht alle Einzelheiten des Replikationsmechanismus geklärt sind, so kann doch an der grundsätzlichen Richtigkeit der Vorstellung von Watson und Crick nicht ge-zweifelt werden. Das eingangs erwähnte zweite Grundproblem der Molekulargenetik kann im Prinzip als gelöst betrachtet werden. Wir wissen, wie sich die DNA-Moleküle verdoppeln, und haben damit zugleich eine Antwort auf die alte Frage der Genetiker nach dem Mechanismus der Genverdoppelung.

Der Wirkungsmechanismus der Gene

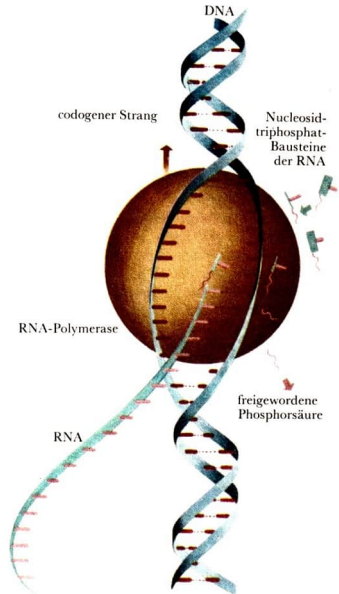
Das dritte Grundproblem der Molekulargenetik, die Frage nach dem bei der Ausbildung der Erbmerkmale in Aktion tretenden Wirkungsmechanismus der Gene, erwies sich im Vergleich zu den ersten beiden Grundproblemen als wesentlich komplexer. Wenn man die unübersehbare Vielfalt der vererbten Merkmale bei Pflanzen, Tieren und Menschen betrachtet, mag es zunächst aussichtslos erscheinen, für deren Bildung ein einheitliches Wirkungsprinzip aufzufinden. Einfacher als bei den vielzelligen Systemen der höheren Organismen liegen natürlich die Verhältnisse bei den Mikroorganismen, deren Merkmalsausbildung sich innerhalb einer Zelle abspielt. Wir können jedoch feststellen, daß alle Vererbungsvorgänge – auch die der Pflanzen, Tiere und Menschen – letzten Endes auf zelluläre Prozesse zurückzuführen sind, die sich in mannigfacher Weise gegenseitig bedingen und beeinflussen.

Etwas übersichtlicher wird das Problem, wenn wir es nicht vom fertigen Merkmal und dessen Entstehung, sondern vom Gen her angehen und fragen, welche Erbinformation eigentlich ein Gen enthält und überträgt. Diese Frage kann heute eindeutig dahingehend beantwortet werden, daß ein Gen die Information zur Bildung eines spezifischen Eiweißmoleküls beinhaltet. Unser Problem des Wirkungsmechanismus der Gene reduziert sich damit allein auf die Frage: Wie steuert die DNA die Synthese spezifischer Proteine?

Eine Komplikation ergibt sich für das Wirksamwerden der Erbinformationen aus der Tatsache, daß die DNA als Träger dieser Informationen stets in den Chromosomen und damit im Zellkern bleibt, die Eiweißsynthese aber im Cytoplasma erfolgt. Es war demnach zu vermuten, daß irgendein Bote die genetische Information aus dem Kern in das Cytoplasma zum Ort der Eiweißsynthese transportieren muß. Dieser Überträger wurde in einer besonderen Form der Ribonucleinsäure, der Boten-RNA oder – wie sie meist genannt wird – »Messenger-RNA« (mRNA) gefunden. Die Bildung der RNA erfolgt am DNA-Molekül, das dabei als Matrize

seine genetische Information auf das RNA-Molekül überträgt. Da beide Molekülsorten einen analogen Aufbau zeigen, wird bei der RNA-Synthese also die Erbinformation aus einer Nucleinsäureschrift in eine andere transkribiert. Der Prozeß der RNA-Synthese wird somit als »Transkription« bezeichnet.

Unsere Abbildung veranschaulicht in schematisierter Weise den Vorgang der Transkription. Wir erkennen, daß er in ähnlicher Weise wie die Replikation abläuft. Beide Stränge der DNA-Doppelhelix öffnen sich, und am einzelnen DNA-Strang wird unter dem Einfluß eines spezifischen Enzyms aus RNA-Bausteinen, den



Bildung der RNA an der DNA-Matrize (Transkription).
Erläuterung im Text

Ribonucleotiden, ein RNA-Strang gebildet. Da auch bei der Transkription das Gesetz der komplementären Basenpaarung gilt, steht die Primärstruktur des neu gebildeten RNA-Moleküls in gesetzmäßiger Beziehung zur DNA-Struktur. Die Basenfolge der RNA ist komplementär zur Basenfolge der als Matrice dienenden DNA.

Um das Wesen der Transkription voll zu erfassen, müssen wir freilich neben den Übereinstimmungen auch die Unterschiede zur Replikation beachten. Ein erster Unterschied besteht darin, daß sich bei der RNA-Bildung mit dem Adenin der DNA nicht Thymin, sondern Uracil paart. Als weiteres Charakteristikum der Transkription ist hervorzuheben, daß nur ein Strang der DNA-Doppelhelix, der sogenannte »codogene Strang«, als Matrice für die RNA-Bildung dient. Wie die Abbildung zeigt, werden am jeweiligen Wirkungsort des Enzyms RNA-Polymerase die beiden DNA-Stränge vorübergehend getrennt und ein Hybrid-Doppelstrang gebildet, in dem der codogene Strang der DNA über eine Länge bis zu 40 Nucleotiden mit dem neugebildeten RNA-Molekül durch Wasserstoffbrücken verbunden ist.

Im Unterschied zur Replikation wird bei der Transkription nicht die gesamte Information des DNA-Moleküls abgelesen. Es werden vielmehr bei der Bildung eines RNA-Moleküls nur begrenzte Abschnitte der DNA transkribiert, die einzelnen Genen oder Gengruppen entsprechen. Die RNA-Moleküle sind somit wesentlich kürzer als die DNA-Doppelhelix. Da sich die RNA jedoch bald nach ihrer Bildung von der DNA löst, kann sich der Transkriptionsprozeß mehrfach wiederholen. Es besteht damit die Möglichkeit zu einer Vervielfachung der im DNA-Molekül enthaltenen Informationen.

In aufsehenerregenden elektronenmikroskopischen Aufnahmen gelang es erstmals 1969, Gene bei der RNA-Bildung in Aktion abzubilden. Dabei zeigte es sich, daß etwa 100 Moleküle des Enzyms RNA-Polymerase, die dicht hintereinander auf der DNA entlanggleiten, gleichzeitig die genetische Information des Gens transkribieren. Die an den Enzymmolekülen haftenden RNA-Moleküle sind jeweils um so länger, je größer der bereits abgelesene DNA-Abschnitt ist. Während sich diese ersten elektronenmikroskopischen Aufnahmen der Transkription zu-



Edward Lawrie Tatum (geb. 1909) erhielt 1958 den Nobelpreis für die Entdeckung, daß Gene wirken, indem sie den stofflichen Aufbau des Organismus steuern.

nächst auf die Bildung der RNA in den Eizellen von Amphibien bezogen, gelangen 1974 ähnliche Aufnahmen der Transkription von pflanzlichen Genen. Die an der im Meer lebenden Riesenalge *Acetabularia* durchgeführten Untersuchungen führten zu prinzipiell übereinstimmenden Befunden.

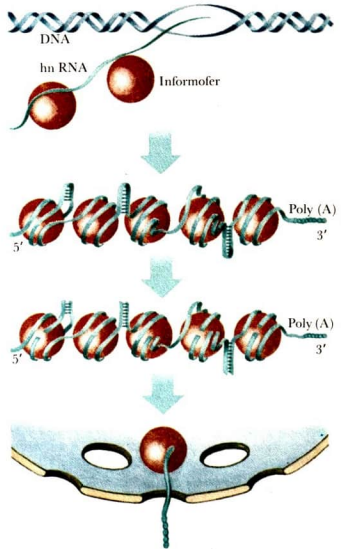
Während bei den Bakterien die Transkription meist direkt zu einem funktionsfähigen mRNA-Molekül führt, werden im Zellkern der Eukaryoten in der Regel zunächst Vorstufen der eigentlichen mRNA gebildet. Dabei handelt es sich um wesentlich größere RNA-Moleküle, aus denen im Rahmen eines als »Processing« bezeichneten Aufarbeitungsprozesses erst die mRNA freigesetzt wird. Da sich die hochmolekulare RNA aus dem Zellkern nur in Form einer Gruppe unterschiedlich großer Moleküle isolieren läßt, bezeichnet man sie auch als heterogene Kern-

RNA oder hnRNA. Die hnRNA ist außer ihrer Größe dadurch charakterisiert, daß sie kurze Doppelstrangregionen enthält und im Zellkern mit Proteinpartikeln verbunden ist, die als »Informofern« bezeichnet werden und jeweils aus etwa 20 Molekülen des Proteins Informatin bestehen. Beim Processing werden große Teile der hnRNA-Moleküls abgespalten und an dem Molekülende, das der eigentlichen mRNA entspricht, 50 bis 200 Adenosylreste unter Bildung einer endständigen Poly(A)-Kette angelagert. Erst das fertige mRNA-Molekül wird aus dem Kern in das Grundcytoplasma der Zelle transportiert.

Die Eiweißsynthese erfolgt, wie bereits früher erwähnt wurde, an den im Grundcytoplasma liegenden Ribosomen. Bei diesem Prozeß wird die vorher von der DNA auf die RNA übertragene genetische Information gewissermaßen in die »Schrift« der Eiweißstruktur übersetzt. Wir haben es also neben der »Replikation« und »Transkription« mit einem dritten Prozeß der Informationsübertragung zu tun, den man als »Translation« bezeichnet. Für ein Verständnis des komplizierten Prozesses der biologischen Eiweißsynthese ist zunächst erforderlich, die formale Seite der »Translation«, also die Übersetzung der Erbinformation, zu betrachten.

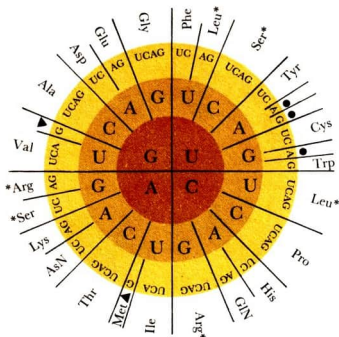
Wir hatten gesehen, daß die in einem Gen enthaltene Information Aussagen für die Bildung eines spezifischen Eiweißmoleküls enthält. Die speziellen Merkmale der verschiedenen Proteine sind aber letztlich in ihrer Primärstruktur, also in der spezifischen Reihenfolge ihrer Aminosäurebausteine im Molekül, begründet. Verschiedene Gene unterscheiden sich andererseits ebenfalls in der speziellen Reihenfolge ihrer Bausteine, der Nucleotide. Es war somit zu vermuten, daß die Frage nach dem Wirkungsmechanismus der Gene dahingehend zu beantworten ist, daß durch die Primärstruktur einer Sorte von Makromolekülen – der DNA – die Primärstruktur einer zweiten Sorte von Makromolekülen, der Proteine, bestimmt wird.

Beim näheren Vergleich des Aufbaues der Proteine und Nucleinsäuren ergibt sich allerdings für die Zuordnung beider Molekülsorten ein neues Problem, das als Problem des genetischen Codes bezeichnet werden kann. Proteine sind aus 20 verschiedenen Aminosäuren aufgebaut, die in



Vermutlicher Ablauf des Aufbereitungsprozesses (Processing) der hochmolekularen RNA (hnRNA), die als Vorläufer der mRNA im Zellkern gebildet und dort an Proteinpartikeln (Informofern) gebunden wird. Beim Processing werden große Teile der RNA abgespalten und an dem der mRNA entsprechenden Abschnitt 50–200 Adenosylreste angelagert.

wechselnder Häufigkeit und Reihenfolge miteinander kettenförmig verknüpft sind. Demgegenüber sind am Aufbau der Nucleinsäuren nur 4 Nucleotidsorten beteiligt. Die Zuordnung beider Makromolekülsorten kann also nicht so verstanden werden, daß einem Nucleotid der DNA jeweils eine Aminosäure zugeordnet ist. Mit 4 Nucleotidsorten könnten so nur 4 verschiedene Aminosäuren determiniert werden. Es ist vielmehr anzunehmen, daß es für den Einbau jeder der 20 Aminosäuresorten ein spezifisches



* zweimal auftretende Aminosäure

• Terminator-Codon ▲ Starter-Codon

Darstellung des genetischen Wörterbuchs der Zelle in Form der „Code-Sonne“. Die von innen nach außen zu lesenden Codons geben die Basenfolge der mRNA-Codons wieder, von denen die außerhalb des Kreises stehende Aminosäure codiert wird.

Schlüsselwort, ein »Codon«, gibt, das aus mehreren Nucleotiden besteht.

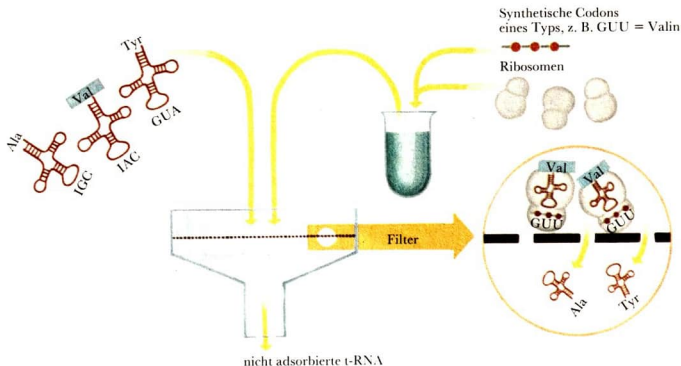
Eine einfache Überlegung zeigt, daß am Aufbau eines Codewortes mindestens drei Nucleotide beteiligt sein müssen. Es können ja aus 4 verschiedenen Nucleotidsorten nur 16 verschiedene Kombinationen von Zweiergruppen, wohl aber 64 Kombinationen von Dreiergruppen oder »Tripletts« gebildet werden. Experimentell wurde bewiesen, daß die genetische Information tatsächlich in Form eines solchen Triplet-Codes verschlüsselt ist. Es ergab sich weiterhin, daß die Nucleotidtripletts, die für den Einbau aufeinanderfolgender Aminosäuren eines Proteinmoleküls verantwortlich sind, in lückenloser Reihe aufeinanderfolgen. Jedes Nucleotid gehört also einem bestimmten aminosäurespezifischen Codon an.

Von großem Interesse war natürlich die Beantwortung der Frage, welche Nucleotide am Aufbau der für die Aminosäuren spezifischen Codewörter beteiligt sind, welche Reihenfolge sie in den Tripletts haben. Die Entschlüsselung des

genetischen Codes gelang während der Jahre 1961 bis 1966 in einem dramatischen Wettstreit mehrerer Laboratorien und führte 1968 zur Verleihung des Nobelpreises an M. W. Nirenberg (geb. 1927), R. W. Holley (geb. 1922) und H. G. Khorana (geb. 1922). Als Ergebnis dieses spannenden Kapitels der molekularbiologischen Forschung verfügen wir heute über eine genaue Kenntnis des »genetischen Wörterbuchs«. Ohne Zweifel muß man diese Aufklärung der Sprache, mit der die Nucleinsäure ihre Informationen für den Aufbau der Proteine weitergibt, zu den bedeutendsten Errungenschaften der Naturwissenschaften zählen.

Unsere Abbildung bringt in der übersichtlichen Form einer »Code-Sonne« eine Zusammenfassung des genetischen Codes. Diese Darstellung bezieht sich auf die Bedeutung der Tripletts der mRNA, die im engeren Sinne als »Codons« bezeichnet werden. Die zu den mRNA-Codons komplementären Tripletts der DNA nennt man »Codogene«. Deren genetische Bedeutung kann man natürlich auf Grund des Gesetzes der komplementären Basenpaarung aus der bekannten Struktur der zu bestimmten Aminosäuren gehörenden mRNA-Codons ableiten. Im einzelnen ergibt sich aus der Abbildung, daß für dieselbe Aminosäure meist mehrere Tripletts stehen. Man bezeichnet deshalb den genetischen Code als »degeneriert«. Für Arginin, Leucin oder Serin gibt es jeweils 6 verschiedene Codons. Andere Aminosäuren sind durch 3 oder 4 Tripletts repräsentiert. Nur für Tryptophan oder Methionin gibt es jeweils ein einziges Schlüsselwort.

Eine ausführliche Beschreibung der Methoden, mit denen die Entschlüsselung des genetischen Codes erreicht wurde, kann hier nicht gegeben werden. Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß dabei die Untersuchung der Proteinsynthese in »zellfreien Systemen« eine wichtige Rolle spielte, in denen alle für die Eiweißsynthese erforderlichen Komponenten, die aus Bakterienzellen isoliert wurden, vereinigt sind. Es wurden beispielsweise synthetische Ribonucleinsäuren bekannter Zusammensetzung als Informationsträger für die Synthese der Proteinmoleküle verwendet. Durch Vergleich der Nucleotidfolge des RNA-Moleküls mit der Aminosäurefolge des gebildeten Eiweißmoleküls konnte die Bedeutung mehrerer Tripletts auf-



Versuchsdurchführung zur Bestimmung der Aminosäurebedeutung der mRNA-Codons. Synthetische RNA-Tripletts bekannter Basensequenz werden an Ribosomen adsorbiert, die auf einem feinporigen Filter zurückgehalten werden. Durch Zugabe verschiedener mit Aminosäuren beladener t-RNA-Molekülsorten läßt sich feststellen, welche t-RNA-Sorte an das am Ribosom haftende Triplet gebunden wird und welche Aminosäure dieses somit codiert.

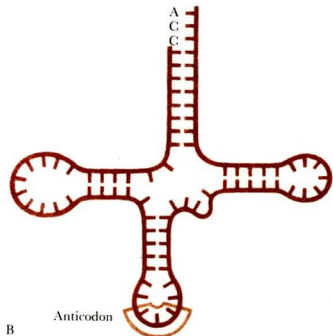
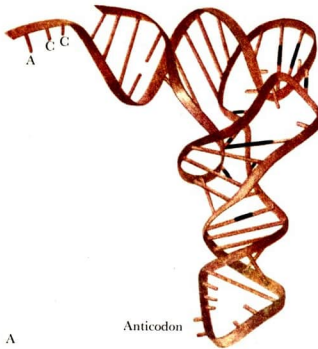
geklärt werden. Eine weitere wichtige Methode zur Code-Aufklärung waren Experimente mit künstlichen einzelnen Tripletts (Abbildung). Für ein Verständnis dieser Untersuchungen ist jedoch eine genauere Kenntnis des Mechanismus der Proteinsynthese Voraussetzung.

Im Gegensatz zur Replikation und Transkription handelt es sich bei der Eiweißsynthese, der »Translation«, um einen wesentlich komplexeren Prozeß, für dessen Ablauf eine Vielzahl verschiedener Faktoren erforderlich ist. Neben dem mRNA-Molekül, das die Informationen für die Art und Reihenfolge der miteinander zu verknüpfenden Aminosäuren enthält, sind diese natürlich selbst in zureichender Menge erforderlich. Die 20 Aminosäuresorten müssen allerdings für die Eiweißsynthese in einer besonderen aktivierten Form vorliegen. Beim ersten Schritt der biologischen Eiweißsynthese werden die Aminosäuren unter Einwirkung spezifischer

Enzyme mittels ATP in energiereiche »Aminoacyladenylate« überführt und auf besondere RNA-Moleküle übertragen. Da diese kleinen RNA-Moleküle die Aufgabe haben, die Aminosäure an den Ort der Proteinsynthese zu transportieren, werden sie »Transport-RNA« oder »Transfer-RNA« (tRNA) genannt. Für jede der 20 Aminosäuren gibt es mindestens eine, meist aber mehrere spezifische tRNA-Sorten und eine entsprechend große Zahl spezifischer Enzyme (Aminoacyl-tRNA-Synthetasen), die eine spezifische Verknüpfung beider gewährleisten.

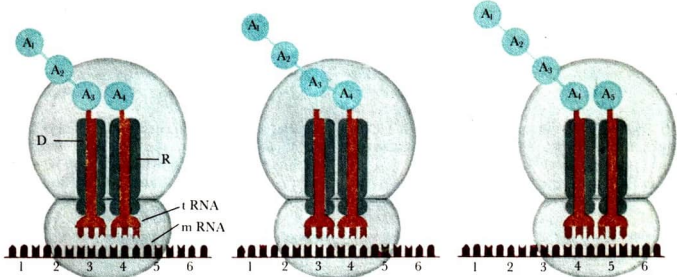
In den letzten Jahren konnte die Struktur zahlreicher tRNA-Sorten, die für ihre Funktion wesentliche Bedeutung hat, aufgeklärt werden. Es handelt sich um einsträngige RNA-Moleküle mit 73 bis 88 Nucleotiden, die etwa kleeblattförmig so zusammengeklappt sind, daß sich einzelne Abschnitte desselben Stranges mit komplementärer Basenfolge untereinander paaren. An einem Ende des Moleküls mit der Nucleotidfolge CCA wird die Aminosäure angeheftet. Etwa in der Mitte des Moleküls befindet sich eine Dreiergruppe ungepaarter Basen, die als »Anticodon« für die Ablesung der genetischen Information von einem komplementären Triplet, nämlich dem für die Aminosäure der tRNA spezifischen Codon der mRNA, dienen.

Die eigentliche Eiweißsynthese erfolgt an den



Struktur eines tRNA-Moleküls in stark schematisierter und räumlicher Darstellung

Ribosomen, die man geradezu als Proteinsyntheseapparate bezeichnet. Ihre Aufgabe besteht darin, die mRNA mit der tRNA in der Weise zusammenzuführen, daß die an den tRNA-Molekülen sitzenden Aminosäuren entsprechend der Codonfolge des mRNA-Moleküls zu Po-



Schematische Darstellung der bei der Proteinsynthese (Translation) am Ribosom ablaufenden Prozesse. Im ersten abgebildeten Stadium (links) wurde am Rezeptorort des Ribosoms die zum Triplet 4 gehörige tRNA mit Aminosäure 4 angelagert, während am Donorort die zu Triplet 3 gehörige tRNA mit den bereits verknüpften Aminosäuren 1-3 liegt. In einer Transfer-Reaktion wird dieses Tripeptid mit der Aminosäure 4

verknüpft (Mitte). Nach Abgabe der tRNA₃ rückt das andere tRNA-Molekül mit dem Tetrapeptid in einer Translokationsreaktion gemeinsam mit dem mRNA-Molekül vom Rezeptor- an den Donorort. An den freigewordenen Rezeptorort kann sich die zum Triplet 5 gehörige tRNA mit Aminosäure 5 anlagern (Aminoacyl-tRNA-Bindung, rechts).

lypeptidketten verknüpft werden. Das Prinzip dieses von zahlreichen Enzymen gesteuerten Prozesses ist in der Abbildung schematisch dargestellt.

Struktur und Bildung der Ribosomen sind noch nicht in allen Einzelheiten aufgeklärt. Wir wissen jedoch, daß ein aktives Ribosom stets aus einer großen und kleinen Untereinheit besteht, die beide wieder komplexer Natur sind. Bei Bakterienribosomen sind am Aufbau der großen Untereinheit zwei RNA-Moleküle und 34 Proteine, an dem der kleinen ein RNA-Molekül und 21 Proteine beteiligt. Die Bildung der ribosomalen RNA (rRNA) erfolgt im Bereich des Nucleolus-Organisators bestimmter Chromosomen. Der Nucleolus des Zellkerns kann als Anhäufung von Ribosomenvorstufen betrachtet werden.

Die Ribosomen machen im Verlauf der Proteinsynthese einen zyklischen Formwandel durch, bei dem sie zu Beginn der Synthese aus ihren beiden Untereinheiten zusammengefügt werden und am Ende der Proteinsynthese wieder in die Untereinheiten zerfallen. Der Prozeß beginnt so, daß sich an den Anfang des mRNA-

Moleküls eine kleine Ribosomenuntereinheit anlagert. An das erste Codon dieser mRNA wird das komplementäre Anticodon eines tRNA-Moleküls gebunden, das an seinem Ende die entsprechende Aminosäure trägt. Durch die tRNA wird nun die Verbindung zu der sich anlagernden großen Ribosomenuntereinheit geschaffen. Das komplette Ribosom wandert bei der Proteinsynthese über das mRNA-Molekül und tastet dabei gewissermaßen dessen Nucleotidfolge ab. Entsprechend den aufeinanderfolgenden Codons werden die zugehörigen Aminoacyl-tRNA-Moleküle angelagert und die anhängenden Aminosäuren zum Proteinmolekül verknüpft. Die eigentliche Verknüpfung der Aminosäuren erfolgt in mehreren Teilprozessen, die ebenfalls aufgeklärt werden konnten (Abbildung).

Mit dem Nachweis der DNA-Natur der Erbanlagen sowie der Aufklärung der Replikation, Transkription und Translation können die zu Beginn des Kapitels genannten drei Grundprobleme der Molekulargenetik im wesentlichen als geklärt betrachtet werden.



Zu den Kostbarkeiten der Universitätsbibliothek Jena gehört eines der wenigen erhaltenen Exemplare von Maria Sibylla Merians Tafelwerk »Metamorphosis Insectorum Surinamensium«, mit dem die Künstlerin

eine Wegbereiterin der Insektenforschung wurde. Die hervorragenden Pflanzen- und Insektenabbildungen dieses 1705 erschienenen Werkes waren beispielgebend für die moderne biologische Illustration.

Pflanzen, Tiere und Mikroben

Wir sind seit unserer Kindheit gewohnt, die uns umgebenden Lebewesen in zwei große Organismengruppen einzuordnen, in die der Pflanzen und Tiere. Normalerweise bereitet uns diese Zuordnung keine Schwierigkeiten. Die Pflanze führt eine festsitzende Lebensweise, zeigt ein ständiges Wachstum und ist meist grün gefärbt. Tiere sind für den unbefangenen Beobachter Lebewesen mit der Fähigkeit zur Fortbewegung und Empfindung, die ihre Nahrung aktiv aufsuchen und nur in der Jugendzeit wachsen. Eine solche naive Betrachtung der Unterschiede von Pflanze und Tier war im Grunde auch für den Wissenschaftler bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts bestimmend und hatte zu einer relativ selbständigen Entwicklung der Botanik und Zoologie geführt.

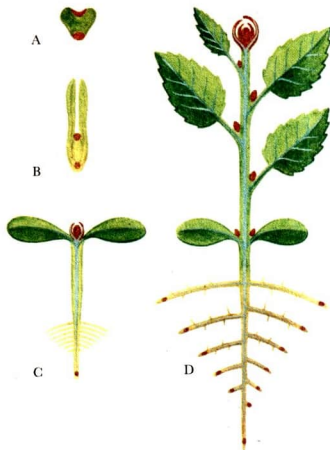
Wir wissen heute, daß wir mit den aus der Umgangssprache entlehnten Begriffen »Pflanze« und »Tier« die Vielfalt der Organisationsformen des Lebens nicht vollständig erfassen. Er gibt zahllose Grenzfälle, in denen eine eindeutige Zuordnung der Lebewesen zu einem der beiden Organismenreiche nicht möglich ist. Unsere aus der vorwissenschaftlichen Epoche des menschlichen Denkens überkommene Umgangssprache reicht nicht aus, um dem Erkenntniszuwachs der modernen Wissenschaft gerecht zu werden. Trotzdem verzichtet der Biologe auch heute nicht auf die Verwendung der Begriffe Pflanze und Tier. Wie sind sie aus der heutigen Sicht der Biologie zu charakterisieren?

Als wesentlichster Unterschied der Pflanzen und Tiere ist deren verschiedene Art der Energiebeschaffung und Ernährungsweise herauszustellen. Die grüne Pflanze verfügt über die

Fähigkeit, ihre zum Unterhalt der Lebensprozesse erforderliche Energie unmittelbar dem Sonnenlicht zu entnehmen. Mit Hilfe der absorbierten Sonnenenergie baut sie aus anorganischen niedermolekularen Verbindungen energiereiche organische Moleküle auf, die als Energiereserve oder Baustoffe der Pflanze dienen. Wir bezeichnen die Pflanze als »autotroph«. Das »heterotrophe« Tier ist demgegenüber auf die Aufnahme vorgefertigter organischer Verbindungen angewiesen. Es entnimmt seine zur Erhaltung des Lebens erforderliche Energie ausschließlich seiner Nahrung. Alle wesentlichen Unterschiede des Baues und der Lebensweise von Pflanze und Tier beruhen letzten Endes auf diesem primären Unterschied der Energiebeschaffung.

Die grüne Pflanze verdankt ihre Fähigkeit zur Photosynthese und autotrophen Lebensweise dem Besitz des Blattgrüns. Außer diesem Farbstoff Chlorophyll, der die Nutzbarmachung der Energie des Sonnenlichts vermittelt, benötigt sie für die Synthese organischer Substanzen das Kohlendioxid der Luft und Wasser, in dem sich normalerweise die anderen lebenswichtigen Elemente gelöst finden. Pflanzen können überall gedeihen, wo Licht, Luft und Wasser verfügbar sind. Im Gegensatz zum Tier braucht die Pflanze ihre Nahrung nicht aktiv aufzusuchen und sich demzufolge nicht von der Stelle zu bewegen. Sie führt eine festsitzende Lebensweise.

Als Folge der autotrophen Ernährungsweise mittels Photosynthese ergeben sich für den pflanzlichen Organismus charakteristische Besonderheiten des Wachstums und der Körpergestalt. Die Photosynthese kann um so wirkungs-



Schematische Darstellung der Entwicklung und Organisation einer zweikeimblättrigen Pflanze. Die Entwicklung der über den Pflanzenkörper verteilten Bildungsgewebe (rot) führt zu einer stark gegliederten Körperform mit umfangreich entwickelten Außenflächen.

voller ablaufen, je größer die dem Licht zugewandte Oberfläche des Organismus ist. Das Wachstum der Pflanze führt so zur Entwicklung umfangreicher Außenflächen und damit zu einer meist stark gegliederten Körperform. Da sich die Pflanze nicht fortzubewegen braucht, sind überdies ihrem Wachstum keine Grenzen gesetzt. Im Gegensatz zum Tier kann eine Pflanze bis zum Tode weiterwachsen und neue Organe bilden. Während der Tierkörper eine genau bestimmte »geschlossene« Form aufweist, ist die des pflanzlichen Organismus »offen«.

Mit dem offenen Wachstum der Pflanzen hängt es zusammen, daß die Eigenständigkeit ihrer Individuen nicht so festgelegt ist wie jene der höheren Tiere. Der pflanzliche Organismus behält zeitlebens an den Spitzen seiner Verzwei-

gungen in den Vegetationspunkten und in den achselständigen Knospen embryonale Zonen, die eine fortwährende Organbildung ermöglichen. Die einzelne Pflanze kann demzufolge in so viele einzelne Individuen geteilt werden, wie sie entwicklungsfähige Knospen trägt.

Es ist ohne Schwierigkeit möglich, die Eigenarten der pflanzlichen Organisation und Lebensweise auf die Eigenschaften ihrer zellulären Bausteine zurückzuführen. Da im ersten Teil des Buches vor allem die tierische Zelle im Mittelpunkt der Betrachtung stand, seien hier die Besonderheiten der Pflanzenzelle hervorgehoben. Aus unserer Abbildung ist ersichtlich, daß sich die pflanzliche von der tierischen Zelle allgemein durch drei Merkmale unterscheidet, nämlich den Besitz der Plastiden, einer festen Zellwand und stark entwickelter Vakuolen.

Wir hatten früher als wichtigste Form der Plastiden bereits die grünen Chloroplasten kennengelernt. Sie sind es, die mit Hilfe ihres Chlorophylls der Pflanze ihre autotrophe Lebensweise ermöglichen. Als Produkte der Photosynthese treten bereits wenige Sekunden nach deren Beginn Kohlenhydrate auf. Mit dieser Fähigkeit der Pflanze zur autotrophen Bildung von Kohlenhydraten hängt deren außergewöhnlicher Reichtum an den verschiedenartigsten Kohlenhydratsorten und deren Derivaten zusammen. Eines der wichtigsten dieser Produkte ist die Zellulose, die von der Pflanzenzelle als unlösliche Verbindung abgeschieden wird und diese in Form einer festen Hülle umgibt.

Die Bildung einer festen Zellwand mit dem Hauptbestandteil Zellulose hat mannigfache Konsequenzen für die Organisation des vielzelligen Pflanzenkörpers. Durch die Ausscheidung der aus unlöslichen Stoffen bestehenden Zellhülle wird die Zelle vor einer Überfüllung mit löslichen Kohlenhydraten bewahrt. Die feste Zellwand schützt die lebende Zelle, nimmt ihr aber zugleich die Fähigkeit zur Fortbewegung. Im Gegensatz zu der zellwandlosen und formveränderlichen tierischen zeichnet sich die pflanzliche Zelle somit durch eine weitgehende Formkonstanz aus. Das Bewegungsvermögen der in eine feste Zellwand eingezwängten Pflanzenzelle kann sich nur durch strömende oder zirkulierende Cytoplasmabewegungen äußern, die allerdings stärker als bei den meisten Tierzellen ausgeprägt sind.



Bau der Pflanzenzelle. 1 Cytoplasma, 2 Zellkern, 3 Chloroplast, 4 Interzellulare, 5 Zellwand, 6 Tüpfel

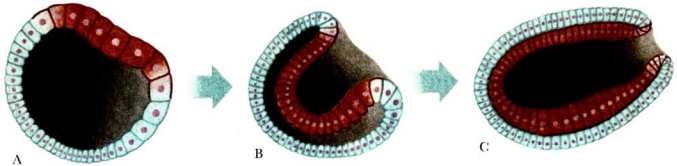
Für die Organisation der vielzelligen Pflanze ist wesentlich, daß ihre zahllosen Zellen durch die Zellwände fest miteinander verbunden sind und damit innerhalb des Organismus einen stationären Platz haben. Die Form des gesamten Pflanzenkörpers kann im wesentlichen nur durch Wachstumsprozesse verändert werden. Trotz der leblosen Zellwände bildet die Pflanze jedoch keine Anhäufung von vielen Millionen isolierter Zellindividuen, sondern ein einheitliches Lebewesen. Von entscheidender Bedeutung für diesen Zusammenschluß der zellulären Bausteine zu einem Gesamtorganismus ist die Tatsache, daß benachbarte Pflanzenzellen durch zahlreiche feinste Cytoplasmafäden, von denen die Zellwand durchdrungen wird, miteinander in Verbindung stehen. Da durch diese »Plasmodesmen« hindurch ein Stofftransport oder eine Erregungsleitung von Zelle zu Zelle ermöglicht wird, bildet

der vielzellige Körper einer höheren Pflanze – trotz der Zellwände – ein einheitliches lebendes System.

Als dritte charakteristische Komponente der typischen Pflanzenzelle ist die Ausbildung stark entwickelter Vakuolen im Cytoplasma zu nennen. In jungen Zellen sind diese von »Zellsaft« erfüllten Räume klein und in größerer Anzahl vorhanden. Im Verlaufe des Zellwachstums vergrößern sie sich und können schließlich zu einem großen Zellsaftraum miteinander verschmelzen. Wenn im Frühjahr die Knospen treiben und das Wachstum der Pflanzen außerordentliche Geschwindigkeit erreicht, so ist dieses »Streckungswachstum« vor allem auf eine mit Wasseraufnahme verbundene schnelle Vergrößerung der Zellsafträume zurückzuführen.

Im wäßrigen Vakuoleninhalt, dem Zellsaft, sind die verschiedenartigsten Stoffe gelöst. Es handelt sich dabei teils um Reservestoffe (wie Zucker, organische Säuren, Phosphatide oder Proteine), teils um Endprodukte des Stoffwechsels, die als Exkrete hier abgelagert werden. Die Pflanze verfügt ja als »offener« Organismus im Gegensatz zum Tier über kein zentrales Exkretionsorgan. Jede einzelne Pflanzenzelle ist somit gezwungen, ihre Exkrete entweder in die Zellwand abzuscheiden oder in sich selbst, und zwar in der Vakuole, abzulagern. Viele Stoffe müssen zu diesem Zweck erst mittels des für die Pflanzen typischen »Sekundärstoffwechsels« in geeignete Verbindungen umgewandelt werden.

Der Besitz von Vakuolen ist schließlich für die charakteristischen osmotischen Eigenschaften der Pflanzenzellen verantwortlich. Die konzentrierte Lösung des Zellsafts ist gegen das Grundcytoplasma durch eine selektiv durchlässige Cytoplasmamembran, den »Tonoplasten«, abgegrenzt, der sehr viel leichter Wasser als die meisten Inhaltsstoffe der Vakuole hindurchläßt. Bei Verfügbarkeit von Wasser wird dieses aus der Zellumgebung in die stärker konzentrierte Lösung des Zellsafts einströmen. Durch diese osmotische Wasseraufnahme schwillt die Vakuole und damit die Zelle an, soweit das innerhalb der Zellwand möglich ist. Der Konzentrationsausgleich zwischen Zellsaft und Außenlösung kann nur so weit gehen, bis der osmotische Druck dem entgegenwirkenden Wanddruck entspricht. Die Zelle wird dabei steif wie ein aufgepumpter Autoreifen. Für die gesamte Pflanze ergibt sich



Die Frühentwicklung der Tiere führt im typischen Fall über die Ausbildung einer hohlkugelförmigen Blastula (A), durch deren Einstülpung (B) zur zweischichtigen Gastrula (C) mit Urdarm und Urmund.

aus der osmotischen Schwellung ihrer zahlreichen Zellen auch ohne Ausbildung eines besonderen Stützgewebes die Festigkeit ihres Körpers. Beim Wasserverlust sinkt die Pflanze zusammen und welkt.

Für den Bau-, Funktions- und Entwicklungsplan des vielzelligen Tieres ist seine heterotrophe Ernährungsweise bestimmend. Der tierische Organismus ist auf die Zufuhr energiereicher organischer Nährstoffe angewiesen, die er meist in Form fester pflanzlicher oder tierischer Nahrung aufnimmt. Damit diese Nahrung von den einzelnen Zellen des Tierkörpers aufgenommen werden kann, muß sie zunächst bis zu ihren molekularen Komponenten abgebaut werden. Es ist somit ein inneres Hohlraumssystem, ein Verdauungssystem, erforderlich, in dem die Nahrung gesammelt und für die Resorption aufbereitet wird. Im Gegensatz zu dem kompakten Körper der Pflanze ist der des Tieres also ein hohles Gebilde.

Mit diesem grundlegenden Merkmal der Architektur des Tierkörpers hängt jene Eigenart der tierischen Embryonalentwicklung zusammen, die als »Gastrulation« bezeichnet wird. Aus der befruchteten Eizelle geht im typischen Fall durch eine Serie aufeinanderfolgender Zellteilungen zunächst ein kompakter Zellhaufen (Morula) hervor, der durch Auseinanderweichen der Zellen zu einer Hohlkugel (Blastula) wird. Indem eine Seite der Blastula eingestülpt wird, entsteht schließlich ein sackförmiger Embryo, den man als »Gastrula« bezeichnet. Diese Gastrula besteht somit aus zwei Zellschichten (Keimblätter), die einen mit der Öffnung versehenen Urdarm um-

schließt. Sie repräsentiert im Grunde die einfachste Form des tierischen Bauplans. In der Embryonalentwicklung der Pflanzen gibt es keinen mit der Gastrulabildung vergleichbaren Vorgang.

Die weitere Entwicklung der tierischen Embryonen wird durch mannigfache Einfaltungen, Abschnürungen und Wachstumsprozesse von Teilen der beiden primären Keimblätter bestimmt. Der Tierkörper bildet eine geschlossene Form mit reicher Entwicklung innerer Oberflächen aus. Er zeigt Hohlräume und im Gegensatz zur Pflanze ein begrenztes Wachstum, das zu einer artspezifischen Größe des erwachsenen Individuums führt.

Im Gegensatz zur Pflanze muß das Tier, wenn man von einigen im Wasser lebenden Nahrungsstrudlern oder manchen Parasiten absieht, seine Nahrung im allgemeinen aktiv aufsuchen. Der tierische Körper verfügt dementsprechend über spezialisierte Zellen, die ihm eine Fortbewegung ermöglichen. Die Fähigkeit zur Fortbewegung und zur Veränderung der Körperform des vielzelligen Tieres wäre mit dem Besitz fester Zellwände, wie sie die Pflanzenzellen auszeichnen, nicht vereinbar. Das Fortbewegungsvermögen kann als ein weiteres charakteristisches Merkmal der Tiere betrachtet werden.

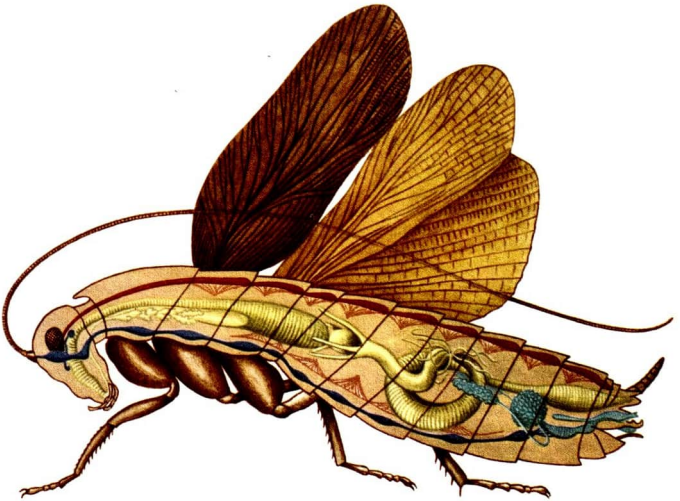
Aus der Fähigkeit zu einer gerichteten Fortbewegung ergibt sich die »Forderung« nach einer im Vergleich zur Pflanze erhöhten Reaktionsgeschwindigkeit und Koordinationsfähigkeit des Tierkörpers. Beide werden durch die Ausbildung des Nervensystems mit seinen auf gesteigerte Erregbarkeit und Erregungsleitung spezialisierten Zellen gewährleistet. Über die mannigfachen physikalischen und chemischen Faktoren seiner wechselnden Umwelt kann sich das Tier bei der Fortbewegung und Nahrungssuche mittels der Sinneszellen informieren, die für die Aufnahme von Informationen spezialisiert sind. Die Ver-

arbeitung der in Form mannigfaltiger Reize aufgenommenen Informationen und die zweckentsprechende Koordination der Funktionen der verschiedenen Körperteile und Organe sowie die Steuerung des Verhaltens des Gesamtorganismus werden vom Nervensystem durchgeführt. Neben den Muskelzellen bilden damit die Sinnes- und Nervenzellen die charakteristischsten Bauelemente des Tierkörpers.

So klar auch die pflanzliche und tierische Organisation auf den ersten Blick unterschieden sein mag, bei näherer Betrachtung lassen sich zahlreiche Grenzfälle nachweisen, in denen nicht alle angeführten Pflanzen- oder Tiermerkmale vereinigt sind. An erster Stelle sind hier jene Fälle zu erwähnen, bei denen die Pflanze teilweise oder völlig die Fähigkeit zur autotrophen Ernährungsweise verloren hat. Bereits im Körper der normalen höheren Pflanze kann man eine schritt-

weise Abnahme der Autotrophie durch Aufteilung der Funktionen auf die verschiedenen Organe des Individuums beobachten. Während die Blütenpflanze als Ganzes autotroph ist, kann man das von der isolierten Wurzel im allgemeinen nicht sagen. Viel eindrucksvoller sind aber jene Fälle, in denen die gesamte Pflanze zu einer heterotrophen Lebensweise übergegangen ist.

Verschiedene Pflanzen unserer heimischen Flora, wie die Sommerwurz oder mehrere Orchideenarten (Vogelnestwurz, Korallenwurz, Widerbart), unterscheiden sich durch das Fehlen des Blattgrüns und eine gelbliche, bräunliche oder violette Farbe von normalen Blütenpflanzen. Sie führen eine parasitische Lebensweise und beziehen ihre organischen Nährstoffe entweder – wie die Sommerwurzarten – aus den angezapften Wurzeln ihrer Wirtspflanzen oder – wie die Orchideen – aus Pilzhypen, auf denen



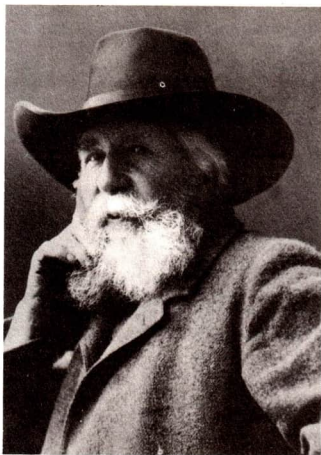
Bauplan einer Schabe als Beispiel für die Organisation eines hochentwickelten Tieres

sie schmarotzen. Bei manchen ausländischen Schmarotzerpflanzen hat der Vegetationskörper seine normale Form völlig verloren und ist zu einem fadenförmigen Gebilde geworden, das im Körper der Wirtspflanze wächst. Nur die hervorstechenden Blüten solcher Vollparasiten deuten – wie bei der indomalayischen *Rafflesia arnoldii* mit den größten überhaupt vorkommenden Blüten von 1 m Durchmesser – auf die Blütenpflanzenatur hin.

Wenn man allein die autotrophe oder heterotrophe Ernährungsweise eines Organismus als entscheidendes Merkmal für dessen Zugehörigkeit zu den Pflanzen oder Tieren ansehen würde, müßte die gesamte große Gruppe der »Pilze« zu den Tieren gerechnet werden. Diese zeigen stets eine heterotrophe Ernährung, indem sie ihre organischen Nährstoffe entweder als Parasiten aus Wirtsorganismen oder als »Saprophyten« aus abgestorbenen und zerfallenden Geweben von Pflanzen und Tieren beziehen. Die Pilzzellen besitzen keine Plastiden, geben sich aber durch den Besitz einer meistens Chitin, selten Zellulose besitzenden Zellwand als Pflanzenzellen zu erkennen. Unser konventionelles Denkschema der »Pflanze« wird der Organisation und Lebensweise der Pilze jedoch nur sehr unzureichend gerecht.

Auch im Tierreich finden sich zahlreiche Vertreter, die dem eingangs beschriebenen Schema der tierischen Organisation nur unzureichend entsprechen. Insbesondere der Übergang zu einer parasitären oder auch festsitzenden Lebensweise hat bei verschiedenen Tiergruppen im Verlauf der Stammesentwicklung zu einer Verwischung einzelner »Tier«-Merkmale geführt. Als Beispiel sei nur das Fehlen des Darms bei den parasitischen Bandwürmern oder das Fehlen eines Fortbewegungsvermögens bei den festsitzenden Schwämmen erwähnt.

Die Tatsache, daß man mit der landläufigen Unterscheidung von Pflanzen und Tieren die Mannigfaltigkeit der Lebewesen nicht hinreichend erfassen kann, wurde offenkundig, als nach der Entwicklung der Mikroskopie die Welt der Mikroorganismen oder »Mikroben« entdeckt wurde. Unter den einzelligen Organismen fanden sich zahlreiche Formen, von denen nicht eindeutig gesagt werden konnte, ob sie pflanzlicher oder tierischer Natur sind. Die sonst für Tiere typische Fähigkeit zur Fortbewegung findet sich



Ernst Haeckel (1834–1919) erwarb sich neben seinen bedeutenden wissenschaftlichen Leistungen als Zoologe große Verdienste um die Popularisierung der Abstammungslehre.

auch bei vielen pflanzlichen Einzellern, die eine autotrophe Ernährung besitzen. Andererseits genügt in manchen Fällen auch das Merkmal der Ernährungsweise nicht, um einen Einzeller in das Pflanzen- oder Tierreich einzuordnen. Es gibt einzellige Organismen, wie zahlreiche Flagellaten, die sowohl die Fähigkeit zur Photosynthese besitzen, wie auch nach tierischer Art organische Nahrung aufnehmen. Im Bereich der Einzeller ist somit keine scharfe Grenze zwischen Tieren und Pflanzen zu ziehen.

All diese Schwierigkeiten führten bereits im vergangenen Jahrhundert dazu, daß Ernst Haeckel (1834–1919) den Reichen der Pflanzen und Tiere das Reich der »Protisten« zuordnete, in dem er die einzelligen Organismen vereinigte. Haeckel wußte zwar, daß sich unter seinen Protisten mit den Bakterien und Blaualgen auch Einzeller befanden, die keinen Zellkern besitzen,

wertete aber das Merkmal der Einzelligkeit höher als den Besitz eines Zellkerns. Wir sind heute anderer Meinung. Die Erkenntnisse der Elektronenmikroskopiker haben gezeigt, daß sich die Zellen der Bakterien und Blaualgen grundsätzlich von denen aller übrigen Organismen unterscheiden. Sie werden dementsprechend als »Protophyten« bezeichnet und den kernhaltigen »Eucyten« der übrigen Einzeller sowie der vielzelligen Pflanzen und Tiere gegenübergestellt. Man muß demzufolge nach unserer heutigen Vorstellung die Welt der Lebewesen in zwei große Reiche untergliedern, die seit 1959 nach einem Vorschlag von Fott als die der »Prokaryoten« und »Eukaryoten« bezeichnet werden.

Die Protophyte der Prokaryoten unterscheidet sich von der Eucyte grundsätzlich durch das Fehlen einer Kompartimentierung. Das Cytoplasma der Bakterien- oder Blaualgenzelle ist nicht durch Membranen in getrennte Reaktionsräume gegliedert. Den Mitochondrien oder Plastiden entsprechende, membranumgrenzte Zellorganellen fehlen. Die Funktion der Atmung und – wo vorhanden – der Assimilation wird von Einstülpungen der Zellmembran wahrgenommen. Ein endoplasmatisches Reticulum fehlt der Protophyte. Mit der Armut an cytoplasmatischen Membranen hängt auch das Fehlen einer Kernhülle zusammen. Da meist nur ein Chromosom vorhanden ist, ist die Ausbildung eines Mitoseapparats überflüssig, der ja bei den Eucyten zur gleichmäßigen Verteilung einer Vielzahl von Chromosomen auf die Tochterzellen dient. Wenn die Bakterien zur Fortbewegung dienende Geißeln besitzen, so zeigen diese einen von der Eukaryotengeißel grundsätzlich verschiedenen, einfacheren Bau. Bakteriengeißeln bestehen aus

verdichteten Eiweißfilamenten, die nicht von Ausstülpungen der Zellmembran umhüllt werden. Von den biochemischen Besonderheiten der Protophyte sei die chemische Beschaffenheit des Chromosoms und der Zellwand hervorgehoben. Im Prokaryotenchromosom ist die DNA nicht mit Histonen assoziiert. Die Zellwand ist andererseits durch den Besitz von Mureopeptiden charakterisiert, die aus Aminosackern und bestimmten Aminosäuren aufgebaut sind.

Seitens der Molekulargenetiker wurde vor einigen Jahren versucht, durch Bestimmung der genetischen Veränderungen des Cytochroms C und der tRNA von Bakterien, Pilzen, Pflanzen und Tieren den Abstand zwischen Prokaryoten und Eukaryoten sowie den zwischen verschiedenen Gruppen der Eukaryoten quantitativ zu erfassen. Das überraschende Ergebnis besagt, daß die Kluft zwischen den Bakterien und Eukaryoten etwa 2,6mal so groß ist wie die zwischen den verschiedenen Reichen der Eukaryoten. Selbst wenn man die Verbindlichkeit einer solchen exakten Zahlenangabe zurückhaltend beurteilt, bleibt der gewaltige Organisationsunterschied zwischen Prokaryoten und Eukaryoten über jeden Zweifel erhaben.

Viren – Teilchen an der Grenze des Lebendigen

Die Virologie gehört zu den jüngsten Forschungsrichtungen der Biologie. Als selbständige Wissenschaft hat sie sich erst in unserem Jahrhundert entwickelt, obwohl sich die Kenntnis der Viruskrankheiten und ihrer katastrophalen Folgen bis in das Altertum zurückverfolgen läßt. Ausschlaggebend für die Begründung der Virusforschung wurde die Entwicklung von Untersuchungsmethoden, durch die von Bakterien ausgelöste Infektionskrankheiten klar von jenen unterschieden werden konnten, deren Urheber sich später als Viren erwiesen.

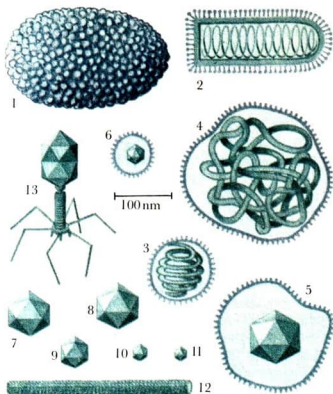
Nachdem in der Mitte des 19. Jahrhunderts die Natur der Bakterien aufgeklärt worden war, hoffte man, alle Infektionskrankheiten Bakterien zuschreiben zu können. Bedenken gegen diesen



Grundaufbau der prokaryotischen Zelle (Protophyte) eines Bakteriums. 1 Grundcytoplasma mit Ribosomen, 2 Chromosom, 3 Zellmembran, 4 Stapel von Membraneinstülpungen, 5 Mesosom, 6 Vakuole, 7 Zellwand

Schluß tauchten auf, als es dem russischen Forscher D. J. Iwanowski (1864–1920) im Jahre 1892 erstmals gelang, aus dem Preßsaft von Tabakblättern, die von der Tabakmosaikkrankheit befallen waren, durch Filtration ein infektiöses Filtrat zu gewinnen, in dem sich keine mikroskopisch sichtbaren Mikroben nachweisen ließen. Während Iwanowski zunächst noch glaubte, daß extrem kleine und somit mikroskopisch nicht nachweisbare Bakterien, die durch die Filterporen hindurchtreten, als Krankheitserreger für die Tabakmosaikkrankheit verantwortlich seien, gab der holländische Botaniker M. W. Beijerinck 1898 eine andere Erklärung. Er hatte unabhängig von Iwanowski nachgewiesen, daß sich der im Preßsaft der Tabakpflanzen enthaltene infektiöse Faktor durch Porzellanfilter filtrieren läßt. Seine Ergebnisse führten ihn zu dem Schluß, daß nicht Bakterien als Erreger der Mosaikkrankheit in Frage kommen, sondern ein im Preßsaft gelöstes Agens, das von kranken in gesunde Pflanzen übertragen wird, sich in diesen vermehrt und die Erkrankung herbeiführt.

Durch Anwendung der verschiedenartigsten physikalischen und chemischen Untersuchungsmethoden gelang es in den folgenden Jahrzehnten, die Natur dieser rätselhaften infektiösen Agenzien, die in der Folge als »Viren« bezeichnet wurden, aufzuklären. Zu den wichtigsten Fortschritten auf diesem Gebiet gehörte die Isolierung chemisch reiner Viren in den dreißiger Jahren. 1935 gelang W. M. Stanley (geb. 1904) die Kristallisation des Tabakmosaikvirus und der Nachweis, daß es sich bei den erhaltenen infektiösen Kristallen um Eiweißkörper handelt. Bereits im folgenden Jahr wurde von anderen Forschern der Nachweis geführt, daß am Aufbau der Viren neben Proteinen auch Nucleinsäuren beteiligt sind. Mit Hilfe des neu entwickelten Elektronenmikroskops konnten schließlich Kausche, Pfankuch und Ruska im Jahre 1939 erstmals Tabakmosaikviren abbilden. Von besonderer Bedeutung wurde der 1956 von Gierer, Schramm und Fraenkel-Conrat geführte Beweis, daß die Nucleinsäure als die eigentliche infektiöse Komponente der Viren wirksam ist. Den Forschern gelang es, nach Trennung beider Viruskomponenten nur mit der isolierten Nucleinsäure des Tabakmosaikvirus eine Infektion der Tabakpflanzen zu erreichen.



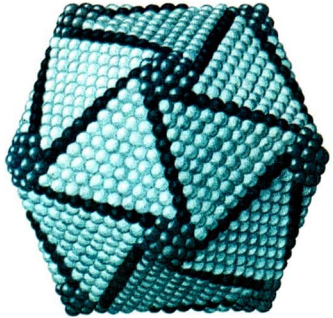
Schematische Darstellung verschiedener Viren im gleichen Maßstab. 1 Pocken-Virus, 2 Tollwut-Virus, 3 Grippe-Virus, 4 Masern-Virus, 5 Kükenpocken-Virus, 6 Gelbfieber-Virus, 7 Adenovirus, 8 Reo-Virus, 9 Warzen-Virus, 10 Kinderlähmungs-Virus, 11 Parvo-Virus, 12 Tabakmosaik-Virus, 13 Bakteriophage T2

Neben dem Tabakmosaikvirus (TMV) sind zahlreiche andere Viren, insbesondere die von Twort 1915 und d'Herelle 1917 entdeckten Bakteriophagen, wichtige Forschungsobjekte der Molekularbiologie geworden. Bevor wir an einigen Beispielen schildern, wie die Erforschung der Viren dem Biologen nicht nur Erkenntnisse von allgemeiner Bedeutung gebracht, sondern ihn immer wieder vor neue Überraschungen gestellt hat, seien einige allgemeine Bemerkungen zur Natur der Viren vorangestellt.

Die Zahl der gegenwärtig bekannten Virusarten wird auf etwa 750 geschätzt. Viren können Pflanzen, Tiere einschließlich des Menschen und auch Bakterien befallen. Nach der Art ihrer Wirte unterscheidet man demzufolge die drei Gruppen der Pflanzenviren, Tier- und Menschenviren sowie die der Bakterienviren oder Bakteriophagen. Größe und Gestalt der verschiedenen Virusarten sind sehr unterschiedlich. Neben kugelähnlichen und polyedrischen gibt es lang-

gestreckte Virusformen sowie solche mit komplizierter Gestalt. Die Größe der polyedrischen Viren schwankt zwischen 15 und 130 nm. Langgestreckte Formen können 300 nm Länge erreichen, wie etwa das Tabakmosaikvirus, das eine gerade, hohle Röhre von 15 nm Durchmesser bildet. Zu den größten Viren gehören die Erreger der Pocken. Da die Pockenviren bei einer Länge von 300 bis 325 nm eine Breite von 170 bis 250 nm erreichen, sind sie als einzige Tierviren gerade noch im Lichtmikroskop erkennbar. Unsere Abbildung vermittelt einen Eindruck von der Mannigfaltigkeit der Gestalt und Größe wichtiger Virusarten.

Unabhängig von ihrer vielfältigen Gestalt zeigen alle Viren doch einheitliche Organisationsprinzipien. Ein Viruspartikel oder ein »Virion« besteht immer aus einer aus Eiweißmolekülen aufgebauten Kapsel, dem Kapsid, das in seinem Inneren ein strangförmiges Nucleinsäuremolekül umschließt. Die Kapside der verschiedenen Virusarten können aus einer oder mehreren Sorten von Proteinmolekülen zusammengesetzt sein. Bei den im Kapsid enthaltenden Nucleinsäuren der Viren kann es sich um einsträngige oder doppelsträngige Desoxyribo-

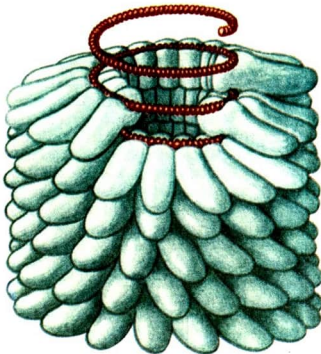


Strukturmodell des Iridovirus

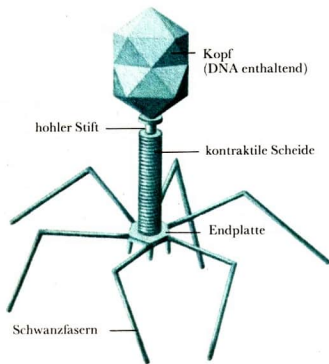
nucleinsäure- oder Ribonucleinsäuremoleküle handeln. Man unterscheidet demzufolge DNA- und RNA-Viren. Die aus Nucleinsäure und Eiweißhülle aufgebaute Nucleokapsel kann schraubige Symmetrie zeigen oder einen rundlichen, isometrischen Körper bilden. Bei manchen Virusarten sind die einzelnen Virionen komplizierter gebaut, indem die Nucleokapsel noch von einer äußeren Hülle umgeben ist, in der neben Proteinen meist auch Lipide und Kohlenhydrate enthalten sind, die aus der Wirtszelle stammen.

Über den feineren Aufbau einiger repräsentativer Virusformen unterrichten uns die Abbildungen. Das dargestellte Tabakmosaikvirus zeigt einen schraubenförmigen Aufbau. Ein einsträngiges RNA-Molekül mit dem Molekulargewicht $2,05 \times 10^6$ ist zu einer Nucleinsäurewindung von 8 nm Durchmesser aufgerollt. Die 130 Windungen dieser Helix sind mit 2 130 identischen Proteinmolekülen in der Weise besetzt, daß jeweils drei Nucleotide der RNA mit einem Proteinmolekül verknüpft sind. Insgesamt ergibt sich so für ein Teilchen des Tabakmosaikvirus die Gestalt einer schraubenförmigen Röhre von 18 nm Außendurchmesser und 300 nm Länge.

Polyedrische Viren zeigen meist die Gestalt von Zwanzigflächnern (Ikosaedern) mit 20 gleichseitigen Dreiecksflächen, die je nach der Virusart aus einer unterschiedlichen Anzahl von Proteinmolekülen zusammengesetzt sind. Un-



Strukturmodell des Tabakmosaik-Virus, auf dessen einsträngigem RNA-Molekül etwa 2000 Proteinuntereinheiten der Virushülle helikal angeordnet sind



Strukturmodell des Bakteriophagen T2

sere Abbildung veranschaulicht als Beispiel die Struktur des Iridovirus. Es handelt sich dabei um eine in Insekten vorkommende Virusform, deren große Virionen einen Durchmesser von 120 bis 180 nm erreichen und eine doppelte Proteinhülle besitzen. Die abgebildete äußere Hülle, das Kapsid, ist aus 1562 Proteinmolekülen von 7 nm Durchmesser aufgebaut. Von diesen sind jeweils 55 auf die 20 Dreiecksflächen, jeweils 16 auf die 12 Füncksflächen an den Ecken und jeweils 9 auf die 30 Kanten verteilt. Am Aufbau der gesamten Viruspartikeln sollen 10 verschiedene Proteine beteiligt sein. Die Proteinhüllen umschließen ein langes, zweisträngiges DNA-Molekül, das bei einem Molekulargewicht von 130×10^6 etwa 325 Gene enthalten soll.

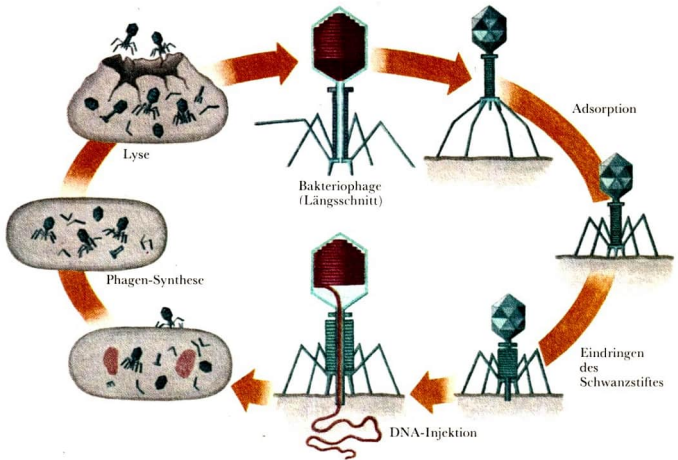
Zu den kompliziertesten Virusformen gehören die Bakteriophagen der Typen 2 und 4, die zu den am besten untersuchten Viren gerechnet werden müssen. In der Abbildung ist die Gestalt des Bakteriophagen T2 dargestellt, der die im menschlichen Darm vorkommende Bakterienart *Escherichia coli* befällt. Der T2-Phage besteht aus einem 100 nm langen Kopf von polyedrischer Form und einem Schwanzstück von etwa gleicher Länge. Das starre Kopfstück besteht aus einer Hülle, die aus Proteinuntereinheiten aufgebaut ist und ein doppelsträngiges DNA-

Molekül von 55 μ m Länge umschließt. Der komplizierte Phagenschwanz ist dreiteilig. An ihm lassen sich ein hohler Stift, eine diesen Stift umschließende kontraktile Scheide sowie eine sechseckige Endplatte unterscheiden, an der mehrere kurze Schwanzdorne und lange, dünne Schwanzfasern ansetzen.

Für ein Verständnis der Natur der Viren ist es notwendig, den Mechanismus der Virusvermehrung näher zu betrachten. Dies soll am Beispiel der besonders gut untersuchten T2- und T4-Phagen geschehen, die in dieser Hinsicht weitgehend übereinstimmen. Die Infektion einer Bakterienzelle beginnt mit der Adsorption des Bakteriophagen an die Zelloberfläche, wobei sich die Schwanzfasern des Phagen an spezifische Rezeptorsubstanzen der Bakterienoberfläche anlagern. Bei T2-Phagen handelt es sich dabei um bestimmte Lipoproteine, bei T4 um Lipopolysaccharide. Dem Anheften der Schwanzfasern folgt die Bindung der Schwanzdorne. Nachdem sich die Endplatte von der Schwanzröhre gelöst hat, wird durch eine Kontraktion der Schwanzscheide der röhrenförmige Schwanzstift in die Zelle eingestoßen. Wie bereits früher geschildert wurde, tritt anschließend das lange DNA-Molekül des Bakteriophagen im Verlaufe einer Minute durch die Schwanzröhre in das Cytoplasma der Bakterienzelle über, während die Proteinhülle des Phagen außerhalb bleibt.

Der Eintritt der Phagen-DNA führt in der infizierten Bakterienzelle zu einer völligen Umstellung des Zellstoffwechsels. Dabei unterwirft sich das Virus weitgehend die Synthesemaschinerie der Wirtszelle. Sofort nach der Infektion wird die Synthese der Bakterien-DNA eingestellt. Wenige Minuten später kommt auch die Bildung der Bakterien-RNA und die der Bakterienproteine zum Stillstand. Andererseits beginnt bald die Synthese neuer Phagen-DNA, und zwar zunächst auf Kosten abgebauter Bakterien-DNA. Damit diese Bildung von Phagen-DNA erfolgen kann, werden kurz nach der Infektion auf Grund der Wirkung spezifischer Phagengene die erforderlichen Enzyme gebildet.

Etwa 10 Minuten nach der Infektion, wenn sich genügend Phagen-DNA angesammelt hat, hört die Synthese der »frühen« Phagen-Enzyme auf. Es beginnt die Bildung der »späten Proteine«, bei denen es sich um die Proteine der Phagenhülle und um ein weiteres Enzym, das Phagen-



Vermehrungszyklus des Bakteriophagen T4 in Zellen des Darmbakteriums *Escherichia coli*

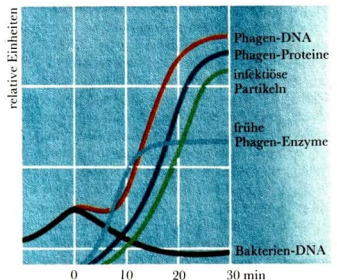
weder um DNA oder RNA. Demgegenüber ist aber in jeder Zelle neben DNA stets auch RNA vorhanden.

2. Die Nucleinsäure eines Virus ist allein für

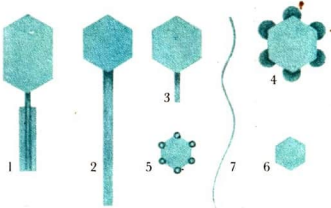
Lysozym, handelt. Die etwa 15 Minuten nach der Infektion einsetzende »Reifung« der Bakteriophagen besteht in der Vereinigung der Phagen-DNA mit den Hüllproteinen zum infektiösen reifen Phagen. Wenn sich in der Wirtszelle etwa 100 bis 200 reife Bakteriophagen angesammelt haben, wird die Bakterienzellwand durch das Phagen-Lysozym aufgelöst und die Phagen freigesetzt. Die gesamte Latenzzeit von der Infektion bis zur Lyse der Bakterienzelle und Freisetzung der neugebildeten Bakteriophagen beträgt bei *Escherichia coli* nur 25 Minuten.

Nachdem wir den Reproduktionsmechanismus eines Virus genauer kennengelernt haben, ist es nun möglich, die Frage zu beantworten, wodurch sich Viren grundsätzlich von zellulären Mikroorganismen unterscheiden. Es können vier charakteristische Eigenschaften herausgestellt werden:

1. Viren besitzen grundsätzlich nur einen Typ von Nucleinsäure. Dabei handelt es sich ent-



Zeitlicher Verlauf der Biosyntheseprozesse im Bakterium *Escherichia coli* nach der zum Zeitpunkt 0 erfolgten Infektion mit dem Bakteriophagen T4



Schematische Darstellung der Gestalt verschiedener Bakteriophagentypen. 1 Phage T4, 2 Phage Lambda, 3 Phage T3, 4 Phage PM₂, 5 Phage Phi X 174, 6 Phage f₂, 7 Phage fd

dessen Reproduktion notwendig. Sie enthält die Gene für die Synthese der Enzyme, die zur Bildung der Virus-Nucleinsäure erforderlich sind, sowie jene für die Synthese der Hüllproteine des Virus.

3. Viren sind nicht in der Lage zu wachsen und sich durch Teilung zu vermehren.
4. Viren haben keinen eigenen Stoffwechsel. Sie können sich nur vermehren, indem sie sich des biosynthetischen Apparats einer lebenden Wirtszelle bedienen.

Die viel diskutierte Frage nach dem Wesen der Viren kann somit nur dahingehend beantwortet werden, daß es sich bei ihnen keinesfalls um echte Lebewesen handelt. Es wäre aber auch nicht ausreichend, sie lediglich als Komplexe von Protein- und Nucleinsäuremolekülen zu bezeichnen. Viren sind Teilchen an der Grenze des Lebendigen, die sich möglicherweise aus höheren belebten Systemen entwickelt haben. Zur Erklärung ihrer Herkunft sind mehrere Hypothesen entwickelt worden. So könnte man sie als selbständig gewordene, vagabundierende Gene betrachten, die den Biosyntheseapparat der Wirtszellen auf ihre eigene Synthese umlenken. Nach einer anderen Vorstellung haben sich Viren möglicherweise durch Reduktionsprozesse aus pathogenen Bakterien entwickelt, indem diese ihren Bestand an Enzymen und anderen Zellkomponenten extrem verringert haben. Eine dritte Hypothese leitet die Viren von präzellulären Vorstufen der Lebewesen ab, wie sie sich vor über 3 Milliarden Jahren entwickelten.

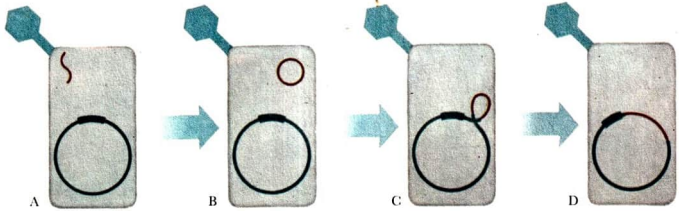
Obwohl Viren keine echten Lebewesen sind,

hat ihre Erforschung zahllose fundamentale Erkenntnisse über die molekularen Grundlagen der Lebensprozesse geliefert. Es war vor allem das Verdienst des späteren Nobelpreisträgers Max Delbrück (geb. 1906), das Interesse der Biologen etwa seit dem Jahre 1940 auf die Bakteriophagen gelenkt zu haben, die als ideale Modellsysteme große Bedeutung für die Entwicklung der Molekularbiologie bekamen. Mit ihnen wollen wir uns deshalb noch etwas ausführlicher beschäftigen.

Die rund 100 bekannten Bakterienviren kann man in sechs Gruppen zusammenfassen, deren bekannteste Typen in unserer Abbildung schematisch dargestellt sind. In der Tabelle sind die wichtigsten Merkmale dieser Phagentypen dargestellt.

Die Phagen T2 und T4 gehören zu den bestuntersuchten und zugleich kompliziertesten Objekten der Virusforschung. Zahlreiche Laboratorien in aller Welt haben sich um die Aufklärung ihrer Struktur, Genetik und ihres Vermehrungszyklus bemüht. Es wurde bereits geschildert, wie Hershey und Chase 1952 bei der Untersuchung des Infektionsprozesses der T2-Phagen den Nachweis führen konnten, daß allein die Nucleinsäure Träger der Erbanlagen ist. Wir haben den genau bekannten Entwicklungszyklus dieser Bakteriophagen kennengelernt und werden in einem späteren Kapitel erfahren, daß die Gestaltbildung der T4-Phagen als ein Modellfall zur Aufklärung grundlegender Prinzipien der biologischen Strukturbildung angesehen werden kann.

Bakteriophagen, deren Entwicklung in der Bakterienzelle wie bei den T2- und T4-Phagen regelmäßig zur Auflösung der Wirtszelle führt, werden als »virulent« bezeichnet. Andere Bakteriophagen infizieren ihr Wirtsbakterium, ohne in jedem Fall sofort dessen Untergang herbeizuführen. Man nennt sie gemäßigte oder »temperierte« Phagen. Ihr Entwicklungsgang ist dadurch charakterisiert, daß sich nach der Infektion des Wirtsbakteriums die Phagen-Nucleinsäure an das Bakterienchromosom angliedert und jeweils gemeinsam mit diesem verdoppelt. Die Bakterienzelle kann sich so wiederholt teilen, ohne daß ihr die Infektion anzumerken ist. Man bezeichnet die in das Bakterienchromosom integrierte Bakteriophagen-DNA in diesem Zustand als »Prophagen«. Unter



Einbau des Bakteriophagen Lambda in das Chromosom des Wirtsbakteriums als Prophage. *A* Injektion der Phagen-DNA in das Bakterium, *B* Ring-schluss der Phagen-DNA, *C* deren Anlagerung an das Bakterienchromosom, *D* Einbau der DNA des Phagen in das Bakterienchromosom durch Bruch und kreuzweise Wiedervereinigung beider DNA-Doppelstränge

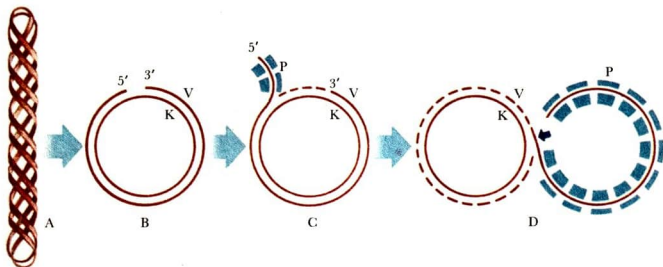
bestimmten Bedingungen, beispielsweise bei Bestrahlung der infizierten Zelle mit ultraviolettem Licht, kann der Prophage aus dem Bakterienchromosom freigesetzt werden und in

einen intensiven Vermehrungszyklus eintreten, der zur Bildung zahlreicher neuer Phagenteilchen und schließlich zur Auflösung oder »Lyse« der Wirtszelle führt. Aus diesem Grunde nennt man Bakterienzellen, die einen Prophagen enthalten, »lysogen«.

Am Beispiel der Lambda-Phagen konnte geklärt werden, in welcher Weise die Bakteriophagen-DNA in das Wirtschromosom eingegliedert wird (Abbildung). Das DNA-Molekül des Phagen schließt sich nach der Infektion in der Wirtszelle zu einem Ring, der sich an eine ganz bestimmte Stelle des ebenfalls ringförmigen Bakterienchromosoms anlagert.

Haupttypen der Bakteriophagen

Typ	Form	Genetisches Material	Größe	Molekulargewicht der Nucleinsäure
T2	Kopf mit Schwanz und kontraktile Scheide	DNA doppelsträngig	Kopf 100 nm Schwanz 100 nm	137×10^6
Lambda	Kopf mit Schwanz	DNA doppelsträngig	Kopf 60 nm Schwanz 160 nm	32×10^6
PM2	Ikosaeder	DNA doppelsträngig	60 nm	
Phi X 174	Ikosaeder	DNA einsträngig ringförmig	25–30 nm	$1,7 \times 10^6$
f2	Ikosaeder	RNA einsträngig	25 nm	$1,1 \times 10^6$
fd	fadenförmig	DNA einsträngig ringförmig	Ø 5,5 nm Länge 800 nm	$1,7 \times 10^6$



Bildung der einsträngigen DNA des Bakteriophagen Phi X 174. A zum ringförmigen Doppelstrang ergänzte Phagen-DNA mit Virusstrang und komplementären Strang, B Öffnung des Virusstrangs der DNA, C Anlagerung von Hüllproteinen an das sich ablösende 5'-Ende des Virusstrangs und Verlängerung des 3'-Endes durch Polymerisation von Nucleotiden an der Matrice des komplementären Stranges, D Abtrennung des mit Hüllproteinen bedeckten alten Virusstrangs und Beginn einer neuen Syntheserunde. V Virusstrang oder (+)-Strang, K komplementärer (-)-Strang, PHüllprotein. Weitere Erläuterung im Text.

mosoms anlagert. An der Kontaktstelle brechen beide Ringe und unter wechselseitigem Verschmelzen ihrer neu entstandenen Molekülen bildet sich ein größerer einheitlicher DNA-Ring. Das eigentümliche Phänomen der Prophagenbildung und Lysogenisierung, dessen Entdecker André Lwoff (geb. 1902) 1965 mit dem Nobelpreis ausgezeichnet wurde, sollte lange nach seiner Entdeckung große theoretische und praktische Bedeutung bekommen. Es wird uns deshalb in anderem Zusammenhang begegnen.

Aus unserer Tabelle geht hervor, daß bei den Bakteriophagen als genetisches Material nicht nur doppelsträngige DNA, sondern auch einsträngige DNA und RNA vorkommen. Die Erforschung des kleinen DNA-Phagen Phi X 174, der sich in dem Darmbakterium *Escherichia coli* vermehrt, führte in den letzten Jahren zu Ergebnissen von allgemeinbiologischem Interesse. Der Phage enthält einen einsträngigen DNA-Ring mit weniger als 5400 Nucleotiden, der im Wirtsbakterium die Synthese von 9 eindeutig identifizierten Proteinen bewirkt.

Für den Molekularbiologen ergab sich mit dem Bekanntwerden dieser Einsträngigkeit das Problem, wie einsträngige DNA repliziert wird. Es konnte nachgewiesen werden, daß sofort nach der Infektion dieser einsträngige DNA-Ring des Phagen, der als (+)-Strang bezeichnet wird, unter Nutzung der vorhandenen Bakterienzellenzyme durch Synthese des komplementären (-)-Stranges zu einer normalen doppelsträngigen DNA ergänzt wird. Über diese zweisträngige replikative Form der Phagen-DNA erfolgt in den ersten 15 Minuten des Infektionszyklus die Bildung von 10 bis 50 ebenfalls ringförmigen Tochterdoppelsträngen. Anschließend werden nur noch an den (-)-Strängen die komplementären (+)-DNA-Stränge synthetisiert und sofort mit den ebenfalls synthetisierten Hüllproteinen zum vollständigen Phagen verpackt.

Der Mechanismus dieser Bildung einsträngiger DNA-Moleküle wird in unserer Abbildung veranschaulicht. Wesentlich ist bei diesem Prozeß, daß der (+)-Ring durch ein Enzym aufgeschnitten wird und sich an das 5'-Ende des (+)-Stranges der DNA die Hüllproteine des Virus anlagern, wobei dieses Ende des Moleküls zunehmend vom komplementären Strang gelöst wird. Während der (-)-Strang von einem Ende seines (+)-Schwesterstrangs gewissermaßen abrollt, wird dessen anderes Ende durch Polymerisation von Nucleotiden verlängert. Nachdem der (+)-Strang doppelte Länge erreicht hat, wird der teilweise mit Hüllproteinen bedeckte Einzelstrangschwanz abgetrennt und ringförmig geschlossen. Eine wichtige Aufgabe des Virus-hüllproteins besteht offenbar darin, durch Abdeckung des einsträngigen DNA-Endes dessen

Verwandlung in einen Doppelstrang zu verhindern.

Einen der Höhepunkte molekularbiologischer Forschung bildeten die 1967 von Goulian, Kornberg und Sinsheimer veröffentlichten Ergebnisse über die erste erfolgreiche In-vitro-Synthese infektiöser Phagen-DNA von Phi X 174. Bei dieser außerhalb der Bakterienzelle durchgeführten »Virusvermehrung« wurde die Verknüpfung der Nucleotide an als Matrize wirkender Phi X 174-DNA durch die von Kornberg aus *E. coli*-Bakterien isolierte DNA-Polymerase katalysiert. Es konnte damit der wichtige Nachweis geführt werden, daß vom Kornberg-Enzym biologisch aktive einsträngige DNA in vitro fehlerfrei synthetisiert werden kann.

Zu den bemerkenswertesten Erfolgen der Molekularbiologie gehören Untersuchungen, die von Barell, Air und Hutchinson 1976 am Bakteriophagen Phi X 174 durchgeführt wurden. Es gelang den Forschern, die vollständige Nucleotidsequenz der DNA dieses Phagen aufzuklären. Eine sensationelle Erkenntnis brachte ihre Feststellung, daß die Nucleotidkette kürzer ist, als man aus der genauen Kenntnis der 9 Phagenproteine erwarten sollte. Während man aus der Anzahl der in diesen Proteinen verknüpften Aminosäuren auf eine Kettenlänge der Phagen-DNA von mindestens 6000 Gliedern schließen mußte, besteht diese tatsächlich nur aus 5374 Nucleotiden. Bei der genaueren Untersuchung ergab sich, daß von dem DNA-Abschnitt, der dem Protein D zugeordnet ist, zugleich das Protein E codiert wird. Dies ist möglich, weil bei einer Phasenverschiebung der Code-Ablesung um ein Nucleotid mitten in der für Protein D zuständigen Nucleotidkette ein zusätzliches Startcodon für das Protein E und am Ende dessen Stopcodon entstehen. Durch diesen Befund wurde die Grundthese der Molekularbiologie zum Wanken gebracht, daß ein als Gen identifizierter DNA-Abschnitt stets nur die Information für ein Protein enthalten kann.

Auch RNA-Phagen waren Gegenstand zahlreicher interessanter Untersuchungen. So wurde die Nucleotidsequenz der RNA des Bakteriophagen MS2 im Jahre 1976 vollständig aufgeklärt. Das einsträngige Molekül besteht aus 3569 Nucleotiden und umfaßt drei Gene für die Synthese des Hüllproteins, eines Proteins A und der Replikase, die für die RNA-Vermehrung erforder-

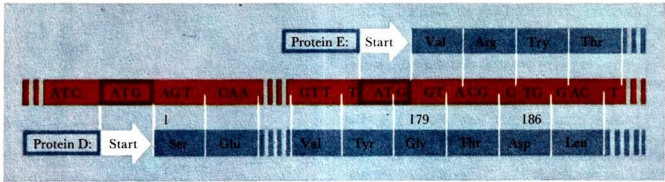


Arthur Kornberg (geb. 1918) erhielt 1959 den Nobelpreis für die Entdeckung des Mechanismus der biologischen Nucleinsäuresynthese.

lich ist. Die Vermehrung des genetischen Materials der RNA-Phagen erfolgt durch direkte Replikation der RNA. Unter dem Einfluß der RNA-Replikase wird zunächst der zur Phagen-RNA komplementäre Strang gebildet, wobei ein doppelsträngiges RNA-Molekül entsteht. Der neugebildete Komplementärstrang dient als Matrize für die Bildung neuer Phagen-RNA-Moleküle. Diese Nachkommen-RNA kann bemerkenswerterweise drei verschiedene Funktionen ausüben:

1. Sie kann als Matrize für die Bildung weiterer Komplementärstränge dienen.
2. Sie kann die Aufgabe einer mRNA übernehmen und zur Proteinsynthese benutzt werden.
3. Sie kann nach Bildung der Hüllproteine von diesen umschlossen werden und neue infektiöse Phagen bilden.

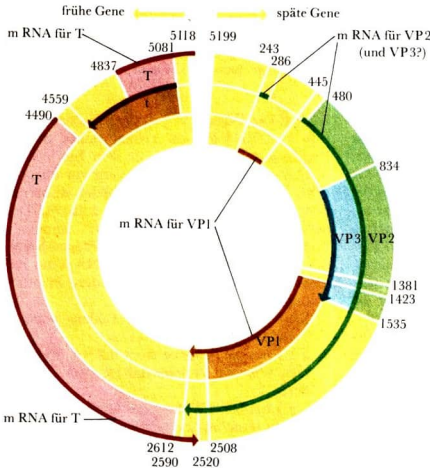
Wir können im Rahmen dieser kurzen Über-



Codierung zweier Proteine durch dieselbe Nucleotidfolge infolge Phasenverschiebung bei der Ablesung des Codes bei der DNA des Bakteriophagen Phi X 174. Erläuterung im Text

sicht nicht alle Erkenntnisse der Virusforschung berücksichtigen, die das allgemeinere Interesse der Biologen erweckten. Es soll jedoch noch auf zwei sensationelle Befunde hingewiesen werden, die an tumorbildenden Viren gemacht wurden. Unter diesen Tumoviren finden sich sowohl solche, die als genetisches Material DNA besitzen, wie auch RNA-Viren.

Zu den besonders gut untersuchten Tumoviren gehört das DNA enthaltende Virus SV 40. Es wurde 1960 als 40. Affenvirus entdeckt und erhielt nach der englischen Bezeichnung »Simian Virus 40« seine Kurzbezeichnung. Bereits zwei Jahre nach der Entdeckung wurde bekannt, daß es bösartige Geschwülste erzeugen kann. Im Jahre 1978 konnten zwei Arbeitsgruppen unabhängig voneinander die Nucleotidsequenz der SV 40-DNA aufklären. Das ringförmige DNA-Molekül besteht aus 5226 Nucleotidpaaren und kann in zwei funktionelle Hälften untergliedert werden, die bei der Transkription in entgegen-



Vereinfachte Darstellung der Chromosomenkarte des Virus SV 40, in dessen DNA streckenweise in derselben Nucleotidfolge mehrere Informationen von verschiedenen Genen verschlüsselt sind. Nähere Erläuterung im Text

gesetzter Richtung abgelesen werden. Bei der genaueren Untersuchung fand man, daß sich die Gene der drei »späten« Hüllproteine VP1, VP2 und VP3 in einem bestimmten Bereich überlappen (Abbildung). Es wurde damit der am Bakteriophagen Phi X 174 gewonnene Befund bestätigt, daß in derselben Nucleotidsequenz mehrere Informationen von verschiedenen Genen verschlüsselt sein können.

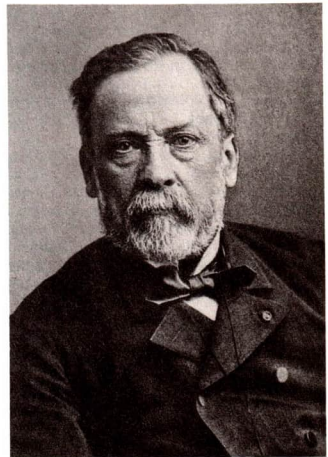
Eine Überraschung ganz anderer Art brachte die Untersuchung des Vermehrungsmechanismus der RNA enthaltenden Tumoviren. Es konnte nachgewiesen werden, daß die einsträngigen RNA-Moleküle nicht direkt repliziert werden, sondern zunächst ein Hybridmolekül gebildet wird, das aus einem RNA- und dem komplementären DNA-Strang besteht. Die Virus-RNA wird dann an dieser Zwischenmatrize des DNA-Stranges gebildet. 1970 gelang Temin, Baltimore sowie Spiegelman der Nachweis, daß tumorbildende RNA-Viren tatsächlich die vermutete RNA-abhängige DNA-Polymerase enthalten. Es konnte nachgewiesen werden, daß dieses auch als »Revertase« oder »Umkehrtranskriptase« bezeichnete Enzym eine DNA-Synthese an der RNA-Matrize ermöglicht. Mindestens für die RNA-Tumoviren wurde damit jene Grundthese der Molekularbiologie erschüttert, nach der die Informationsübertragung immer von der DNA auf die RNA erfolgt. Bei den Tumoviren ist auch der umgekehrte Weg realisiert.

Bakterien als Objekte der modernen Biologie

Am 17. September 1683 berichtete Antony van Leeuwenhoek (1632–1723) aus Delft in einem seiner berühmt gewordenen wissenschaftlichen Briefe an die Royal Society in London über Beobachtungen, mit denen die Welt der Mikroben entdeckt wurde. Mittels seiner selbstgefertigten, stark vergrößernden Linsen hatte er im Tümpelwasser und vor allem im Zahnbelag des Menschen Bakterien beobachtet und auf den seinem Brief beigefügten Abbildungen bereits

jene drei Grundformen abgebildet, die wir auch heute unterscheiden, nämlich kugel-, stäbchen- und schraubenförmige Bakterien. Aus seinem Brief geht die Verwunderung darüber hervor, daß diese neuentdeckten Organismen so klein sind, daß »ein Sandkorn mehr als eine Million von ihnen enthalten könnte«.

Von Leeuwenhoeks Entdeckungen bis zur eigentlichen Begründung der wissenschaftlichen Bakteriologie vergingen noch zwei Jahrhunderte. Es war insbesondere das Verdienst von Louis Pasteur (1822–1895) und Robert Koch (1843 bis 1910), wenn in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts diese wissenschaftliche Beschäftigung mit den Bakterien zu einem Forschungsgebiet wurde, dessen Ergebnisse nicht nur die Biologen und Mediziner, sondern breiteste Kreise der Öffentlichkeit interessierten. Beide großen Forscher erkannten die Bedeutung der Bakterien für die Entstehung der Infektionskrankheiten und gaben damit der Entwicklung



Louis Pasteur (1822–1895) war Mitbegründer der Mikrobiologie.

der Mikrobiologie entscheidende Impulse. Unter Anteilnahme der Weltöffentlichkeit erfuhr insbesondere die medizinische Bakteriologie eine stürmische Entwicklung, die unter anderem ihre Würdigung durch Verleihung der Nobelpreise an Behring 1901, Koch 1905 sowie an Ehrlich und Metschnikoff 1908 fand.

Die Entwicklung der medizinischen Mikrobiologie erfuhr in unserem Jahrhundert durch die Einführung der Chemotherapie, den Ausbau der Immunologie und die Entdeckung der Antibiotika eine großartige Fortsetzung. Es ist so nicht verwunderlich, daß auch heute noch die meisten Menschen mit dem Begriff »Bakterien« die Vorstellung von Krankheitserregern verbinden. Die überwiegende Mehrzahl der Bakterien erfüllt jedoch im Haushalt der Natur eine fundamental nützliche Rolle.

Lange vor der Entdeckung der Bakterien hatte sich der Mensch deren mannigfache Stoffwechselleistungen im praktischen Leben nutzbar gemacht. Es sei nur auf die Säuerung der Milch, die Käsebereitung und die Herstellung von Sauerkraut verwiesen, die alle auf die Wirksamkeit von Milchsäurebakterien zurückgehen. In unserer Gegenwart beruht eine Vielzahl technologischer Verfahren für die Herstellung von Nahrungs-, Genuß- und Futtermitteln, für die Biosynthese von Wirkstoffen oder die Fermentation des Tabaks auf der Mitwirkung von Bakterien.

Von weit größerer Bedeutung ist jedoch im Haushalt der Natur deren Fähigkeit zur »Mineralisierung« organischer Verbindungen. Das durch die Photosynthese der grünen Pflanzen in organische Verbindungen überführte Kohlendioxid der Luft wird vor allem durch die abbauende Tätigkeit der Bakterien und anderer Mikroorganismen wieder dem CO_2 -Vorrat der Luft zugeführt. Ohne diese »Mineralisierung« des Kohlenstoffs wäre der CO_2 -Vorrat unserer Atmosphäre in etwa 40 Jahren durch die Photosynthese der Pflanzen erschöpft. Eine ähnlich große Bedeutung kommt der Tätigkeit der Bakterien für die Rückführung des Stickstoffs, Phosphors, Schwefels und anderer in organischen Verbindungen fixierter Elemente in den Stoffkreislauf der Natur zu. Nur beiläufig sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß ohne die Bakterien das Problem der Reinigung des Abwassers und der Beseitigung mannigfacher

Zivilisationsabfälle im Sinne des Umweltschutzes kaum zu lösen wäre.

Die Bakterien haben sich in den letzten Jahrzehnten über die praktische Nutzung ihrer vielfältigen Stoffwechselleistungen hinaus aber auch als hervorragende Untersuchungsobjekte der modernen Biologie erwiesen. Bei der eingehenden Erforschung des Bakterienstoffwechsels konnten Erkenntnisse gewonnen werden, die für die Biochemie und allgemeine Biologie große Bedeutung besitzen. So erhielt beispielsweise unsere Kenntnis der Enzyme durch die Forschungen an Bakterien wesentliche Impulse. Die Bakterien-Enzymologie zählt heute zu den am meisten untersuchten Gebieten der Enzymforschung.

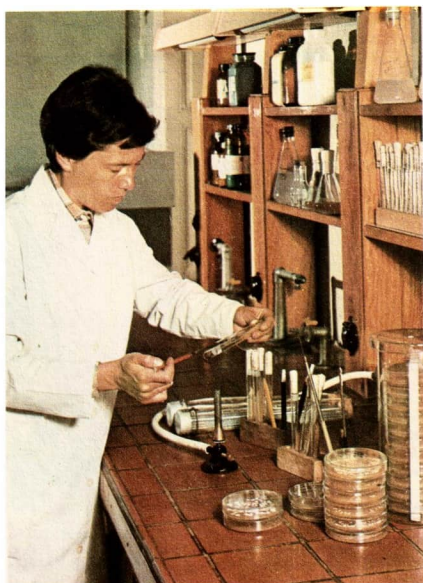
Von außerordentlicher Bedeutung wurden die Bakterien für die Molekulargenetik. Man kann sagen, daß wir den größten Teil unseres molekulargenetischen Wissens Experimenten an Bakterien verdanken. Wir haben bereits ausführlich jene berühmt gewordenen Versuche zur Bakterientransformation kennengelernt, mit denen vor über drei Jahrzehnten die DNA-Natur der Erbanlagen nachgewiesen wurde. Bakterienexperimente lieferten in der Folge zahlreiche wesentliche Erkenntnisse zur Genfunktion, wie etwa zum Mechanismus der DNA-Replikation, der RNA-Bildung oder der Proteinsynthese. Auch für die Aufklärung des genetischen Codes waren Untersuchungen an zellfreien Systemen aus Bakterien von großer Bedeutung.

Der Bakteriengenetik verdanken wir grundlegende Erkenntnisse zur Steuerung der Genfunktionen. Mit dem von Jacob (geb. 1920) und Monod (geb. 1910) aufgestellten Modell der Genregulation wurden die Mechanismen verständlich gemacht, durch die Gene in der Bakterienzelle aktiviert und inaktiviert werden können. Bakterien erwiesen sich weiterhin als hervorragende Objekte zum Studium der erblichen Veränderungen des genetischen Materials, der Mutationen. Von weitreichender Bedeutung wurde schließlich die Entdeckung von Rekombinationsmechanismen der Gene bei Bakterien. Die eingehende Untersuchung dieser »Parasexualität« ermöglichte nicht nur eine Aufklärung der räumlichen Lage der Gene auf dem Bakterienchromosom, sondern führte zu einer Bereicherung allgemeiner Grundlagenkenntnisse der Biologie.

Die eingehende Kenntnis des genetischen Verhaltens und der Stoffwechselprozesse bei Bakterien sowie die Möglichkeit ihrer leichten Aufzucht unter genau bestimmbar Bedingungen waren Voraussetzung dafür, daß diese in zunehmendem Maße als Testobjekte in der Medizin, Pharmazie und Pharmakologie Verwendung fanden. Sie dienen auf Grund ihres empfindlichen Reaktionsvermögens zum Nachweis kleinster Mengen von Wirkstoffen oder anderen chemischen Verbindungen. Nicht zu vergessen ist schließlich ihre Bedeutung als Testorganismen für Weltraumbedingungen.

Fragen wir nach den Gründen für diese zunehmende Bedeutung der Bakterien in der modernen Biologie, so läßt sich eine ganze Reihe von

Faktoren anführen. Bakterienzellen zeigen im Vergleich zu den Eukaryotenzellen oder gar vielzelligen Organismen eine verhältnismäßig einfache und übersichtliche Struktur. Das gilt insbesondere auch für die Beschaffenheit ihres genetischen Materials. So hat der Mensch in seinen Zellen etwa die tausendfache Menge an DNA, wie sie Bakterienzellen enthalten. Da Bakterien haploide Organismen sind, enthalten sie jedes Gen im allgemeinen nur einmal. Ihre genetische Beschaffenheit findet somit in der Ausbildung der Merkmale ihren unmittelbaren Ausdruck, während bei den diploiden höheren Organismen jedes Merkmal auf das Zusammenwirken von zwei Genen zurückzuführen ist. Die Veränderung eines dieser beiden Gene durch



Zu den grundlegenden Arbeitsmethoden des Mikrobiologen gehört das Umsetzen einer Mikrobekultur mittels der Impftechnik.

Mutationen kann somit im Erscheinungsbild des diploiden Organismus oft nicht direkt erkannt werden.

Für experimentelle Untersuchungen der Genetiker ist es außerordentlich vorteilhaft, daß die Generationszeit der Bakterien nur etwa 30 Minuten beträgt. Eine einzige Bakterienzelle kann somit unter günstigen Kulturbedingungen in wenigen Stunden Milliarden Nachkommenzellen liefern. Mit verhältnismäßig einfachen chemischen oder physikalischen Methoden kann man bei Bakterien Mutationen erzeugen und deren Auswirkung auf die Lebensfunktionen der Zellen untersuchen. Für Stoffwechseluntersuchungen ist dabei von wesentlicher Bedeutung, daß die Anzucht der Bakterien unter genau bestimmbaren und reproduzierbaren Kulturbedingungen vorgenommen werden kann. Auf Grund der hohen Vermehrungsrate der Bakterien lassen sich schließlich in kürzester Zeit große Mengen identischer Zellen für biochemische Untersuchungen gewinnen. Die Vielfalt der Stoffwechselleistungen verschiedener Bakterienstämme eröffnet so der biochemischen Forschung ein unerschöpfliches Arbeitsfeld. Welche Perspektiven sich einer praktischen Nutzung der Bakterien im Rahmen der »Gentechnik« eröffnen, wird später in anderem Zusammenhang zu besprechen sein.

Genübertragung bei Bakterien

Die Hauptbedeutung der Sexualität für das Leben der Organismen ist darin zu sehen, daß bei der geschlechtlichen Fortpflanzung durch den Prozeß der Reifeteilung der Keimzellen und die während der Befruchtung erfolgende Vereinigung des mütterlichen und väterlichen Zellkerns immer wieder im Verlauf der Generationenfolge eine Neukombination der Erbanlagen erfolgt. Bakterien pflanzen sich ungeschlechtlich durch einfache Zweiteilung fort. Da es bei ihnen somit keine Verschmelzung geschlechtlich differenzierter »Keimzellen« gibt, erhebt sich die Frage, ob Bakterien überhaupt die Möglichkeit zur Übertragung von Erbanlagen eines Zellindividuums auf ein anderes und damit zur Neukombination des genetischen Materials besitzen.

Der spätere Nobelpreisträger E. L. Tatum (geb. 1909) stellte auf Grund solcher Überlegungen Mitte der vierziger Jahre seinem Mitarbeiter J. Lederberg (geb. 1925) für dessen Doktorarbeit die Aufgabe, bei dem Darmbakterium *Escherichia coli* zu prüfen, ob es dort nicht doch Vorgänge gibt, die zu einer Übertragung und Umkombination der Bakteriengene führen. Lederberg entdeckte die »Konjugation« der Bakterien und beschrieb damit 1946 erstmals ein Phänomen, das tatsächlich eine Neukombination von Erbanlagen ermöglicht. Mit einigen anderen Prozessen, die ebenfalls unabhängig von der sexuellen Fortpflanzung zur Übertragung und Umverteilung der Gene führen, faßt man die Bakterienkonjugation heute als »Parasexualität« zusammen. Für seine Entdeckung, die große Bedeutung für die Aufklärung der Organisation des genetischen Materials der Bakterien bekam, erhielt Lederberg 1958 den Nobelpreis.

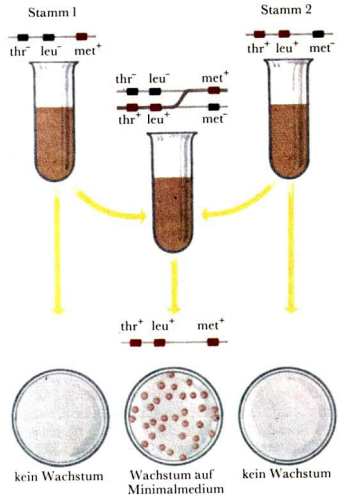


Joshua Lederberg (geb. 1925) wurde für die Entdeckung der genetischen Rekombination und der Organisation des genetischen Materials der Bakterien 1958 mit dem Nobelpreis ausgezeichnet.

Die entscheidenden Experimente zum Nachweis der Genübertragung wurden mit Mangelmutanten des Stammes K12 von *Escherichia coli* durchgeführt, die unfähig waren, bestimmte Aminosäuren zu synthetisieren. Unsere Abbildung veranschaulicht einen solchen Versuch, bei dem Bakterien zweier Stämme verwendet wurden, von denen die des ersten Stammes auf die Bereitstellung der Aminosäuren Threonin und Leucin, die des zweiten Stammes auf Methionin angewiesen waren. Auf einem Minimalnährboden, der diese drei Aminosäuren nicht enthält, kann keiner der beiden Bakterienstämme wachsen. Werden jedoch beide Stämme in Nährlösung gemischt und dieses Gemisch nach 60 Minuten auf den Minimalnährboden geimpft, so ist zu beobachten, daß einige Kolonien wachsen. Es müssen somit in der Zwischenzeit durch Rekombination der entsprechenden Erbanlagen einige Bakterien des Wildtyps entstanden sein, die über die Fähigkeit verfügen, sowohl Threonin und Leucin wie auch Methionin zu bilden. Dies kann nur geschehen sein, indem die betreffenden Bakterien vom Stamm 1 die Gene für die Synthese von Threonin und Leucin, vom Stamm 2 das Gen für Methioninsynthese erhalten haben.

Weitere Experimente führten zu dem Schluß, daß die Übertragung des genetischen Materials gerichtet von einem Spender- auf einen Empfängerstamm erfolgt. Die Fähigkeit eines Bakteriums, als Genspender zu dienen, ist an das Vorhandensein eines übertragbaren Geschlechts- oder »Fertilitätsfaktors F« gebunden. Bakterienzellen, die keinen Fertilitätsfaktor besitzen (F⁻-Zellen) können stets nur als Gempfangener dienen.

Bei dem Fertilitätsfaktor F von *Escherichia coli* handelt es sich um ein doppelsträngiges DNA-Molekül von etwa 250 000 Nucleotidpaaren. Der Faktor kann in zweierlei Zuständen in der Bakterienzelle vorkommen. Entweder bildet er ein ringförmiges Molekül, das selbständig neben dem eigentlichen Bakterienchromosom in der Zelle liegt, oder er ist in das Chromosom eingebaut. Im ersten Fall sprechen wir von einer F⁺-Zelle, im zweiten von einer Hfr-Zelle. Die Bezeichnung Hfr leitet sich von dem englischen Ausdruck »High frequency of recombinants« ab und nimmt Bezug auf die Beobachtung, daß diese Hfr-Zellen die Fähigkeit besitzen, als Spender



Nachweis der Genübertragung durch Konjugation zweier verschiedener Mangelmutanten des Bakteriums *Escherichia coli*. Erläuterung im Text

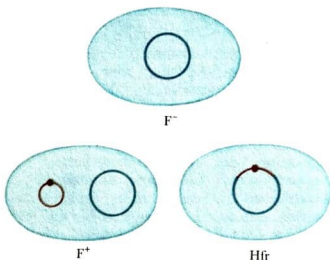
Teile ihrer Chromosomen-DNA in die Empfängerzellen zu überführen und so häufig in diesen eine Umkombination (Rekombination) der Gene auszulösen.

Durch elektronenmikroskopische und experimentelle Untersuchungen gelang es, den Mechanismus der Bakterienkonjugation bei *Escherichia coli* weitgehend aufzuklären. Im Elektronenmikroskop konnte nachgewiesen werden, daß sich F⁻-Zellen von F⁺- und Hfr-Zellen in ihrer Gestalt unterscheiden. Alle drei Zelltypen sind an ihrer Oberfläche mit feinen haarförmigen Fortsätzen, den Pili, besetzt. Bei F⁺- und Hfr-Zellen wird außerdem eine besondere Art von Pili gebildet, die man Geschlechts-, Fertilitäts- oder F-Pili nennt. Die genetische Information für die Ausbildung dieser F-Pili ist in der DNA des Fertilitätsfaktors enthalten. Ein

Verlust dieses F-Faktors führt dazu, daß die betreffende Zelle keine Geschlechtspili mehr ausbilden kann.

Es konnte nachgewiesen werden, daß für die Herstellung des Kontaktes zweier Bakterien bei der Konjugation die Fertilitätspili verantwortlich sind. Nachdem ein F-Pilus einer F^+ - oder Hfr-Zelle mit einem anderen Bakterium Kontakt aufgenommen hat, wird zwischen beiden Zellen eine Cytoplasmabrücke ausgebildet. Durch diese Brücke erfolgt die Übertragung von DNA des Spenders in die Empfängerzelle, die stets an eine DNA-Synthese gebunden ist.

Es wird angenommen, daß bei der Bakterienkonjugation durch die Herstellung des Zellkontaktes die zur DNA-Überführung notwendige DNA-Bildung, die als »Transferreplikation« bezeichnet wird und sich von der normalen Replikation unterscheidet, erst ausgelöst wird. Dabei erfolgt zunächst im F-Faktor der Bruch eines Molekülstranges. Dieser offene Strang tritt über die Konjugationsbrücke in die F-Zelle über, während der zweite geschlossene Strang in der Spenderzelle bleibt. Er dient dort als Matrize für die Neubildung jenes komplementären DNA-Stranges, der in den Konjugationspartner übergetreten ist. Diese DNA-Synthese geht von dem noch im Spender verbliebenen zweiten offenen Ende des Stranges aus.



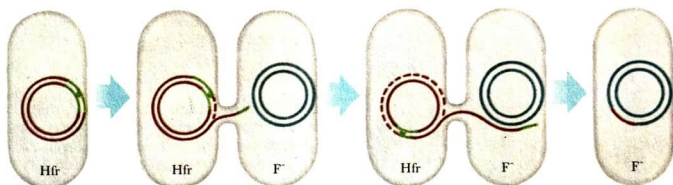
In Abhängigkeit von Vorkommen und Lage des Fertilitätsfaktors lassen sich beim Bakterium *Escherichia coli* drei Fertilitätstypen unterscheiden. F^- Zellen ohne Fertilitätsfaktor, F^+ Zellen mit ringförmigem Fertilitätsfaktor, Hfr Zellen mit einem in das Chromosom eingebauten F-Faktor

Bei der Konjugation einer F^+ -Zelle mit einer F^- -Zelle tritt nur der Fertilitätsfaktor in den Empfänger über. Er wird dort zum Doppelstrang ergänzt und wieder ringförmig geschlossen. Da der im Spender verbliebene zweite Strang bereits durch die Transferreplikation zum doppelsträngigen DNA-Molekül vervollständigt wurde, liegen nach der Konjugation zwei F^+ -Zellen vor.

Wenn die Konjugation zwischen einer Hfr- und F^- -Zelle erfolgt, so tritt ebenfalls zunächst ein Einstrangbruch im Bereich des Fertilitätsfaktors auf, der allerdings beim Hfr-Zelltyp in das Bakterienchromosom integriert ist. Nachdem zunächst ein Stück des F-Faktors in die Empfängerzelle überführt wurde, folgt diesem der damit verknüpfte Strang des Chromosoms und anschließend der zunächst im Spender verbliebene Rest des F-Faktors.

Die Übertragung des gesamten DNA-Moleküls einer Hfr-Zelle dauert etwa 90 Minuten. Wird die Konjugation beider Bakterien früher unterbrochen, so tritt nur ein Teil des Chromosoms in den Empfänger über. Es bietet sich damit die einzigartige Möglichkeit, durch experimentellen Abbruch der Konjugation zu verschiedenen Zeitpunkten festzustellen, in welcher zeitlichen Reihenfolge die verschiedenen Gene des Spenders in den Empfänger übertreten. Da diese zeitliche Reihenfolge des Genübertritts ein Ausdruck der räumlichen Reihenfolge ist, in der die Gene auf dem Chromosom liegen, kann man mit dieser Methode der unterbrochenen Chromosomenübertragung Chromosomenkarten der Genlage aufstellen. Die Unterbrechung der Konjugationsbrücke läßt sich bei solchen Experimenten einfach in der Weise durchführen, daß die Mischung der beiden Bakterienstämme zu bestimmten Zeitpunkten nach ihrer Vermengung in einen schnell rotierenden Mixer gebracht wird, in dem die konjugierenden Bakterien durch das starke Rühren getrennt werden, ohne daß ihre Lebensfähigkeit beeinträchtigt wird. Eine wichtige Erkenntnis solcher Kartierungsarbeiten war die Feststellung, daß es sich bei dem Bakterienchromosom um ein ringförmiges, geschlossenes DNA-Molekül handelt. Der Fertilitätsfaktor F kann bei den Hfr-Zellen verschiedener Stämme an unterschiedlichen Stellen dieses Ringchromosoms eingebaut werden.

Damit das bei der Konjugation übertragene Chromosomstück des Spenders in der Emp-



Genübertragung aus der Hfr-Zelle in die F⁻-Zelle bei der Bakterienkonjugation

fängerzelle erhalten bleibt, ist sein Einbau in das Empfängerchromosom erforderlich. Man nimmt heute an, daß dabei die Spender-DNA als Einstangmolekül ein Stück des entsprechenden Empfängerstranges ersetzt. Erst nach diesem Einbau kann man von einer Umkombination oder Rekombination der Erbanlagen sprechen.

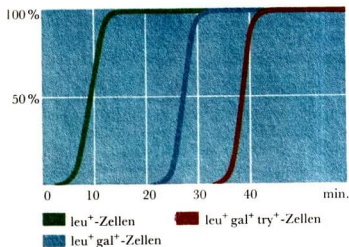
Ringförmige DNA-Moleküle, die wie der F-Faktor unabhängig vom eigentlichen Bakterienchromosom in der Bakterienzelle liegen, nennt man »Plasmide«. Außer dem Fertilitätsfaktor gibt es noch eine Reihe anderer Plasmide, die ebenfalls als autonome Erbtäger bestimmte Bakterienmerkmale von Zelle zu Zelle übertra-

gen und sich unabhängig vom Bakterienchromosom vermehren können. Plasmide, die reversibel in das Wirtschromosom eingebaut werden können, werden auch als »Episome« bezeichnet.

Die Konjugation ist nicht der einzige Mechanismus, durch den bei Bakterien Erbanlagen übertragen werden können. Derselbe Effekt wird durch die beiden Vorgänge der »Transduktion« und »Transformation« erreicht.

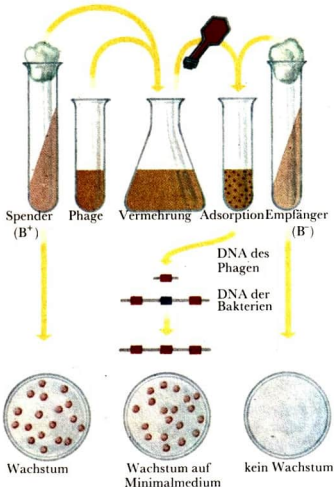
Als Transduktion bezeichnet man die Übertragung von genetischem Material aus einem Spenderbakterium in ein Empfängerbakterium durch Bakteriophagen. Im allgemeinen werden bei dieser Transduktion nur kurze DNA-Stücke übertragen, die einzelne oder wenige Gene aus dem Spenderchromosom enthalten. Als Überträger dienen temperierte Phagen. Deren DNA wird, wie früher für den Phagen Lambda beschrieben wurde, in das Wirtschromosom zeitweilig eingebaut. Bei der Ausgliederung kann die Phagen-DNA gelegentlich kleine Abschnitte der Bakterien-DNA mitnehmen und in andere Bakterienzellen überführen. Unsere Abbildung bringt die schematische Darstellung eines Transduktionsversuchs, bei dem durch den Bakteriophagen das Gen für die Synthese einer bestimmten Aminosäure in Zellen ohne diese Synthesefähigkeit übertragen wird.

Eine Übertragung von Genen kann auch ohne Konjugation oder Beteiligung von Bakteriophagen stattfinden, indem freie DNA, die aus einem Spenderbakterium isoliert wurde, direkt in ein Empfängerbakterium übertritt. Wir haben diesen als »Transformation« bezeichneten Vorgang früher kennengelernt. Bei der Untersuchung der bereits 1928 von Griffith entdeckten Bakterientransformation hatten Avery, MacLeod und McCarty im Jahre 1944 nachgewiesen, daß es sich bei dem transformierenden Prinzip und damit bei



Durch experimentellen Abbruch der Bakterienkonjugation zu verschiedenen Zeitpunkten nach Beginn der Paarung läßt sich feststellen, in welcher zeitlichen Reihenfolge die verschiedenen Gene in die Empfängerzelle übertragen werden. Diese zeitliche Reihenfolge entspricht der räumlichen Genanordnung auf dem Chromosom.

Die Photosynthese – Grundlage des Lebens



Versuchsdurchführung zur Genübertragung durch Transduktion. Durch Bakteriophagen wird aus den Spenderbakterien das Gen für die Synthese einer bestimmten Aminosäure in Bakterien ohne diese Synthesefähigkeit übertragen, die nun auf einem Minimalmedium ohne diese Aminosäure wachsen können.

dem genetischen Material um DNA handelt. Es ist seither bewiesen worden, daß bei zahlreichen Bakterienarten die Möglichkeit einer Genübertragung durch nackte DNA besteht.

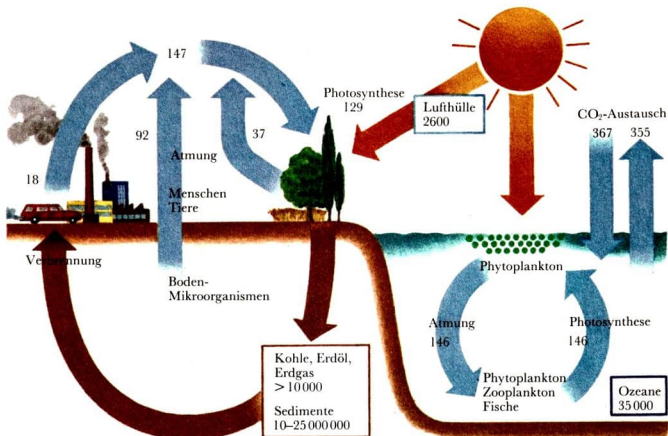
Wir werden in einem späteren Kapitel sehen, daß die verschiedenen Möglichkeiten der Genübertragung bei Bakterien von großem theoretischem und praktischem Interesse sind. Welche Bedeutung sie für das in Entwicklung begriffene Gebiet der Gentechnik bekommen werden, läßt sich bisher nur ahnen.

Es gibt keinen zweiten chemischen Prozeß auf unserem Planeten, der für die Ermöglichung und Erhaltung des Lebens solche Bedeutung hat wie die Photosynthese der grünen Pflanzen. Durch sie wird sowohl die energetische wie die stoffliche Grundlage für das Leben der Pflanzen, der Tiere und des Menschen geliefert. Neben den Blaualgen und einigen Bakterien sind allein die grünen Pflanzen in der Lage, die Sonnenstrahlung als außerirdische Energiequelle nutzbar zu machen, um mit ihrer Hilfe aus den energiearmen Verbindungen Kohlendioxid und Wasser energiereiche organische Verbindungen aufzubauen. Von diesen photosynthetisch gebildeten Stoffen zehren letzten Endes alle übrigen Organismen. Aus der Tatsache, daß unsere Energievorräte an Kohle, Erdöl und Erdgas in letzter Instanz ebenfalls Produkte der Photosynthese sind, geht hervor, welche Bedeutung dieser Prozeß auch für die Entwicklung der menschlichen Zivilisation bekam.

Die Photosynthese stellt ohne Zweifel auch in quantitativer Hinsicht den wichtigsten biochemischen Prozeß auf unserem Planeten dar. Man hat berechnet, daß von den Landpflanzen jährlich 20 Milliarden Tonnen CO₂ in organische Verbindungen überführt werden, während die Pflanzen der Weltmeere im gleichen Zeitraum sogar 200 Milliarden Tonnen CO₂ bei der Photosynthese umsetzen sollen. Wenn das Kohlendioxid nicht durch die Atmungsprozesse der Lebewesen und andere Verbrennungsprozesse ständig rückgebildet oder aus vulkanischen Quellen ergänzt würde, so müßten durch die Photosynthese der Pflanzen die Kohlendioxidvorräte der Atmosphäre und der Weltmeere in 300 bis 400 Jahren verbraucht sein.

Dem gewaltigen Stoffumsatz der Photosynthese entspricht ein ebenso eindrucksvoller Energieumsatz. Obwohl die Pflanzen von der auf die Erdoberfläche einstrahlenden Sonnenenergie nur etwa ein Prozent nutzen, so speichern doch allein die Landpflanzen auf dem Weg über die Photosynthese jährlich mindestens $10,5 \times 10^{17}$ kJ in den neugebildeten Kohlenhydraten.

Ein dritter Aspekt darf nicht übersehen wer-



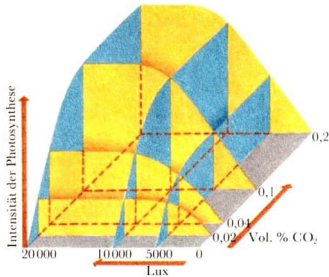
Jährlicher Umsatz des Kohlendioxids auf der Erde in Milliarden Tonnen

den, wenn man die Bedeutung der Photosynthese einschätzen will. Ohne die Existenz einer Atmosphäre mit etwa 20 Prozent Sauerstoff sowie ohne den im Wasser gelösten Sauerstoff wäre das Leben auf unserem Planeten heute nicht denkbar. Dieser gesamte molekulare Sauerstoff der Erde ist aber organisches Ursprungs. Da bei jeder photosynthetischen Bindung von CO₂ eine äquivalente Menge O₂ freigesetzt wird, ergibt sich somit durch die Photosynthese gegenwärtig eine Jahresproduktion von etwa 100 Milliarden Tonnen Sauerstoff. Auf Grund der photosynthetischen O₂-Bildung und dessen Verbrauch durch die Atmungs- und Gärungsprozesse der Organismen sowie unter Beteiligung anorganischer Prozesse, die zur Freisetzung oder Bindung von Sauerstoff führen, hat sich im Verlauf von etwa 3 Milliarden Jahren jener Zustand unserer Atmosphäre mit 20 Prozent Sauerstoff herausgebildet. Die Tatsache, daß der Mensch seit einigen Jahrzehnten in zunehmendem Maße in diesen Gleichgewichtszustand einzugreifen begonnen

hat, wird uns in anderem Zusammenhang beschäftigen.

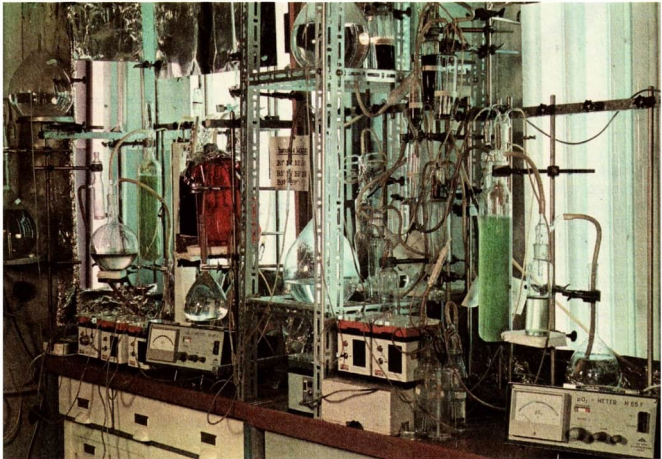
Zur besseren Veranschaulichung der photosynthetischen Leistungen ist es zweckmäßig, sich die entsprechenden Werte für eine Einzelpflanze zu vergegenwärtigen. Überschlagsrechnungen haben ergeben, daß eine 115jährige Buche rund 200 000 Blätter mit einer Blattoberfläche von 1200 m² besitzt. Die Photosynthese wird in diesen Blättern von 10¹⁴ Chloroplasten durchgeführt, in denen etwa 180 g Chlorophyll enthalten sind. An einem sonnigen Tag werden von dieser Buche etwa 9400 Liter CO₂ umgesetzt, wobei 12 kg Kohlenhydrat gebildet werden. Der Baum benötigt für diese Tagesleistung 36 000 m³ Luft. Er erzeugt dabei 9400 Liter O₂ und kann somit täglich 45 000 Liter Luft regenerieren, was dem Tagesbedarf von zwei bis drei Menschen entspricht.

Will man die großartigen Fortschritte richtig einschätzen, die während der letzten Jahrzehnte bei der Aufklärung der Photosynthese gemacht wurden, so ist es zweckmäßig, sich in großen Zügen die Entdeckungsgeschichte dieses Gebietes zu vergegenwärtigen. Die experimentelle Erforschung der Photosynthese begann um das



Abhängigkeit der Photosynthese von der Beleuchtungsstärke und dem CO_2 -Gehalt der Luft

Jahr 1600 mit der Beobachtung des niederländischen Arztes und Naturforschers J. B. van Helmont (1577–1644), daß eine Weide in einem mit Erde gefüllten Topf zu einem Baum heranwuchs, ohne daß eine Abnahme der Erdmenge im Topf festzustellen war. Mit der Annahme, daß die Substanz des Baumes aus dem Wasser stamme, trat er zum ersten Mal nach 2000 Jahren der von Aristoteles begründeten Meinung entgegen, nach der die Pflanzen aus dem Humus entstehen würden. Der Hypothese van Helmonts wurde 1727 von dem »Vater der Pflanzenphysiologie« Stephan Hales (1677–1761) widersprochen, der die Luft als Quelle der pflanzlichen Ernährung bezeichnete. Durch Jan Ingenhousz (1730–1799), Jean Senebier (1742–1809) und N. T. de Saussure (1767–1845) konnte schließlich um die Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert nachgewiesen werden, daß die Bildung der



Die Methode der kontinuierlichen Kultivierung photoautotropher Organismen nach dem Chemostatenprinzip ermöglicht es dem Pflanzenphysiologen unter anderem, den Einfluß verschiedener Lichtqualitäten auf den Stoffwechsel der Pflanzen zu untersuchen. Der

abgebildete Arbeitsplatz des Wissenschaftsbereichs Pflanzenphysiologie der Sektion Biologie an der Universität Jena ermöglicht auch eine kontinuierliche Kultivierung der kleinsten Blütenpflanze, *Wolffia arrhiza*.



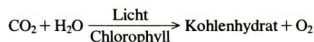
Julius Sachs (1832–1897) gilt als Begründer der neueren Pflanzenphysiologie.

pflanzlichen Substanz nur in grünen Pflanzenteilen unter Beteiligung des Lichts erfolgt, daß die Pflanzen zu ihrer Ernährung neben Kohlendioxid auch Wasser aufnehmen und dafür Sauerstoff abscheiden. Unbeantwortet blieb zunächst die Frage nach der chemischen Natur der von den Pflanzen aus CO_2 und O_2 gebildeten Substanzen sowie die nach der Funktion des für das Pflanzenwachstums unerläßlichen Sonnenlichts.

Die für das Verständnis der Photosynthese entscheidende Erkenntnis, daß es sich dabei um einen Prozeß zur Umwandlung von Lichtenergie in chemisch nutzbare Energie handelt, geht auf den Entdecker des Gesetzes von der Erhaltung der Energie, den Heilbronner Arzt und Naturforscher Julius Robert Mayer (1814–1878), zurück. Seine Vorstellungen zur Bedeutung der Photosynthese lassen sich nicht anschaulicher wiedergeben, als er es 1848 in seiner Schrift »Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhang mit

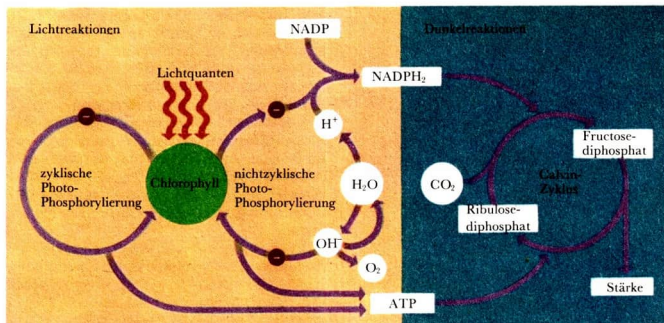
dem Stoffwechsel« selbst formulierte: »Die Natur hat sich die Aufgabe gestellt, das der Erde zuströmende Licht im Fluge zu erhaschen, und die beweglichste aller Kräfte, in starre Formen umgewandelt, aufzuspeichern. Zur Erreichung dieses Zieles hat sie die Erdkruste mit Organismen überzogen, welche lebend das Sonnenlicht in sich aufnehmen und unter Verwendung dieser Kraft eine fortlaufende Summe chemischer Differenz erzeugen. Diese Organismen sind die Pflanzen. — Es findet in der Pflanze nur eine Umwandlung, nicht eine Erzeugung von Materie statt.«

Der Beweis, daß als erstes nachweisbares Produkt der Photosynthese in den Chloroplasten Stärke, also ein Kohlenhydrat, entsteht, wurde 1862 von dem Begründer der modernen Pflanzenphysiologie Julius Sachs geführt. Damit waren die unter dem Einfluß des Lichts in den grünen Pflanzen ablaufenden Syntheseprozesse in summarischer Weise erkannt worden und in folgender Formel zusammenzufassen:



Ein tiefergehendes Verständnis der Photosynthese wurde durch die gegen Ende des 19. Jahrhunderts anlaufenden Untersuchungen über die Photosynthese der Bakterien angebahnt. Es stellte sich heraus, daß von einigen Bakteriengruppen unter der Einwirkung von Licht CO_2 ohne Freisetzung von Sauerstoff reduziert und in Glucose überführt wird. Damit lag die Annahme nahe, daß der bei der Photosynthese grüner Pflanzen freigesetzte Sauerstoff entgegen älteren Vorstellungen nicht aus dem Kohlendioxid, sondern aus seinem Reaktionspartner Wasser stammt.

Den entscheidenden Beweis für eine solche Wasserspaltung lieferte im Jahre 1937 der Botaniker Robert Hill in einem eindrucksvollen Experiment. Bei der nach ihm benannten »Hill-Reaktion« wurde eine Aufschwemmung isolierter Chloroplasten in Wasser bei Abwesenheit von Kohlendioxid dem Licht ausgesetzt. Wenn dabei dem Wasser bestimmte Eisensalze zugefügt wurden, entwickelten sich für die Dauer der Belichtung große Mengen Sauerstoff. Da kein CO_2 vorhanden war, konnte dieser Sauerstoff nur aus dem Wasser stammen. Die Eisensalze nehmen bei diesem Versuch offensichtlich an Stelle



Stark vereinfachtes Schema der Photosynthese

des Kohlendioxids den bei der Spaltung des Wassers entstandenen Wasserstoff auf. Das benutzte Eisen-III-oxalat wird dabei durch den entwickelten Wasserstoff zu Eisen-II-oxalat reduziert. Aus der Hill-Reaktion ergibt sich somit der Schluß, daß die Aufgabe des Lichts und der Chloroplasten darin besteht, die Spaltung des Wassers zu ermöglichen.

Ganz allgemein konnte aus den Experimenten Hills abgeleitet werden, daß die Photosynthese der grünen Pflanzen offensichtlich in zwei aufeinanderfolgenden Phasen abläuft, von denen die erste lichtabhängig, die zweite dagegen unabhängig von Licht ist. Die »Lichtreaktion« führt unter Beteiligung des Chlorophylls zur Spaltung des Wassers. Bei der folgenden »Dunkelreaktion« erfolgt durch den freigesetzten Wasserstoff eine Reduktion des Kohlendioxids und ein schrittweiser Aufbau von Kohlenhydrat. Das Wasser spielt demnach die Rolle eines Wasserstoffspenders (Wasserstoffdonator), während das Kohlendioxid als Wasserstoffempfänger (Wasserstoffakzeptor) fungiert. Da bei der Photosynthese der Bakterien an Stelle des Wassers Schwefelwasserstoff oder organische Verbindungen als Wasserstoffspender dienen, wird dort kein Sauerstoff freigesetzt.

Durch die Entdeckungen Hills wurde die Trennung zweier Richtungen der modernen

Photosyntheseforschung angebahnt. Das Studium der Lichtreaktionen führte auf eine Analyse des Mechanismus der photosynthetischen Energieumwandlung. Die Untersuchung der Dunkelreaktionen war gleichbedeutend mit einer Aufklärung der Biochemie der Kohlendioxidreduktion und damit der Synthese der Kohlenhydrate. Die Zusammenhänge beider Prozeßfolgen sind in unserer Abbildung stark vereinfacht dargestellt. Beide Phasen der Photosynthese umfassen zahlreiche Einzelreaktionen, bei deren Erforschung seit 1950 wesentliche Erkenntnisse erzielt wurden. Für ein Verständnis des Gesamtprozesses müssen wir uns mit ihnen im Folgenden näher beschäftigen.

Die Umwandlung der Lichtenergie in biochemisch verwertbare Energie

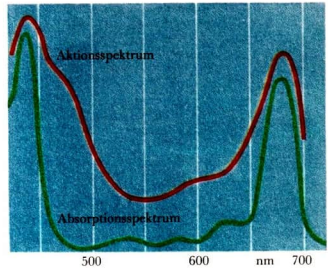
Damit die Strahlungsenergie des Sonnenlichts in biologisch verwertbare chemische Energie umgewandelt werden kann, muß sie zunächst von den Farbstoffen der grünen Pflanzen absorbiert werden. Genauere Analysen haben ergeben, daß in den photosynthetisch aktiven Chloroplasten der höheren Pflanzen vor allem zwei chemisch

nahe miteinander verwandte Formen des wasserunlöslichen Blattgrüns vorkommen, das blaugrüne Chlorophyll a und das gelbgrüne Chlorophyll b. Daneben sind in geringer Menge stets auch orangerote oder gelbe Carotinoide vorhanden, die als ungesättigte Kohlenwasserstoffe ebenfalls wasserunlöslich sind.

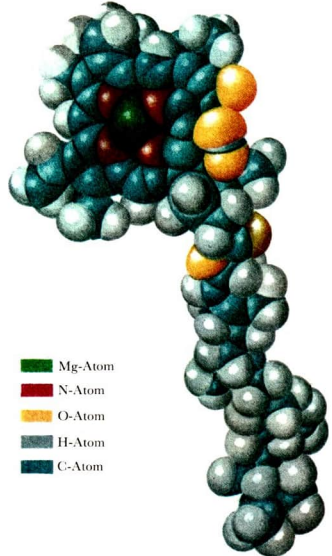
Daß die von diesen Farbstoffen absorbierte Lichtenergie tatsächlich für die Photosynthese genutzt wird, ergibt sich aus einem Vergleich ihrer Absorptionsspektren mit dem Aktivitätsspektrum der Photosynthese. Die Chlorophylle absorbieren aus dem gesamten Spektrum des Sonnenlichts nur blaue und rote Strahlung. Experimente mit einfarbigem Licht zeigen, daß gerade in diesen Spektralbereichen die größte Aktivität der Photosynthese zu beobachten ist. Diese Übereinstimmung deutet auf eine photosynthetische Wirksamkeit des vom Chlorophyll absorbierten Lichts hin. Wenn in unserer Abbildung das Aktionsspektrum der Photosynthese im Spektralbereich von etwa 480 nm eine stärkere Abweichung von den Absorptionsspektren der Chlorophylle zeigt, so geht daraus hervor, daß auch die von den Carotinen in diesem Bereich absorbierte Strahlung photosynthetisch wirksam wird. Da nur Chlorophyll a selbst photosynthetisch aktiv ist, wirken die übrigen Pigmente, indem sie absorbierte Energie auf dieses übertragen.

Die Chlorophylle sind mit dem Häm des roten Blutfarbstoffs eng verwandt. Sie besitzen einen Porphyrinkern aus vier Pyrrolringen, in dessen Zentrum sich ein Magnesiumatom befindet, sowie einen fünften, stickstofffreien Zyklopentanonring. Das Molekül besitzt zwei Karboxylgruppen, von denen eine mit Methanol, die andere mit dem langkettigen Alkohol Phytol verestert ist (Abbildung). Chlorophyllmoleküle zeigen somit eine »kaulquappenähnliche« Gestalt mit einem hydrophilen, wasseranziehenden Kopf in Form des Ringsystems des Porphyrins und dem hydrophoben, wasserabstoßenden Phytolschwanz.

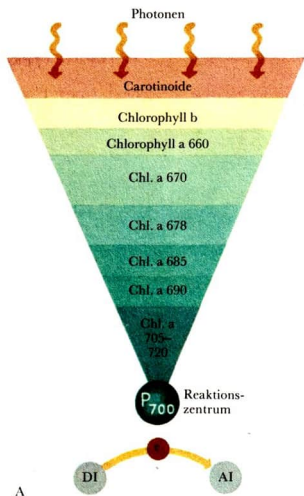
Seine Eignung als Photosynthesepigment verdankt das Chlorophyll mehreren spezifischen Eigenschaften. Das Molekül besitzt infolge der zahlreichen konjugierten Doppelbindungen seines Porphyrinringsystems viele besonders bewegliche π -Elektronen, die nicht Einzelatomen, sondern dem gesamten konjugierten System



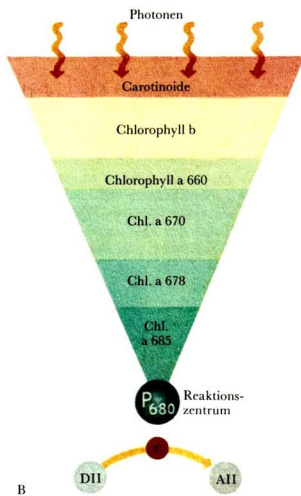
Vergleich zwischen dem Aktionsspektrum der Photosynthese eines Blattes und dem Absorptionsspektrum von Chlorophyll a



Strukturmodell des Chlorophyllmoleküls



A



B

Schematische Darstellung der Pigmentverteilung auf die bei der Photosynthese wirksamen Pigmentsysteme. A Pigmentsystem 1, B Pigmentsystem 2

zugeordnet werden können. Da nur wenig Energie benötigt wird, um ein π -Elektron auf ein höheres Niveau zu bringen, genügt die energiearme, relativ langwellige Strahlung zur Anregung des Chlorophyllmoleküls.

Eine zweite wichtige Eigenschaft der Chlorophyllmoleküle ist ihre Fähigkeit, absorbierte Strahlungsenergie auf andere Moleküle zu übertragen und von anderen Molekülen zu übernehmen. Die Energieübertragung erfolgt dabei immer in Richtung auf ein Pigmentmolekül, das Licht von größerer Wellenlänge absorbiert als das energiespendende.

Von großer Bedeutung ist schließlich die Tatsache, daß die Absorptionseigenschaften des Chlorophylls a von den Molekülen seiner Umgebung im Chloroplasten beeinflusst werden. Es unterscheidet sich demzufolge das Absorptionsspektrum des gelösten Chlorophylls a von dem

im Chloroplasten der lebenden Zelle. So liegen in den Chloroplasten der höheren Pflanzen mehrere Sorten des Chlorophylls a vor, die durch lockere Bindung an verschiedene Proteine eine Verschiebung der Maxima ihrer Lichtabsorption in den langwelligeren Spektralbereich zeigen. Von besonderem Interesse sind jene Chlorophyll-a-Moleküle, die das Absorptionsmaximum bei der Wellenlänge 700 nm oder 680 nm haben und demzufolge als »Pigment 700« (P 700) und »Pigment 680« (P 680) bezeichnet werden. Beide Chlorophyll-a-Sorten zeigen bei Belichtung mit bestimmten Wellenlängen eine reversible Absorptionsänderung. So beobachtet man bei P 700 eine Abnahme der Absorption im Spektralbereich 700 bis 703 nm. Man nimmt an, daß diese »Ausbleichung« als Photooxydation des P 700 zu deuten ist. Dies bedeutet, daß das Chlorophyllmolekül unter dem Einfluß des Lichts vorübergehend ein energiereiches Elektron verliert.

Seit dem Jahre 1957 wissen wir, daß bei der Photosynthese zwei Lichtreaktionen zusammenwirken, von denen die eine noch mit Wellen-

längen von 700 nm arbeitet, während die zweite kürzere Wellenlängen benötigt. Es hat sich herausgestellt, daß beide Reaktionen in getrennten Photosystemen ablaufen, die jeweils mehrere hundert Pigmentmoleküle umfassen, von denen aber immer nur ein Molekül Chlorophyll a photochemisch aktiv ist. Unsere Abbildung veranschaulicht schematisch die quantitative Zusammensetzung der beiden Pigmentsysteme und zugleich den Weg der Energieübertragung in ihnen.

Die Lichtreaktionen beginnen mit der Absorption von Lichtquanten durch die Farbstoffmoleküle der beiden Pigmentsysteme. Man nimmt an, daß die 300 bis 400 zu einem Photosystem gehörenden Moleküle so um ein photochemisch aktives Chlorophyll-a-Molekül angeordnet sind, daß sie ihre aus den Photonen stammende Anregungsenergie schrittweise auf dieses übertragen. Da die Energieleitung immer nur in einer Richtung von Pigmentmolekülen mit einem Absorptionsmaximum im Bereich kürzerer Wellenlängen zu solchen Molekülen erfolgt, die bei größeren Wellenlängen maximal absorbieren, gelangt die Energie zwangsläufig zu dem Molekül des aktiven Zentrums. Beim Photosystem I ist dies ein Molekül Chlorophyll-a-700 (Pigment 700), beim Photosystem II hingegen Chlorophyll-a-680 (Pigment 680). Da alle Pigmentmoleküle eines Photosystems mit ihren unterschiedlichen Absorptionsmaxima bei der Energieaufnahme mitwirken, kann eine größere Energiemenge absorbiert werden, als es allein das photochemisch aktive Molekül könnte. Im Unterschied zu dem als Energiefalle wirkenden Chlorophyll-a-Molekül im »Reaktionszentrum« kann man alle übrigen Pigmentmoleküle des Photosystems als »Antennenpigmente« bezeichnen.

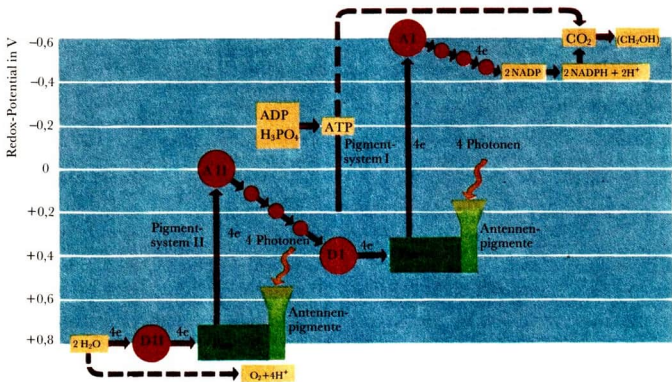
Wenn die vom Pigmentsystem I absorbierte Strahlungsenergie zu dem im Reaktionszentrum befindlichen Chlorophyllmolekül »P 700« weitergeleitet wurde oder wenn dieses direkt ein Lichtquant aufgenommen hat, so besitzt es ein energiereiches Elektron, das auf ein Empfänger-molekül (Akzeptor) übertragen werden kann. Die chemische Natur dieses primären Elektronenakzeptors ist noch nicht eindeutig bekannt. Auf jeden Fall kann das aus dem Chlorophyllmolekül freigesetzte Elektron im weiteren zwei verschiedene Wege einschlagen.

Beim zyklischen Elektronentransport gelangt das energiereiche Elektron über eine Kette von Elektronenüberträgern wieder zum P 700 zurück. Die bei diesem Rücktransport frei werdende Energie wird zum Aufbau von ATP aus ADP und anorganischem Phosphat verwendet. Wir bezeichnen diesen unter dem Einfluß des Sonnenlichts erfolgenden Syntheseprozess als zyklische Photophosphorylierung.

Ein nichtzyklischer oder linearer Elektronentransport liegt vor, wenn die aus dem P 700 freigesetzten Elektronen über mehrere Zwischenstufen auf das als Endempfänger der Elektronen dienende NADP^+ übertragen werden. Diese Verbindung wird dabei unter Aufnahme von Protonen, die durch Wasserspaltung freigesetzt wurden, zu $\text{NADPH} + \text{H}^+$ reduziert.

Das bei der ersten Lichtreaktion aus dem P 700 herausgelöste Elektron wird durch ein aus der zweiten Lichtreaktion stammendes Elektron ersetzt. Bei der zweiten Lichtreaktion werden vom P 680 angeregte Elektronen freigesetzt, die über eine Reihe von Elektronenüberträgern unter schrittweiser Verringerung des Redoxpotentials und Bildung von ATP dem ersten Photosystem zugeleitet werden. Der dadurch verursachte Elektronenmangel des Chlorophyll-Moleküls P 680 wird durch das als Elektronenspender dienende Wasser aufgefüllt. Das Wasser wird bei diesem Prozeß durch Elektronenentzug oxidiert, wobei Protonen und Hydroxylionen frei werden. Während die Protonen für die im Rahmen der ersten Lichtreaktion erfolgende Reduktion des NADP^+ zur Verfügung stehen, setzen sich die Hydroxylradikale zu H_2O und O_2 um. Der aus dem Wasser entstehende Sauerstoff kann somit als eine Art Abfallprodukt der Photosynthese angesehen werden. Wie die als »Photolyse« bezeichnete photochemische Spaltung des Wassers im einzelnen abläuft, ist freilich bis heute noch nicht genau bekannt.

Unsere Abbildung veranschaulicht in stark vereinfachter Form den bei den beiden Lichtreaktionen der Photosynthese erfolgenden Elektronentransport. Es ist erkennbar, daß durch das geordnete Zusammenwirken der Lichtreaktionen in beiden Photosystemen von den angeregten Elektronen eine Potentialdifferenz von insgesamt 1,2 Volt überwunden wird. Bei der Aufklärung der chemischen Natur der am photosynthetischen Elektronentransport beteiligten



Schematische Darstellung des bei den Lichtreaktionen der Photosynthese erfolgenden Elektronentransports. A Akzeptor (Empfängermolekül), D Donor (Elektronenspender). Näheres im Text

Substanzen konnten in den letzten Jahrzehnten wichtige Fortschritte erzielt werden. Wir wissen, daß Chinone, Cytochrome, Metallproteide, Flavoproteide und Pyridinnucleotide beteiligt sind. Erst im Jahre 1962 wurde das eisenhaltige Protein Ferredoxin entdeckt, dem im Elektronentransportsystem der Pflanze offensichtlich eine besondere Bedeutung zukommt. Ferredoxin gilt als das stärkste biologische Reduktionsmittel und vermittelt bei der Photosynthese über ein Flavoprotein, die Ferredoxin-NADP-Reduktase, die Reduktion des NADP und damit den letzten Schritt der photosynthetischen Lichtreaktionen.

Der Weg des Kohlenstoffs bei der Photosynthese

Als Endprodukte der photosynthetischen Lichtreaktionen werden das Reduktionsmittel $\text{NADPH} + \text{H}^+$ und energiereiches ATP gebildet.

Beide Verbindungen fließen, wie unsere Abbildung zeigt, als eine Art »Reduktionskraft« in die Dunkelreaktionen ein und verbinden damit die lichtabhängigen und lichtunabhängigen Reaktionen der Photosynthese. Sie ermöglichen letzten Endes die Reduktion des Kohlendioxids und die Bildung von Kohlenhydraten, die in einer komplizierten zyklischen Reaktionsfolge vor sich geht.

Der Weg, den der Kohlenstoff bei der Photosynthese bis zum Aufbau der Kohlenhydrate nimmt, blieb lange Zeit unklar. Dies war vor allem dadurch bedingt, daß die Bildung der Kohlenhydrate über zahlreiche, schnell aufeinanderfolgende Zwischenreaktionen erfolgt und die unbeständigen Zwischenprodukte nur in geringer Menge vorhanden sind. Es gelang erst durch die Verwendung radioaktiven Kohlenstoffs, die bei den Zwischenreaktionen gebildeten Moleküle zu markieren und ihre chemische Natur aufzuklären.

Bei diesen Untersuchungen geht der Biochemiker im Prinzip so vor, daß er einer Aufschwemmung von einzelligen Algen oder isolierten Chloroplasten während der Photosynthese CO_2 mit dem radioaktiven Kohlenstoff ^{14}C gibt. Die Versuchsobjekte werden nach einer wenigen Sekunden bis Minuten dauernden Belichtung durch Überführen in ein organisches

Lösungsmittel, wie kochenden 80%igen Alkohol oder Aceton, abgetötet und extrahiert. Anschließend werden die in den Extrakten enthaltenen Verbindungen chromatographisch getrennt und ihre Lage auf dem Chromatogramm autoradiographisch bestimmt. Das geschieht, indem ein Röntgenfilm im Dunkeln in engen Kontakt mit dem Chromatogramm gebracht und durch die Strahlung des radioaktiven Kohlenstoffs an jenen Stellen geschwärzt wird, wo auf dem Chromatogramm die ^{14}C -haltigen Verbindungen liegen. Die auf solche Weise lokalisierten Photosyntheseprodukte kann man dann herauslösen und chemisch identifizieren.

In mühsamen Untersuchungen gelang es 1956 einer Arbeitsgruppe unter der Leitung von Melvin Calvin (geb. 1911), den Reaktionsablauf bei der photosynthetischen Reduktion des Kohlend-



Melvin Calvin (geb. 1911) gelang es, durch radioaktive Markierung den Reaktionsweg des Kohlenstoffs bei der Photosynthese aufzuklären. Er erhielt 1961 den Nobelpreis.

oxids und damit den Weg des Kohlenstoffs bei der Synthese der Kohlenhydrate aufzuklären. Für seine fundamentalen Forschungsergebnisse erhielt Calvin im Jahre 1961 den Nobelpreis.

Die komplizierte Reaktionsfolge der Kohlenhydratbildung, an der mindestens 15 Einzelreaktionen beteiligt sind, erfolgt in drei aufeinanderfolgenden Schritten. Zuerst wird in einer »Karboxylierungsphase« unter dem Einfluß eines spezifischen Enzyms, der »Ribulose-1,5-Diphosphat-Karboxylase«, CO_2 an einen Zucker mit 5 Kohlenstoffatomen, das Ribulose-1,5-diphosphat, gebunden. Das unmittelbare Produkt dieser Karboxylierungsreaktion ist nicht bekannt. Es ist äußerst instabil und wird unter Beteiligung von Wasser sofort in zwei Moleküle Phosphoglycerinsäure mit jeweils drei Kohlenstoffatomen gespalten. Diese Spaltung wird übrigens vom gleichen Enzymkomplex bewerkstelligt, der für die Karboxylierung verantwortlich ist.

Im zweiten Schritt der Kohlenhydratbildung erfolgt unter Einsatz des bei den Lichtreaktionen gebildeten Reduktionsmittels $\text{NADPH} + \text{H}^+$ und des ATP die Reduktion der zuvor entstandenen 3-Phosphoglycerinsäure zu Glycerinaldehyd-3-phosphat. Da diese Reaktion Energie erfordert, ist sie mit dem Verbrauch von ATP verknüpft. Aus 3-Phosphoglycerinsäure und ATP entstehen zunächst 1,3-Diphosphoglycerinsäure und ADP. Erst diese zweifach phosphorylierte Glycerinsäure wird durch $\text{NADPH} + \text{H}^+$ zum Glycerinaldehyd-3-phosphat, einem Zuckerphosphat mit drei Kohlenstoffatomen, reduziert.

Ein Teil der so gebildeten Triosen wird in höhermolekulare Kohlenhydrate wie Fructose, Glucose und Saccharose umgesetzt, die den Chloroplasten verlassen und dem übrigen Stoffwechsel der Pflanze zugeführt oder in Stärke umgewandelt und in den Plastiden gespeichert werden. Ein großer Teil der Photosyntheseprodukte durchläuft jedoch eine Regenerationsphase, die wieder zur Bildung der Ausgangssubstanz Ribulose-1,5-diphosphat führt.

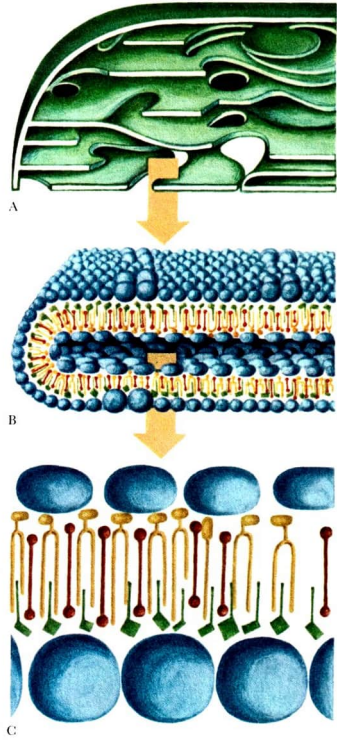
Die »Regenerationsphase« der Photosynthese ist zur ständigen Wiederherstellung der Akzeptorsubstanz für die Anlagerung des CO_2 notwendig. In einer komplizierten Reaktionsfolge entstehen aus zehn Molekülen Glycerinaldehyd-3-phosphat schließlich sechs Moleküle Ribulose-1,5-diphosphat. Durch diese Regenerationsphase

wird die Umsetzung des Kohlenstoffs bei der Photosynthese zu einem Kreisprozeß geschlossen, der nach seinem Entdecker »Calvin-Zyklus« genannt wird.

Nach der Aufklärung des Calvin-Zyklus glaubte man für ein Jahrzehnt, dies sei der universelle, für alle Pflanzen gültige Weg der Kohlendioxidreduktion. Im Jahre 1966 gelang dann jedoch den beiden Australiern Hatch und Slack der Nachweis, daß es noch einen zweiten Weg gibt, der vor allem von Pflanzen der Tropen und Subtropen beschritten wird. Es ist für diesen Typ der Kohlenstoffumsetzung charakteristisch, daß als erstes Produkt der Photosynthese nicht Phosphoglycerinsäure, sondern Malat oder Aspartat entsteht. Da es sich bei diesen beiden Verbindungen um Moleküle mit 4 Kohlenstoffatomen handelt, spricht man auch vom C₄-Typ der Photosynthese. Man nimmt an, daß bei C₄-Pflanzen das CO₂ zunächst an einer Verbindung mit drei Kohlenstoffatomen angelagert und dabei der C₄-Körper Oxalacetat gebildet wird. Das Oxalacetat erfährt sofort eine Umsetzung zu Malat oder Aspartat. Aus diesen C₄-Verbindungen wird dann CO₂ freigesetzt, an Ribulosediphosphat angelagert und damit in den normalen Calvin-Zyklus eingeschleust. Im Grunde handelt es sich also bei dem C₄-Typ der Photosynthese darum, daß dem Calvin-Zyklus ein Mechanismus vorgeschaltet ist, durch den das CO₂ zunächst in einer Verbindung mit vier Kohlenstoffatomen festgelegt und in den Blättern konzentriert wird.

Die Organisation des Photosyntheseapparats

Zu den grundlegenden Erkenntnissen der Biologie gehört das Prinzip der wechselseitigen Abhängigkeit von Struktur und Funktion, das uns in den verschiedenen Organisationsebenen der Lebewesen ein Verständnis der Lebenserscheinungen erleichtert. In diesem Sinne verspricht die genauere Kenntnis des Feinbaues der Chloroplasten bis zum molekularen Bereich ebenso ein besseres Verständnis der komplizierten Reaktionsfolgen der Photosynthese, wie uns



- Proteinmoleküle
- Chlorophyllmoleküle
- Lipidmoleküle
- Carotinoidmoleküle

Organisation des Photosyntheseapparats. A Schnitt durch einen Chloroplasten, B Strukturmodell eines Thylakoids, C Modell der Molekularstruktur einer Thylakoidmembran

die genaue Erforschung dieser biochemischen und physikalischen Prozesse die Struktur des Chloroplasten verstehen hilft. Die Organisation des Photosyntheseapparats ist so zu einem zentralen Problem der Botanik geworden, um dessen Aufklärung sich Elektronenmikroskopiker, Pflanzenphysiologen, Biochemiker und Biophysiker gemeinsam unter Einsatz der verschiedenartigsten Forschungsmethoden bemühen.

Im Jahre 1954 gelang erstmals der Nachweis, daß isolierte Chloroplasten auch außerhalb der lebenden Zelle den gesamten komplexen Photosyntheseprozess ausführen können. Die Chloroplasten müssen somit nicht nur die zur Durchführung der Lichtreaktionen erforderlichen Photosynthesepigmente und Enzyme, sondern auch die vollständige Enzymgarnitur der Dunkelreaktionen enthalten. Durch Auftrennung der Chloroplasten in eine Thylakoid- und eine Matrixfraktion wurden die Voraussetzungen für eine nähere Lokalisierung der Teilreaktionen des Photosyntheseprozesses geschaffen. Es konnte nunmehr nachgewiesen werden, daß die Lichtreaktionen an den Thylakoidmembranen ablaufen, während die zur Synthese der Kohlenhydrate führenden Dunkelreaktionen im inneren Kompartiment, der Matrix des Chloroplasten, lokalisiert sind.

Von besonderem Interesse war natürlich die Frage nach der molekularen Organisation der Thylakoidmembranen. Trotz aller Bemühungen gelang es aber bisher noch nicht, die Befunde der Elektronenmikroskopiker und Biochemiker mit den Ergebnissen röntgenographischer Untersuchungen widerspruchsfrei zu verknüpfen und allgemein akzeptierte Vorstellungen über den molekularen Aufbau der Thylakoide zu entwickeln. Unsere Abbildung kann somit nur als ein Beispiel der verschiedenen vorgeschlagenen Membranmodelle verstanden werden. Die Thylakoidmembran ist danach ähnlich wie andere Membranstrukturen der Zelle als Lipoproteinmembran aufgebaut. Sie unterscheidet sich jedoch von ihnen durch den Einbau der Photosynthesepigmente. Während die Carotinoide ganz in die Lipidschicht eingelagert sind, ragen die Chlorophyllmoleküle nur mit ihrem hydrophoben Phytolschwanz hinein. Die hydrophilen Porphyrinscheiben der Chlorophyllmoleküle liegen an der Grenze zwischen der Lipid- und Proteinschicht. In der so entstehenden

dicht gepackten, monomolekularen Porphyrinlage der Thylakoidmembran ist eine verlustlose Energieübertragung von Molekül zu Molekül möglich. Im Unterschied zum allgemeinen Membranmodell von Danielli ist danach in der Thylakoidmembran nur eine Lipidschicht vorhanden, während die zweite durch eine monomolekulare Chlorophyllschicht ersetzt wird. Der Lipid- und Pigmentschicht sind beiderseits globuläre Proteinmoleküle aufgelagert. Neben den strukturbildenden Proteinen finden sich hier die für die Photosynthesereaktionen erforderlichen Enzymmoleküle eingelagert. An der zur Chloroplastenmatrix gerichteten Seite der Thylakoidmembran sind mehrere Enzymkomplexe dargestellt.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen führten in neuerer Zeit zu der Erkenntnis, daß die äußerlich relativ glatte Thylakoidmembran aus globulären Partikeln unterschiedlicher Größe aufgebaut ist. Ob die mit Hilfe der Gefrierätzmethode nachweisbaren, aus vier Grundeinheiten aufgebauten »Tetrapartikel« als funktionelle Einheiten der Lichtreaktionen gedeutet werden können, ist noch umstritten. Über die räumliche Anordnung der beiden Photosysteme ist ebenfalls wenig bekannt. Allerdings ist es mit physikalischen Methoden gelungen, die Thylakoidmembranen in zwei Partikelfraktionen zu zerlegen, die weitgehend die Eigenschaften der Photosysteme I oder II aufweisen. Von einer genauen Kenntnis der räumlichen Anordnung aller an der Photosynthese beteiligten Komponenten sind wir jedoch noch weit entfernt. Es sei erwähnt, daß manche Modellvorstellungen von einem asymmetrischen Aufbau der Thylakoidmembran ausgehen, wobei der Lipid- und Pigmentschicht nur eine Proteinschicht aufliegt, und zwar an der Seite der Porphyrinringe.

Die Leistungen des tierischen Organismus

Auf die Frage nach den charakteristischsten Eigenschaften des tierischen Organismus wird der Biologe zunächst auf die heterotrophe Ernährung des Tieres hinweisen, aus der sich alle

wesentlichen Organisationsmerkmale des Tierkörpers ableiten lassen. Im Gegensatz zur autotrophen Pflanze ist das Tier darauf angewiesen, seinen Bedarf an Energie und organischen Baustoffen durch Aufnahme von Nahrung zu decken, die von Pflanzen oder anderen Lebewesen aufgebaut wurde. Diese muß von ihm durch eine gerichtete Tätigkeit aus der Umgebung gewonnen werden.

In der überwiegenden Mehrzahl aller Fälle wird das Tier durch eine aktive Fortbewegung seine Nahrungsquellen aufsuchen. Damit es diese Nahrung auch findet, muß es sich ständig über den Zustand seiner Umgebung informieren. Es muß die Nahrung erkennen, sie durch kontrollierte Bewegungen ergreifen und in seinen Körper aufnehmen. Neben der Bewegungsfähigkeit gehört somit die Tätigkeit der Sinnesorgane und des Nervensystems zu den typischsten Leistungen des tierischen Organismus. Es wird so verständlich, daß in den älteren Lehrbüchern der Zoologie der Fortbewegungsapparat, das Nervensystem und die Sinnesorgane als eigentlich tierische oder »animale« Organe allen anderen Organsystemen gegenübergestellt wurden, die man als »vegetative« Organe bezeichnete.

Wenn diese Unterscheidung in wissenschaftlicher Hinsicht auch nur noch von historischem Interesse ist, so hat sie doch auf jene Wesenszüge der tierischen Organisation aufmerksam gemacht, die dem Nichtbiologen auch heute bei der Frage nach den Unterschieden von Pflanze und Tier in erster Linie auffallen. Er stellt fest, daß sich ein Tier bewegt und ein charakteristisches Verhalten zeigt, indem es sich aktiv mit seiner Umwelt auseinandersetzt. Die Leistungen des Verdauungssystems, der Atmungsorgane, des Blutgefäßsystems, der Ausscheidungsorgane oder die Vorgänge der Keimzellenbildung bleiben der äußeren Betrachtung des tierischen Lebens zunächst verborgen.

Ziel der Tierphysiologie ist die experimentelle Untersuchung aller Leistungen des tierischen Organismus und die Aufklärung der ihnen zugrunde liegenden Gesetzmäßigkeiten. Die damit umrissene Aufgabe scheint dem, der tiefer in die physiologische Problematik eindringt, grenzenlos zu sein. Sie beginnt auf der Ebene der Moleküle und Energieumsätze, schreitet fort zu den physiologischen Prozessen in der Zelle und muß über die Leistungen der verschiedenen



Johannes Müller (1801–1858) hat als bedeutender Physiologe, Anatom und Zoologe des 19. Jahrhunderts einen großen Einfluß auf die Entwicklung der neueren Biologie ausgeübt.

Organe und Organsysteme schließlich zu einer Integration all dieser Prozesse in der Aktivität des Gesamtorganismus vordringen. Wenn wir bedenken, daß heute über eine Million verschiedene Tierarten unseren Planeten bevölkern, die sich nicht nur in ihrer Gestalt, sondern auch in vielfältigen Besonderheiten ihrer physiologischen Eigenschaften unterscheiden, so wird klar, daß nur eine sehr kleine Auswahl von Tierarten Gegenstand ausführlicher tierphysiologischer Untersuchungen sein kann.

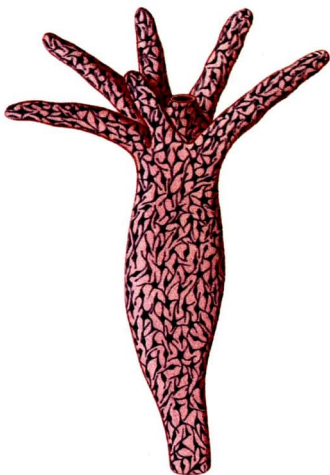
Geht man von der erwähnten traditionellen Unterscheidung einer »animalischen« und »vegetativen« Tierphysiologie aus, so kann man feststellen, daß in den vergangenen Jahrzehnten die erste in zunehmendem Maße das Interesse der Forscher erregt hat. Die Neurobiologie im weiteren Sinne, die sich mit den Leistungen des Nervensystems, der Sinnesorgane und den neu-

ralen Grundlagen des Verhaltens beschäftigt, ist zum umfangreichsten Teilgebiet der Tierphysiologie geworden. Ursache dieser imposanten Entwicklung der neurobiologischen Forschung war sicherlich nicht nur die Faszination, die von den überraschenden Leistungen der Sinnesorgane und des Nervensystems der höheren Tiere und des Menschen ausgeht. Als wesentlicher Faktor muß auch das Interesse der praktischen Medizin an den Ergebnissen der Neuropsychologie genannt werden. Ein wichtiger Anstoß war weiterhin der vielfach angestellte Vergleich der Leistungen des Nervensystems und der Sinnesorgane mit der begrenzten Leistungsfähigkeit technischer Systeme, der die Hoffnung auf eine Nutzung neuropsychologischer Erkenntnisse für die Belange der Technik weckte. Nicht zuletzt wurde erst durch die Ende der vierziger Jahre erfolgte Entwicklung geeigneter Untersuchungsmethoden und elektronischer Geräte die Voraussetzung geschaffen, um die Leistungen des Nervensystems und der Sinnesorgane einer tiefergreifenden physikalisch-chemischen Analyse zugänglich zu machen.

Die Organisation des Nervensystems

Das Leben eines höheren Tieres ist durch das komplizierte Zusammenspiel zahlreicher Organe charakterisiert, die im Rahmen einer Arbeitsteilung jeweils spezielle Aufgaben im Dienste des Gesamtorganismus verrichten. Jedes Organ besitzt zwar eine gewisse Selbständigkeit, kann aber nur im Zusammenwirken mit den anderen auf die Dauer leben und seine Funktion erfüllen. Für die Existenz des Gesamtorganismus ist eine ständige Kontrolle und Koordination der Tätigkeit aller Organe erforderlich, die einen Informationsaustausch zwischen den Teilen des Körpers zur Voraussetzung hat. Im Verlaufe der Evolution wurden zur Verrichtung dieser Funktionen vom tierischen Organismus zwei Kommunikationssysteme entwickelt, das Hormonsystem und das Nervensystem.

Das hormonale Kommunikationssystem bewirkt eine Steuerung von Organfunktionen und die physiologische Integration des tierischen Organismus durch Aussendung chemischer Botenstoffe, der Hormone. Die Hormonbildungsstätten können somit als Informationssender betrachtet werden, deren Produkte als chemische Informationsträger meist über die Informationskanäle des Blutgefäßsystems oder die Leibeshöhlenflüssigkeit zum Erfolgsorgan, dem Empfänger, transportiert werden. Die Zellen des Erfolgsorgans verfügen über spezifische Rezeptoren, die mit dem Hormon reagieren und damit eine Steuerung der Zellfunktion auslösen. Das Hormonsystem kann eine sinnvolle Steuerung der Organfunktionen nur dann erreichen, wenn die Abgabe der verschiedenen Hormone selbst in qualitativer und quantitativer Hinsicht vom Organismus geregelt wird. Bei der hormonellen Kommunikation handelt es sich um eine Fernwirkung, wobei die Geschwindigkeit der Infor-



Netzförmiges Nervensystem des Süßwasserpolyphen
Hydra

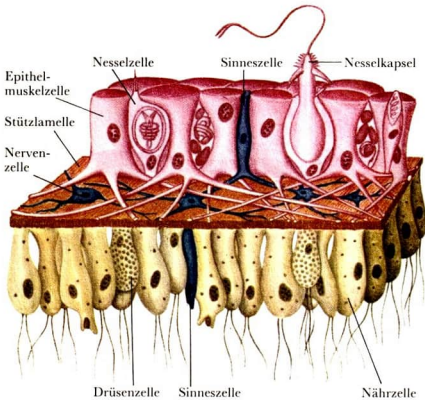
mationsübertragung von der Ausbreitungsgeschwindigkeit des als Hormonträger dienenden Blutes oder der Körperflüssigkeit abhängt.

Die Leistungsfähigkeit des Hormonsystems bei der Koordination der Organfunktionen wird in zweifacher Hinsicht begrenzt. Es reagiert auf Grund des erforderlichen Hormontransportes relativ langsam. Da ein Hormon alle gleichartig differenzierten Zellen in übereinstimmender Weise beeinflusst, ist eine unterschiedliche Steuerung gleicher Organe in verschiedenen Körperregionen des Tieres nicht möglich. Es wird so verständlich, daß für die Koordination der Organleistungen eines zu aktiver Fortbewegung befähigten Tieres, das seine Nahrung aktiv aufsucht und sich bei der Fortbewegung mit einer ständig wechselnden Umwelt auseinanderzusetzen hat, die Entwicklung eines schneller und differenzierter wirkenden Kommunikationssystems – des Nervensystems – erforderlich war.

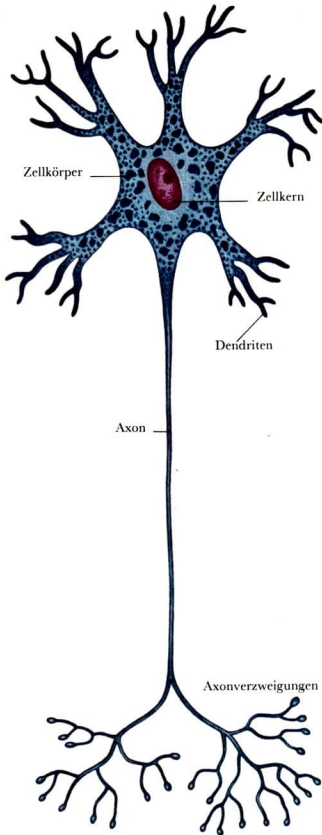
Vergleicht man die Nervensysteme verschiedener Tiergruppen miteinander, so kann man feststellen, daß deren Ausbildung von der Organisationshöhe und Mannigfaltigkeit der Lebensäußerungen des betreffenden Tieres abhängt. In seiner einfachsten Form finden wir das

Nervensystem bei den Hohltieren, etwa bei unserem Süßwasserpolyphen *Hydra*, ausgebildet. Wie die Abbildung zeigt, liegen zwischen den beiden Zellschichten, aus denen die Körperwand des Polypen aufgebaut ist, zahlreiche verästelte Nervenzellen. Durch ihre Zellfortsätze sind diese zu einem flächenförmigen Nervennetz verknüpft, das wiederum mit Sinneszellen verbunden ist, die einzeln in der äußeren und inneren Zellschicht des Süßwasserpolyphen liegen. Erregungen dieser Sinneszellen gelangen so zum Nervennetz und breiten sich hier mit abnehmender Stärke nach allen Seiten aus. Die Reaktion des Tierkörpers auf schwächere Reize wird deshalb in der Umgebung des Reizortes stärker als in größerer Entfernung sein. Insgesamt ermöglicht aber das Nervennetz dem Tier eine Koordination seiner Bewegungen.

Bei den anderen Tierstämmen beobachtet man mit steigender Organisationshöhe eine zunehmende Zentralisierung des Nervensystems, die zur Voraussetzung für dessen höhere Leistungsfähigkeit wurde. Die Nervenzellen zeigen eine stärkere Differenzierung ihrer Zellform als bei den Hohltieren. Man kann an der einzelnen Nervenzelle, dem »Neuron«, verschiedene Zellregionen mit unterschiedlichen Funktionen un-



Lage und Form der Nerven- und Sinneszellen im Zellverband des Körpers einer *Hydra*



Grundaufbau einer Nervenzelle

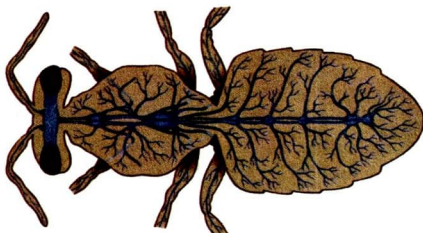
terscheiden (Abbildung). Von dem in der Umgebung des Zellkerns liegenden Zellkörper, dem »Soma« oder »Perikaryon«, gehen zahlreiche Zellfortsätze aus. Die meist in größerer Anzahl vorhandenen kürzeren Fortsätze werden auf Grund ihrer baumförmigen Verästelungen als »Dendriten« bezeichnet. Sie dienen zur Erregungsaufnahme durch die Nervenzelle. Ein Fortsatz des Neurons ist zu einer »Nervenfasern« von beträchtlicher Länge ausgewachsen, die bei großen Säugetieren in manchen Körperregionen meterlang werden kann. Aufgabe dieser Nervenfasern oder »Axone« ist die Weiterleitung der Erregung.

Mit der Ausbildung langer Axone besteht für die Nervenzellen die Möglichkeit, daß sie mit ihren Zellkörpern und verzweigten Dendriten eng zusammenrücken, da die Erregungsleitung über größere Entfernungen von den Axonen erledigt wird. Es entsteht so ein dichtes Geflecht, ein Nervenfilz, in dem die einzelnen Neurone eine viel reichere Verknüpfungsmöglichkeit mit anderen Neuronen haben, als das in dem lockeren Nervenetz des Süßwasserpolypten der Fall ist. Erste Ansätze einer solchen Konzentrierung der Nervenzellkörper kann man bei den Strudelwürmern beobachten. So besitzen die Süßwasserplanarien jederseits einen Längsstrang von »Nervenfilz«, der in der ganzen Länge mit Perikaryen von Nervenzellen besetzt ist (Abbildung). Die Stränge beider Seiten sind durch Bündel von Axonen noch mehr oder weniger netzartig oder leiterartig verbunden. Am Kopfende gehen beide »Markstränge« unter Bildung einer gehirnartigen Verbreiterung ineinander über.

Bei höher entwickelten Tiergruppen ist die Konzentration des Nervensystems in der Weise weitergegangen, daß auch in den Längssträngen die Zellkörper der Neurone noch weiter zusammengerückt sind und »Ganglien« bilden, die in der Längsrichtung ebenfalls durch reine Nervenfasern verbunden werden. In der üblichen Form ist dieser Typ eines »Strickleiternnervensystems« bei den Ringelwürmern, etwa unseren heimischen Regenwürmern, ausgebildet. Während hier in jedem Körpersegment ein Ganglienpaar zu finden ist, kann man bei vielen Insekten oder anderen Gliederfüßern eine fortschreitende Zusammenlagerung der Ganglienpaare einzelner Körperregionen beobachten. Mit der Anhäufung vieler Sinnesorgane in der Kopfregion hat sich



Nervensystem eines Strudelwurms (*Planaria*) mit Anfängen einer Konzentrierung der Nervenzellkörper in Längssträngen



Hochentwickeltes Strickleiternnervensystem eines Insekts (Biene) mit ausgeprägter Konzentration der Nervenzellkörper in Ganglien

hier ein kompliziertes, leistungsfähiges Gehirn herausgebildet (Abbildung).

Im Nervensystem der meisten Tiergruppen finden sich die drei erwähnten Strukturelemente der Ganglien, Nerven und Nervenetze wieder. Am Aufbau der Ganglien sind neben den Ansammlungen der Nervenzellen oder ihrer Zellkörper auch Hüllzellen und Bindegewebshüllen beteiligt. In den Ganglien erfolgt durch Erregungsübertragung die Kommunikation zwischen den einzelnen Nervenzellen. Als »Nerven« bezeichnen wir Bündel langer Nervenfasern (Axone), deren Zellkörper in den Ganglien oder in Sinnesorganen liegen. Auch am Aufbau der Nerven sind Hüllzellen und Bindegewebshüllen beteiligt. Wesentliche Aufgabe eines Nerven ist die schnelle Weiterleitung der Erregung zwischen verschiedenen Körperregionen.

Für das genauere Verständnis der Funktion des Nervensystems eines Tieres reicht die Kenntnis der anatomischen Verhältnisse nicht aus. Wir müssen uns deshalb einerseits mit der Feinstruktur der Neurone näher vertraut machen, andererseits eine Vorstellung von der ungeheuren Vielfalt ihrer speziellen Zellformen zu bekommen versuchen.

Eine Nervenzelle zeigt im elektronenmikro-

skopischen Bild des Zellkörpers kaum Unterschiede gegenüber anderen Tierzellen (Abbildung). In der Umgebung des großen Zellkerns findet sich meist ein stark entwickeltes endoplasmatisches Reticulum. Dessen dichter Besatz mit Ribosomen deutet auf eine intensive Proteinsynthese des Neurons hin. Man hat nachgewiesen, daß eine Gehirnzelle des Menschen ihren Proteingehalt in 14 Tagen einmal erneuert. Es wurde errechnet, daß in einer solchen Nervenzelle 15 000 Proteinmoleküle pro Sekunde synthetisiert werden. Neben dem endoplasmatischen Reticulum findet man im Cytoplasma des Perikaryons Golgi-Apparate und zahlreiche Mitochondrien, ein Hinweis auf den hohen Energiebedarf der Zelle. Während das endoplasmatische Reticulum und der Golgi-Apparat auf die Region des Perikaryons beschränkt bleiben, finden sich zahlreiche Mitochondrien auch in den Dendriten und im Axon. Auffällig ist in den Zellfortsätzen das gehäufte Vorkommen fibrillärer Strukturen, der Neurofilamente und Mikrotubuli, die aber auch im Bereich des Perikaryons zu finden sind.

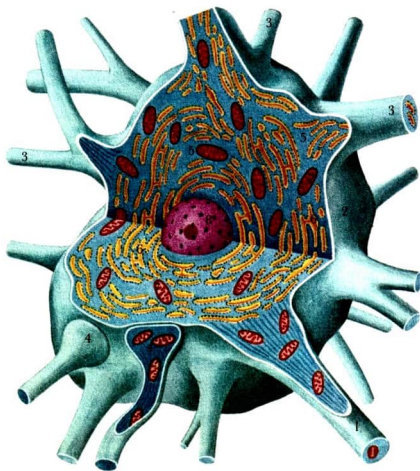
Dort, wo ein Neuron mit anderen Nervenzellen sowie mit Sinnes- oder Muskelzellen in Kontakt tritt, bildet es besondere Kontaktstrukturen aus,

die als »Synapsen« bezeichnet werden und jene Bereiche darstellen, in denen der Informationsaustausch zwischen den Zellen erfolgt. Betrachten wir eine solche Kontaktaufnahme zwischen zwei Nervenzellen näher. Synapsen werden von den Endverzweigungen des Axons gebildet, die sich meist den Dendriten oder dem Perikaryon der anderen Nervenzelle anlagern. Eine einzelne Synapse besteht somit aus zwei Anteilen, die den beiden in Kontakt stehenden Zellen zugeordnet sind. Als »praesynaptischen« Bereich bezeichnet man die oft knopfartig ausgebildeten Endigungen der Axonverzweigungen, während die ihm unmittelbar angelagerten Teile der Nachbarzelle den »postsynaptischen« Bereich der Synapse bilden.

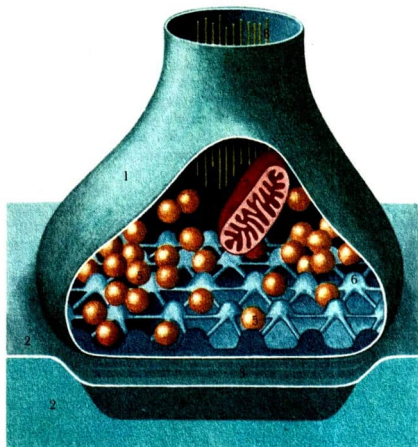
Für das Verständnis der Organisation und Funktion des Nervensystems wurde von entscheidender Bedeutung, als es 1958 mit Hilfe des Elektronenmikroskops gelang, die Feinstruktur der Synapsen aufzuklären. Besonders wichtig war der Nachweis, daß die beiden aneinander grenzenden Nervenzellen im Bereich der

Synapse durch einen feinen Spalt von 20 bis 30 nm Breite getrennt bleiben. Damit war der seit dem Ende des 19. Jahrhunderts währende Streit, ob die Zellen des Nervensystems im Bereich ihrer Kontaktstellen miteinander verschmolzen sind oder ob sie sich nur oberflächlich berühren und selbständige funktionelle Einheiten bleiben, endgültig zugunsten des letzteren, als »Neuronentheorie« bezeichneten Standpunktes entschieden.

Unsere Abbildung zeigt in schematisierter Weise den Feinbau einer Synapse. Der praesynaptische Anteil wird von einer knöpfchenartigen, höchstens 1 bis 2 µm großen Verdickung eines Axonzweiges gebildet, in dem neben Mitochondrien eine Ansammlung charakteristischer, etwa 50 bis 100 nm großer Bläschen erkennbar ist, die als »synaptische Vesikel« bezeichnet werden. Auffällig ist im Elektronenmikroskop weiterhin eine Verdickung jener Zellmembranbereiche beider Neurone, von denen die eigentliche Kontaktstelle gebildet wird. Wir bezeichnen diese als praesynaptische und subsynaptische



Feinbau des Zellkörpers (Perikaryon oder Soma) einer Nervenzelle. 1 Axon, 2 Membran des Perikaryons, 3 Dendrit, 4 präsynaptische Nervenendigung, 5 Cytoplasma, 6 endoplasmatisches Reticulum mit Ribosomen, 7 Mitochondrium, 8 Zellkern



Feinbau einer Synapse

1 praesynaptische Membran, 2 post-synaptische Membran, 3 synaptischer Spalt, 4 postsynaptische Membran-anlagerung 5 synaptischer Vesikel, 6 praesynaptisches Gitter mit verdickten Knotenpunkten, 7 Mitochondrium, 8 Mikrotubuli

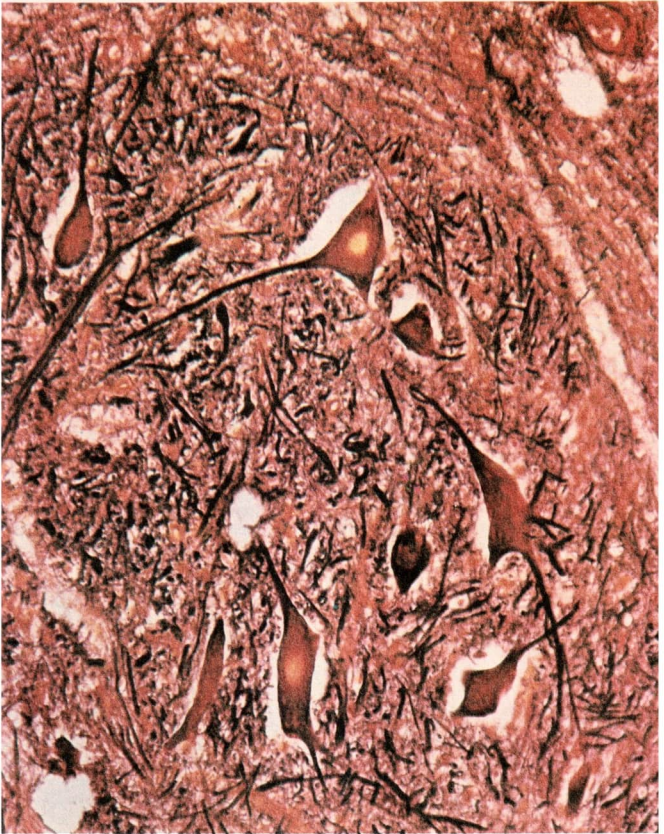
Membran. Der dazwischenliegende synaptische Spalt wurde bereits erwähnt.

Eine Nervenzelle bildet an ihrer weit verzweigten Oberfläche eine große Anzahl von Synapsen. Wenn man bedenkt, daß in der Großhirnrinde des Menschen etwa 16 Milliarden Nervenzellen existieren, von denen jede einzelne schätzungsweise 1000 bis 10000 synaptische Kontakte mit anderen Neuronen aufnehmen kann, so wird klar, wie außerordentlich kompliziert das Netzwerk der Zellverknüpfungen im Nervensystem ist.

Auch in primitiven Nervensystemen mit geringer Anzahl an Neuronen ist die Mannigfaltigkeit der Verknüpfungsmöglichkeiten zwischen den einzelnen Zellen so groß, daß es ausichtslos erscheinen mag, die »Verschaltung« des gesamten Nervensystems aufzuklären. Für ein Verständnis der Funktion des Nervensystems ist aber gerade die Kenntnis der Kontakte zwischen den einzelnen Nervenzellen von Bedeutung. Sie kennzeichnen den Weg, auf dem die Erregungen und damit die Informationen zwischen den verschiedenen Teilen des Tierkörpers weitergeleitet werden.

Während es bei der Untersuchung der übrigen tierischen Gewebe hauptsächlich darauf ankommt, die Struktur und Verteilung der Organellen in den äußerlich relativ gleichförmigen Zellen aufzuklären, müssen bei der Erforschung des Nervengewebes neben dieser Aufgabe die komplizierten Kontakte zwischen den außerordentlich vielgestaltigen Nervenzellen untersucht und verstanden werden. Mit den üblichen histologischen Untersuchungsmethoden gelingt dies aber nicht.

Eine wesentliche Voraussetzung für die Erforschung der Struktur des Nervensystems war die Erfindung der Schwermetallimprägnation von Nervenzellen durch den italienischen Histologen Camillo Golgi (1844–1926) im Jahre 1873. Bei der am häufigsten verwendeten »Silberimprägnation« werden die fixierten Gewebestückchen in wäßrige Lösungen von Silbernitrat oder anderen Silberverbindungen eingelegt. Das in die Zellen eingedrungene Silbersalz wird dann durch Einwirkung von Licht oder reduzierende Verbindungen zu metallischem Silber reduziert, das die Nervenzelle bis in ihre feinsten Verästelungen hinein intensiv schwarz

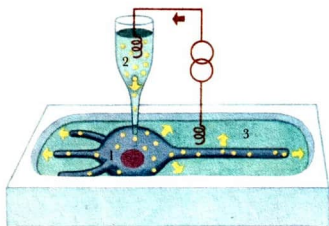


Darstellung von Nervenzellen aus dem Rückenmark des Menschen durch Silberimprägnation. Mit dieser Methode lassen sich die feinsten Verästelungen der Nervenzellfortsätze darstellen.

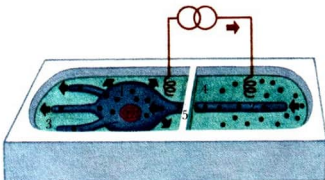
oder braun anfärbt. Gegen Ende des 19. Jahrhunderts gelang es dann insbesondere dem spanischen Forscher Ramón y Cajal (1852–1934) unter Anwendung dieser Imprägnationsmethoden die komplizierten Beziehungen zwischen den Elementen des Nervensystems in ihren Grundzügen aufzuklären und die »Neuronentheorie« aufzustellen. Golgi und Cajal wurden 1906 für ihre Verdienste mit dem Nobelpreis bedacht.

Die Anwendungsmöglichkeit der von Golgi entwickelten Methode der Metallimprägnation wird dadurch eingeschränkt, daß sie große Erfahrung voraussetzt und nicht in jedem Fall gelingt. Es bedeutete deshalb für die Neurobiologie einen fundamentalen Fortschritt, als seit dem Jahre 1968 neue Untersuchungsmethoden entwickelt wurden, die einfach zu handhaben sind und eine selektive Darstellung einzelner Nervenzellen mit all ihren Fortsätzen zuverlässig ermöglichen.

Im Prinzip handelt es sich dabei darum, daß man den Nervenzellen Farbstoffe oder Schwermetallionen elektrophoretisch injiziert. Als erste dieser intrazellulären Anfärbungsmethoden, die schematisch in den Abbildungen dargestellt sind, wurde von Stretton und Kravitz 1968 die mikroelektrophoretische Anfärbung mit »Prociongelb« entwickelt. Die Lösung des negativ geladenen Farbstoffs wird in eine sehr feine Glasmikroelektrode gefüllt, deren Spitzendurchmesser nur etwa ein μm beträgt. Mit dieser Mikroelektrode,



Versuchsaufbau zur iontophoretischen Mikroinjektion des fluoreszierenden Farbstoffs Prociongelb in Nervenzellen. 1 Nervenzelle, 2 Mikropipette mit Lösung des negativ geladenen Farbstoffs, 3 Zellbad aus physiologischer Salzlösung



Versuchsaufbau zur iontophoretischen Imprägnation der Nervenzellen mit Cobaltionen über die Enden der abgeschnittenen Axone (axonale Iontophorese). 1 Perikaryon, 2 Axon, 3 mit physiologischer Lösung gefüllte Kammer zur Aufnahme des Perikaryons, 4 mit Lösung von Cobaltchlorid gefüllte Kammer zur Aufnahme des Axonendes, 5 Trennwand

die an eine Stromquelle angeschlossen ist, kann eine einzelne lebende Nervenzelle gezielt angestochen und der Farbstoff elektrophoretisch in die Zelle injiziert werden. Bei einer Stromstärke von etwa 10^{-6} A werden nach etwa 30 bis 60 Minuten die feinsten Ausläufer der Zelle mit dem Farbstoff angefüllt sein. Da Prociongelb ein Fluoreszenzfarbstoff ist, wird die injizierte Zelle im Fluoreszenzmikroskop in einem intensiven Gelb aufleuchten. Von außerordentlicher Bedeutung ist die Tatsache, daß durch diese Farbstoffinjektion die Lebensprozesse der Nervenzelle nicht wesentlich beeinträchtigt werden, so daß diese weiterhin die charakteristischen Eigenschaften der Erregungsleitung zeigt.

Als weitere wichtige Methode zur Darstellung von Nervenzellen wurde 1972 die »axonale Iontophorese« entwickelt. Bei dieser sehr einfachen Methode erfolgt die elektrophoretische Einwanderung des ionischen Farbstoffes oder von Metallionen nicht über eine in die Zelle eingestochene Mikroelektrode, sondern unmittelbar in das offene Ende eines abgeschnittenen Axons. Als außerordentlich wertvoll erwies sich die auf diese Weise durchgeführte Injektion von Cobaltionen, die durch anschließende Behandlung mit Ammoniumsulfid in der Zelle als schwarzes, unlösliches Cobaltsulfid ausgefällt werden. Die Nervenzelle erscheint dann bis in ihre feinsten Ausläufer schwarz oder dunkelbraun angefärbt.

Man kann schon heute sagen, daß mit der

Entwicklung dieser neuen Untersuchungsmethoden die Neurobiologie in ganz entscheidendem Maße gefördert wurde, da eine unabdingbare Voraussetzung für das Verständnis der Funktion des Nervensystems die Kenntnis der Struktur und speziellen Lagebeziehungen seiner Zellen ist. Über das methodische Rüstzeug zur Lösung dieser schwierigen Aufgabe verfügen wir nunmehr.

Bioelektrizität – Grundlage für die Funktion des Nervensystems

Von grundlegender Bedeutung für das Verständnis der Funktion des Nervensystems ist die Kenntnis der elektrischen Vorgänge in lebenden Organismen. Zwar waren die erstaunlichen Leistungen der elektrischen Fische, die zum Beutefang oder zur Verteidigung starke Stromstöße erzeugen, bereits im Altertum bekannt. Die eigentliche Erforschung der bioelektrischen Phänomene nahm ihren Ausgang jedoch erst von jener berühmten Kontroverse der italienischen Naturforscher Luigi Galvani (1737–1798) und Alessandro Volta (1745–1827), die sich um die Deutung der Phänomene entwickelt hatte, die Galvani bei seinen Versuchen mit Froschschenkeln am 6. 11. 1789 zufällig beobachten konnte.

Galvani hatte zu seinem Erstaunen bemerkt, daß an einem kupfernen Haken aufgehängte Froschschenkel jedesmal heftige Zuckungen ausführten, wenn er die Präparate an das eiserne Geländer seiner Terrasse hängen wollte. Während er selbst glaubte, daß die Zuckungen der Froschschenkel durch Elektrizität hervorgerufen werden, die in ihnen selbst entsteht, fand Volta die eigentliche Erklärung. Er konnte 1796 zeigen, daß die von Galvani angenommene »tierische« Elektrizität nicht vom Organismus erzeugt wird, sondern durch Berührung der beiden Metalle mit dem tierischen Gewebe zustande kommt, wobei der entstehende Strom Nerv und Muskel reizt.

Eine endgültige Klärung der Frage war erst möglich, als in den folgenden Jahrzehnten mit dem Galvanometer ein geeignetes Meßinstrument für die schwachen bioelektrischen Ströme

entwickelt wurde. Unter den zahlreichen Forschern, die sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts um die weitere Entwicklung der Lehre von der Bioelektrizität bemühten, ist vor allem der Berliner Physiologe Emil Du Bois-Reymond (1818–1896) zu nennen. Ihm blieb vorbehalten, mit seinen klassischen »Untersuchungen über tierische Elektrizität«, die 1848 erschienen, dies noch halb mystische Forschungsgebiet, das lange Zeit als Hauptstütze des Vitalismus galt, auf eine exakte wissenschaftliche Grundlage zu stellen. Die Elektrophysiologie wurde zu einer selbständigen Disziplin, die man bereits zu Beginn des 20. Jahrhunderts zu den bestuntersuchten Gebieten der Physiologie rechnete.

Von entscheidender Bedeutung für die weitere Entwicklung dieses ständig an Umfang und Bedeutung zunehmenden Forschungsgebietes wurde die Vervollkommenung der elektrophysiologischen Untersuchungsmethodik durch die 1922 erfolgte Einführung des Kathodenstrahl-oszillographen sowie die Erfindung der elektrolitgefüllten Glasmikroelektroden in den Jahren 1946 bis 1949. Die moderne Elektrophysiologie verfügt seit dieser Zeit über die Möglichkeit, elektrische Vorgänge auf der Ebene der einzelnen Zelle mit großer Empfindlichkeit zu registrieren und die ionalen und molekularen Grundlagen der elektrischen Zellphänomene aufzuklären. Zu welchen grundlegenden Erkenntnissen hat diese imposante Entwicklung der modernen Elektrobiologie geführt?

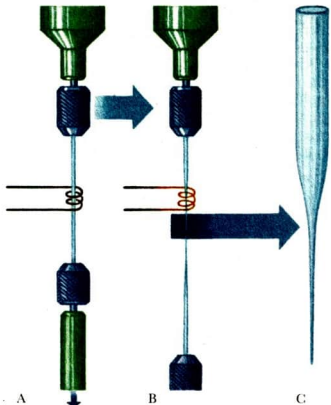
Wir wissen heute, daß die bioelektrischen Phänomene keine ungewöhnlichen Eigenschaften etwa nur des Nervensystems darstellen, sondern überall dort im Tier- und Pflanzenkörper zu finden sind, wo die Ladungen von ionisierten Molekülen oder Ionen zum Auftreten von elektrischen Potentialen und Strömen führen. Die elektrischen Potentialdifferenzen in den Organismen sowie zwischen Organismus und Umwelt beruhen auf Unterschieden der Ionenkonzentrationen. Elektrische Ströme entstehen in Lebewesen überall dort, wo sich Ionen bewegen. Verursacht werden diese Bewegungen durch elektrische Felder und Konzentrationsgradienten der Ionen.

Grundlage für die Informationsübertragung im Nervensystem sind elektrochemische Prozesse im Bereich der Zellmembran. Unterschiede der Ionenkonzentration zwischen Innen- und

Außenseite der Membran führen zum Auftreten von elektrischen Membran-Potentialdifferenzen, die kurz als »Membranpotential« bezeichnet werden. Entsprechende Membranpotentiale ließen sich an allen untersuchten Zellen nachweisen. Den Nervenzellen dienen Änderungen des Membranpotentials, die an der Zelloberfläche entlangeleitet werden können, als Träger der übermittelten Informationen. Zweckmäßigerweise wird bei der Nervenzelle sowie den ebenfalls erregbaren Sinnes- und Muskelzellen das normale, unbeeinflusste Membranpotential als »Ruhepotential« von der reversiblen Änderung dieses Potentials unterschieden. Bevor wir beide bioelektrischen Phänomene näher erläutern, ist es nützlich, zunächst die zu ihrem Nachweis angewendeten modernen Untersuchungsmethoden kurz zu charakterisieren.

Voraussetzung für die Messung der Membranpotentiale war die bereits erwähnte Entwicklung der Glasmikroelektroden in den Jahren nach 1946. Unsere Abbildung zeigt schematisiert den Aufbau einer solchen Elektrode. Zu ihrer Herstellung werden Glaskapillaren von etwa 2 mm Durchmesser in speziellen Ziehgeräten unter lokaler Erhitzung durch einen Glühdraht zu extrem feinen Spitzen von weniger als $1\text{ }\mu\text{m}$ Spitzendurchmesser ausgezogen. Die so hergestellten Mikropipetten werden mit einer Elektrolyt-Lösung (beispielsweise 3 molarer KCl-Lösung) gefüllt und mit ihrem weithalsigen Ende an eine großflächige unpolarisierte Metall-Elektrode angeschlossen, die in den Elektrolyten hineinragt. Als solche Metall-Elektrode dient in den meisten Fällen ein oberflächlich chlorierter Silberdraht.

Mit Glasmikroelektroden von weniger als $1\text{ }\mu\text{m}$ Spitzendurchmesser kann man große Nervenzellen mit einem Durchmesser von mehr als $50\text{ }\mu\text{m}$ anstechen, ohne ihre Lebensprozesse wesentlich zu beeinträchtigen. Bringt man eine zweite Elektrode in das die Zelle umgebende wäßrige Medium und verbindet beide durch ein empfindliches Voltmeter, so kann man zwischen dem Zellinneren und der Zellumgebung eine Potentialdifferenz von 60 bis 90 mV messen, wobei sich das Zellinnere negativ gegenüber der Zellumgebung verhält. Es handelt sich um das erwähnte »Ruhepotential« der Zelle, das an der nicht erregten Zelle über lange Zeit unverändert erhalten bleibt. Verbindet man das Elektroden-



Ausziehen einer Glaskapillare zur Herstellung einer Glasmikroelektrode

paar über einen geeigneten Vorverstärker mit einem Oszillographen, so kann man feststellen, daß bei einer Erregung der Nervenzelle die erwähnte Potentialdifferenz im Zeitraum von Millisekunden zusammenbricht und wiederaufgebaut wird. Eine solche kurzfristige und reversible Änderung des »Ruhepotentials« wird als »Aktionspotential« oder »Nervenimpuls« bezeichnet.

Zum Verständnis des Ruhepotentials einer Nervenzelle ist es notwendig, sich mit der Ionenverteilung innerhalb und außerhalb der Zelle sowie mit den Eigenschaften der Zellmembran näher vertraut zu machen, die das Zellinnere von seiner Umgebung trennt. Wichtigste Ionen für die bioelektrischen Phänomene der Nervenzellen sind K^+ , Na^+ und Cl^- . Die Tabelle zeigt als repräsentatives Beispiel die Konzentrationen dieser Ionen innerhalb und außerhalb der Riesennervenfaser eines Tintenfisches, die auf Grund ihrer Größe (bis zu 1 mm Durchmesser) zu einem der wichtigsten Untersuchungsobjekte der Neurophysiologie wurde.

Typisch für das Zellinnere ist der hohe Gehalt an K^+ -Ionen, deren Konzentration in manchen erregbaren Zellen das 50fache der Außenkonzentration erreichen kann. Umgekehrt ist die Konzentration der Na^+ - und Cl^- -Ionen in der Zellumgebung wesentlich höher als im Cytoplasma. Ohne die Anwesenheit der als Diffusionsbarriere wirkenden Zellmembran müßten sich diese großen Konzentrationsunterschiede der Ionen zwischen dem Zellinneren und seiner Umgebung durch Diffusion in Bruchteilen von Sekunden ausgleichen.

Nun ist allerdings die Zellmembran für die genannten Ionen nicht völlig undurchlässig. Genauere Untersuchungen über die Permeabilität der Nervenzellmembranen haben ergeben, daß sie für K^+ , Na^+ und Cl^- in unterschiedlichem Maße durchlässig sind. Relativ leicht können K^+ -Ionen die Membran einer nicht erregten Zelle passieren, so daß entsprechend dem Konzentrationsgradienten ständig Kaliumionen aus der Zelle austreten. Sie verursachen dabei als Träger elektrischer Ladungen eine Ladungsverschiebung, durch die eine positive Aufladung der Membranaußenseite und ein Negativwerden der an positiven Ladungen verarmenden Innenseite erzielt wird. Es entsteht zwischen Innen- und Außenseite der Membran eine Potentialdifferenz, die man auf Grund der sie verursachenden Ionen als »Kaliumdiffusionspotential« bezeichnet.

Mit dem Aufbau dieses Potentials wird die Diffusion der Kaliumionen zugleich abgebremst, da diese von der negativen Ladung der Membraninnenseite gewissermaßen zurückgehalten werden. Die Wanderung der K^+ -Ionen wird somit

durch zwei Kräfte beeinflusst. Auf Grund ihres Konzentrationsgradienten diffundieren sie nach außen, während der elektrische Gradient des entstehenden Membranpotentials dieser Bewegung zunehmend entgegenwirkt. Wenn beide Kräfte gleich groß werden, so ist ein Gleichgewichtszustand erreicht, in dem der Nettoionenfluß durch die Membran gleich Null wird. Die diesem Gleichgewichtszustand entsprechende Potentialdifferenz zwischen Innen- und Außenseite der Zellmembran wird als Gleichgewichtspotential für K^+ bezeichnet. Es berechnet sich nach der von Walther Hermann Nernst (1864–1941) aufgestellten Gleichung

$$E_{K^+} = \frac{RT}{F} \cdot \ln \frac{[K^+]_i}{[K^+]_a}$$

in Abhängigkeit von den herrschenden Konzentrationsverhältnissen zu -80 bis -100 mV, wobei das Zellinnere negativ ist.

Der Neurophysiologe Julius Bernstein hatte bereits 1902 die bedeutsame Theorie aufgestellt, daß entsprechend dieser Nernstschen Gleichung das Ruhepotential der Zelle als reines Kaliumdiffusionspotential zu deuten sei. Erst 50 Jahre später konnte unter Verwendung radioaktiver Isotope gezeigt werden, daß die Membran auch für Na^+ -Ionen durchlässig ist, nachdem A. L. Hodgkin (geb. 1914) und A. F. Huxley (geb. 1917) bereits 1939 ihre Durchlässigkeit für Cl^- -Ionen bewiesen hatten. Damit stand fest, daß am Aufbau des Ruhepotentials der Nervenzelle nicht nur die Diffusion der Kaliumionen, sondern auch die der Natrium- und Chloridionen beteiligt sein muß, wobei deren Wanderungsrichtung der Kaliumdiffusion entgegengerichtet ist.

Intra- und extrazelluläre Konzentrationen (in mmol/l) wichtiger Ionen bei Nervenzellen

Art	K^+			Na^+			Cl^-		
	innen	außen	i/a	innen	außen	i/a	innen	außen	i/a
Tintenfisch	270 bis 300	10,4 bis 16,6	22	50 bis 80	486 bis 354	0,17	130	469 bis 576	0,25
Schabe	225	12,3	18	67	157	0,43	10	95,7	0,1
Stabheuschrecke	555	33,7	13	86,3	20,1	4,2			

Für die Zellmembran des erwähnten Tintenfisch-Riesenaxons wurde das Verhältnis der relativen Ionendurchlässigkeiten (Ionenpermeabilitäten) für K^+ , Na^+ und Cl^- zu 1:0,04:0,45 bestimmt. Wie A. L. Hodgkin und B. Katz 1949 zeigten, läßt sich bei Kenntnis dieser relativen Permeabilitätskoeffizienten P_K , P_{Na} und P_{Cl} sowie der vorliegenden Konzentrationsverhältnisse für alle drei Ionensorten in und außerhalb der Zelle ihr Ruhepotential nach einer von D. E. Goldman aufgestellten komplizierten Gleichung wie folgt berechnen:

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

In dieser Gleichung bedeuten: E_M = Membranpotential; R = Gaskonstante; T = absolute Temperatur; F = Faraday-Konstante; $\ln$ = natürlicher Logarithmus; P_K , P_{Na} , P_{Cl} = relative Permeabilitäten für K^+ , Na^+ und Cl^- in der Zelle; $[K^+]_a$, $[Na^+]_a$, $[Cl^-]_a$ = Konzentration der Ionen außerhalb der Zelle; $[K^+]_i$, $[Na^+]_i$, $[Cl^-]_i$ = Konzentration der Ionen innerhalb der Zelle.

Wir haben bisher die Entstehung des Ruhepotentials der Zelle als Folge der unterschiedlichen Konzentrationen von K^+ , Na^+ und Cl^- -Ionen innerhalb und außerhalb der Zellmembran betrachtet, ohne der Frage nachzugehen, wie diese Konzentrationsunterschiede überhaupt zustande kommen. Da die Zellmembran für alle diese Ionen durchlässig ist, wenn auch in unterschiedlichem Maße, so sollte man annehmen, daß im Laufe der Zeit ein Konzentrationsausgleich eintritt, der schließlich zum Verlust des Ruhepotentials führen müßte.

Die Lösung des Rätsels, wie die Konzentrationsunterschiede der Ionen aufrechterhalten werden, gelang A. L. Hodgkin und R. D. Keynes 1955 mit Isotopenversuchen, die wiederum an Riesenervenfäsern des Tintenfisches durchgeführt wurden. Beide Forscher konnten zeigen, daß die in die Zelle hineingelangenden Na^+ -Ionen unter Energieaufwand ständig nach außen gepumpt werden. Es ließ sich nachweisen, daß dieser Pumpvorgang, bei dem die Na^+ -Ionen ja entgegen dem Konzentrationsgefälle und dem elektrischen Potentialgradienten »bergauf« transportiert werden müssen, durch stoffwechselhemmende Verbindungen wie Dinitrophenol, Cyanid oder Azid abgeschaltet werden kann. Da

der energieaufwendigere Bergauftransport durch intrazelluläre Injektion von Adenosintriphosphat wieder in Gang zu bringen ist, wird die Energie für diesen Prozeß offensichtlich durch Spaltung energiereicher Phosphatverbindungen gewonnen.

Auch die Anreicherung von Kaliumionen in der Zelle ist auf diesen energieverbrauchenden aktiven Transport zurückzuführen. Dies ergab sich aus Experimenten, nach denen dieselben Stoffwechselgifte, die den Auswärtstransport der Na^+ -Ionen hemmen, auch den Einwärtstransport von K^+ -Ionen blockieren. Es war damit die Vermutung naheliegend, daß sowohl die Kaliumanreicherung in der Zelle wie der ständige Austritt von Natrium auf einen gekoppelten Transportmechanismus zurückgeführt werden kann, der als »Natrium-Kalium-Pumpe« bezeichnet wurde.

In interessanten Experimenten konnte schließlich 1961 nachgewiesen werden, daß die Natrium-Kalium-Pumpe in der Zellmembran lokalisiert sein muß. Es gelang damals erstmals, aus Tintenfisch-Riesenervenfäsern das gesamte Cytoplasma herauszuquetschen und den unversehrten Zellmembranschlauch mit künstlicher »intrazellulärer« Flüssigkeit von geringem Na^+ -Gehalt zu füllen. Obwohl das Cytoplasma fehlte, zeigte die Membran des Riesenaxons auch weiterhin die Fähigkeit, die Konzentrationsgefälle der Na^+ - und K^+ -Ionen zu beiden Seiten der Membran aufrechtzuerhalten. Wir wissen heute, daß in diesem Pumpmechanismus ein ATP-spaltendes Enzym die entscheidende Rolle spielt, das in der Membran vorkommt und deshalb als »Membran-« oder »Transport-ATPase« bezeichnet wird.

Die Fähigkeit zum Aufbau eines Ruhe-Membranpotentials ist eine allgemein verbreitete Eigenschaft lebender Zellen. Im Nervensystem dienen reversible Änderungen des Membranpotentials als Träger von Informationen. Diese Informationen betreffen Zustandsänderungen im Organismus oder in seiner Umwelt. Veränderungen physikalischer oder chemischer Faktoren in der Umwelt einer Nervenzelle, die zur reversiblen Änderung des Membranpotentials führen, bezeichnet man als Reize. Wir sprechen von einer Depolarisation der Zelle, wenn der Reiz zur Verringerung ihres Membranpotentials führt. Die depolarisierte Zelle befindet sich im Zustand

der Erregung oder »Excitation«. Prozesse, die vorübergehend zu einer Verminderung der Erregbarkeit führen, bezeichnen wir als Hemmung oder »Inhibition«.

Die Erregungsleitung der Nervenzelle

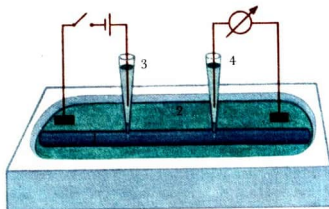
Von fundamentaler Bedeutung für die Funktion des Nervensystems wurde die Erfindung der Nervenzelle, ihren durch Reize lokal ausgelösten Erregungszustand aktiv über die lange Nervenfasern weiterzuleiten. Die als Träger der Information dienende Depolarisation der Nervenzellmembran breitet sich dabei mit großer Geschwindigkeit über das Axon aus, so daß die Nachricht über den auslösenden Reiz entsprechend schnell von einem zum anderen Ende der Zelle geleitet wird. Für ein Verständnis der faszinierenden Leistungen des Nervensystems ist eine genauere Betrachtung dieser Erregungsleitung erforderlich.

Unsere Abbildung veranschaulicht den Versuchsaufbau zum Nachweis der bei der Erregungsleitung ablaufenden elektrophysiologischen Prozesse. Wir machen uns dabei die Tatsache zunutze, daß eine Nervenfasern auf einfachste Weise durch elektrische Reize erregt werden kann. Für den Versuch wird eine isolierte Riesennervenfaser in physiologische Salzlösung

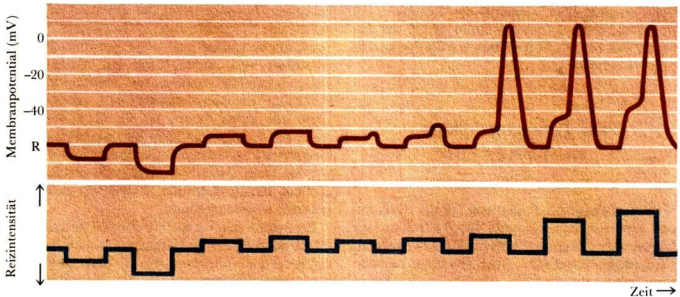
gebracht, die annähernd der Zwischenzellflüssigkeit des Nervensystems im Tier entspricht. Im Experiment finden zwei Paar Elektroden Verwendung, von denen eines zur elektrischen Reizung des Riesanaxons, das andere zur Registrierung der Membranpotentiale dient. Eine Elektrode jedes Paares ist als Glasmikroeletrode mit weniger als $1\text{ }\mu\text{m}$ Spitzendurchmesser ausgebildet, so daß sie in das Axon eingestochen werden kann. Die zweite Elektrode verbleibt als größere Bezugselektrode in dem die Zelle umgebenden Außenmedium.

Zu Beginn des Versuchs befinden sich alle vier Elektroden in der Salzlösung. Stechen wir nun mit der zur Registrierung des Membranpotentials dienenden Mikroelektrode, die über einen geeigneten Vorverstärker mit dem Oszillographen verbunden ist, vorsichtig die Nervenfasern an, so beobachten wir im Augenblick des Einstichs auf dem Oszillographenschirm eine Auslenkung des Strahles. Diese durch das Ruhepotential verursachte Auslenkung ist proportional der etwa 60 bis 90 mV betragenden Potentialdifferenz beiderseits der Zellmembran.

Das zur Reizung dienende Elektrodenpaar wird mit einer Stromquelle verbunden, durch die kurze Stromstöße erzeugt werden können. Man verwendet dazu im allgemeinen Impulsgeneratoren, die Impulse genau definierter Dauer und Form hervorbringen. In unserem Versuch finden zweckmäßigerweise kurze »Rechteckimpulse« Verwendung, bei denen die Anstiegs- und Abfallszeit des Reizes so kurz sind, daß sie gegenüber der Dauer des Strompulses vernachlässigt werden können. Bei unserem Experiment wird die zur Reizung dienende Mikroelektrode etwa $50\text{ }\mu\text{m}$ von der Registrierelektrode entfernt in die Nervenfasern eingestochen. Durch die Reizelektrode schicken wir mittels des Impulsgenerators kurze Stromstöße von 10^{-7} A Stärke und etwa 1 ms Dauer. Bei jedem als Reiz wirkenden Strompuls kann man dann in Abhängigkeit von der Stromrichtung entweder eine Depolarisation oder Hyperpolarisation der Membran auf dem Oszillographenschirm registrieren. Das registrierte Spannungssignal zeigt im Gegensatz zum »rechteckigen« Strompuls einen »abgerundeten« Zeitverlauf (Abbildung). Wird die Entfernung zwischen Reiz- und Registrierelektrode vergrößert, so fällt bei gleicher Reizstärke das registrierte Spannungssignal schnell ab.



Versuchsaufbau zur Reizung einer Nervenfaser und Messung der Potentialänderung bei der Erregung mittels Mikroelektroden. 1 Axon, 2 physiologische Salzlösung, 3 Reizelektrode, 4 Meßelektrode



Antwort eines Axons auf hyperpolarisierende und depolarisierende Reize verschiedener Intensität

Besonders aufschlußreich sind Versuchsserien, in denen bei gleichbleibend geringem Abstand der Reiz- und Registrierelektroden die Reizstärke verändert wird. Zunächst polen wir die Reizelektrode so, daß der Strompuls zu einer Hyperpolarisation der Membran führt. Bei steigender Reizstärke wird dann das registrierte Spannungssignal proportional größer (Abbildung).

Ganz anders sieht das Ergebnis aus, wenn die Reizelektrode so gepolt ist, daß der elektrische Reiz zur Depolarisation der Zellmembran führt. Bei sehr geringer Reizstärke spiegelt das registrierte Spannungssignal mit geringer Verzerrung den Zeitverlauf des Reizes wider. Es ergibt sich ein ähnliches Bild wie bei der Hyperpolarisation, nur mit umgekehrtem Vorzeichen. Bei Erhöhung der Reizstärke wächst die Depolarisation der Axonmembran zunächst proportional. Wird die Intensität der Reize stufenweise weiter erhöht, so kann man ein eigentümliches Phänomen beobachten (Abbildung). Gegen Ende der Reizantwort tritt kurzzeitig eine zusätzliche Depolarisation auf, die im Oszillographenbild dem Plateau des Spannungssignals kuppenförmig aufsitzt. Beim weiteren Anstieg der Reizstärke wächst auch diese Kuppe stärker, bis bei einem bestimmten Schwellenwert auf eine geringfügige Erhöhung der Reizintensität hin schlagartig eine sehr viel größere Potentialänderung auftritt, die

als »Aktionspotential«, Spitzenpotential, Nervenimpuls oder Spike bezeichnet wird und Amplituden von 100 bis 120 mV erreicht. Das Aktionspotential stellt eine Alles-oder-Nichts-Reaktion der Nervenfasern dar. Wenn die Schwellendepolarisation erreicht ist, die bei einem Membranpotential von -50 bis -60 mV liegt, so wird bei weiterer stufenweiser Erhöhung der Reizstärke in jedem Fall als Antwort ein Aktionspotential gleicher Amplitude auftreten.

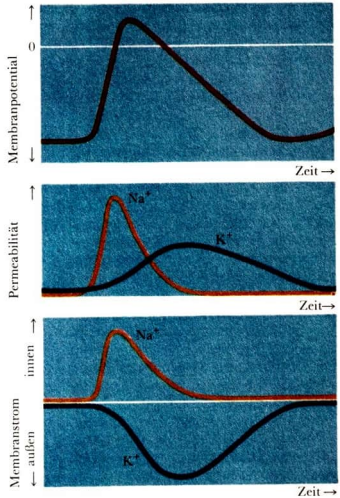
Von grundsätzlicher Bedeutung für die Funktion der Nervenzelle ist die Tatsache, daß ein Aktionspotential vom Ort seiner Entstehung mit gleichbleibender Stärke über das Axon weitergeleitet wird. Es breitet sich dabei gewissermaßen eine Depolarisationswelle mit großer Geschwindigkeit über den Nervenfortsatz aus. Diese Ausbreitungsgeschwindigkeit, die man auch als Geschwindigkeit der Erregungsleitung bezeichnen kann, schwankt bei verschiedenen Nervenzellen in Abhängigkeit vom Axondurchmesser zwischen einigen Zentimetern und 25 Metern pro Sekunde. Die Impulsleitung erfolgt um so schneller, je dicker die Nervenfasern ist. Bei den Riesenaxonen der Tintenfische erreicht sie demzufolge mit 25 m/s ihren Höchstwert. Eine Sonderstellung nehmen die markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere ein, bei denen durch einen speziellen Mechanismus der Erregungsleitung sogar Geschwindigkeiten von 130 m/s erreicht werden.

Die Frage nach den physikalisch-chemischen Ursachen der Entstehung und Weiterleitung des Aktionspotentials hat die Neurophysiologen seit

mehr als einem Jahrhundert beschäftigt. Wesentliche Schritte zum Verständnis dieser grundlegenden Prozesse waren die bereits 1872 von L. Hermann aufgestellte Strömchen-Theorie der Erregungsleitung und die schon früher erwähnte Theorie bioelektrischer Erscheinungen von J. Bernstein aus dem Jahre 1902. Unsere modernen Vorstellungen über die Auslösung und Fortleitung des Aktionspotentials beruhen auf einer Reihe großartiger Experimente von A. L. Hodgkin und A. F. Huxley, die 1952 ihre fundamentale »Iontheorie der Erregung« aufstellten. Mit ihren Grundgedanken wollen wir uns vertraut machen.

Es ist zunächst notwendig, den Zeitverlauf eines fortgeleiteten Aktionspotentials näher zu betrachten (Abbildung). Das Aktionspotential beginnt mit einem Vorpotential, einer kleineren Depolarisation, die beim Erreichen des Schwellenwertes in die steile Anstiegsphase des Aktionspotentials übergeht. Während dieser Phase des schnellen Potentialanstiegs wird in weniger als 1 Millisekunde die Axonmembran nicht nur völlig depolarisiert, sondern es kommt zu einem Überschreiten der Potentialänderung. Während das Innere der Nervenfasern vor der Erregung gegenüber der Außenseite ein Potential von -70 bis -80 mV aufwies, wird es auf der Höhe des Spitzenpotentials 30 bis 40 mV positiv. Die Amplitude des Aktionspotentials erreicht somit 100 bis 120 mV. Es schließt sich die etwas langsamere Phase des Potentialrückgangs an, die in zwei Abschnitte unterteilt werden kann.

Wir wissen heute, daß die Ursache der Bildung eines Aktionspotentials in Änderungen der Membranpermeabilität für die an der Potentialbildung beteiligten Ionen Na^+ , K^+ und Cl^- zu suchen ist (Abbildung). Die Phase des schnellen Potentialanstiegs beruht auf einer plötzlichen Permeabilitätssteigerung für Na^+ -Ionen und demzufolge in einem verstärkten Einstrom von Na^+ in die Nervenfasern. Die Na^+ -Permeabilität erreicht dabei den 500fachen Wert der nichterregten Faser. Durch ein Abstoppen des schnellen Einstroms der Na^+ -Ionen wird die Phase des schnellen Potentialrückgangs eingeleitet. Der weitere Rückgang des Aktionspotentials auf den Wert des Ruhepotentials wird schließlich durch einen verspätet einsetzenden Anstieg der K^+ -Permeabilität verursacht, der einen verzögerten Auswärtsstrom von K^+ -Ionen auslöst.



Mit der Bildung eines Aktionspotentials verbundene Vorgänge an der Nervenzellmembran. Es steigt zunächst sehr schnell die Membranpermeabilität für Natriumionen, dann langsamer die für die Kaliumionen an. Entsprechend erfolgt ein schnell ansteigender Natriumstrom nach innen und ein langsam zunehmender Kaliumstrom nach außen.

In außerordentlich eindrucksvollen Experimenten gelang Hodgkin und Huxley 1952 der Nachweis, daß die Membranpermeabilität für Natrium- und Kaliumionen von der Höhe des Membranpotentials abhängt. Je größer die Depolarisation der Axonmembran ist, desto größer ist auch die Permeabilität. Wesentlich ist die Tatsache, daß bei zunehmender Depolarisation die Natriumpermeabilität schneller wächst als die für Kalium. In der ersten Phase des Aktionspotentials kommt es durch die Depolarisation schnell zu einer gesteigerten Na^+ -Permeabilität, die einen Einstrom von Na^+ -Ionen zur Folge hat. Dieser Transport positiver Ladungen an die In-

nenseite der Axonmembran führt zu einer Verstärkung der ursprünglichen Depolarisierung, die wiederum die Na^+ -Permeabilität erhöht. Der Natriumeinstrom wird so zu einem explosiven, sich selbst verstärkenden Prozeß, der erst zum Stillstand kommt, wenn das Membranpotential auf +30 bis +40 mV angestiegen ist.

Die unter dem Einfluß der zunehmenden Depolarisation langsamer ansteigende K^+ -Permeabilität führt später zu einem Kaliumausstrom und durch diesen Transport positiver Ladungen an die Außenseite der Axonmembran schließlich wieder zur Einstellung des Ruhepotentials. Die absoluten Mengen der während eines Aktionspotentials in entgegengesetzter Richtung wandernden Na^+ - und K^+ -Ionen sind sehr gering, so daß sich auch nach einigen tausend Nervenimpulsen die Ionenkonzentrationen in und außerhalb des Axons kaum geändert haben. Auf längere Zeit gesehen, müssen jedoch die normalen Ionenkonzentrationen durch die energieaufwendige Tätigkeit der Ionenpumpen wieder hergestellt werden.

Nachdem wir soweit den Mechanismus der Entstehung eines Aktionspotentials verstanden haben, wird im Prinzip auch die Weiterleitung des Nervenimpulses entlang der Nervenfaser klar. Ausgangspunkt unserer diesbezüglichen Überlegungen ist die Feststellung, daß lokale Änderungen des Membranpotentials nicht auf den Ort ihrer Entstehung beschränkt bleiben. Infolge der elektrischen Leitfähigkeit des Cytoplasmas und der Zellumgebung entwickeln sich Ionenströme zu den benachbarten Membranabschnitten mit unterschiedlichem Potential, die dort sekundär eine Veränderung des Membranpotentials hervorrufen. Die ursprüngliche Änderung des Membranpotentials hat sich damit in abgeschwächter Form passiv oder »elektrotonisch« auf die benachbarten Membranabschnitte, den Ort des entstehenden Aktionspotentials, ausgebreitet.

Obwohl infolge des elektrischen Widerstandes der intra- und extrazellulären Flüssigkeit sowie der Membrankapazität die Amplitude der Membranpotentialänderung bei der elektrotonischen Ausbreitung sehr schnell abnimmt, reicht sie doch aus, um in der benachbarten Membranregion die Schwellendepolarisation zu erreichen. Damit kann sich hier ein neues Aktionspotential ausbilden, das dann zur elektrischen Erregung des folgenden Membranabschnitts führt.

Zusammenfassend können wir sagen, daß für die Bildung und Weiterleitung des Nervenimpulses offensichtlich die elektrische Erregbarkeit der Nervenfaser von entscheidender Bedeutung ist. Wir wissen, daß durch Veränderung des Membranpotentials die Ionenpermeabilitäten der Axonmembran entscheidend beeinflusst werden. Trotz zahlloser Bemühungen der Neurophysiologen wissen wir aber bis heute noch nicht genau, welche physikalisch-chemischen Mechanismen diesem fundamentalen Prozeß der Nervenfunktion zugrunde liegen.

Die Funktion der Sinnesorgane

Zu den faszinierendsten Eigenschaften der Lebewesen gehören ohne Zweifel die vielfältigen Leistungen der Sinnesorgane des Menschen und der Tiere. Beim Nachdenken über seine eigene Natur wird ja der Mensch seit jeher mit der Frage konfrontiert, wie es eigentlich kommt, daß wir sehen, hören, riechen, schmecken oder tasten können. Wir wissen längst, daß wir mit diesen sprichwörtlichen fünf Sinnen nicht auskommen, um uns in unserer Umwelt zurechtzufinden, zweckentsprechend zu verhalten und die Leistungen der Organe unseres Körpers zu kontrollieren. In der alten Lehre von den fünf Sinnen fanden die Fähigkeiten des Menschen zur Wahrnehmung von Wärme, Kälte, Krafteinwirkung, Schmerz, der Gleichgewichtssinn oder auch die mannigfachen Sinnesleistungen, die über den inneren Zustand unseres Körpers informieren, keine Berücksichtigung.

Die wissenschaftliche Erforschung der Tierwelt hat in den vergangenen Jahrzehnten gezeigt, daß es neben tierischen Sinnesleistungen, die mit denen des Menschen verglichen werden können, bei manchen Tiergruppen Fähigkeiten gibt, die unserer menschlichen Sinneswelt fremd sind. So konnten die Tierphysiologen die Fähigkeit der Insekten zur Wahrnehmung des ultravioletten Lichtes nachweisen. In genialen Experimenten zeigte Karl von Frisch (geb. 1886) erstmals 1949, daß Bienen die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes erkennen und sich nach dem



Karl von Frisch (geb. 1886) machte grundlegende Entdeckungen auf dem Gebiet der Sinnesphysiologie der Tiere. Er erhielt 1973 den Nobelpreis.

Polarisationsmuster des blauen Himmelslichtes orientieren können. Wir wissen heute, daß außer den Insekten auch andere Gliederfüßer und Tintenfische die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes wahrnehmen können.

Während für uns Schall von mehr als 20 kHz unhörbar ist, können manche Insekten, Nagetiere und Fledermäuse Ultraschall hören. Bei den Fledermäusen entwickelte sich auf der Grundlage dieser Sinnesleistungen die überraschende Fähigkeit zur Orientierung in der Dunkelheit mittels Echopeilung durch Aussendung scharf gebündelter Ultraschall-Peillaute und Messung des zurückkehrenden Echos.

Seit den fünfziger Jahren kennen wir die Funktion der eigentümlichen Grubenorgane der Klapperschlangen, die beiderseits zwischen Nasenöffnung und Auge des Tieres liegen. Es handelt sich um eine Art »Wärme-Augen«, die als Empfänger für Wärmestrahlung dienen. Sie er-

möglichen der Schlange, eine Maus, die als Wärmestrahlungsquelle eine Temperaturerhöhung der Sinnesorgane um nur 0,003 Grad bewirkt, auch im Dunklen anzupeilen und zu fassen. Zu den jüngsten Erkenntnissen der Sinnesphysiologie gehört schließlich der Nachweis von Sinnesorganen, die manchen Fischen die Wahrnehmung elektrischer Felder ermöglichen.

Aus der Vielfalt bekannt gewordener Sinnesorgane und ihrer Leistungen ergibt sich der Wunsch nach ihrer übersichtlichen Gliederung und zugleich die Frage nach den allgemeinen Bau- und Funktionsprinzipien. Die Sinnesorgane können grundsätzlich als Meßinstrumente des tierischen Organismus betrachtet werden, die ihn über mannigfache physikalische und chemische Zustände und deren Veränderung in seiner Umwelt sowie im eigenen Körper unterrichten. Sie liefern die Informationen, die im Nervensystem weiterverarbeitet werden und dem Tier oder Menschen ein zweckmäßiges Verhalten in der wechselnden Umwelt oder bei der Steuerung der Organfunktionen ermöglichen.

Träger der Hauptfunktion eines Sinnesorgans, der Informationsaufnahme oder »Rezeption«, des Reizes, sind die Sinneszellen oder »Rezeptoren«. Unter »Reiz« verstehen wir dabei alle physikalisch oder chemisch meßbaren Zustände oder Zustandsänderungen in der Umwelt oder auch im Körper eines Organismus, die zur Erregung dieser Rezeptoren führen. Je nachdem, ob von den Sinneszellen bevorzugt mechanische, chemische, optische, thermische oder elektrische Reize aufgenommen werden, unterscheiden wir Mechanorezeptoren, Chemorezeptoren, Photorezeptoren, Thermorezeptoren und Elektrorezeptoren. Innerhalb jeder Rezeptorgruppe können in Abhängigkeit von den physikalischen Dimensionen der wahrgenommenen Reize wieder verschiedene Untergruppen unterschieden werden. So rechnet man zu den Mechanorezeptoren all jene Sinneszellen, die durch Druckreize, Spannungsreize, Dehnungsreize, Strömungsreize, Vibrationsreize oder Schallreize erregt werden.

Ein anderes Einteilungsprinzip der Rezeptoren geht davon aus, ob die Reize Informationen über die Umwelt oder Zustände im eigenen Körper mitteilen. Man kann demzufolge »Exterorezeptoren« von »Interorezeptoren« unterscheiden. Sinneszellen können einzeln verteilt im tie-

rischen Organismus vorkommen oder in größerer Anzahl vereinigt unter Beteiligung anderer Zell- oder Gewebetypen hochkomplizierte, zusammengesetzte Sinnesorgane bilden, wie sie beispielsweise die Augen der Wirbeltiere darstellen.

Die vergleichende Tierphysiologie hat in den vergangenen hundert Jahren eine ungeheure Fülle von Einzelwissen über das Vorkommen spezieller Sinnesorgane und deren Funktion bei den verschiedenen Tiergruppen zutage gefördert. Uns interessiert hier vor allem die Frage, ob es möglich ist, die große Mannigfaltigkeit verschiedener Rezeptortypen und -funktionen auf einheitliche Bau- und Funktionsprinzipien zurückzuführen. Wir wollen uns dabei insbesondere vergegenwärtigen, welche Vorstellungen die moderne Biologie von den Vorgängen entwickelt hat, die von der Reizaufnahme zur Erregung der Sinneszellen und zur Weiterleitung der mit dem Reiz aufgenommenen Informationen im Nervensystem führen.

Ganz unabhängig von der als Reiz wirksamen Energieform kann man auf Grund allgemeiner Bau- und Funktionsmerkmale primäre und sekundäre Sinneszellen unterscheiden. Bei den primären Sinneszellen handelt es sich im Grunde um Nervenzellen, die sich auf die Reizaufnahme spezialisiert haben und dementsprechend als »Rezeptorneurone« bezeichnet werden können. Sie zeichnen sich durch den Besitz eines eigenen Axons aus, das die Erregung zum Zentrum des Nervensystems leitet. Bei den sekundären Sinneszellen wird die Erregung vom Zellkörper direkt über Synapsen zur nachfolgenden Sinneszelle geleitet, da ihnen ein erregungsleitender Zellfortsatz fehlt.

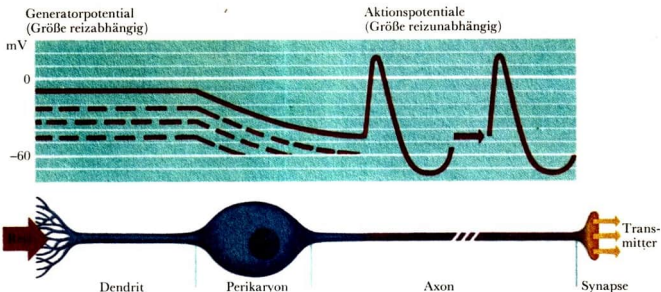
Wir wollen uns die prinzipielle Arbeitsweise der Rezeptorneurone am Beispiel eines Mechanorezeptors vergegenwärtigen, der seit 1951 zu den meistuntersuchten Objekten der Sinnesphysiologie gehört. Es handelt sich um die Streck- oder Stretchrezeptoren der Flußkrebse. Diese Streckrezeptoren liegen jederseits paarweise an der Rückenseite der Segmente des Hinterkörpers der Krebse. Sie stellen Muskelrezeptororgane dar, bei denen jeweils ein großes Rezeptorneuron mit einem feinen Muskel verbunden ist, zwischen dessen Muskelfasern sich die Dendriten der Sinneszelle verzweigen. Als spezifischer Reiz für die Sinneszelle wirkt die

Dehnung des dünnen Rezeptormuskels. Das Tier wird somit durch die Streckrezeptoren über den Dehnungszustand der Rezeptormuskeln informiert, der seinerseits von der Biegung des Hinterkörpers abhängt, da diese Muskeln mit der Innenseite seines Außenskeletts verwachsen sind.

Wie unsere Abbildung veranschaulicht, kann man an der Streckrezeptorzelle die typischen Komponenten einer Nervenzelle unterscheiden. Von der den Zellkern umgebenden Region des Zellkörpers, dem Perikaryon, gehen einerseits die in den Rezeptormuskel ziehenden Dendriten, andererseits ein langes Axon aus, das mit zentral gelegenen Nervenzellen Synapsen bildet. Die Streckrezeptororgane der Flußkrebse eignen sich in hervorragender Weise für elektrophysiologische Untersuchungen. Sie können sehr leicht aus dem Tier herauspräpariert und in einer physiologischen Lösung stundenlang in voller Funktionsfähigkeit gehalten und experimentell untersucht werden. Infolge der beachtlichen Größe des Perikaryons, das einen Durchmesser von mehr als 50 μm erreicht, kann man ohne Schwierigkeiten die Zelle mit Glasmikroelektroden anstechen und durch intrazelluläre Ableitung das Membranpotential messen.

Bei Dehnung des Rezeptormuskels, die zu einer mechanischen Verformung der Dendriten des Streckrezeptors führt, läßt sich eine Depolarisation der Sinneszelle beobachten. Die Größe dieser Depolarisation, die als »Generatorpotential« bezeichnet wird, ist von der Intensität des Reizes abhängig und spiegelt dessen Verlauf auch annähernd wider. Bei genauer Beobachtung läßt sich feststellen, daß zu Beginn der Dehnung die Depolarisation etwas überschießt, dann langsam zurückgeht und sich auf einen Gleichgewichtszustand einstellt, in dem die Depolarisation proportional der Reizstärke ist.

Eingehende Untersuchungen haben ergeben, daß das Generatorpotential im Bereich der Dendriten entsteht, der demzufolge als Generatorregion der Sinneszelle bezeichnet wird. Wie die Abbildung veranschaulicht, breitet sich von dort das Generatorpotential mit abnehmender Amplitude elektrotonisch über die den Zellkern enthaltende Region der Rezeptorzelle aus und gelangt schließlich zur Basis des Axons. Wenn im erregungsleitenden Bereich des Axons die Depolarisation (= Generatorpotential) trotz ihrer Amplitudenverringerung noch die Er-



Elektrische Vorgänge bei der Erregung einer Sinneszelle (Streckrezeptor des Flußkrebses) in den verschiedenen Zellabschnitten. Das in der Dendritenregion auf Reizeinwirkung gebildete Generatorpotential breitet sich elektrotonisch unter Abnahme seiner Amplitude über das Perikaryon bis zur Axonbasis aus, wo es zur Entstehung der aktiv fortgeleiteten Aktionspotentiale führt.

regungsschwelle überschreitet, so führt das Generatorpotential hier zur Ausbildung eines Aktionspotentials, das nun in voller Stärke über den Rezeptorzellfortsatz weitergeleitet wird.

Falls nach Abklingen des ersten Aktionspotentials die Depolarisation im impulsbildenden Bereich noch groß genug ist, so entsteht hier nach einer kurzen Pause ein zweites Aktionspotential und eventuell weitere. Die zeitlichen Abstände zwischen den aufeinanderfolgenden Nervenimpulsen sind um so kürzer, je größer das Generatorpotential, also die durch den Reiz verursachte Depolarisation der Zellmembran, ist. Es erfolgt somit in der impulsbildenden Region des Rezeptors eine Verschlüsselung der in der Amplitude des Generatorpotentials enthaltenen Informationen über den Reiz in eine bestimmte Folge von Aktionspotentialen. Man bezeichnet in Analogie zum Sprachgebrauch der Technik diesen Vorgang heute als »Codierung« und die impulsbildende Region, die im allgemeinen an der Axonbasis liegt, als »Encoder«. Damit haben wir das allgemeine Prinzip der Funktion einer Sinneszelle charakterisiert, das für alle Rezeptorty-

pen unabhängig von der wirksamen Reizenergie gleichermaßen gilt.

Wir können sagen, daß Rezeptoren im Grunde als Signalwandler wirken. Sie übersetzen die in den qualitativen und quantitativen Eigenschaften der Reize enthaltenen Informationen in eine einheitliche, für das Nervensystem charakteristische »Sprache«, nämlich in Änderungen des Membranpotentials, die in Folgen von Aktionspotentialen umcodiert und über die Nervenfasern dem Zentralnervensystem zugeleitet werden. Es erfolgt im Rezeptor gewissermaßen eine Umwandlung des mechanischen, chemischen oder Lichtreizes in die elektrische Antwort der Sinneszelle. Wir sprechen deshalb auch von der Energiewandlung oder »Transduktion« im Rezeptor.

Minimale Reizleistungen (Watt) von Sinnesorganen

Ohr des Menschen	$8 \times 10^{-18} - 4 \times 10^{-17}$
Tympanalorgan der Laubheuschrecke	5×10^{-17}
Subgenualorgan der Schabe	6×10^{-17}
Auge des Menschen	6×10^{-17}

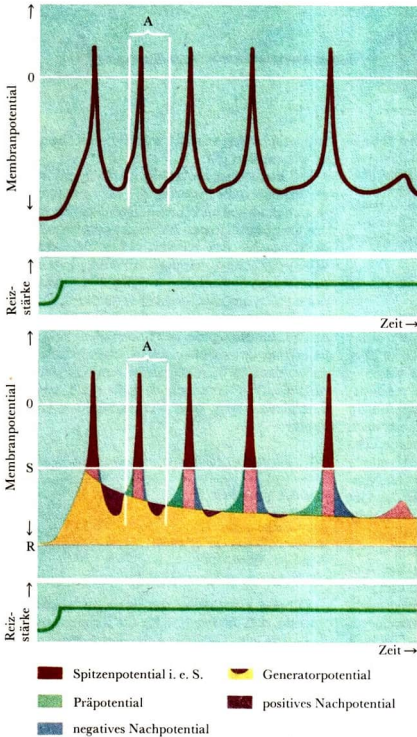
Für das Verständnis der Rezeptorfunktion ist wichtig, daß die Energie für die Reizantwort der Zelle um ein Vielfaches die Reizenergie übersteigt. Sie kann also nicht vom Reiz selbst, sondern nur aus dem Zellstoffwechsel geliefert werden. Der Reiz selbst hat nur eine Auslöse- oder Steuerfunktion. Dies wird besonders deutlich, wenn man sich vergegenwärtigt, welche

minimalen Energiebeträge ausreichen, um eine Sinneszelle zu erregen.

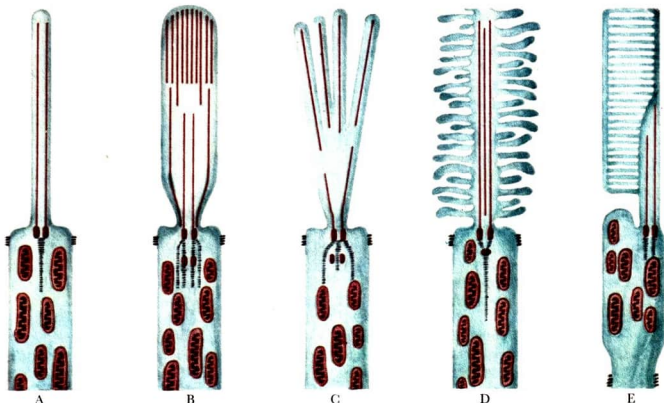
Die Tabelle bringt einige geschätzte Werte für die Mindestenergie, die zur Erregung verschiedener Sinnesorgane erforderlich ist. Bei der Beurteilung dieser Werte gilt es zu beachten, daß sie die minimale Reizleistung für die Erregung eines ganzen Sinnesorgans angeben. Die für eine

einzelne Sinneszelle erforderliche Energiemenge ist noch kleiner.

Der Sinnesphysiologe H. Autrum hat in einem aufschlußreichen Rechenbeispiel veranschaulicht, wie winzig tatsächlich dieser zur Erregung der Rezeptoren erforderliche Energiebetrag ist. Er wies darauf hin, daß bei einer Leistung von $5 \cdot 10^{-17}$ W/s insgesamt 10 Milliarden Jahre er-



Aktionspotentialfolge einer Sinneszelle, die in der Nähe der Generatorregion als Antwort auf einen Reiz mit Mikroelektroden abgeleitet wurde (oben) und Bezeichnung der einzelnen Phasen des Antwortmusters (unten). Die Abbildung veranschaulicht den Mechanismus der Codierung in einer Sinneszelle.



Die zur Reizaufnahme dienenden Bereiche vieler Sinneszellen erwiesen sich als modifizierte Ciliarkonstrukturen. *A* Chemorezeptor einer Planarie, *B* Mechanorezeptor eines Insekts, *C* Chemorezeptor eines Insekts, *D* Photorezeptor einer Meduse, *E* Photorezeptor eines Wirbeltiers

forderlich wären, um soviel elektrischen Strom zu gewinnen, damit eine 15-Watt-Glühlampe nur eine Sekunde brennen kann! Da der Energiebedarf für die Bildung eines einzigen fortgeleiteten Aktionspotentials in der Größenordnung von 10^{-11} Wattsekunden liegt, übersteigt er den minimalen Reizenergiebedarf des Rezeptors um 6 Größenordnungen. Die Sinneszelle zeigt demnach bei der Reiztransduktion eine ganz beachtliche Verstärkerwirkung.

Einige weitere Angaben über die Reizschwellen der Rezeptoren mögen deren außerordentliche Leistungsfähigkeit veranschaulichen. So hat man aus experimentellen Befunden errechnet, daß für die Erregung von Sinneszellen im Gehörorgan der Wirbeltiere oder in dem zur Wahrnehmung von Vibrationen dienenden Subgenualorgan im Bein der Küchenschabe Schwingungen mit Amplituden von 0,01 nm ausreichen. Dieser Wert entspricht einem Zehntel des Durchmessers eines Wasserstoffatoms!

Im Auge der Wirbeltiere reicht ein einzelnes Lichtquant aus, um eine einzelne Sehzelle zu erregen. Die außerordentliche Leistungsfähigkeit des Geruchssinnes der Schmetterlinge wurde durch Untersuchungen an Seidenspinnern nachgewiesen. Es ergab sich, daß ein einziges Molekül des vom Seidenspinnerweibchen erzeugten Geruchsstoffes Bombykol ausreicht, um auf der Antenne des Männchens einen Geruchsrezeptor in Erregung zu versetzen. Da auf den Fühlern einige hunderttausend Sinneszellen lokalisiert sind, wird die Trefferwahrscheinlichkeit so weit erhöht, daß ein Seidenspinnermännchen auch bei sehr geringer Duftstoffkonzentration das Weibchen über mehrere Kilometer »riechen« kann.

Das Problem der als Reiztransduktion bezeichneten Energiewandlung in der Sinneszelle hat nicht zuletzt durch die im Vergleich zu technischen Meßfühlern außerordentliche Leistungsfähigkeit der Rezeptorzellen seit langem das Interesse der Sinnesphysiologen erregt. Trotz intensiver Bemühungen zahlreicher Forscher in aller Welt wissen wir bis heute von keinem Rezeptor genau, wie dieser für die Sinneszellfunktion wesentliche Prozeß vor sich geht. So scheint sicher, daß es sich bei der Transduktion um einen komplexen Prozeß mit mehreren Teilschritten handelt.

Der erste, durch die unmittelbare Wirkung des Reizes auf den Rezeptor ausgelöste Schritt der Transduktion wird als »Primärprozeß« bezeichnet. Dieser Primärprozeß ist bei den verschiedenen Rezeptortypen in Abhängigkeit von der wirksamen Reizenergie unterschiedlich. Beim Mechanorezeptor dürfte der Reiz zu Konformationsänderungen in der Rezeptormembran oder in spezifischen Transducerstrukturen führen. Für die Chemorezeptoren wird angenommen, daß stereochemische Reaktionen zwischen den Molekülen der wahrgenommenen Stoffe und spezifischen Rezeptormolekülen an der Oberfläche der Rezeptorzelle erfolgen. Von den Photorezeptoren ist bekannt, daß der Lichtreiz primär zu einer photochemischen Reaktion führt, bei der spezifische Sehfärbstoffe umgewandelt werden.

Vor keinem der Rezeptoren weiß man bisher, wie der jeweilige Primärprozeß letztlich zu einer Permeabilitätsänderung der Rezeptormembran im Bereich der Generatorregion und damit zum Generatorpotential führt. Man kann vermuten, daß die unterschiedlichen Primärprozesse der verschiedenen Rezeptortypen möglicherweise in einen für alle einheitlichen Endschritt der Transduktion einmünden.

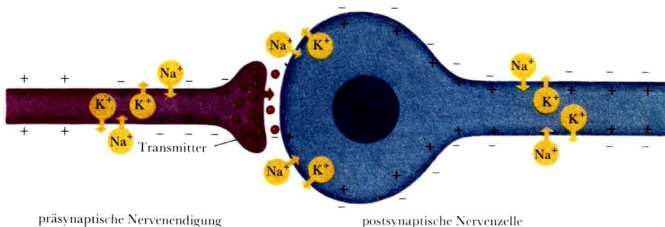
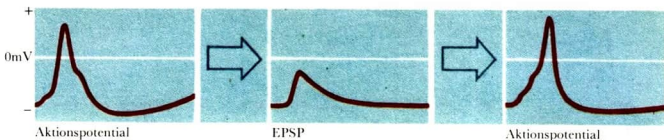
Interessante Hinweise gibt in diesem Zusammenhang die Feststellung, daß Mechano-, Chemo- und Photorezeptoren vielfach einen übereinstimmenden Grundaufbau zeigen. Elektronenmikroskopische Untersuchungen ergaben, daß es sich bei der Generatorregion vieler Sinneszellen um modifizierte Cilienstrukturen handelt. Unsere Abbildung zeigt einige repräsentative Beispiele. Diese morphologischen Befunde der letzten Jahre führten zu der Hypothese, daß die Mikrotubuli als charakteristische Zellorganellen der Cilien für den Transduktionsprozeß Bedeutung haben könnten. Die experimentelle Prüfung dieser Mikrotubulus-Theorie der Reiztransduktion ist zur Zeit Gegenstand intensiver Forschungen.

Die Übertragung der Erregung auf andere Zellen

Wir haben bei der Besprechung der im Nervensystem ablaufenden Informationsprozesse bisher die Aufnahme von Informationen durch die Sinneszellen, die Umcodierung dieser im Generatorpotential enthaltenen Informationen in die Folge der Aktionspotentiale und den Mechanismus der Weiterleitung von Aktionspotentialen im Axon betrachtet. Unbeantwortet blieb bisher die Frage, wie die Erregung einer Sinnes- oder Nervenzelle und damit die in der Aktionspotentialfolge enthaltenen Informationen auf andere Zellen weitergeleitet werden.

Es war bereits früher darauf hingewiesen worden, daß diese Informationsübertragung im Bereich der Synapsen erfolgt, jener Kontaktstrukturen also, die Sinnes- oder Nervenzellen mit anderen Nervenzellen oder mit Zellen von Erfolgsorganen, wie Muskel- und Drüsenzellen, bilden. Auf den ersten Blick könnte man meinen, der einfachste Mechanismus der Erregungsübertragung sei der, daß im Bereich der Synapsen die Aktionspotentiale der ersten Zelle direkt zur elektrischen Erregung der zweiten Zelle führen, in der so ebenfalls Aktionspotentiale gebildet werden. In zahllosen Untersuchungen an den verschiedensten Objekten hat sich jedoch ergeben, daß dieser Weg einer elektrischen Erregungsübertragung nur in wenigen, besonderen Synapsentypen beschritten wird. In den meisten Fällen erfolgt die Erregungsübertragung auf chemischem Wege, indem die im Synapsenbereich ankommenden Aktionspotentiale der ersten präsynaptischen Zelle zu einer Ausschüttung von spezifischen Überträgersubstanzen führen, die ihrerseits die folgende Zelle erregen. Da die Erregung demzufolge stets nur in ein und derselben Richtung durch die Synapse weitergeleitet werden kann, hat diese somit eine Ventalfunktion für die Steuerung der Informationsübertragung. Die Aufklärung der Funktion dieser »chemischen Synapsen« ist seit einigen Jahrzehnten zu einem zentralen Anliegen der Neurophysiologie geworden.

Wenn man bedenkt, daß die Kontaktfläche zweier Nervenzellen im Bereich einer Synapse nur etwa den millionsten Teil eines Quadrat-



Schematische Darstellung der Vorgänge bei der synaptischen Übertragung an einer erregenden Synapse

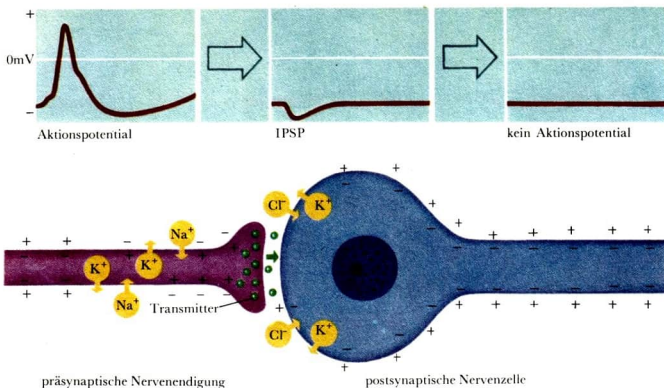
millimeters ausmacht, so fragt man sich, wie es überhaupt möglich war, den Nachweis einer chemischen Erregungsübertragung in einem solch winzigen Bereich zu führen. Die entscheidenden ersten Untersuchungen sind denn auch nicht an Synapsen zwischen verschiedenen Nervenzellen, sondern an den größeren Synapsen von Nerven- und Muskelzellen gemacht worden.

Ausgangspunkt dieser großartigen Entdeckung der chemischen Erregungsübertragung waren berühmt gewordene Experimente, die der Physiologe Otto Loewi (1873–1961) im Jahre 1921 an den Herzen von Fröschen und Kröten durchführte. Ziel seiner Untersuchungen war es, zu klären, wie der Nervus vagus auf Grund seiner Aktivität den Herzschlag hemmt. Am isolierten Herzen, das er mit einem Stück des Nervus vagus aus dem Tier herauspräpariert hatte, konnte Loewi nachweisen, daß bei der elektrischen Reizung des Nerven an dessen Endigungen ein Stoff ausgeschüttet wird, der auf den Herzschlag einen hemmenden Einfluß ausübt. Er führte diesen Nachweis, indem er während des Reizversuchs die Herzkammer mit einer physiolo-

gischen Salzlösung füllte, die Lösung dann entnahm und mit ihr an einem normal schlagenden, isolierten Herzen eine Verringerung der Amplitude der Herzkontraktion auslöste. Später wurde nachgewiesen, daß es sich bei dem an den Endigungen des hemmenden Herznerven freigesetzten Stoff um Acetylcholin handelt.

Mit dem Acetylcholin war der erste und wichtigste Überträgerstoff identifiziert worden. Später stellte sich heraus, daß es noch andere Substanzen gibt, die eine Transmission der Erregung zwischen den Zellen bewerkstelligen und demzufolge »Neurotransmitter« oder kurz »Transmitter« genannt werden. Wir kennen heute etwa zehn Verbindungen, deren Transmitternatur durch Experimente erwiesen wurde. Für den Nachweis, daß eine bestimmte chemische Verbindung als Neurotransmitter wirkt, ist es notwendig, die zu prüfende Substanz in winziger Menge auf die Oberfläche einzelner Nervenzellen zu bringen und die dadurch ausgelösten Potentialänderungen der Nervenzellmembran zu registrieren. Voraussetzung für die Entwicklung der modernen Transmitterforschung war demzufolge die Verfügbarkeit geeigneter, hochempfindlicher Untersuchungsmethoden.

Besondere Bedeutung hat in diesem Zusammenhang die Mikroelektrophorese mit mehr-



Schematische Darstellung der Vorgänge bei der synaptischen Übertragung an einer hemmenden Synapse

kanuligen Mikropipetten erlangt. Sie macht sich die Tatsache zunutze, daß man in die Mikropipetten gefüllte, gelöste Stoffe, die Träger elektrischer Ladungen sind, durch Anlegen eines elektrischen Feldes in genau bestimmbarer Menge gezielt an die gewünschten Stellen des Nervensystems heranbringen kann. Zu diesem Zweck werden an Stelle der früher beschriebenen einfachen Glasmikroelektroden aus mehreren zusammengeschmolzenen Glaskapillaren mehrfache Mikropipetten ausgezogen, deren Spitzen im Abstand von nur 20 bis 100 μm parallel zueinander verlaufen. Wenn eine der Spitzen die anderen um 40 bis 60 μm überragt, kann man mit ihr eine Nervenzelle anstechen und intrazellulär deren Membranpotential messen, während über die kürzeren Mikrokapillaren elektrophoretisch die auf ihre Wirkung zu testenden chemischen Substanzen extrazellulär an die Nervenzelle herangebracht werden können.

Die Wirkungsweise der Neurotransmitter ist heute vor allem durch Untersuchungen über das Acetylcholin recht gut bekannt. Wir wissen, daß von der präsynaptischen Zelle beim Eintreffen eines Aktionspotentials eine kleine Menge des

Überträgerstoffes in den synaptischen Spalt ausgeschüttet wird. Der Transmitter reagiert dann mit Rezeptormolekülen, die in der postsynaptischen Membran der anderen Zelle lokalisiert sind, und verursacht dadurch eine Änderung ihrer Ionenpermeabilität. Diese hat ihrerseits eine Veränderung des Membranpotentials der postsynaptischen Zelle zur Folge, die als »postsynaptisches Potential« oder »PSP« bezeichnet wird. Handelt es sich beim postsynaptischen Potential um eine Depolarisation der Membran, so führt dies zur Erregung oder »Excitation« der Zelle. Wir sprechen dann von einem excitatorischen postsynaptischen Potential (EPSP). Wird durch den Transmitter jedoch eine Hyperpolarisation der postsynaptischen Zellmembran ausgelöst, so hat dies eine Hemmung oder »Inhibition« der Zellerregung zur Folge. Wir bezeichnen das PSP dann als inhibitorisches postsynaptisches Potential oder IPSP.

Je nach der Transmitterwirkung können wir also erregende (excitatorische) und hemmende (inhibitorische) Synapsen unterscheiden. Ob ein Neurotransmitter excitatorisch oder inhibitorisch wirkt, hängt allerdings nicht nur von der chemischen Natur dieses Stoffes, sondern ebenso von der Reaktionsweise der postsynaptischen Zelle ab. So wirkt Acetylcholin an den Synapsen des Herzmuskels inhibitorisch, an der

quergestreiften Skelettmuskulatur hingegen excitatorisch.

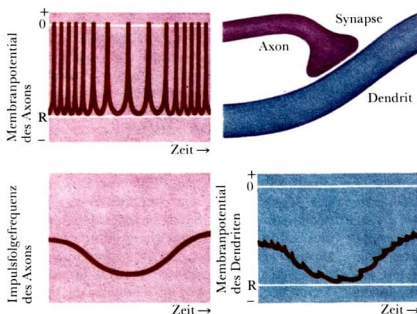
Für ein volles Verständnis der Synapsenfunktion müssen wir die bei der synaptischen Transmission auftretenden elektrophysiologischen Prozesse einer excitatorischen Synapse noch etwas näher betrachten. Für ihre Registrierung ist es notwendig, feinste Elektroden einerseits in das Axon nahe der zu untersuchenden Synapse, andererseits in die postsynaptische Region der Nachbarzelle einzusteichen. Bei Erregung der präsynaptischen Zelle können wir von deren Axonende eine Folge von Aktionspotentialen ableiten. Wenn deren Impulsfrequenz sich im Verlaufe der Registrierzeit verändert, so läßt sich der zeitliche Frequenzverlauf in einfacher Weise graphisch darstellen. Bei gleichzeitiger Registrierung des Membranpotentials im postsynaptischen Teil der Synapse kann man feststellen, daß hier keine einzelnen Nervenimpulse auftreten, sondern eine langsame Depolarisation des Membranpotentials erfolgt, die für die Dauer der Aktionspotentialfolge der präsynaptischen Zelle anhält.

Bei genauerer Beobachtung ergibt sich, daß der zeitliche Verlauf der postsynaptischen Depolarisation annähernd die Frequenz der präsynaptischen Nervenimpulse widerspiegelt (Abbildung). Da die Größe der Depolarisation in jedem Zeitpunkt der Momentanfrequenz der ankommenden Aktionspotentiale proportional ist, wird gewissermaßen durch die Synapse die

charakteristische Impulsfolge des präsynaptischen Axons in einen entsprechenden Depolarisationsverlauf der postsynaptischen Membran umgewandelt.

Verfolgen wir die Informationsübertragung an der Synapse beim Auftreten eines einzelnen Aktionspotentials in der präsynaptischen Zelle genauer, so sehen wir, daß es bei der Informationsübertragung zwischen beiden Zellen eine kurze Verzögerung gibt, die etwa 0,5 Millisekunden dauert. Das postsynaptische Potential unterscheidet sich vom fortgeleiteten Aktionspotential durch die viel geringere Amplitude der Depolarisation und deren wesentlich längere Dauer. Wenn ein neues Aktionspotential an der Synapse eintrifft, bevor die postsynaptische Depolarisation abgeklungen ist, so führt dies zu einer Überlagerung der ersten und zweiten Depolarisation. Diese »zeitliche Summation« der postsynaptischen Potentiale kann als Ursache der Proportionalität zwischen Impulsfrequenzfolge und Depolarisationsverlauf angesehen werden.

Unbeantwortet blieb bisher die Frage, wie die beschriebenen elektrischen Potentialänderungen im Bereich der Synapse mit dem Prozeß der chemischen Informationsübertragung durch Transmitter zusammenhängen. Wir sahen oben, daß ein ankommendes Aktionspotential zur Ausschüttung einer bestimmten Menge des Transmitters führt, der durch Reaktion mit spezifischen Rezeptormolekülen die Ionen-

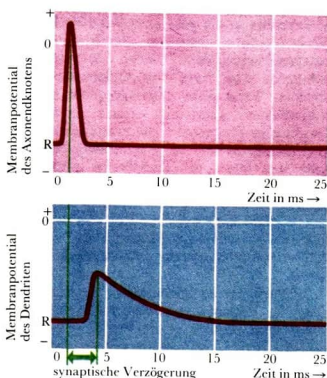
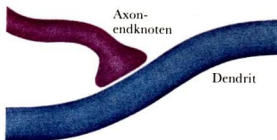


Im Bereich einer Synapse wird die Impulsfrequenz eines Axons in eine Depolarisation des Dendriten übersetzt.

permeabilität der subsynaptischen Membran verursacht. Die für diese Prozesse erforderliche Zeit ist für die synaptische Verzögerung der Informationsübertragung verantwortlich.

Man kann vereinfachend annehmen, daß die Größe der postsynaptischen Depolarisation annähernd der Konzentration des freigesetzten Transmitters proportional ist. Im Bereich der postsynaptischen Membran der Synapse wird jedoch ein Enzym wirksam, das den Transmitter abbaut und so dessen depolarisierende Wirkung rückgängig macht. Während die Freisetzung und Diffusion des Transmitters durch den synaptischen Spalt sehr schnell vor sich geht, erfolgt der enzymatische Abbau des Transmitters viel langsamer. Es wird so verständlich, daß beim Eintreffen eines Nervenimpulses an der Synapse die postsynaptische Depolarisation nach der kurzen Verzögerung sehr schnell ansteigt, aber dann viel langsamer exponentiell abklingt. Wenn vor dem Abbau der gesamten freigesetzten Transmittermenge ein neues Aktionspotential abermals zur Ausschüttung von Transmitter führt, so wird sich dieser zur Restmenge des noch nicht abgebauten Transmitters addieren und eine entsprechend hohe Depolarisation der subsynaptischen Membran verursachen. Es ist damit die zeitliche Summation der Erregungsübertragung erklärt.

Besonderes Interesse erregten Anfang der fünfziger Jahre Experimente von B. Katz und seinen Mitarbeitern, aus denen hervorging, daß die Transmitter offensichtlich immer in bestimmten winzigen Quanten ausgeschüttet werden. Die Forscher konnten an den großen Synapsen zwischen Nervenfasern und Muskelzellen, den motorischen Endplatten der Wirbeltiere, feststellen, daß auch ohne Erregung der Nervenfasern an der ruhenden Muskelzelle winzige Depolarisationen der Membran von etwa 0,5 mV Amplitude auftreten. Sie wiesen nach, daß diese »Miniatur-Endplattenpotentiale« durch die zufällige, spontane Freisetzung eines bestimmten, winzigen Quantums von Acetylcholin aus dem Nervenfaserverlauf verursacht werden. Da größere Endplattenpotentiale ganzzahlige Vielfache dieser winzigen Miniaturpotentiale darstellen, ergibt sich der Schluß, daß allgemein der Transmitter quantenmäßig freigesetzt wird. Man kann annehmen, daß ein Transmitterquant dem Inhalt eines synaptischen Vesikels entspricht. Während



Die Informationsübertragung an einer Synapse zeigt eine synaptische Verzögerung eines postsynaptischen Potentials am Dendriten gegenüber dem praesynaptischen Aktionspotential am Axonendknospe.

die zu Miniaturpotentialen führende »Ruheaktivität« der Synapse durch die zufällige Ausschüttung des Transmitterinhalts einzelner synaptischer Vesikel verursacht wird, ist bei der synaptischen Übertragung eines Aktionspotentials die Anzahl der gleichzeitig freigesetzten Transmitterquanten ver Hundertfache.

Obwohl die Neurophysiologie in den vergangenen Jahrzehnten eine Fülle von Einzelheiten des Mechanismus der chemischen Erregungsübertragung in der Synapse aufgeklärt hat, bleiben zahlreiche grundsätzliche Probleme auch heute noch ungelöst. So ist bisher noch nicht eindeutig geklärt, wie der Transmitter aus den Vesikeln in den synaptischen Spalt gelangt. Obwohl sicher erscheint, daß der Transmitter an

spezifischen Rezeptormolekülen der subsynaptischen Membran angreift, gelang bisher noch nicht deren eindeutige Identifizierung. Keine Antwort wissen wir schließlich auf die wichtige Frage, wie die Reaktion zwischen Transmitter und Rezeptormolekül zu einer Veränderung der Membranpermeabilität und damit zur postsynaptischen Potentialänderung führt.

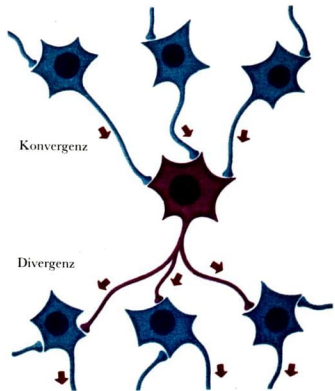
Informationsverarbeitung im Nervensystem

Von der Kenntnis der bioelektrischen Phänomene, die an Nerven- und Sinneszellen bei der Informationsaufnahme, Zellerregung, Erregungsleitung oder Erregungsübermittlung auftreten, ist es ein weiter Weg bis zum Verständnis der Informationsverarbeitung im Zentralnervensystem der höheren Tiere oder gar des Menschen. An Hand einer Überschlagsrechnung kann man leicht veranschaulichen, um welch komplexe Problematik es sich dabei handelt.

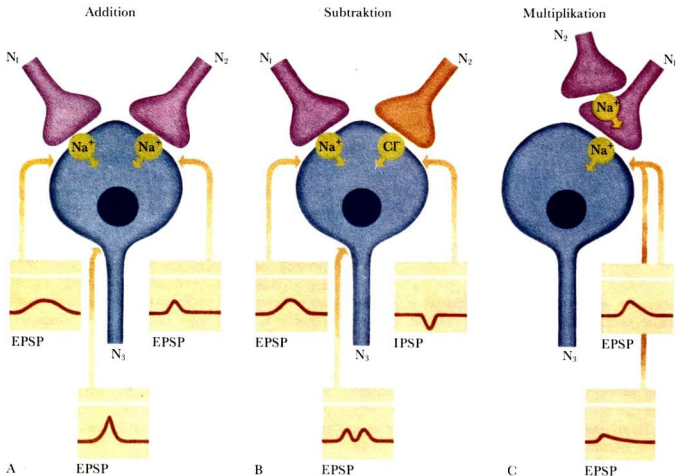
Seit über hundert Jahren wissen wir, daß der Großhirnrinde bei der Informationsverarbeitung im Gehirn der Säugetiere und des Menschen eine wesentliche Rolle zukommt. Man schätzt, daß in der menschlichen Großhirnrinde etwa 16 Milliarden Nervenzellen vorhanden sind. Die Zahl der Synapsen, durch die eine einzelne Nervenzelle mit anderen verschaltet ist, kann mehrere Hundert bis viele Tausend betragen. Unter der Annahme, daß jedes Neuron durchschnittlich 1000 Synapsen besitzt, ergibt sich für die Großhirnrinde eine Gesamtzahl von 16 Billionen Verknüpfungspunkten. Die Größe dieser Zahl wird einem bewußt, wenn man die Synapsen einzeln zählen wollte. Würde man in jeder Sekunde eine Synapse erfassen, so müßte eine Person über 500 000 Jahre ununterbrochen zählen, um alle Synapsen der menschlichen Großhirnrinde erfassen zu können. Da es in der Hirnforschung aber nicht nur auf die Anzahl der Nervenzellen und ihrer Verknüpfungen, sondern vor allem auch auf deren spezifische räumliche Verschaltung ankommt, kann man ermaßen, vor welchen Schwierigkeiten der Neurobiologe schon bei der Aufklärung der Feinstruktur des Gehirns

steht. Um so erstaunlicher ist es, daß es seit einigen Jahrzehnten möglich wurde, die in diesem überaus komplizierten System ablaufenden Prozesse der Informationsverarbeitung wenigstens in ihren Grundzügen zunehmend aufzuklären.

Voraussetzung für ein Verständnis der erstaunlichen Leistungen des Zentralnervensystems der Tiere ist die Kenntnis der Prinzipien, nach denen eine Informationsverarbeitung in der einzelnen Nervenzelle und in einfachen Nervennetzen möglich ist. Ein einzelnes Neuron kann über seine vielen Dendriten von zahlreichen anderen Nervenzellen unterschiedliche Informationen aufnehmen und weiter verarbeiten. In der Sprache des Nachrichtentechnikers kann man sagen, daß über verschiedene Kanäle unterschiedliche Informationsströme auf eine Nervenzelle konvergieren, von der diese Eingangsmeldungen verrechnet und über das Axon weitergeleitet werden. Da das Axon über mehr oder weniger zahlreiche Seitenäste mit mehreren anderen Neuronen synaptisch verknüpft sein kann, wird das Resultat der Informationsverarbeitung von der Nervenzelle divergierend mehreren



Schematische Darstellung der Konvergenz- und Divergenzschaltung von Nervenzellen. Die Pfeile geben die Richtung des Informationsflusses an.



Prinzip der drei Grundrechenoperationen, die der Informationsverarbeitung im Nervensystem zugrunde liegen. Es sind jeweils die einlaufenden postsynaptischen Potentiale und unten das resultierende »Rechenergebnis« dargestellt.

nachgeschalteten Neuronen zugeleitet. Unsere Abbildung veranschaulicht dieses grundlegende Verschaltungsschema der Nervenzelle, das als »Konvergenz-Divergenz-Prinzip« bezeichnet wird.

Die Verrechnung der Informationen, die einer Nervenzelle zugeleitet werden, kann zur Addition, Subtraktion oder Multiplikation der Daten führen. In der Abbildung wird dies für den einfachen Fall des Zusammenwirkens von jeweils drei Neuronen veranschaulicht. Zu einer Addition kommt es, wenn an der gleichen Nervenzelle mehrere erregende Synapsen ansetzen. Jede der Synapsen führt bei der Ausschüttung ihres Transmitters zu einem excitatorischen postsynaptischen Potential, das sich mit den anderen an der Zellmembran des Folgeneurons aufsummiert. Wir haben es hierbei im Unterschied zu der

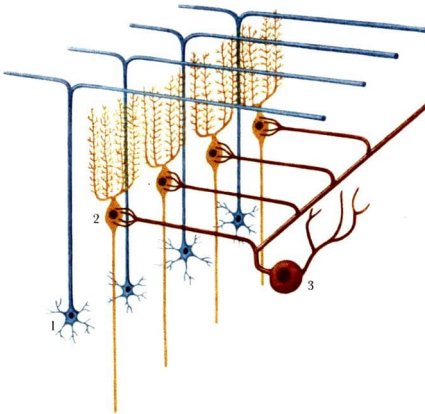
früher beschriebenen zeitlichen Summation mit einer räumlichen Summation der Erregungen zu tun. Zur Subtraktion der einlaufenden Informationen kommt es, wenn am gleichen Neuron erregende und hemmende Synapsen verschiedener Nervenzellen ansetzen. Es werden durch das Folgeneuron die inhibitorischen von den excitatorischen Potentialen subtrahiert. Eine Multiplikation der Daten beobachten wir schließlich, wenn eine Synapse am präsynaptischen Bereich einer anderen Synapse ansetzt. Unsere Abbildung veranschaulicht den Einfluß einer erregenden Synapse, die mit einer zweiten erregenden Synapse verknüpft ist und deren Erregungsübertragung auf ein drittes Neuron senkt. Durch die Transmitterausschüttung der ersten Synapse wird die präsynaptische Membran der zweiten Synapse vordepolarisiert, so daß die Amplitude der an ihr einlaufenden Aktionspotentiale verkleinert wird. Da dies zur Verringerung der Transmitterfreisetzung an der zweiten Synapse führt, wird die Erregungsübertragung vom zweiten auf das dritte Neuron um einen von der Erregung des ersten Neurons abhängigen Pro-

zentsatz gesenkt. Man kann sagen, daß diese »präsynaptische Hemmung« einer Multiplikation der Daten mit einem Faktor entspricht, der kleiner als eins ist.

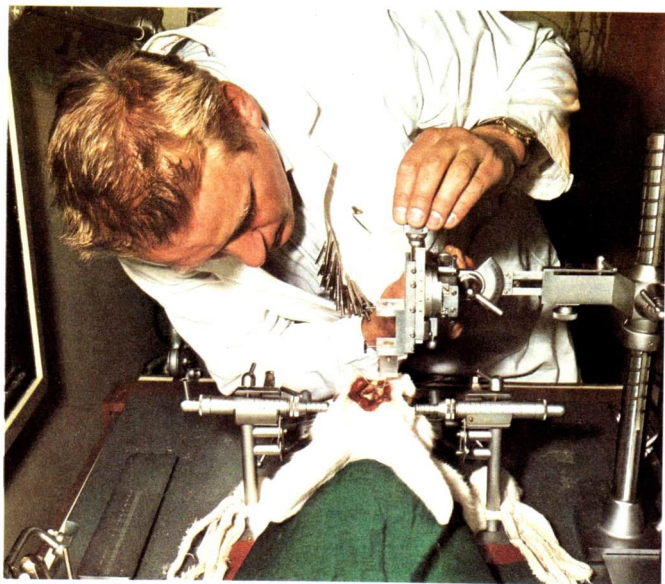
Mit dem Konvergenz-Divergenz-Prinzip und den Mechanismen der Datenverrechnung in Einzelneuronen haben wir wesentliche Grundlagen kennengelernt, auf denen die Informationsverarbeitung im Zentralnervensystem der Tiere beruht. In Anbetracht der eingangs erwähnten ungeheuren Komplexität des Gehirns der Wirbeltiere oder des Menschen könnte es dennoch aussichtslos erscheinen, in diesem die strukturellen und funktionellen Beziehungen der Einzelneuronen sowie deren Zusammenwirken bei der Gehirntätigkeit aufzuklären. Diese Aufgabe wird jedoch für den Neurobiologen durch die Tatsache erleichtert, daß im Gehirn gleichartige Schritte der Informationsverarbeitung meist von Gruppen zahlreicher Nervenzellen geleistet werden. Es wird damit sowohl die morphologische Aufklärung der Zellverschaltung wie die elektrophysiologische Untersuchung des Gehirns sehr vereinfacht. Als Beispiel für das komplizierte Strukturgefüge der Nervenzellen in einem Gehirnabschnitt ist in unserer Abbildung

die dreidimensionale Anordnung und Verschaltung von drei verschiedenen Neuronentypen in der gut untersuchten Kleinhirnrinde dargestellt.

Für die Aufklärung der Zellarchitektur und Funktionsprinzipien des Gehirns der höheren Tiere steht dem Neurobiologen heute eine Vielzahl von Untersuchungsmethoden zur Verfügung. Diese reichen von den klassischen neuroanatomischen Verfahren der Metallimprägnation über experimentelle Methoden der Verschaltungsanalyse bis zu den modernen Methoden der Zellinjektionen, die eine Markierung einzelner Nervenzellen bei gleichzeitiger Registrierung ihrer elektrophysiologischen Aktivitäten erlauben. Durch kombinierten Einsatz morphologischer Methoden mit elektrophysiologischen Reiz- und Ableitungstechniken wird es möglich, die funktionelle Verknüpfung zwischen verschiedenen Neuronen oder Neuronengruppen im Gehirn aufzuklären. Besondere Bedeutung kommt dabei der Möglichkeit zu, mittels eines »stereotaktischen Zielgerätes« am lebenden Tier Reiz- oder Ableitelektroden an vorher bestimmte, genau definierte Stellen des Gehirns heranzubringen (Abbildung) und dort ohne Be-



Räumliche Anordnung und Prinzip der Verschaltung von drei verschiedenen Neuronentypen im Kleinhirn



Zur Untersuchung der Gehirnfunktionen ist die Einpflanzung von Elektroden in genau vorherbestimmte Gehirnregionen erforderlich. Die abgebildete Implantation von Elektroden in das Kaninchengehirn wurde im Physiologischen Institut der Friedrich-Schiller-Universität Jena durchgeführt.

einträchtigung der Gehirnfunktion unter Umständen mehrere Monate implantiert zu lassen. Neben den mannigfachen Varianten elektrophysiologischer Techniken umfaßt das Methodenarsenal des Neurophysiologen biochemische und pharmakologische Verfahren, die schon älteren Methoden der experimentellen Reizung und Ausschaltung einzelner Gehirnregionen und die vielfältigen Untersuchungsverfahren der Verhaltensforschung. Viele dieser Methoden erfordern einen hohen technischen Aufwand und

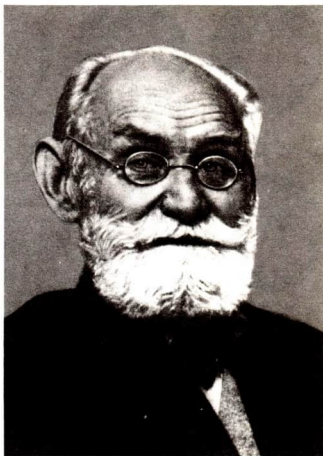
setzen für eine erfolgreiche Anwendung langjährige Erfahrung des Forschers voraus. Es wird so verständlich, daß bei der Aufklärung der Funktionsprinzipien des Zentralnervensystems dem interdisziplinären Zusammenwirken verschiedener Forschungsgruppen besondere Bedeutung zukommt.

Im Rahmen dieser kurzen Zusammenfassung ist es nicht möglich, auf die bei der Erforschung der höheren Nerventätigkeit und der neurophysiologischen Grundlagen des Verhaltens bereits erzielten Erkenntnisse näher einzugehen. Nur einige Hinweise mögen andeuten, in welcher Richtung heute die Lösung eines Problems gesucht wird, das den Menschen seit jeher brennend interessierte, nämlich die Ursachen und Gesetzmäßigkeiten der Gedächtnisprozesse. Seitdem der große sowjetische Physiologe

J. P. Pawlow (1849–1936) vor einem halben Jahrhundert mit seinen berühmten Experimenten über bedingte Reflexe einfachste Lernvorgänge der Tiere einer experimentellen Analyse zugänglich machte, hat als ein Grundphänomen aller höheren Nerventätigkeit die Fähigkeit des Nervengewebes zur Informationsspeicherung immer wieder die Forscher fasziniert. Die Erkenntnisse der letzten Jahrzehnte deuten an, daß den Gedächtnisleistungen zwei unterschiedliche Wirkungsmechanismen zugrunde liegen.

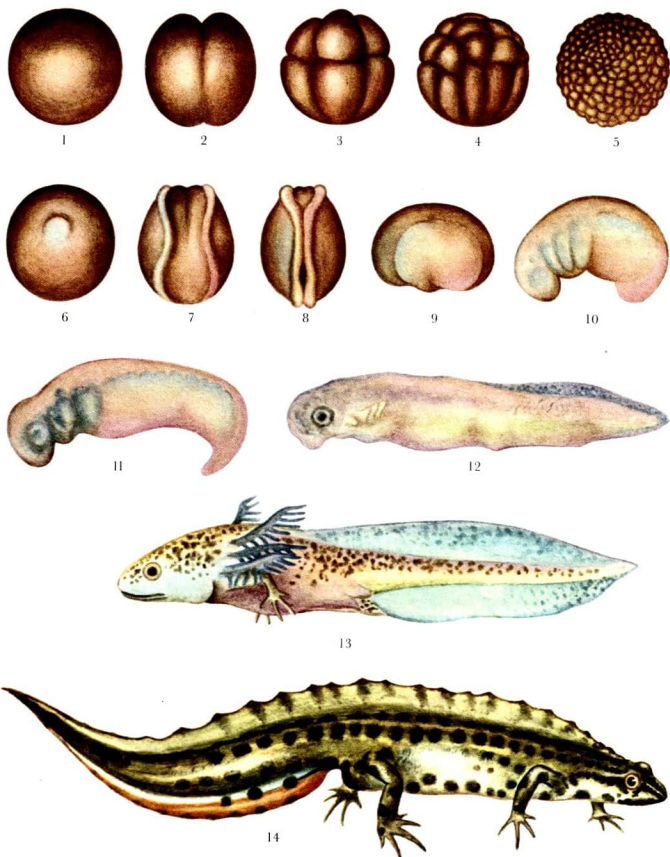
Wir wissen heute, daß man bei der Informationsspeicherung zwischen einem Kurzzeit- und Langzeitgedächtnis unterscheiden muß. Während das Kurzzeitgedächtnis eine Informationsspeicherung im allgemeinen nur für Sekunden oder Minuten ermöglicht, wird beim Langzeitgedächtnis die Information für viel längere Zeiträume aufbewahrt, die Jahre und im Extremfall sogar das ganze Leben des Organismus umfassen. Man nimmt an, daß der kurzfristigen Speicherung vor allem elektrophysiologische Prozesse zugrunde liegen. Dafür spricht unter anderem die Beobachtung, daß die Inhalte des Kurzzeitgedächtnisses durch Elektroschocks gelöscht werden können. Es wird vermutet, daß der Kurzzeitspeicherung neuronale Erregungsmuster zugrunde liegen, die irgendwie den Gedächtnisinhalt widerspiegeln. Dabei spielt möglicherweise das Zirkulieren von Erregungen in Neuronenverbänden und eine zeitweilige Erhöhung der Erregbarkeit von bestimmten Neuronen eine Rolle. Aus dem Kurzzeitgedächtnis kann eine Information kurzfristig abgerufen werden. Ohne ein solches »Abfragen« wird sie bald gelöscht. Bei wiederholter Aktivierung des Kurzzeitgedächtnisses kann die Information in das Langzeitgedächtnis übernommen und damit konserviert werden.

Die im Langzeitgedächtnis enthaltenen Informationen bleiben auch bei Elektroschocks oder zeitweiliger Ausschaltung elektrophysiologischer Prozesse im Gehirn durch Unterkühlung erhalten. Da andererseits während der Lernphase durch Verabreichung von Stoffen, die eine RNA- oder Proteinsynthese hemmen (z. B. Actinomycin D, Puromycin), die Übernahme von Informationen in das Langzeitgedächtnis verhindert werden kann, ist anzunehmen, daß bei der Ausbildung des Langzeitgedächtnisses Biosyntheseprozesse eine Rolle spielen, die an einer



Iwan Petrowitsch Pawlow (1849–1936) erlangte große Bedeutung für die Entwicklung der neueren Physiologie. Er wurde für seine Erkenntnisse auf dem Gebiet der Verdauungsphysiologie 1904 mit dem Nobelpreis ausgezeichnet und förderte seit Beginn des 20. Jahrhunderts nachhaltig die Lehre von der höheren Nerventätigkeit.

strukturellen oder chemischen Konservierung der Gedächtnisinhalte beteiligt sind. In welcher Weise dies geschieht, ist gegenwärtig Gegenstand intensiver Forschung und zahlreicher Hypothesen. Besonderes Aufsehen erregten in neuerer Zeit Versuche, aus den Gehirnen dressierter Tiere gedächtniswirksame Substanzen zu isolieren und auf nichttrainierte Tiere zu übertragen. Es darf jedoch nicht verschwiegen werden, daß die Möglichkeit einer solchen chemischen Gedächtnisübertragung unter den Neurobiologen zur Zeit stark umstritten ist. Auf jeden Fall wird noch eine intensive, langdauernde Zusammenarbeit der Neuroanatomen, Neurophysiologen, Biochemiker, Verhaltensforscher und Psychologen erforderlich sein, bis ein Verständnis der Lern- und Gedächtnisprozesse erreicht ist.



Die Embryonalentwicklung des Teichmolchs stellt eines der am besten untersuchten Beispiele tierischer Entwicklung dar. Sie war zugleich Gegenstand zahlreicher entwicklungsphysiologischer Untersuchungen,

mit denen die Ursachen und Gesetzmäßigkeiten tierischer Formbildung aufgeklärt werden sollten. Der Zeitraum von der Befruchtung bis zur Ausbildung des erwachsenen Tieres umfaßt 75 Tage.

Der Weg zum Organismus

Jeder Organismus bildet ein überaus komplexes System, das durch die charakteristische räumliche Ordnung seiner einzelnen Komponenten und der sich an diesen vollziehenden Prozesse gekennzeichnet ist. Wir sprechen vom Bauplan einer Organismenart und meinen damit, daß alle zu dieser Art gehörenden Individuen sich durch weitgehende Übereinstimmung der Lagebeziehungen ihrer Teile auszeichnen. Dem Begriff des Bauplans liegt dabei die Vorstellung zugrunde, daß Lebewesen sich mindestens zeitweilig in einem relativ konstanten Zustand erhalten, der durch den artspezifischen Bauplan charakterisiert wird. Organismen sind aber offene Systeme, die mit ihrer Umgebung ständig Stoffe, Energie und Informationen austauschen. Im stetigen Fluß des Stoff- und Energiewechsels bleibt die dem Bauplan entsprechende räumliche Ordnung der Komponenten eines erwachsenen Lebewesens jedoch weitgehend erhalten. Der stationäre Zustand des erwachsenen Organismus erweist sich so bei näherer Betrachtung als ein Fließgleichgewicht, in dem aufbauende und abbauende Prozesse einander die Waage halten.

Jedes Lebewesen existiert nur begrenzte Zeit. Es wird im Rahmen eines Fortpflanzungsprozesses von bereits existierenden Organismen gebildet und durchläuft einen artspezifischen Entwicklungsgang, in dem sich allmählich der Bauplan des erwachsenen Lebewesens herausbildet. Der relativ stationäre Zustand der Erwachsenenphase führt schließlich in einer regressiven Phase über Alterungsprozesse zum Ende des lebenden Individuums. Den Gesamt Ablauf der verschiedenen Lebensabschnitte bezeichnen wir als den »Individualzyklus« eines Organismus.

Dieser Lebensablauf verläuft gerichtet und ist nicht umkehrbar.

Zur vollständigen Charakterisierung eines Lebewesens gehört nicht nur die Beschreibung seiner erwachsenen, scheinbar stationären Phase, sondern auch die Kenntnis seines gesamten Individualzyklus. Für jeden Organismus ist nicht nur die räumliche, sondern auch die zeitliche Ordnung seiner Teile und Prozesse typisch. Wir können allgemein feststellen, daß ein lebendes System nur als Raum-Zeit-Gefüge zu verstehen ist.

Vergleichen wir den gerichteten Ablauf des Individualzyklus der Lebewesen mit gerichteten Abläufen, die in der unbelebten Natur vorkommen, so werden wir auf einen wesentlichen Unterschied aufmerksam. Der Lebensablauf eines Organismus führt normalerweise zur Neubildung lebender Individuen, die in allen wesentlichen Eigenschaften dem ursprünglichen Individuum gleichen. Diese Fähigkeit zur Fortpflanzung gehört zu den charakteristischsten Merkmalen der Lebewesen. Sie ermöglicht eine unbegrenzte Erhaltung des Lebens bei begrenzter Lebensdauer der einzelnen Individuen.

Die einfachste Form der Fortpflanzung finden wir in der Zellteilung eines Einzellers. Das individuelle Leben und damit der Individualzyklus solcher einzelligen Organismen wie Bakterien oder Amöben beginnt mit einer Zellteilung und endet mit der folgenden Teilung. Aus einem Zellindividuum entstehen dabei zwei neue Individuen, die denselben Individualzyklus durchlaufen. Die Fortpflanzung hat zugleich zur Vermehrung der Organismen geführt. Bei geeigneten Umweltbedingungen kann dieser Rhythmus der

aufeinanderfolgenden Individualzyklen unbegrenzt weitergehen.

Einzellige Eukaryoten zeigen neben dem beschriebenen Entwicklungsgang noch eine andere Form der Fortpflanzung. Nachdem sich der Einzeller über mehrere Generationen durch mitotische Zellteilung fortgepflanzt hat, kann neben dieser ungeschlechtlichen eine geschlechtliche Fortpflanzung auftreten. Dabei verschmelzen zwei Zellen unter Bildung eines neuen Zellindividuums, in dem die Erbinformationen beider Elternzellen vereinigt sind. Wir lernen damit zugleich eine wesentliche Ausnahme von der bekannten Regel kennen, daß Zellen im allgemeinen durch Teilung aus anderen Zellen hervorgehen.

Die Individualzyklen vielzelliger Organismen unterscheiden sich von jenen der Einzeller in einem wesentlichen Merkmal. Während bei der Fortpflanzung einzelliger Lebewesen das gesamte Individuum durch Zellteilung oder Zellverschmelzung in den Individuen der nächsten Generation aufgeht, dienen bei den Vielzellern die meisten Zellen nur zum Aufbau und zur

Erhaltung des vielzelligen Individuums selbst. Neben diesen Körperzellen finden wir im Organismus jedoch besondere Gruppen von Zellen oder besonders spezialisierte Keimzellen, aus denen bei der Fortpflanzung die nächste Vielzellergeneration hervorgeht.

Wir können im Individualzyklus höherer Organismen, wie etwa der vielzelligen Tiere, vier aufeinanderfolgende Phasen unterscheiden. In der »progressiven Phase« entwickelt sich in der Regel aus einem einzelligen Stadium durch eine Serie aufeinanderfolgender Zellteilungen das vielzellige Lebewesen. Neben Wachstumsprozessen spielen Differenzierungsvorgänge und bei der tierischen Entwicklung auch Gestaltungsbewegungen der verschiedenen Teile des Keims eine wesentliche Rolle bei der Ausbildung des erwachsenen Organismus. Die »stationäre Phase« ist jener Abschnitt des Individualzyklus, in der das Lebewesen seine artspezifische Struktur und Funktion der Organe für einen längeren Zeitraum relativ konstant erhält und sich fortpflanzt. In der anschließenden »regressiven Phase« treten im Organismus zunehmend Alterungs- und Abbauprozesse auf, die schließlich zum Tode des Individuums führen. Durch das Auftreten des »physiologischen Todes« unterscheidet sich der Individualzyklus eines vielzelligen Lebewesens grundsätzlich von dem der Einzeller. Dieser physiologische Tod betrifft die Gesamtheit der differenzierten Körperzellen. Er ist der Preis, den ein vielzelliges Lebewesen für die von ihm erlangte Organisationshöhe bezahlen muß.

Das Wesen der sexuellen Fortpflanzung

Wenn wir von geschlechtlicher Fortpflanzung sprechen, so denken wir zunächst im allgemeinen an jene Verhältnisse, wie sie bei den höheren Tieren und dem Menschen gegeben sind. Es erscheint uns beinahe selbstverständlich, daß von jeder Tierart zwei Sorten Individuen existieren, die wir als weibliche und männliche Organismen bezeichnen. Ihre Aufgabe sehen wir in der Produktion von zwei verschiedenen Keim-



Individualzyklus und Generationenfolge eines vielzelligen Tieres (Fadenwurm) mit geschlechtlicher Fortpflanzung. A Weibchen, B Männchen, C befruchtete Eizelle

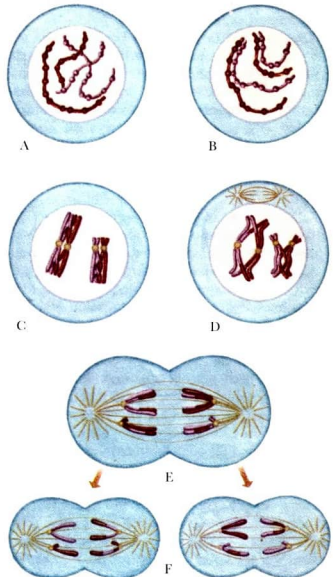
zellsorten, den Eizellen und Spermatozoen (Spermien). Wir sind geneigt, die von den höheren Tieren bekannte Form der Befruchtung einer großen unbeweglichen Eizelle durch ein viel kleineres, bewegliches Spermatozoon als typisch für die sexuelle Fortpflanzung aller Organismen anzusehen. Bei tiefergehender Kenntnis der Fortpflanzungsformen niederer Tiere, Algen, Pilze und jener der höheren Pflanzen ergibt sich jedoch, daß die sexuelle Fortpflanzung ein sehr vielgestaltiges Phänomen darstellt. Unser Anliegen ist es, das Wesen und die Bedeutung dieser grundlegenden Lebenserscheinung der eukaryotischen Organismen näher zu charakterisieren.

Kennzeichnend für die geschlechtliche Fortpflanzung ist die Tatsache, daß ein neues Lebewesen aus der Verschmelzung zweier getrennter Zellen hervorgeht, die in der Regel von unterschiedlichen Individuen der betreffenden Art gebildet wurden. Oskar Hertwig (1849–1923) hatte 1875 bei der Untersuchung des Seeigel-Eies festgestellt, daß ein wesentlicher Vorgang der Befruchtung in der Verschmelzung der Zellkerne von Ei und Samenzelle zu sehen ist. Da durch diese Kernverschmelzung die Chromosomenzahl der befruchteten Eizelle gegenüber dem unbefruchteten Zustand verdoppelt wird, weisen alle aus ihr durch mitotische Zellteilung hervorgehenden Körperzellen ebenfalls doppelt soviel Chromosomen auf wie jede Keimzelle vor der Befruchtung. Es mußte somit bereits aus theoretischen Erwägungen ein Kompensationsmechanismus gefordert werden, durch den vor der Keimzellbildung durch dieses neue Individuum deren Chromosomenzahl wieder auf die Hälfte reduziert wird, damit nicht im Verlaufe der aufeinanderfolgenden Generationen die Zahl der Chromosomen ständig zunimmt. Dieser 1887 von August Weismann (1834–1914) vorausgesagte Mechanismus wurde gegen Ende des 19. Jahrhunderts in einer besonderen Form von Kernteilung, der Reduktionsteilung oder »Meiose«, gefunden.

Man kann die Meiose kurz dahingehend charakterisieren, daß sie im Grunde aus zwei unmittelbar aufeinanderfolgenden Kernteilungen mit nur einmaliger Verdoppelung der Chromosomen besteht. Während die zweite meiotische Teilung im wesentlichen einer normalen Mitose gleicht, ist die erste durch eine Reihe von Besonderheiten charakterisiert. Die erste meioti-

sche Teilung unterscheidet sich im zeitlichen Ablauf vor allem dadurch von der Mitose, daß ihre Prophase stark verlängert ist und in mehrere Abschnitte untergliedert werden kann.

Ein wesentliches Ereignis dieser Prophase stellt die »Chromosomenpaarung« dar. Der Zellkern enthält ja noch zwei Chromosomensätze, die letzten Endes aus den beiden elterlichen Keimzellen hervorgegangen waren. Die einander entsprechenden, »homologen« Chromosomen beider Garnituren legen sich bei der Chromosomenpaarung der Länge nach aneinan-



Schematische Darstellung der Reduktionsteilung (Miose). A Leptotänstadium, B Zygotänstadium, C Pachytänstadium, D Diplotänstadium, E Anaphase der 1. Reifeteilung, F Anaphase der 2. Reifeteilung

der. Wesentlich ist, daß die Paarung sehr exakt erfolgt, da die einander entsprechenden Stellen der homologen Chromosomen genau nebeneinander zu liegen kommen. Elektronenmikroskopische Untersuchungen haben gezeigt, daß der Zusammenhalt der Chromosomenpaare durch eigentümliche Paarungsstrukturen gewährleistet wird. Bei diesen »synaptischen Komplexen« handelt es sich um fadenförmige Gebilde mit komplexem Aufbau, von denen die Chromosomenpaarlinge in ihrer ganzen Länge miteinander verbunden werden. Über den Bildungsmechanismus dieser Paarungsstrukturen wissen wir bisher ebenso wenig wie über die Kräfte, durch die homologe Chromosomen zueinander geführt werden und sich exakt paaren.

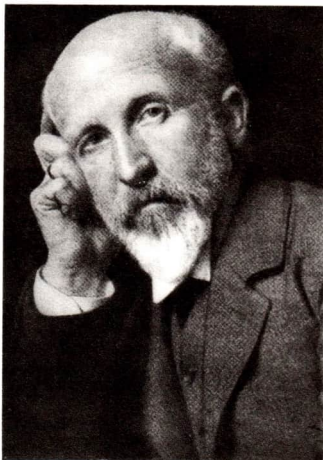
Da sich die Chromosomen bereits in der vor der Meiose liegenden Interphase verdoppelt hatten, besteht während der Chromosomenpaarung jeder Paarling aus zwei, das ganze Chromosomenpaar somit aus vier Chromatiden. In den eng gepaarten Chromosomen können Brüche der unmittelbar benachbarten Chromatiden beider Paarungspartner auftreten und die Bruchstücke wechselseitig miteinander verwachsen. Wenn nach diesem Chromosomenstück austausch im weiteren Verlauf der verlängerten Prophase die homologen Chromosomen jedes Paares wieder auseinanderweichen, werden die Stellen des Austauschs als Überkreuzungszonen (Chiasmen) der Chromatiden erkennbar. Man bezeichnet demzufolge den gesamten Vorgang als »Crossing over«. Die Bedeutung des Chromosomenstück austauschs ist darin zu sehen, daß er den Austausch von Gengruppen zwischen den väterlichen und mütterlichen Chromosomen zur Folge hat, so daß im Grunde dabei neue Chromosomenindividuen entstehen. Zwei der vier Chromatiden eines Chromosomenpaares bleiben allerdings unverändert.

Nach Abschluß der Prophase und Auflösung der Kernmembran gelangen die Chromosomenpaare in die Äquatorialebene der Zelle. Da sich in der ersten meiotischen Teilung die Spindelfaseransatzstellen der Chromosomen nicht teilen, werden unter dem Einfluß der inzwischen ausgebildeten Teilungsspindel nicht einzelne Chromosomenhälften, sondern ganze Chromosomen zu den Spindelpolen transportiert. Diese stets aus zwei Chromatiden bestehenden Chromosomen können allerdings in einer

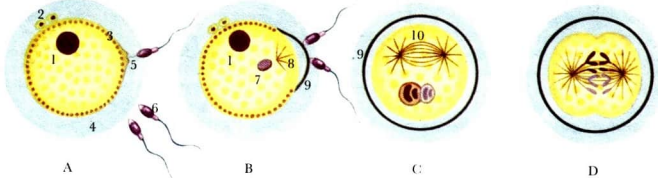
Chromatide Stück austausch erfahren haben. Eine wichtige Folge der Polwanderung ganzer Chromosomen besteht darin, daß jede der in der Anaphase I auseinanderweichenden Chromosomengruppen nur einer Chromosomengarnitur entspricht, also die haploide Anzahl an Chromosomen besitzt. Es führt somit bereits die erste meiotische Teilung zur Reduktion der Chromosomenzahl.

Ein zweites wichtiges Phänomen ist darin zu sehen, daß die Verteilung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen auf die während der Anaphase I auseinanderweichenden Chromosomengruppen rein zufallsmäßig erfolgt. In den beiden neuen Chromosomensätzen sind also jeweils Chromosomen beider Eltern vereinigt. Die erste meiotische Teilung führt somit zu einer Umverteilung der Erbanlagen in den sich bildenden Keimzellen.

Die zweite meiotische Teilung erfolgt grundsätzlich in der Weise wie die Mitose. Allerdings



Oskar Hertwig (1849–1922) begründete 1875 die Lehre von der Befruchtung.



Befruchtung und erste Furchungsteilung des Seeigeleies. *A* Kontaktaufnahme des Spermiums mit der Eizelle, *B* Beginn der Cortexreaktion und Bildung der Befruchtungsmembran, *C* Vereinigung des weiblichen und männlichen Kerns, *D* Anaphase der 1. Furchungsteilung. (Nur 2 Chromosomenpaare berücksichtigt.) 1 weiblicher Kern, 2 Polkörper, 3 Cortexgranula, 4 Gallerthülle, 5 Empfängnishügel, 6 Spermium, 7 männlicher Kern, 8 Centriol, 9 Befruchtungsmembran, 10 Teilungsspindel

sind infolge der vorangegangenen Reduktion die Chromosomen nur in haploider Anzahl vorhanden. Als Ergebnis der gesamten Meiose entstehen in der Telophase II stets vier haploide Zellkerne. Die mit den Kernteilungen verbundenen Cytoplasmateilungen können jedoch bei den verschiedenen Organismengruppen und den beiden Geschlechtern recht unterschiedliche Verhältnisse zeigen.

Wir sahen, daß die Bedeutung der Meiose im Zusammenhang mit der Befruchtung gesehen werden muß. Wesen und Aufgabe des Befruchtungsprozesses wurden bereits gegen Ende des 19. Jahrhunderts aufgeklärt, nachdem Oskar Hertwig 1875 in den Eiern der Seeigel ideale Objekte zum Studium dieses Problems aufgefunden hatte (Abbildung). Er konnte zeigen, daß man bei den etwa 0,1 mm großen und durchsichtigen Seeigel-Eiern jederzeit eine Befruchtung auslösen kann, wenn man den im Seewasser liegenden, reifen Eiern eine kleine Menge Samenflüssigkeit zufügt. Von den zahlreichen Spermien, die sich in kürzester Zeit um die Eizelle sammeln und versuchen, in die Eioberfläche einzudringen, erreicht nur jenes dieses Ziel, das zuerst mit der Eizelle in Berührung kam. Die Eizelle streckt diesem Spermium einen kleinen Cytoplasmahügel entgegen, der Kopf und Mittelstück der männlichen Keimzelle aufnimmt.

Kurze Zeit nach diesem Eindringen der Samenzelle hebt sich von der Eioberfläche eine dünne Befruchtungsmembran ab, die nach Meinung der älteren Autoren das Eindringen weiterer Spermien verhindert.

Neuere Untersuchungen haben ergeben, daß diese bereits vor hundert Jahren von Oskar Hertwig beschriebenen Teilprozesse der Befruchtung im einzelnen ein sehr komplexes Geschehen darstellen, in dem zahlreiche chemisch-physikalische Prozesse ineinandergreifen. Ein erstes, viel diskutiertes Problem betrifft die Frage, wie die Spermien bei der Befruchtung zur Eizelle finden. In Analogie zu den Verhältnissen bei Braunalgen, Farnen und Moosen war vielfach angenommen worden, daß auch von den Eizellen der Tiere chemische Stoffe abgegeben werden, die eine gerichtete Bewegung der männlichen Keimzellen zum Ei hin auslösen. Trotz zahlreicher Bemühungen ist es aber bisher nicht zweifelsfrei gelungen, eine derartige von der Eizelle ausgelöste »Chemotaxis« nachzuweisen. Auf jeden Fall wird durch die von den Männchen aller Arten in riesiger Überzahl abgegebenen Spermien auch bei zufälligem Zusammentreffen mit den Eizellen deren Befruchtung gewährleistet. Daß für den weiteren Verlauf der Befruchtungsprozesse tatsächlich von den Keimzellen gebildete Befruchtungsstoffe oder »Gamone« eine Rolle spielen, ist inzwischen sicher nachgewiesen.

Von mehreren Forschern wurde angenommen, daß die Kontaktaufnahme und artspezifische Vereinigung der beiden Keimzellen bei der Befruchtung eine Oberflächenreaktion zwischen zwei komplementären Befruchtungsstoffen sei, von denen der eine von der Eizelle, der andere vom Spermium gebildet werde. Aus der Gallerthülle der Seeigel-Eier konnte ein als Glykoprotein identifizierter Stoff isoliert wer-

den, der als »Fertilisin« bezeichnet wird und eine Aktivierung sowie Agglutination der Spermien auslöst. Bei der Befruchtung soll dieses Fertilisin den Kontakt des Eies mit dem Spermium vermitteln, indem es mit einer spezifischen Rezeptorsubstanz der Spermienoberfläche, dem »Antifertilisin«, reagiert. Eine eindeutige Identifizierung dieses Antifertilisins ist allerdings bisher nicht gelungen.

Sobald das Spermium mit dem Ei in Kontakt kommt, führt dies in Sekundenschnelle zur »Akrosomreaktion« der männlichen Keimzelle. Bei dem Akrosom handelt es sich um ein die Spitze des Spermienkopfes bildendes Zellorganell, das vom Golgiapparat des sich entwickelnden Spermatozoons gebildet wurde und eine mit Enzymen gefüllte Vakuole darstellt. Der enzymhaltige Vakuoleninhalt entleert sich bei der Akrosomreaktion und wird dabei oft in Form eines fädigen Akrosomalfilaments ausgestoßen, das die Eihülle auflöst und durchdringt. Das Auftreffen des Akrosomalfilaments auf der Plasmaoberfläche führt zur Aktivierung der Eizelle, die mit einer Umgestaltung der äußeren Cytoplasmasschicht des Eies, des Cortex, einsetzt und zur Bildung der Befruchtungsmembran führt. Bei der genauer untersuchten »Cortexreaktion« des Seeigel-Eies konnte festgestellt werden, daß Tausende von Cortexgranula, die unter der Zellmembran der Eizelle liegen, explosionsartig ihren Inhalt zwischen die Eioberfläche und die sich abhebende Dottermembran entleeren. Ein Teil des Granulainhalts lagert sich der Dottermembran an und bildet die Befruchtungsmembran.

Nach dem Eindringen in das Cytoplasma der Eizelle vergrößert sich der Spermienkopf durch Flüssigkeitsaufnahme und wird zum männlichen Vorkern. Dieser wandert zum Kern der Eizelle, mit dem er verschmilzt. Bereits für Hertwig ergab sich aus diesen Beobachtungen der Schluß, daß die Verschmelzung der Zellkerne des Spermiums und der Eizelle ein wesentliches Merkmal der Befruchtung darstellen. Später konnte nachgewiesen werden, daß nicht die Verschmelzung ganzer Kerne, sondern die Vereinigung der in ihnen enthaltenen Chromosomen entscheidend ist. Am Seeigel-Ei wurde weiterhin festgestellt, daß aus dem Mittelstück des bei der Befruchtung vom Ei aufgenommenen Spermiums das Centriol hervorgeht. Dieses Centriol teilt sich und bildet

die Pole der sich herausbildenden Teilungsspindel, während das mütterliche Centriol inaktiv bleibt.

Die Bedeutung des Befruchtungsprozesses muß in mehrfacher Hinsicht gesehen werden. Durch die Vereinigung des mütterlichen und väterlichen Chromosomensatzes bekommt die befruchtete Eizelle, die nunmehr »Zygote« genannt wird, ihren individuellen Bestand an Erbanlagen. Sie wird durch das Eindringen des Spermiums aktiviert und aus einem Zustand mit weitgehend reduzierten Lebensprozessen in den eines aktiven, genomgesteuerten Reaktionsgefüges überführt. Es erfolgt dabei sowohl die Aktivierung der Stoffwechselprozesse des Cytoplasmas wie auch jener des Zellkerns mit DNA- und RNA-Synthese. Das schnelle Inangasetzen der Proteinsynthese ist vermutlich darauf zurückzuführen, daß ein Teil der in »Informosomen« inaktiv gestapelten mRNA des Eies mit der Befruchtung aus ihrer Bindung an Proteine befreit und für die Translation verfügbar wird. Durch Einführung des aktiven Spermien-centriols in die Eizelle wird deren Teilung und Weiterentwicklung zum neuen, vielzelligen Organismus ausgelöst.

Wir haben uns bei der Darstellung des Befruchtungsprozesses auf die bei den vielzelligen Tieren vorliegenden Verhältnisse beschränkt, müssen uns jedoch vor der Verallgemeinerung hüten, daß diese für alle eukaryotischen Organismengruppen typisch seien. Aus der Kenntnis des gesamten Entwicklungszyklus der Tiere können wir jedoch jene Wesenszüge ableiten, die für die Sexualität aller Eukaryoten bestimmend sind. Es ist dies der in der Generationenfolge auftretende, regelmäßige Wechsel zwischen einer »haploiden« und »diploiden« Phase der Organismen mit einfachem oder verdoppeltem Chromosomensatz in den Zellen. Bei diesem »Kernphasenwechsel« erfolgt der Übergang vom diploiden in den haploiden Zustand durch die Reduktionsteilung, jener vom haploiden zum diploiden bei der Befruchtung.

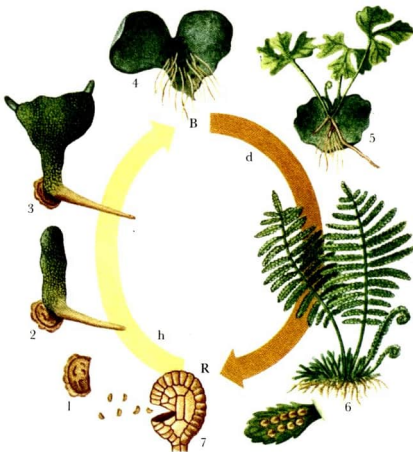
Der Entwicklungszyklus vielzelliger Tiere ist dadurch charakterisiert, daß die Reduktionsteilung zur Bildung haploider Keimzellen führt, durch die Vereinigung einer weiblichen und männlichen Keimzelle die diploide Zygote gebildet wird und aus dieser durch Mitosen der diploide, vielzellige Organismus entsteht, den

man als »Diplonten« bezeichnet. Beim Vergleich anderer Organismengruppen fällt auf, daß man neben diesem Typ noch zwei andere Formen des Kernphasenwechsels unterscheiden kann, die jeweils durch die zeitliche Lage von Befruchtung und Reduktionsteilung charakterisiert sind. So erfolgt in manchen Fällen die Reduktion der Chromosomenzahl unmittelbar nach der Befruchtung. Der diploide Zustand ist dann nur auf die befruchtete Eizelle beschränkt. Alle aus dieser hervorgehenden Zellgenerationen, bei vielzelligen Organismen somit auch alle Körperzellen, besitzen nur einen einfachen haploiden Chromosomensatz. Die betreffende Art ist ein reiner »Haplont«, wie beispielsweise manche Protozoen und Grünalgen.

Die dritte Form des Kernphasenwechsels finden wir bei den Moosen und Farnen. Bei ihnen entwickelt sich wie bei den Tieren aus der befruchteten Eizelle zunächst ein diploider Organismus. Dieser »Sporophyt« erzeugt durch Reduktionsteilung haploide Zellen, die als Sporen bezeichnet werden. Aus den Sporen geht ohne Befruchtung eine zweite Pflanzengenera-

tion hervor, deren Körperzellen somit haploid sind. Dieser »Gametophyt« bildet ohne Reduktionsteilung befruchtungsbedürftige Keimzellen aus, die nach der Befruchtung wieder zu einem Sporophyten auswachsen. Wie unsere Abbildung veranschaulicht, entspricht bei den Farnen die große gefiederte Farnpflanze dem diploiden Sporophyten, während der kleine, haploide Gametophyt ein verborgenes Leben führt.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Bedeutung der Sexualität für das Leben der Organismen offenbar darin zu sehen ist, daß mit dem ständigen Wechsel von Reduktionsteilung und Befruchtung im Verlauf der Generationsfolge immer wieder die Möglichkeit zu einer Umverteilung und Neukombination der Gene gegeben ist. Die Organismenarten bekommen demzufolge durch die sexuelle Fortpflanzung eine erhöhte genetische Plastizität, die sich unter den wechselnden Umweltbedingungen als Selektionsvorteil auswirkt.



Generationswechsel eines Farns. Aus der haploiden Gonospore (1) entsteht ein Protonema (2), das zum Gametophyten, dem zwittrigen Prothallium (3, 4), auswächst. Aus einer befruchteten Eizelle des Prothalliums entsteht der diploide Sporophyt (5, 6), der in Sporangien (7) unter Reduktionsteilung Gonosporen bildet. d diploide Phase, h haploide Phase, B Befruchtung, R Reduktionsteilung

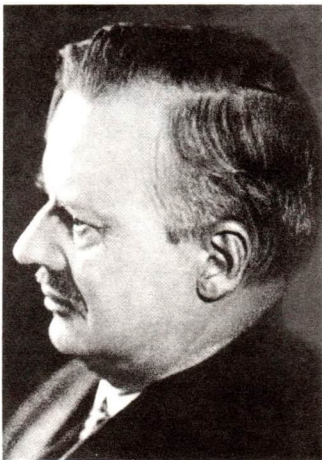
Zelldifferenzierung und Genregulation

Verfolgen wir die Individualentwicklung eines Tieres, wie etwa die abgebildete Molchentwicklung, so können wir beobachten, daß die befruchtete Eizelle durch eine Serie aufeinanderfolgender Zellteilungen zunächst in eine Anzahl kleinerer Zellen zelegt wird. Diese machen weiterhin normale mitotische Teilungen durch, bleiben aber infolge des Fehlens eines Zellwachstums stets hinter der Größe ihrer Mutterzelle zurück. Mit fortschreitender Embryonalentwicklung wird die Anzahl der Embryonalzellen immer größer, während deren Größe ständig abnimmt, bis ein bestimmter Grenzwert der Zellgröße erreicht ist. Der junge Organismus muß dann aus seiner Umgebung Nahrung aufnehmen, damit die mit weiteren Zellteilungen verbundene Entwicklung fort-schreiten kann.

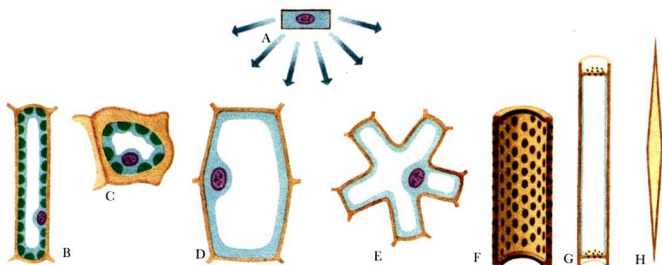
Die Anzahl der Zellen, aus denen im Verlauf der Individualentwicklung der erwachsene Körper eines Vielzellers aufgebaut wird, erreicht beträchtliche Werte, die in Abhängigkeit von der Größe des Organismus viele Milliarden betragen. Man schätzt, daß der Körper des erwachsenen Menschen aus nahezu 10^{14} Zellen besteht. Im Verlauf der Embryonalentwicklung werden die Zellen des Embryos unterschiedlich, sie differenzieren sich. Diese Zelldifferenzierung kann in einer unterschiedlichen Gestalt, verschiedenen physiologischen Leistungen und Besonderheiten der molekularen Zusammensetzung zum Ausdruck kommen. Für den vielzelligen Organismus ist die Bedeutung dieses grundlegenden Prozesses der Zelldifferenzierung darin zu sehen, daß sich die Zellen der verschiedenen Gewebe und Organe im Rahmen einer Arbeitsteilung für besondere Aufgaben im Dienste einer gesteigerten Leistungsfähigkeit des Gesamtorganismus spezialisiert haben. So erwirbt eine Muskelzelle durch Ausbildung der Actin- und Myosinfilamente sowie durch zweckmäßige Anordnung der Zellorganellen im Vergleich zu undifferenzierten Zellen eine gesteigerte Bewegungsfähigkeit. Nervenzellen erfahren während der Differenzierung durch Auswachsen ihrer extrem langen Zellfortsätze eine ungewöhnliche Veränderung der Zellform, die in Verbindung mit der ge-

steigerten Erregungsfähigkeit eine schnelle Erregungsleitung über große Entfernungen ermöglicht.

Alle Differenzierungsprozesse der Zellen kann man direkt oder indirekt auf die Herstellung charakteristischer Eiweißmuster der verschiedenen Zellen zurückführen. Selbst dann, wenn die typischen Merkmale spezialisierter Zellen nicht direkter Ausdruck der Funktion von Proteinen sind, lassen sich die zu diesen Merkmalen führenden Differenzierungsprozesse auf die Synthese besonderer Eiweißsorten zurückführen. Die Steuerung des Differenzierungsgeschehens muß offensichtlich vor allem an den komplizierten Mechanismen der biologischen Eiweißsynthese ansetzen. Es ist somit von vornherein anzunehmen, daß Faktoren, die die Zelldifferenzierung steuern, in erster Linie an der Wirkungskette angreifen, die vom Gen zur Bildung des von diesem codierten Proteins führt.



Hans Spemann (1869–1941) trug maßgeblich zur Entwicklung der experimentellen Entwicklungsphysiologie bei. Er erhielt 1935 den Nobelpreis.



Alle spezialisierten Zellformen der Blütenpflanzen gehen aus gleichartigen Embryonalzellen hervor. *A* Embryonalzelle, *B* Palisadenzelle, *C* Schließzelle, *D* Parenchymzelle, *E* Sternparenchymzelle, *F* Tracheenglied, *G* Siebröhrenglied, *H* Sklerenchymfaser

Im Körper eines erwachsenen Säugetieres oder einer Blütenpflanze kann man jeweils über hundert spezialisierte Zellsorten unterscheiden (Abbildung). Alle diese differenzierten Zelltypen sind letztlich aus der befruchteten Eizelle durch Mitosen hervorgegangen. Während eine Eizelle über die Fähigkeit verfügt, alle differenzierten Zellsorten aus sich hervorgehen zu lassen, erfolgt bei ihren Abkömmlingen im Verlauf der Embryonalentwicklung normalerweise eine zunehmende Einschränkung dieser Entwicklungspotenz.

Da wir die mitotische Zellteilung als einen Mechanismus kennengelernt haben, der eine gleichmäßige Verteilung der verdoppelten Erbanlagen auf die Tochterzellen gewährleistet, ergeben sich einige grundsätzliche Fragen zum Prozeß der Zelldifferenzierung. So ist zu klären, ob alle Körperzellen eines vielzelligen Organismus prinzipiell denselben Genbestand aufweisen oder ob die Zellen während der Individuenentwicklung im Zusammenhang mit ihrer Differenzierung und Einschränkung der Entwicklungspotenz Teile des von der Eizelle überkommenen Genvorrats verlieren. Sollte dies nicht der Fall sein, so muß es Mechanismen geben, durch die im Verlauf der Entwicklung bestimmte Genkomplexe blockiert und in den unterschiedlich dif-

ferenzierten Körperzellen verschiedene Gen-garnituren aktiviert werden. Schließlich wäre die Frage zu beantworten, durch welche chemisch-physikalischen Prozesse bei der Zelldifferenzierung eine Regulation der Genaktivitäten erfolgt.

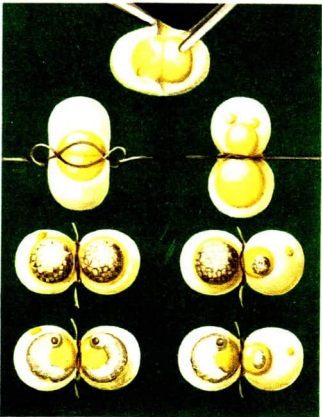
Auf die erste Frage hatten bereits um die Jahrhundertwende die Klassiker der Entwicklungsphysiologie mit ihren Experimenten zur Trennung einzelner Furchungszellen tierischer Embryonen eine erste Antwort gegeben. Bei der Durchschnürung von Amphibieneiern während des Zweizellstadiums ergab sich, daß aus isolierten Furchungszellen vollständige Embryonen entstehen können, diese also den kompletten Satz an Erbanlagen enthalten müssen (Abbildung). Im Grunde war damit vom Zoologen nur ein Naturexperiment nachvollzogen worden, das wir alle aus dem täglichen Leben der Entwicklung einiger Zwillinge oder Mehrlinge des Menschen kennen. Man kann daraus schließen, daß mindestens die ersten Furchungszellen eines Embryos alle Erbanlagen enthalten müssen.

Daß auch hochspezialisierte Körperzellen noch den vollständigen Satz an Genen enthalten, konnte während der letzten zwei Jahrzehnte in eindrucksvollen Experimenten bewiesen werden, bei denen Zellkerne aus differenzierten Gewbezellen in entkernte Amphibieneier transplantiert wurden. In einer Reihe von Fällen führten derartige Kerntransplantationen zur Entwicklung normaler Embryonen, die ihre Gene also nur aus dem transplantierten Zellkern der Körperzelle, beispielsweise einer Darmepithelzelle, erhalten haben konnten. Wir werden auf diese erstmals zu Beginn der sechziger Jahre von

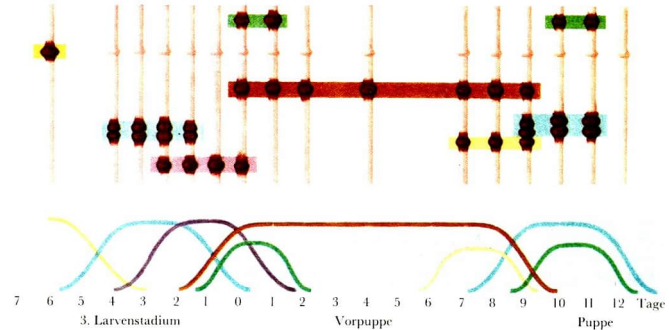
Gurdon durchgeführten Versuche noch einmal in anderem Zusammenhang zu sprechen kommen.

Wenn unterschiedlich differenzierte Zellen eines vielzelligen Organismus über denselben Genvorrat verfügen, so müssen ihre Spezialisationsmerkmale Ausdruck unterschiedlicher Genaktivität sein. Man kann es als einen einzigartigen Glücksumstand bezeichnen, daß wir Objekte kennen, bei denen diese »differentielle Genaktivität« direkt sichtbar wird. Es sind dies die Larven der Fliegen und Mücken, die in ihren Speicheldrüsen und anderen Körpergeweben Riesenchromosomen ausgebildet haben. Unsere Abbildung veranschaulicht die sehr einfache Präparation dieser Chromosomen aus den Speicheldrüsen der roten Zuckmückenlarve von *Chironomus*.

Die Besonderheit der Riesenchromosomen besteht nicht nur darin, daß sie wesentlich größer als normale Mitosechromosomen sind und Längen von 500 µm sowie eine Breite von 25 µm erreichen. Wesentlich ist, daß sie während der Interphase im Zellkern sichtbar bleiben, in jenem Abschnitt des Zellzyklus also, der durch die genetische Aktivität der Chromosomen charakterisiert ist. Riesenchromosomen entsprechen im Grunde ganzen Bündeln mitotischer



Zu den klassischen Versuchen der Entwicklungsphysiologie zur Aufklärung der Entwicklungspotenz einzelner Furchungszellen gehören Schnürrungsversuche an Amphibieneiern.



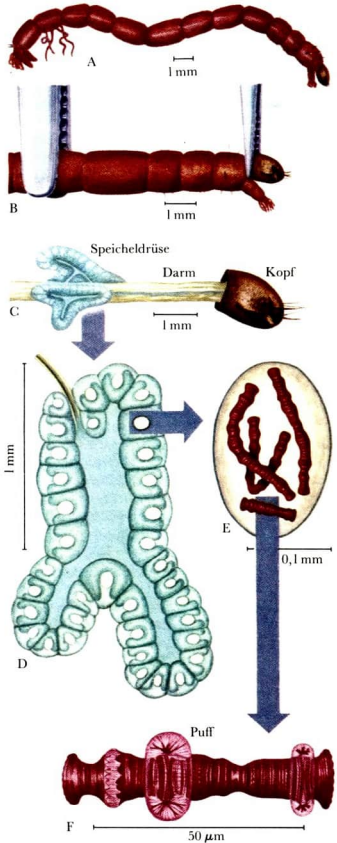
Veränderung des Puffmusters eines Riesenchromosomenabschnitts der Taufleie *Drosophila* während der

Larvalentwicklung. Zeitangabe in Tagen vor und nach Bildung der Vorpuppe.

Chromosomen. Diese kommen dadurch zustande, daß sich während der Larvalentwicklung die homologen Chromosomen paarweise aneinanderlegen und innerhalb der erhalten bleibenden Kernmembran zahlreiche endomitotische Teilungsschritte durchmachen, wobei die Tochterchromosomen jeweils zusammen liegenbleiben. Im Extremfall können so etwa 16000 Einzelstränge in einem Riesenchromosom vereinigt sein. Da die Chromosomenstränge während der Interphase in der gestreckten Funktionsform im Zellkern vorliegen, ergibt sich ihre im Vergleich zu normalen Metaphasechromosomen beachtliche Länge. Ihre Dicke ist eine Folge der Bündelung. Bereits in der lebenden Zelle kann man ein charakteristisches Querstreifenmuster der Riesenchromosomen beobachten, das sich nach der Fixierung durch geeignete Anfärbung der Präparate noch deutlicher darstellen läßt.

Bereits vor hundert Jahren war den Cytologen aufgefallen, daß die Riesenchromosomen stellenweise eigenartige Aufblähungen zeigen, die heute als »Puffs« oder – wenn sie besonders stark entwickelt sind – nach ihrem Entdecker als »Balbiani-Ringe« bezeichnet werden. Die Puffbildung kommt durch Auseinanderspizung der Einzelstränge des Riesenchromosoms und lokale Entspiralisierung der Chromosomenstränge im Bereich einzelner Querscheiben zustande. Ihre funktionelle Bedeutung wurde erst Anfang der fünfziger Jahre durch Beermann erkannt.

Vergleicht man bei Zuckmückenlarven die Riesenchromosomen aus verschiedenen Geweben wie der Speicheldrüse, den Malpighischen Gefäßen, dem Mitteldarm oder Enddarm, so kann man im Prinzip bei allen dasselbe Querscheibenmuster feststellen. Es sind jedoch in den verschiedenen Zelltypen jeweils unterschiedliche Querscheiben zu Puffs aufgetrieben. Beim Vergleich verschiedener Entwicklungsstadien desselben Organs ergibt sich, daß Puffs reversible Bildungen sind. Ein Puff entsteht zu einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung des Tieres, vergrößert sich und kann später zurückgebildet werden (Abbildung). Da somit für einen bestimmten Zelltyp zu einem bestimmten



Zu den wichtigsten Objekten der genetischen Forschung gehören die Riesenchromosomen der Zweiflüglerlarven. Die Abbildung zeigt den Präparationsgang zur Herstellung von Präparaten der Riesenchromoso-

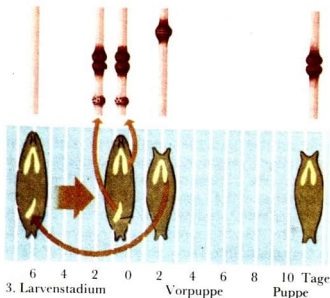
men aus Speicheldrüsen der Zuckmückenlarven. A *Chironomus*-Larve, B–C Isolierung der Speicheldrüsen, D Speicheldrüse, E Zellkern mit Riesenchromosomen, F Riesenchromosom nach Anfärbung

Zeitpunkt die Ausbildung ganz bestimmter Puffs charakteristisch ist, kann man von einem spezifischen »Puffmuster« der Zelle sprechen.

Es war zu vermuten, daß die unterschiedlichen Puffs verschiedener Zelltypen Ausdruck ihrer unterschiedlichen Genaktivität sind. Wenn ein Puff demzufolge einem aktiven Gen oder Genkomplex entspricht, so mußte es möglich sein, in ihm die primären Genprodukte, nämlich RNA, zu finden. Mittels der Isotopentechnik und histochemischer Färbeverfahren gelang es tatsächlich, in den Puffs eine lokalisierte Synthese und Ansammlung von RNA nachzuweisen. Die Puffs entsprechen somit den genetisch aktiven Genbereichen der Chromosomen. Es sind damit einzigartige Voraussetzungen gegeben, an den Riesenchromosomen den Wechsel der Genaktivitäten während der Zelldifferenzierung zu verfolgen und durch experimentelle Untersuchung der Puffbildung jene Faktoren aufzuklären, die für die Regulation der Genaktivität Bedeutung haben.

In eindrucksvollen Experimenten gelang der Nachweis, daß die Puffbildung durch Faktoren ausgelöst wird, die außerhalb der Chromosomen oder des Zellkerns liegen. Unsere Abbildung veranschaulicht einen entsprechenden Versuch an der Taufliede *Drosophila melanogaster*. Es konnte dabei nachgewiesen werden, daß nach Transplantation der Speicheldrüsen einer Vorpuppe in den Hinterkörper einer jüngeren Larve die Chromosomen des Transplantats unabhängig vom eigenen Entwicklungsalter noch einmal dieselben Puffs ausbilden wie die larveneigenen Speicheldrüsenchromosomen. Die Puffbildung wird somit von dem spezifischen Milieu des Wirtskörpers bestimmt, von Faktoren also, die außerhalb des Zellkerns liegen. Dieser Schluß konnte auch durch Verpflanzung der Zellkerne von Speicheldrüsen in das Cytoplasma fremder Zellen bestätigt werden, wobei an den Riesenchromosomen die Ausbildung von Puffs beobachtet wurde, die normalerweise nicht auftraten.

Die Wirkungsmechanismen, die zur Auslösung der Genaktivität und spezifischen Steuerung der Zelldifferenzierung führen, sind zur Zeit Gegenstand intensiver Forschungen. Unsere Kenntnisse zu diesem zentralen Problem der Biologie sind jedoch noch sehr gering. Relativ gut sind wir über die Verhältnisse bei den Prokaryoten unter-



Auslösung spezifischer Puffbildung der Riesenchromosomen durch Transplantation der Speicheldrüse von *Drosophila* in eine jüngere Larve. Unten von links nach rechts: Wirtslarve zum Zeitpunkt der Transplantation, Wirtslarve 5–6 Tage nach der Transplantation, Spender (Vorpuppe), 11,5 Tage alte Vorpuppe. Oben: Teil des Chromosomenarms III aus den darunter abgebildeten Entwicklungsstadien.

richtet, seitdem die französischen Forscher Jacob und Monod im Jahre 1961 ihr Modell der Genregulation bei Bakterien veröffentlichten. Sie gingen von der Vorstellung aus, daß drei Sorten von Genen zu unterscheiden sind, die als Strukturgene, Operatorgene und Regulatorgene bezeichnet wurden. Strukturgene enthalten die Informationen für die Synthese der Proteine, die als Enzyme oder Strukturproteine für die Merkmalsbildung verantwortlich sind. Operatorgene steuern die Aktivität der Strukturgene, wobei oft ein Operatorgen mit mehreren Strukturgenen eine funktionelle Einheit, ein Operon, bildet. Dem Operatorgen ist ein Promoter vorgelagert, an den sich die RNA-Polymerase anlegt, von der die Transkription der Strukturgene des Operons bewerkstelligt wird. Die Aktivität der Operatorgene wird andererseits von Regulatorgenen gesteuert, die vom Operon entfernt auf dem Chromosom liegen können. Regulatorgene sind für die Bildung von Repressorsubstanzen, im allgemeinen Proteinen, verantwortlich. Wenn Repressoren sich im aktiven Zustand der Operatorregion anlagern, wird die Aktivität des

ganzen Operons und damit die Transkription der Strukturgene verhindert. Dieser einfache Grundmechanismus der Genregulation kann in verschiedener Weise durch cytoplasmatische Faktoren beeinflusst werden, wobei durch Rückkopplungsmechanismen mehrere Typen zweckmäßiger Regulationssysteme der Proteinsynthese zustande kommen.

Es gibt Hinweise, daß auch bei Eukaryoten Regulationssysteme vorkommen, die dem Jacob-Monod-Modell entsprechen. Andererseits ist jedoch sicher, daß die Zelldifferenzierung der höheren Organismen mit der alleinigen Wirksamkeit der für Bakterien beschriebenen Regulationsmechanismen nicht hinreichend erklärt werden kann. Trotz aller Bemühungen ist aber über die beim Differenzierungsgeschehen der Eukaryoten wirksamen Faktoren der Genregulation noch nicht allzuviel bekannt.

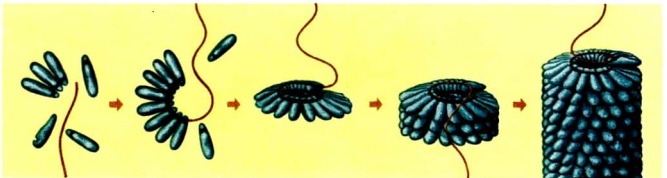
Es gibt Anzeichen dafür, daß in den differenzierten Körperzellen eines vielzelligen Organismus nur ein Teil der in ihren Kernen enthaltenen Gene aktiv werden kann. Wahrscheinlich wird während der Embryonalentwicklung durch die relativ stabile Blockierung einer Reihe von Genen eine Vorwahl des speziellen Entwicklungsprogramms der betreffenden sich differenzierenden Zelle und ihrer Nachkommen getroffen. So wissen wir, daß auch in den Riesenchromosomen normalerweise nur eine begrenzte Anzahl der zahlreichen Querscheiben zur Puffbildung befähigt ist.

Welche Faktoren im einzelnen die Blockierung oder Aktivierung der Gene in den Chromosomen der Eukaryoten auslösen, ist bisher nur sehr unzureichend bekannt. Besondere Beachtung

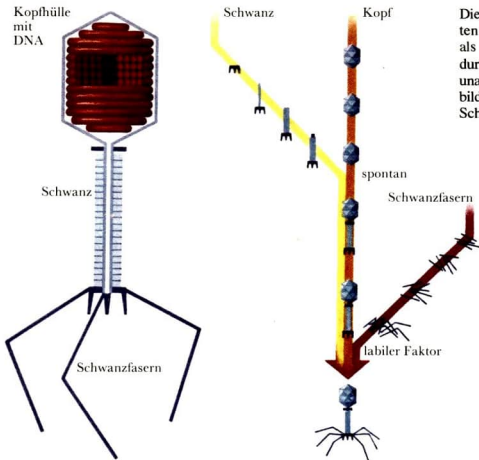
verdienen in diesem Zusammenhang jene Stoffe, die neben der DNA am Aufbau der Eukaryotenchromosomen beteiligt sind. Es sind dies Proteine vom Histontyp, Nichthistonproteine und RNA. Wir sahen in einem früheren Kapitel, daß die Histone unter Bildung von »Nucleosomen« an der Strukturbildung der Chromosomen beteiligt sind. Im Bereich der Nucleosomen sind die Gene nicht aktiv. Es gibt Hinweise dafür, daß bei der Genaktivierung unter der Einwirkung regulatorisch wirkender Proteine, die wahrscheinlich zu den Nichthistonproteinen gehören, die DNA aus ihrer Bindung an Histone teilweise gelöst und eine Transkription der betreffenden Gene möglich wird. Ob für die Spezifität der so ausgelösten Transkription der chromosomalen RNA eine Mitwirkung zugesprochen werden muß, konnte bisher nicht eindeutig bewiesen werden.

Probleme der Gestaltbildung

Zu den eindrucksvollsten Vorgängen der Entwicklung von Organismen gehört die Herausbildung ihrer spezifischen Gestalt, jener Prozeß also, den der Biologe als »Morphogenese« bezeichnet. Es ist klar, daß die Gestaltbildung eines vielzelligen Organismus, wie etwa eines Insekts oder einer Sonnenblume, ein überaus komplexes Geschehen darstellt. Durch das koordinierte Zusammenwirken der aus der befruchteten



Gestaltbildung des Tabakmosaik-Virus durch Selbstorganisation aus dem RNA-Molekül und den Proteinuntereinheiten der Virushülle.



Die Gestaltbildung des komplizierten Bakteriophagen T4 erfolgt als Selbstorganisation schrittweise durch Zusammenfügen der auf drei unabhängigen Synthesewegen gebildeten Teile Kopf, Schwanz und Schwanzfasern.

Eizelle hervorgehenden Embryonalzellen, die sich zunehmend differenzieren und in ihrer Entwicklung wechselseitig beeinflussen, erlangt der junge Organismus in einer Folge von Formbildungsprozessen allmählich seine artspezifische Gestalt. Die Morphogenese des Tieres oder der Pflanze stellt so das Resultat einer Vielzahl von Teilprozessen dar, die von der Strukturbildung in den Einzelzellen über die Ausbildung der Gewebe und Organe zur Gestaltbildung des Gesamtorganismus führt.

Als einfachste Form morphogenetischer Prozesse können wir das Zustandekommen der räumlichen Ordnung in Verbänden von Makromolekülen betrachten, das letztlich auch der Bildung von Zellorganellen zugrunde liegt. In modellhafter Weise wird das Prinzip solcher molekularer Vorgänge durch die Gestaltbildung der Viren veranschaulicht. Besonders übersichtliche Verhältnisse zeigt die Morphogenese des Tabakmosaikvirus, das aus einem Molekül RNA und 2 130 identischen Hüllproteinmolekülen aufgebaut ist. Die RNA des Virus enthält die genetische Information für die eigene Replika-

tion und für die Primärstruktur des aus 158 Aminosäuren aufgebauten Hüllproteins. In schwach alkalischer Lösung zerfällt das Tabakmosaikteilchen in seine Untereinheiten. Wenn der pH-Wert der Lösung gesenkt wird, so bildet sich die hohlzylinderförmige Struktur des Tabakmosaikvirus wieder aus (Abbildung).

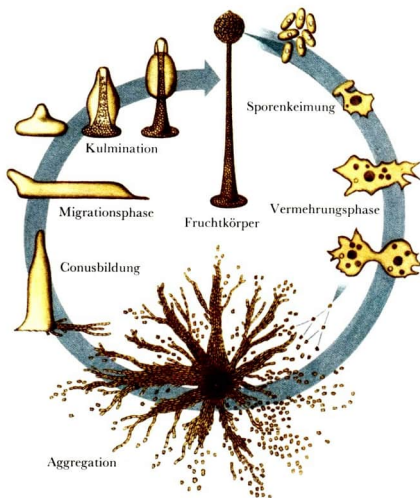
Der Zusammenbau des Virusteilchens aus dem schraubenförmig gewundenen RNA-Molekül und den darauf aufgelagerten Proteinuntereinheiten erfolgt spontan nur auf Grund der chemisch-physikalischen Eigenschaften dieser Makromoleküle und ohne Beteiligung irgendwelcher Enzyme oder anderer Faktoren. Er ist letzten Endes auf die spezifische Aminosäuresequenz des Hüllproteins und die Länge und Nucleotidfolge des RNA-Moleküls zurückführbar. Wir bezeichnen einen derartigen Gestaltbildungsprozeß als »Selbstorganisation« und können annehmen, daß dieses Selbstorganisationsprinzip auch bei der Morphogenese anderer Viren und Zellorganellen eine wesentliche Rolle spielt.

Kompliziertere Verhältnisse als beim Tabakmosaikvirus finden wir bei der Gestaltbildung des

Bakteriophagen T4. Diese Unterschiede sind durch den wesentlich komplizierteren molekularen Aufbau des Phagen bedingt, der aus zahlreichen verschiedenen Proteinen und einem großen DNA-Molekül mit etwa 100 Genen besteht. In genetischen Experimenten konnte bewiesen werden, daß für die Morphogenese des Bakteriophagen T4 die Aktivität von mindestens 45 Genen erforderlich ist. Wenn etwa 13 Minuten nach der Infektion eines Bakteriums durch den Phagen dessen Strukturproteine gebildet sind, beginnt der Zusammenbau der Virusteilchen. Dieser erfolgt schrittweise, wobei auf drei unabhängigen Synthesewegen zunächst Schwanz, Kopf und Schwanzfasern aus ihren Proteinbausteinen zusammengefügt und erst später diese Teilstrukturen zum kompletten Bakteriophagen vereinigt werden (Abbildung). Es handelt sich auch bei der Morphogenese dieses komplizierten Virus um Selbstorganisation. Für den letzten Schritt der Gestaltbildung, die An-

heftung der Schwanzfasern, ist jedoch ein besonderes Enzym erforderlich, dessen Bildung vom Virus induziert wird. Daß auch bei der Strukturbildung von Zellorganellen eine spontane Vereinigung der molekularen Komponenten von wesentlicher Bedeutung ist, konnte für die Ribosomen des Bakteriums *Escherichia coli* experimentell bewiesen werden. Es gelang, die kleine Untereinheit dieser Ribosomen aus ihren 21 verschiedenen Proteinen und dem RNA-Molekül zu einem funktionsfähigen Teilchen zusammenzufügen.

Wir müssen annehmen, daß bei biologischen Systemen, die komplizierter als ein Bakteriophage aufgebaut sind, neben der spontanen Zusammenlagerung der Makromoleküle weitere Faktoren im Sinne einer Selbststeuerung und Selbstregulation des Systems bei der Gestaltbildung wirksam werden. Das gilt insbesondere für die vielzelligen Organismen. Bei der höheren Pflanze sind gerichtete Zellteilungen, die zur



Der Entwicklungszyklus des Schleimpilzes *Dictyostelium discoideum* stellt einen viel untersuchten Modellfall der Gestaltbildung vielzelliger Organismen dar.

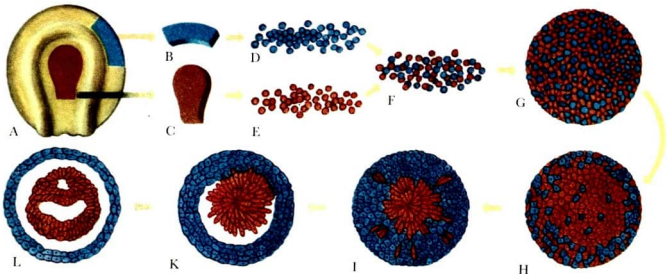
Ausbildung eines Zellteilungsmusters führen, im Zusammenhang mit den Prozessen der Zelldifferenzierung von entscheidender Bedeutung für die Morphogenese. Eine charakteristische räumliche Orientierung der Zellteilungen spielt auch in der tierischen Entwicklung eine wichtige Rolle. Da die tierische Zelle im Gegensatz zur Pflanzenzelle jedoch keine Zellwand besitzt, sind bei der Gestaltbildung des tierischen Körpers auch Zellwanderungen, Zellverschiebungen und spezifische Zusammenlagerungen von Zellen von Bedeutung.

Für die Gestaltbildung und Differenzierung des vielzelligen Lebewesens ist die wechselseitige Beeinflussung der benachbarten Zellen wesentlich. In welcher Weise sich bei derartigen Prozessen Zellen miteinander »verständigen« können, zeigt in modellhafter Weise die Entwicklung der Schleimpilze, die zu einem vieluntersuchten Objekt der Entwicklungsphysiologie wurden. Unsere Abbildung veranschaulicht den eigentümlichen Entwicklungsgang des zellulären Schleimpilzes *Dictyostelium discoideum*, der auf faulenden Pflanzenresten und im Erdboden lebt.

Die Entwicklung von *Dictyostelium* verläuft in zwei aufeinanderfolgenden Abschnitten, die als Vermehrungsphase und morphogenetische Phase bezeichnet werden. Aus den von einer Zellwand umgebenen Sporen schlüpfen amöbenartig bewegliche Zellen, die sich vor

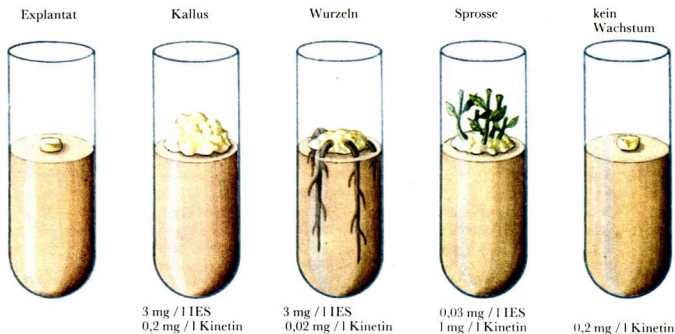
allem von Bakterien ernähren und durch wiederholte Zweiteilung vermehren. Bei Nahrungsmangel erfolgt eine Umstimmung der zunächst einzeln lebenden Amöben. Diese kriechen in der nun beginnenden morphogenetischen Phase aufeinander zu und bilden einen vielzelligen Organismus. Bei diesem Vorgang wandern die Amöben zunächst in strangförmigen Verbänden zu einem Sammelzentrum, wo sie sich zu einem kegelförmigen Zellhaufen auftürmen. Dieser »Conus« kann sich dem Untergrund auflegen und mit der Spitze voran wandern. Nach der Wanderphase bildet sich der Conus in einen charakteristischen Fruchtkörper um. Die Zellen im Inneren des Zellhaufens lagern sich zu einem aufrecht stehenden Stiel zusammen, an dem die übrigen Amöben emporwandern und das Köpfchen des Fruchtkörpers bilden. Aus den inneren Zellen des Köpfchens werden Sporen, während von den peripheren eine Rinde gebildet wird. Sowohl im Köpfchen wie im Stiel werden um die Zellen Zellulosewände ausgebildet.

Die gerichtete Bewegung der Amöben, die zu ihrer Zusammenlagerung führt, kann als Modellfall für jene morphogenetischen Bewegungen betrachtet werden, die in der frühen Embryonalentwicklung der Tiere für die Gestaltbildung Bedeutung haben. Es ist so verständlich, daß der Mechanismus der Amöbenaggregation großes Interesse erregte und Gegenstand zahlreicher Experimente war. In Jahrzehnte währen-



Entmischung der embryonalen Haut- und Nervenzellen, die einem Molchkeim entnommen wurden. Aus den explantierten Stücken werden die Einzelzellen durch enzymatische Behandlung isoliert und gemischt. Das

Zellaggregat entmischt sich nach und nach, wobei die embryonalen Nervenzellen nach innen zu liegen kommen und dort ein Neuralrohr bilden.



Einfluß der Pflanzenhormone Indol-3-essigsäure (IES) und Kinetin auf Wachstum und Organbildung eines auf Nähragar gehaltenen pflanzlichen Gewebestücks

den Bemühungen konnte schließlich die alte Vermutung bestätigt werden, daß die wechselseitige Anlockung der zunächst einzeln lebenden Amöben durch eine von diesen ausgeschiedene spezifische Substanz ausgelöst wird, die »Acrasin« genannt wurde. Die Amöben wandern in Richtung zur höheren Konzentration dieser Substanz. Wenn sich eine kleine Ansammlung von Amöben gebildet hat, wird in deren Bereich die Acrasinkonzentration größer als in der Umgebung. Es bildet sich so ein Aggregationszentrum aus, zu dem die anderen Amöben hinwandern. In eindrucksvollen Experimenten konnte gezeigt werden, daß es sich bei dem »Lockstoff« des Schleimpilzes *Dictyostelium* wahrscheinlich um ein zyklisches 3',5'-Adenosinmonophosphat (cAMP) handelt. Diese Verbindung wurde erst 1958 von E. W. Sutherland entdeckt und erweckt seither bei den Zellbiologen zunehmendes Interesse, da sie an grundlegenden zellphysiologischen Vorgängen, wie der Regulation zahlreicher Stoffwechselprozesse, beteiligt zu sein scheint.

Die wechselseitige Erkennung und Aggregation gleichartig differenzierter Zellen spielt in der tierischen Entwicklung bei der Bildung von Geweben und Organen eine wichtige Rolle. Wenn

man die Anlagen verschiedener Organe eines Tieres durch vorsichtige Behandlung mit dem Enzym Trypsin in Einzelzellen zerlegt und die Zellen unterschiedlicher Herkunft mischt, so kann man nach einiger Zeit eine Zusammenlagerung der jeweils gleichartigen Zelltypen beobachten. Diese Zellen müssen einander erkennen. Es gibt Hinweise dafür, daß für die Erkennung spezifische Substanzen an der Zelloberfläche verantwortlich sind, bei denen es sich um Komplexe aus Proteinen und Kohlenhydraten handelt. Unsere Abbildung zeigt ein Experiment, bei dem aus einem Molchembryo Stücke der Anlagen des Nervensystems und der Haut isoliert und in Einzelzellen zerlegt wurden. Nach der Vermischung dieser beiden Zellsorten kann man eine allmähliche Entmischung und spezifische Zellaggregation unter Ausbildung der typischen Organanlagen beobachten.

Die Morphogenese der Gewebe und Organe wird in mannigfacher Weise durch äußere Faktoren beeinflusst. Sehr eindrucksvoll läßt sich dies an der Entwicklung der höheren Pflanzen demonstrieren. Eine besondere Rolle spielt in der Morphogenese der Pflanzen der Faktor Licht. Wir wissen heute, daß lichtinduzierte Formänderungen beim Pflanzenwachstum von spezifischen »Steuerpigmenten« abhängig sind. Bei den höheren Pflanzen ist für die Aufnahme des Lichtreizes und die sich daraus ergebende Beeinflussung der Morphogenese der Farbstoff Phytochrom verantwortlich. Die Untersuchung

der molekularen Eigenschaften und des Wirkungsmechanismus dieses Steuerpigments bildet gegenwärtig einen Schwerpunkt pflanzenphysiologischer und biophysikalischer Forschungen.

Beim Wachstum und der Organbildung der Pflanzen erfolgt die Koordination zwischen den Zellen, Geweben und Organen durch Pflanzenhormone. Unsere Abbildung veranschaulicht, wie der Wachstumsmodus und die Morphogenese eines auf Nährmedium gehaltenen pflanzlichen Gewebestückes vom angebotenen Konzentrationsverhältnis der beiden Phytohormone Indolyl-3-Essigsäure und Kinetin abhängt.

Zellbastarde

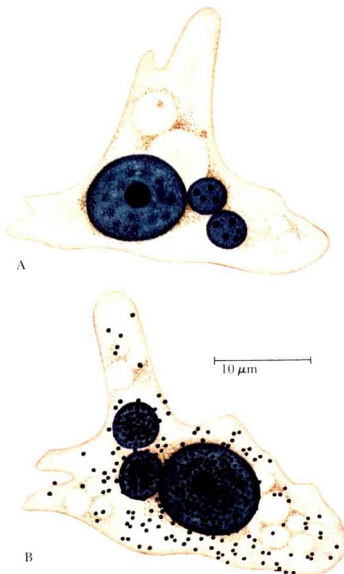
Seitdem Robert Remak 1841 die Zellteilung entdeckt und Rudolf Virchow im Jahre 1855 den berühmt gewordenen Satz »Omnis cellula e cellula« formuliert hatte, gehörte zum Grundbestand des biologischen Wissens die Erkenntnis, daß Zellen normalerweise durch Zellteilung aus anderen Zellen hervorgehen. Eine Sonderstellung mußte der befruchteten Eizelle eingeräumt werden, die durch Verschmelzung zweier Zellen, der Keimzellen, entsteht. Wir sahen, daß die Hauptbedeutung dieser Keimzellfusion in der so ermöglichten Umkombination der Erbanlagen zu sehen ist. Eine naheliegende Frage war die, ob nicht auch eine Neukombination von Genen durch Verschmelzung von genetisch unterschiedlichen Körperzellen der Vielzeller hervorgebracht werden könnte. Derartige Überlegungen fanden seit 1960 mit der Entdeckung der experimentell erzeugten Zellbastarde eine großartige Bestätigung.

Ausgangspunkt der faszinierenden Untersuchungen zur Hybridisierung tierischer Körperzellen war die von einer französischen Forschergruppe unter Georges Barski 1960 mitgeteilte Beobachtung, daß nach einer drei bis vier Monate währenden gemeinsamen Kultur von zwei unterschiedlichen Zellstämmen der Maus einzelne Zellen gefunden wurden, die in ihrem Zellkern die Chromosomensätze beider Zellsorten enthielten. Sie waren offensichtlich durch Verschmelzung von zwei Zellen spontan entstan-

den. Die Häufigkeit solcher Zellfusionen war allerdings sehr gering, da nur auf 10000 bis 1000000 Zellen der Gewebekultur eine Hybridzelle kam. Man kann sich vorstellen, welche Mühe es bereitete, diese wenigen Zellbastarde zu erkennen und zu isolieren.

Die intensive Erforschung der Zellhybridisierung wurde erst möglich, als es gelang, die Häufigkeit der Zellfusionen zu steigern und Methoden zur schnellen Auslese der Hybridzellen zu entwickeln. Eine geeignete Selektionsmethode wurde 1964 von Littlefield in Anlehnung an Techniken der Mikrobengenetik vorgeschlagen. Grundlage dieser Methode war die genauere Kenntnis des Nucleotidstoffwechsels der tierischen Zellen. Diese können die für den Nucleinsäureaufbau erforderlichen Nucleotide entweder aus Zucker und Aminosäuren synthetisieren oder sie durch Umwandlung der vorgebildeten Nucleoside Thymidin und Hypoxanthin mittels zweier spezifischer Enzyme gewinnen. Der erste Syntheseweg kann durch die Verbindung Aminopterin blockiert werden. In einem Kulturmedium, das Aminopterin enthält, können die Zellen ihre Nucleotide somit nur auf dem zweiten Syntheseweg aus dem ebenfalls im Medium vorhandenen Thymidin und Hypoxanthin herstellen. Zellmutanten, denen eines der beiden erforderlichen Enzyme fehlt, können in diesem Medium keine DNA bilden und sich demzufolge nicht vermehren. Bringen wir in das Aminopterin enthaltende Medium ein Gemisch von zwei Zellstämmen, denen entweder das Enzym zur Umwandlung von Thymidin oder jenes für Hypoxanthin fehlt, so können trotzdem Zellen beobachtet werden, die in dem Medium lebensfähig sind. Es sind offensichtlich durch Zellfusion entstandene Hybridzellen, die von der einen Elternzelle das Gen zur Synthese des einen Enzyms, von der anderen das Gen für das zweite Enzym bekommen haben.

Grundlage für eine gezielte Steigerung der Häufigkeit von Zellverschmelzungen boten Beobachtungen, die bereits im 19. Jahrhundert gemacht wurden. Man hatte damals festgestellt, daß bei manchen Infektionskrankheiten im befallenen Organismus vielkernige Zellen gebildet werden. Es stellte sich später heraus, daß manche pathogenen Viren die Bildung dieser vielkernigen Zellen verursachen, indem sie das Auftreten von Zellfusionen stimulieren. Für das »Sendai-Virus«



A eine menschliche Gewebekulturzelle (großer Kern) ist mit zwei roten Blutkörperchen des Huhns (kleine Kerne) zu einem Heterokaryon verschmolzen. B nach Verabreichung radioaktiver Nucleinsäure-Vorstufen läßt sich autoradiographisch nachweisen, daß sowohl der Kern der menschlichen Zelle wie jene der Hühnerzellen Nucleinsäuresynthese zeigen.

konnte der Japaner Okada 1958 nachweisen, daß es in Zellkulturen die Fusionshäufigkeit um das Hundert- bis Tausendfache steigert. Dieses Virus wird heute meistens bei Experimenten zur Herstellung von Zellhybriden verwendet. Man behandelt die Zellen dabei mit einem Virus, dessen Nucleinsäure durch Behandlung mit UV-Licht oder geeigneten chemischen Verbindungen inaktiviert wurde, um deren schädigende Wirkung auf die Zelle auszuschalten. Dies hat keinen

Einfluß auf die fusionsstimulierende Wirkung, da diese offensichtlich an die Virushülle gebunden ist.

Es bedeutete eine wahre Sensation für die Zellbiologen, als im Jahre 1965 die britischen Wissenschaftler Henry Harris und J. F. Watkins nachwiesen, daß durch Behandlung mit inaktiviertem Sendai-Virus nicht nur Zellen derselben Tierart, sondern auch solche von im System weit entfernt stehenden Arten zur Fusion gebracht werden können. Die Forscher kultivierten in ihren ersten Versuchen Krebszellen des Menschen (Hela-Zellen) mit solchen der Maus (Ascites-Zellen). Sie fanden nach einiger Zeit in dem mit UV-inaktiviertem Sendai-Virus behandelten Gemisch mehrkernige Zellen. Neben solchen, die durch Fusion gleichartiger Zellen entstanden waren und als »Homokaryonen« bezeichnet wurden, waren auch »Heterokaryonen« nachweisbar. Diese Heterokaryonen waren durch Verschmelzung verschiedenartiger Zellen entstanden und enthielten in einem einheitlichen Cytoplasmakörper mehrere Kerne unterschiedlicher Artzugehörigkeit.

Harris und Watkins konnten zeigen, daß im Heterokaryon beide Zellkernsorten stoffwechselaktiv sind. Wenn die Hybridzellen in Gegenwart radioaktiv markierter RNA-Bausteine gehalten wurden, ließ sich autoradiographisch eine Radioaktivität beider Zellkernsorten nachweisen. Dies bedeutet, daß im Heterokaryon sowohl Gene der Maus wie solche der menschlichen Zellkerne aktiv waren und als Transkriptionsprodukt RNA bildeten. Durch Markierung mit ^3H -Thymidin war in beiden Zellkernsorten weiterhin DNA-Replikation nachweisbar. Durch Verabreichung der radioaktiv markierten Aminosäure ^3H -Leucin wurde schließlich gezeigt, daß die Hybridzelle Proteinsynthese aufweist. Bei einem geringen Prozentsatz der Hybridzellen ließ sich eine Verschmelzung der Zellkerne und der Ablauf von Mitosen nachweisen.

Harris und Watkins fanden, daß Zellkerne von Hybridzellen, die DNA synthetisieren, gewöhnlich in mitotische Kernteilungen eintreten. In Heterokaryonen mit mehr als zwei Zellkernen können einige Kerne Mitosen durchmachen, während andere in der Interphase bleiben. Jene Zellkerne, die gleichzeitig Mitosen zeigen, können zu einem einheitlichen großen Kern ver-

schmelzen, ohne daß die Zelle selbst eine Teilung erfährt. In zweikernigen Hybridzellen mit synchroner Mitose beider Zellkerne wird gewöhnlich nur eine Teilungsspindel gebildet. Alle Chromosomen ordnen sich dann in einer Metaphaseplatte an, und aus der Zellteilung gehen zwei Tochterzellen hervor, in deren Kernen jeweils die Chromosomen beider Arten vereinigt sind. Die Tochterzellen können dann weitere Zellteilungen durchlaufen.

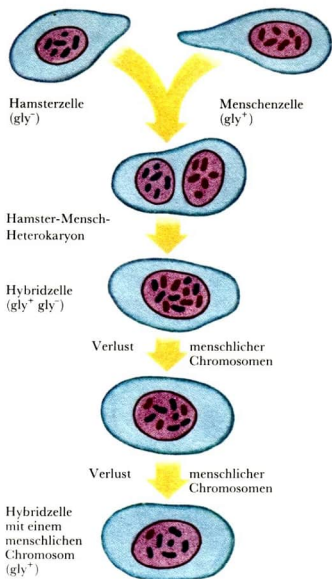
Die Entdeckungen von Harris und Watkins lösten in zahlreichen Laboratorien eine intensive Forschungstätigkeit zum Problem der Zellhybridisierung aus. Es zeigte sich bald, daß nicht nur Tumorzellen zur Verschmelzung gebracht werden können, sondern auch normale, mehr oder weniger differenzierte Körperzellen. Besondere Aufmerksamkeit erregte die Tatsache, daß eine Fusion von Zellen der unterschiedlichsten Artzugehörigkeit möglich ist. So wurden beispielsweise Heterokaryonen aus Zellen der Maus und des Huhns hergestellt oder menschliche Zellen mit solchen von Insekten vereinigt. Von großer Bedeutung wurde schließlich die Entdeckung, daß auch eine Zellfusion verschiedenartiger Pflanzenzellen möglich ist. Voraussetzung dafür war allerdings die Entwicklung von Methoden zur Entfernung der pflanzlichen Zellwände, die einer Zellvereinigung entgegenstehen würden, ohne Beeinträchtigung der Zellen selbst. Die so erhaltenen nackten »Protoplasten« der Pflanzenzellen können wie tierische Zellen zur Fusion gebracht werden.

Es wäre völlig falsch, wenn man in der Möglichkeit der Zellhybridisierung nur ein Kuriosum der Natur sehen würde. Die Methode der Zellfusion ist in den wenigen Jahren seit ihrer Entdeckung zu einem außerordentlich wertvollen Werkzeug der zellbiologischen Forschung geworden. Sie liefert nicht nur wichtige Beiträge zur Aufklärung grundlegender molekularbiologischer und zellphysiologischer Probleme, sondern läßt bereits heute erkennen, daß sie in zunehmendem Maße praktische Bedeutung für die Belange der Medizin und Landwirtschaft bekommen wird. Einige Beispiele sollen dies belegen.

Bereits Harris und seine Mitarbeiter waren bei ihren ersten Fusionsexperimenten von der Überlegung ausgegangen, daß die Methode der Zellhybridisierung hervorragende Möglichkeiten zur

Aufklärung von Problemen der Zelldifferenzierung und Genregulation bietet. So stellten sie beispielsweise Heterokaryonen aus undifferenzierten Säugetierzellen und hochdifferenzierten Blutkörperchen des Huhns her, um die wechselseitige Beeinflussung beider Zelltypen zu klären. Es ergab sich, daß in den ausdifferenzierten Hühnererythrocyten, die normalerweise DNA und RNA nicht mehr bilden, durch den undifferenzierten Fusionspartner (Bindegewebszellen der Maus) die Synthese beider Nucleinsäuren erneut induziert wird. Wesentlich komplizierter gestaltet sich freilich die Sachlage, wenn es sich um die Aufklärung des Mechanismus der Regulation spezieller Genaktivitäten handelt. Die in dieser Hinsicht erzielten Ergebnisse der letzten Jahre deuten an, welche Möglichkeiten die Methode der Zellhybridisierung für die Aufklärung der Genregulation bietet. Durch Einbeziehung von Embryonalzellen oder Keimzellen in die Herstellung von Heterokaryonen ergeben sich zugleich neuartige Möglichkeiten zur Analyse von Mechanismen der Embryonalentwicklung.

Außerordentliche Bedeutung haben Fusionsexperimente bereits für die Kartierung menschlicher Chromosomen bekommen. Es konnte mit derartigen Untersuchungen schon für über 50 Gene des Menschen entschieden werden, in welchen Chromosomen sie lokalisiert sind. Grundlage dieser Experimente ist eine Besonderheit der Hybridzellen, die bisher nicht erwähnt wurde. In zahlreichen Fusionsexperimenten zeigte sich, daß interspezifische Zellbastarde meist sukzessive die Chromosomen der einen Art verlieren. So gehen beispielsweise in Heterokaryonen aus Zellen der Ratte und Maus die Chromosomen der Ratte, in jenen aus Maus und Hamster aber die der Maus verloren. Der Mechanismus dieses Chromosomenverlustes ist noch weitgehend unbekannt. Für die Kartierung der menschlichen Chromosomen haben vor allem Untersuchungen mit Fusionsprodukten von Zellen des Menschen und der Maus oder des chinesischen Hamsters Bedeutung bekommen. Nach etwa 20 Zellgenerationen besitzen die Mensch-Maus-Hybridzellen noch alle Chromosomen der Maus, während nur noch 2 bis 15 menschliche nachweisbar waren. Im Verlaufe weiterer Zellteilungen verlor ein Teil der Bastardzellen sämtliche Chromosomen des Menschen. Für die Lagebestimmung der Gene macht



Schematische Darstellung der Methode zur Kartierung menschlicher Chromosomen durch Herstellung von Hybridzellen aus menschlichen Zellen mit solchen des chinesischen Hamsters. Erläuterung im Text

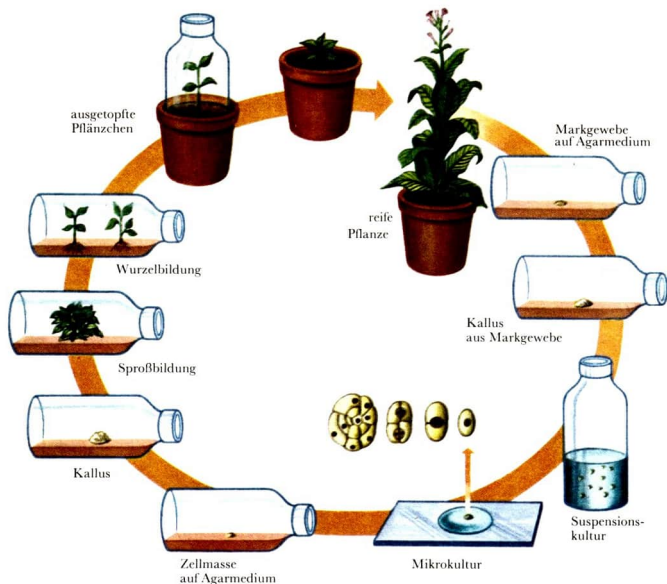
man sich die Tatsache zunutze, daß mit dem Verlust menschlicher Chromosomen und der in ihnen enthaltenen Gene auch die durch diese bedingten Merkmale der Hybridzellen verschwinden. Wenn beim Verlust eines Chromosoms gleichzeitig die Fähigkeit der Zelle zur Synthese mehrerer Enzyme verlorengeht, so kann man daraus schließen, daß die betreffenden Gene gemeinsam im verlorengegangenen Chromosom liegen.

Unsere Abbildung veranschaulicht schematisch ein anderes Kartierungsexperiment mit

Hybridzellen aus menschlichen Bindegewebszellen (Fibroblasten) und Hamsterzellen. Bei dieser Methode werden Hamsterzellen verwendet, die auf Grund von Gendefekten bestimmte Verbindungen, wie etwa die Aminosäure Glycin, nicht mehr selbst synthetisieren können. In einem Nährmedium, dem die betreffende Verbindung fehlt, können derartige Zellen nicht wachsen. Dies ist aber möglich für Hybridzellen, die neben den Hamster-Chromosomen ein menschliches Chromosom mit dem erforderlichen Gen enthalten. Wenn bei fortschreitendem Verlust der menschlichen Chromosomen von diesen nur noch ein einziges in der Bastardzelle vorhanden ist und diese in dem Mangelmedium weiterwächst, läßt sich schließen, daß in dem identifizierten Menschenchromosom das betreffende Gen liegt.

Voraussetzung für eine erfolgreiche Fusion von Pflanzenzellen war die Entfernung der pflanzlichen Zellwände. Seit Beginn der sechziger Jahre ist es möglich, diese durch vorsichtigen enzymatischen Abbau zu entfernen und nackte, lebensfähige »Protoplasten« herzustellen. Durch Behandlung mit geeigneten chemischen Verbindungen, wie etwa Polyäthylenglykol, gelingt es, frisch präparierte Protoplasten zur Verschmelzung anzuregen. In den letzten Jahren konnten zahlreiche Zellhybriden aus Zellen verschiedener Pflanzenarten hergestellt werden. Während es noch nie gelungen ist, sich aus tierischen Zellhybriden ein ganzes Tier entwickeln zu lassen, ist dies bei pflanzlichen Hybridzellen möglich. Grundlage dafür war die 1971 gemachte Entdeckung, daß isolierte Protoplasten dazu angeregt werden können, zu vollständigen Pflanzen zu regenerieren. Den intensiven Bemühungen der Botaniker ist es zu verdanken, daß seit 1972 aus zwischenartlichen, durch Zellfusion entstandenen Hybridzellen verschiedene Hybridpflanzen herangezogen wurden.

Als einen Höhepunkt derartiger Untersuchungen muß man die Erfolge des sowjetischen Forschers Y. Y. Gleba bezeichnen, dem es 1978 gelang, Bastardpflanzen aus Hybridzellen heranzuziehen, die er durch Verschmelzung von Blattzellen des Rübens (*Brassica campestris*) mit Zellen eines anderen Kreuzblütlers (*Arabidopsis thaliana*) erhalten hatte. Die damit erstmals durch somatische Hybridisierung erzeugten Gattungsbastarde wiesen nicht nur die



Entwicklung einer normalen Tabakpflanze aus einer isolierten Einzelzelle des Markgewebes

Möglichkeiten und Methoden der Gentechnik

Chromosomen beider Eltern auf, sondern waren auch am Aussehen der Pflanzen als Zwischenformen zu erkennen. Schließlich sei erwähnt, daß von Melchers im gleichen Jahr auch Hybridpflanzen aus Kartoffel- und Tomatenzellen hergestellt wurden. Auch diese als »Tomoffeln« bezeichneten Bastarde zeigten in der Merkmalsausprägung eine Zwischenstellung zwischen beiden Eltern.

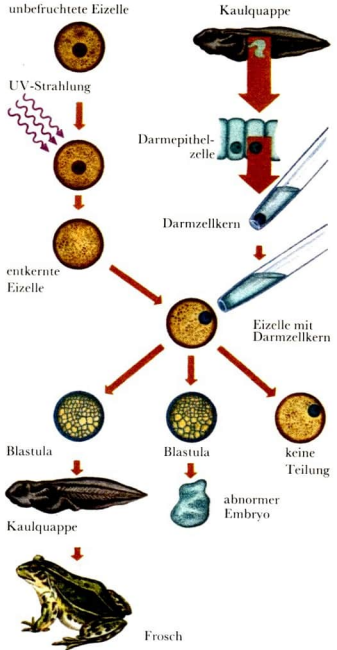
Es gibt kaum ein zweites Problem der modernen Biologie, das in den letzten Jahren so sehr das Interesse der Öffentlichkeit erregt hat wie die Frage nach den Möglichkeiten und Konsequenzen einer gezielten Veränderung der Erbinformationen von Lebewesen. Die Kontroversen um das sich entwickelnde Gebiet der »Gentechnik«, das vielfach auch als »Genmanipulation«, »genetic engineering« oder »Genchirurgie« bezeichnet wird, reichen von einem enthusiastischen Optimismus über phantastische Anwendungsmöglichkeiten biologischer Erkenntnisse bis zur bedingungslosen Verurteilung der

gesamten Forschungsrichtung auf Grund der mit ihr verbundenen Gefahren für den Menschen. Eine realistische Einschätzung der Möglichkeiten und Gefahren entsprechender Experimente bleibt zunächst dem Kreis der Molekularbiologen vorbehalten, deren Meinungen freilich noch weit auseinandergehen.

Zum Gebiet der Gentechnik im weiteren Sinne können wir alle Verfahren rechnen, die eine gezielte Veränderung der Erbinformationen von Lebewesen durch experimentelle Übertragung von genetischem Material herbeiführen. Überblicken wir den gegenwärtigen Erkenntnisstand der modernen Biologie, so ist festzustellen, daß wir heute tatsächlich bereits über mehrere Methoden verfügen, die eine entsprechende Genübertragung ermöglichen. Einige wurden in anderem Zusammenhang bereits erwähnt.

Als eine vergleichsweise »einfache« Methode der Übertragung des gesamten in den Chromosomen enthaltenen Genvorrats einer Zelle in eine andere lernten wir bereits die Transplantation von Zellkernen kennen. Dem Oxford Zoologen J. B. Gurdon war es erstmals Anfang der sechziger Jahre gelungen, Kerne von Körperzellen mittels Mikropipetten in unbefruchtete Eizellen des südafrikanischen Krallenfroschs *Xenopus laevis* zu übertragen, deren Kern vorher entfernt oder durch UV-Bestrahlung inaktiviert worden war. In günstigen Fällen führten derartige Kerntransplantationen zur Entwicklung normaler Frösche, deren genetische Informationen also aus der Körperzelle, beispielsweise einer Darmepithelzelle, stammte (Abbildung). Diese Methode bietet die Möglichkeit zur Züchtung einer größeren Anzahl völlig identischer Kopien eines Lebewesens, da alle als potentielle Kernspender verfügbaren Körperzellen über denselben Genvorrat verfügen und die mit einer Befruchtung verbundene Neukombination der Erbanlagen umgangen wird. Sollte dieses als »Klonierung« bezeichnete Verfahren zur identischen Vervielfachung von Organismen so weit vervollkommen werden, daß es für Säugetiere anwendbar wird, so könnte es bei der Züchtung von Hochleistungsrassen der Haustiere von großer wirtschaftlicher Bedeutung werden. Bisher stehen einem solchen Ziel allerdings noch große Schwierigkeiten entgegen.

Eine zweite Methode der gezielten Beeinflussung des Erbanlagenbestandes von Lebewesen



Die Transplantation eines Darmzellkerns in eine unbefruchtete Froschei, dessen Kern durch UV-Strahlung zerstört wurde, kann zur Entwicklung normaler Frösche führen. Der Darmzellkern muß demnach über alle Gene verfügen, die zur Normalentwicklung erforderlich sind.

haben wir bei der Besprechung der Zellbastele ausführlich kennengelernt. Wie die erfolgreiche Anzucht ganzer Pflanzen aus Hybridzellen von Tomaten und Kartoffeln oder von den beiden Kreuzblütlerarten *Brassica campestris* und *Arabidopsis thaliana* zeigen, bietet die Zellfusionierung in günstigen Fällen Möglichkeiten

zur »Konstruktion« neuer Organismenformen. Versuche zur entsprechenden Erzeugung von Tierchimairen sind aber bisher nicht gelungen.

Eine noch wenig bekannte Methode des Gentransfers bildet die Übertragung isolierter Chromosomen in fremde Zellen. Der Japaner T. Sekiguchi berichtete erstmals 1967 über die erfolgreiche Einführung einzelner Metaphasechromosomen der Ratte in Zellkerne menschlicher Zellen. In den folgenden Jahren konnte er mit seinen Mitarbeitern nachweisen, daß isolierte Rattenchromosomen nicht nur in kultivierte Mäusezellen übertragen, sondern einzelne von ihnen auch funktionell in die Wirtszelle integriert werden und sich dort replizieren können. Diese Befunde konnten von anderen Autoren an anderen Objekten bestätigt werden. Frühere Versuche einer Chromosomenübertragung waren vielfach daran gescheitert, daß die fremden Chromosomen in der Wirtszelle im allgemeinen abgebaut werden. Welche praktische Bedeutung die Übertragung isolierter Chromosomen in fremde Zellen einmal bekommen wird, hängt von der Vervollkommenheit dieser Methode ab.

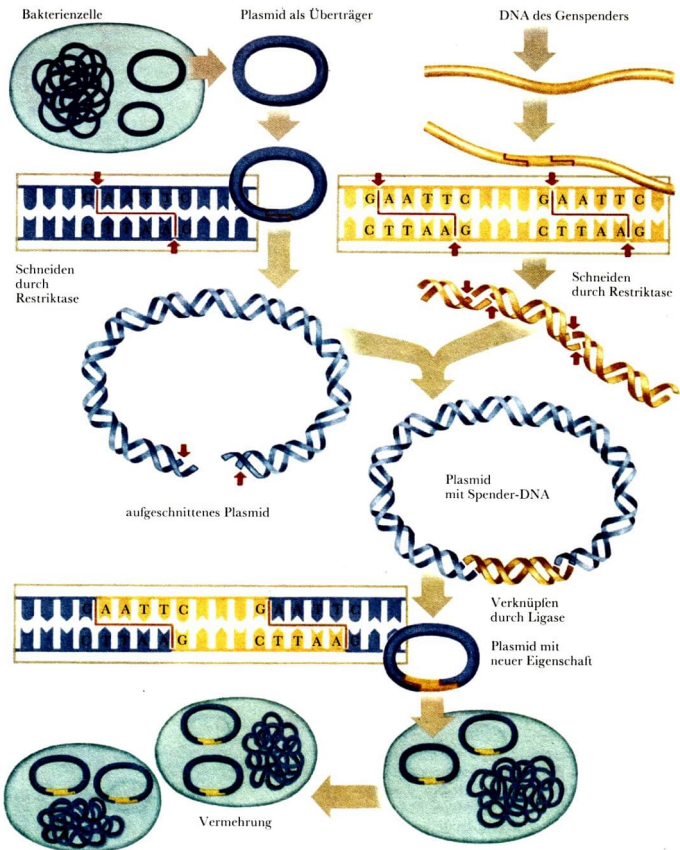
Nachdem Avery, McLeod und McCarty 1944 nachgewiesen hatten, daß bei der Bakterientransformation DNA in die Bakterienzelle übertragen wird, ist vielfach versucht worden, auch eine entsprechende Transformation von Eukaryotenzellen zu erzielen. Die vorliegenden Experimente deuten darauf hin, daß unter geeigneten Versuchsbedingungen DNA-Moleküle der eigenen oder einer fremden Art auch von Insekten- oder Säugetierzellen aufgenommen werden können. Nach neueren Befunden soll sogar die DNA des Bakteriums *Escherichia coli* von pflanzlichen Zellen und selbst von Säugerzellen aufgenommen werden. Ob derartige Übertragungsexperimente zu einem stabilen Einbau der fremden DNA in den Genbestand der tierischen oder pflanzlichen Wirtszelle führen, ist allerdings noch nicht eindeutig entschieden.

Bei der Besprechung der Transduktion sahen wir, daß Bakteriophagen als Überträger von Genen zwischen Bakterien wirksam werden können, wenn ihre DNA zeitweilig in das Chromosom der Wirtszelle eingebaut wird und bei der späteren Wiederausgliederung Bakteriengene mitnimmt, die dann in andere Bakterienzellen überführt werden. Großes Aufsehen erregte 1971 eine Mitteilung von Merrill, dem es mit

seinen Mitarbeitern gelungen war, mit Hilfe des transduzierenden Bakteriophagen Lambda Gene des Bakteriums *Escherichia coli* in menschliche Gewebekulturzellen einzuschleusen. Als Empfängerzellen wurden Bindegewebszellen eines an erblicher Galaktosämie leidenden Patienten verwendet, denen ein spezifisches Enzym fehlt. Da der entsprechende Defekt im Zellstoffwechsel durch die Überführung des Gens zum Teil kompensiert werden konnte, war es offenbar erstmals gelungen, ein Bakteriengen funktionsfähig in eine menschliche Zelle einzubauen. Diese zunächst bezweifelten Befunde wurden in den folgenden Jahren durch ähnliche Experimente anderer Forscher mit pflanzlichen und menschlichen Zellen bestätigt, so daß wir heute von der Möglichkeit einer korrekten Transkription und Translation von Bakteriengenen in Eukaryotenzellen überzeugt sind.

Der wichtigste und folgenreichste Fortschritt der Gentechnik wurde ohne Zweifel erzielt, als es gelang, Methoden zu entwickeln, die eine experimentelle Herstellung von DNA-Hybridmolekülen aus DNA unterschiedlicher Herkunft und deren Einschleusung in Zellen ermöglichen. Schlüssel zu diesem sensationellen Erfolg der Molekulargenetik war die Entdeckung und gezielte Anwendung einer Gruppe in Bakterien vorkommender Enzyme, der »Restriktionsendonucleasen« oder »Restriktasen«, die Anfang der sechziger Jahre von dem Schweizer Werner Arber entdeckt wurden. Wie H. O. Smith nachwies, können Restriktionsendonucleasen an doppelsträngiger DNA spezifische Nucleotidsequenzen erkennen und im Bereich dieser »Erkennungssequenzen« beide Stränge des DNA-Moleküls durchschneiden.

Die Restriktionsendonucleasen erlangten auf Grund ihrer Fähigkeit, an spezifischen Stellen Stücke aus DNA-Molekülen herauszuschneiden, Bedeutung für die Lösung grundlegender molekularbiologischer Probleme. Sie wurden eingesetzt für die Kartierung von Chromosomen, die Aufklärung der Nucleotidsequenz von DNA-Molekülen, die Untersuchung der Organisation von Eukaryoten-DNA und schließlich zur Isolation von Genen. Uns interessiert hier ihre Verwendung zur Herstellung von DNA-Hybridmolekülen, für deren Verständnis die Spezifität des »Schneidevorgangs« näher charakterisiert werden muß.



Prinzip der Übertragung fremder Gene in eine Bakterienzelle mit Hilfe eines Plasmids und unter Einsatz von Restriktionsendonucleasen (Restriktasen).

Bei den »Erkennungssequenzen« handelt es sich meist um 4 bis 6 Nucleotidpaare umfassende »Palindrome«, deren Nucleotidpaare rotations-symmetrisch angeordnet sind. Die enzymespezifischen Schnittstellen beider Stränge des DNA-Moleküls können entweder genau gegenüberliegen oder aber um einige Nucleotide versetzt sein (Abbildung). Im zweiten Fall entstehen an den Enden des zerschnittenen DNA-Moleküls kurze einsträngige DNA-Abschnitte, die bei Ablesung in entgegengesetzter Richtung dieselbe Nucleotidsequenz aufweisen. Wir bezeichnen sie als klebrige oder »kohäsive« Enden, da sie sich mit entsprechenden Enden anderer DNA-Fragmente unter Ausbildung von Wasserstoffbrücken zusammenlagern können. Diese Fähigkeit bildet eine wesentliche Voraussetzung für die Herstellung von Hybridmolekülen aus DNA unterschiedlicher Herkunft. Wenn man mit Hilfe derselben Restriktionsendonuclease Stücke aus der DNA verschiedener Organismenarten herauschneidet, so können sich diese mit ihren komplementären Enden aneinanderheften und unter dem Einfluß eines anderen Enzyms, einer »Ligase«, zu einem einheitlichen DNA-Doppelstrang verknüpft werden.

Das Ziel der Gentechnik, den Erbanlagenbestand einer Zelle oder eines Organismus neue Gene hinzuzufügen, kann heute noch nicht auf direktem Wege erreicht werden. Wir benötigen dazu einen Überträger oder »Vektor«, der in die Empfängerzelle eindringt und sich dort gemeinsam mit dem übertragenen DNA-Abschnitt vermehrt. Als Vektoren können bakterielle Plasmide, Bakteriophagen wie der Phage Lambda oder das Tumovirus SV 40 dienen. Unsere Abbildung veranschaulicht ein Experiment, bei dem fremde Gene mit Hilfe eines Plasmids in Bakterienzellen übertragen werden. Es ist so in den letzten Jahren gelungen, Gene höherer Organismen, wie solche des Krallenfroschs oder der Maus, in das Darmbakterium *Escherichia coli* einzuschleusen. Da sich die übertragenen Gene mit den Plasmiden in den Bakterien stark vermehren, ergibt sich damit die Möglichkeit einer Anreicherung und späteren Isolierung großer Mengen desselben Gens.

Von außerordentlicher Bedeutung dürfte die Möglichkeit werden, Bakterien durch Einpflanzung von Genen höherer Organismen zu zwingen, die entsprechenden Genprodukte in großer

Menge herzustellen. Ein eindrucksvolles Beispiel liefert die kürzlich gelungene bakterielle Synthese des menschlichen Hormons Somatostatin, das auch aus Schafgehirnen gewonnen werden kann. Es gelang, das für die Hormonsynthese verantwortliche Gen in Bakterien zu übertragen, die demzufolge Somatostatin produzierten. Die Bedeutung dieses Experiments wird einem klar, wenn man bedenkt, daß 0,1 g Bakterien ebensoviel Hormon produzieren, wie aus 500 000 Schafgehirnen gewonnen wird. Über ähnliche Erfolge bei der bakteriellen Synthese von Insulin wurde 1978 berichtet.

Die große theoretische und praktische Bedeutung der mit Hilfe von Restriktionsendonucleasen durchgeführten Untersuchungen fand 1978 ihre Würdigung durch die Verleihung des Nobelpreises an Werner Arber (geb. 1929), Daniel Nathans (geb. 1928) und Hamilton O. Smith (geb. 1931). Bei allem Optimismus über die ungeahnten Perspektiven, die sich beim Einsatz

Kurzbezeichnung	isoliert aus dem Bakterium	DNA-Erkennungssequenz u. Schnittstelle
Alu I	Arthrobacter luteus	
Hpa II	Haemophilus parainfluenzae	
Eco RI	Escherichia coli	
Hind III	Haemophilus influenzae	
Sal I	Streptomyces albus	

Beispiele der Erkennungssequenzen verschiedener Restriktionsendonucleasen, deren Kurzbezeichnung und Herkunft angegeben ist

dieser Enzyme oder anderer Methoden für die Gentechnik ergeben, dürfen jedoch nicht die Gefahren übersehen werden, die bei verantwortungsloser Durchführung entsprechender molekulargenetischer Experimente auftreten können. Mit den sich abzeichnenden technischen Möglichkeiten einer gezielten Veränderung der Erbinformationen von Lebewesen ergeben sich

nicht nur große Hoffnungen für den Einsatz der Gentechnik zum Wohle des Menschen, sondern auch die Gefahr eines vorsätzlichen Mißbrauchs dieser wissenschaftlichen Erkenntnisse. Auf kaum einem Gebiet der biologischen Forschung ist so offenkundig wie hier, welche große Verantwortung der Wissenschaftler gegenüber der Gesellschaft trägt.



Kaum eine Organismengruppe veranschaulicht eindringlicher das Phänomen der Mannigfaltigkeit als die Orchideen, deren 20 000 Arten Blütenformen in faszinierender Vielfalt entwickelt haben. A *Oncidium*

splendidum, B *Epidendrum secundum*, C *Cirrhopetalum longiflorum*, D *Cypripedium calceolus*, E *Cattleya trianae*, F *Phaphiopedilum maudiae*, G *Cattleya aurantiaca*, H *Oncidium kramerianum*

Das Problem der Mannigfaltigkeit

Unter den mannigfachen Liebhabereien, denen viele Menschen einen großen Teil ihrer Freizeit widmen, finden sich auch zahlreiche Formen einer Beschäftigung mit Lebewesen. Seit Jahrhunderten erregten Schmetterlinge, Käfer, Schnecken oder Muscheln das Interesse der Sammler. Die aus Liebhaberei betriebene Tierhaltung und Tierpflege wandte ihre besondere Aufmerksamkeit der Vogelwelt und den Zierfischen zu. Unter den vielen Freunden der Pflanzenwelt haben sich seit langem jene zu besonderen Interessengemeinschaften zusammengeschlossen, die sich mit der Haltung, Kultur und Beobachtung der Orchideen oder Kakteen beschäftigen. Es soll hier keine vollständige Aufzählung aller Tier- und Pflanzenliebhabereien gegeben werden. Uns interessiert vielmehr die Frage, warum gerade diese oder jene Organismengruppe das Interesse der Liebhaberbiologen erregte.

Von den Motiven, die zur bevorzugten Beschäftigung mit bestimmten Organismen führte, steht gewiß an erster Stelle die Faszination des Menschen durch eine scheinbar unerschöpfliche Mannigfaltigkeit an Formen und Farben, denen er in diesen Tier- und Pflanzengruppen begegnet. Sie führte im 18. und 19. Jahrhundert zur Schaffung jener prachtvollen Tafelwerke, die wir heute als bibliophile Kostbarkeiten in den Bibliotheken bewundern. Aber auch nüchterne Zahlen können belegen, daß es die Formenfülle der genannten Gruppen war, die das Interesse und die Sammel Leidenschaft der Liebhaberbiologen erregte.

Die Zahl der bekannten Käferarten wird auf etwa 350 000 geschätzt. Zur Ordnung der

Schmetterlinge gehören rund 110 000, zu den als Sammlungsobjekte beliebten Schnecken 100 000 und zu den Muscheln 20 000 Arten. Die Lieblingsobjekte der Aquarianer gehören zur Gruppe der Knochenfische, die mit 30 000 Arten die größte Klasse der Wirbeltiere bilden. Demgegenüber sind etwa 8 660 Vogelarten bekannt. Von den angeführten Pflanzengruppen bilden die Orchideen mit 20 000 Arten die formenreichste Familie der Blütenpflanzen. Aber auch die Kakteen beeindrucken mit »nur« 2 700 Arten durch eine beachtliche Vielfalt ihrer bizarren Formen.

Das Phänomen der Mannigfaltigkeit der Lebewesen führt beim unbefangenen Betrachter zunächst zur reinen Freude an der Vielfalt der Farben und Formen, die uns in der Pflanzenwelt wie im Tierreich begegnen. Bei gründlicherer Beschäftigung mit der Welt der Organismen ergeben sich jedoch für den aufmerksamen Beobachter bald einige grundsätzliche Fragen. Er möchte wissen, wieviel verschiedene Pflanzen- und Tierarten es eigentlich auf unserer Erde gibt. Ihn interessiert, ob wir überhaupt alle existierenden Organismenarten kennen oder ob auch heute noch mit wichtigen Neuentdeckungen zu rechnen ist. Einem uralten Anliegen des Menschen entspricht sein Wunsch nach einer sinnvollen Ordnung und Klassifizierung der zahllosen Pflanzen- und Tierformen. Schließlich wird mit der tiefergehenden Frage, wie denn nun die große Mannigfaltigkeit der Lebewesen zustande gekommen ist, ein Grundproblem der gesamten Biologie angeschnitten. Dies fordert wiederum eine Klärung des Begriffes der »Art«.

Es wäre verfehlt, anzunehmen, daß alle diese Fragen bereits von der klassischen Systematik

und Abstammungslehre ausreichend beantwortet wurden. Auch hier hat die moderne Biologie noch umfangreiche Arbeit zu leisten, hat sie neue Methoden entwickelt und bereits zu Erkenntnissen geführt, die noch vor einigen Jahrzehnten nicht zu erhoffen waren.

Die Anzahl der Pflanzen- und Tierarten

Greifen wir die erste Frage nach der Anzahl der bekannten Organismenarten auf, so werden wir feststellen, daß sie trotz ihrer scheinbaren Einfachheit aus mehreren Gründen gar nicht so eindeutig zu beantworten ist. Voraussetzung für die Erfassung aller bekannten Arten ist zunächst die Kenntnis der gesamten einschlägigen Literatur. Die systematische Literatur ist jedoch außerordentlich umfangreich und schwierig zu übersehen. Spezialisten der verschiedensten Pflanzen- und Tiergruppen haben die mühselige Arbeit der Literatursichtung übernommen und Kataloge aufgestellt, in denen die zu einem bestimmten Zeitpunkt bekannten Arten angeführt sind. Die dazu erforderliche Arbeit wird dadurch erschwert, daß verschiedene Autoren dieselbe Art oft unterschiedlich benannt, andere Autoren aber für verschiedene Arten denselben Namen verwendet haben.

Eine zweite Schwierigkeit ergibt sich daraus, daß die Kriterien für die Bewertung einer Pflanzen- oder Tierform als »Art« von den verschiedenen Systematikern nicht immer einheitlich gehandhabt werden. Was von dem einen als neue Art beschrieben wurde, erwies sich später oft nur als eine spezielle Variation oder als geographische Rasse einer bereits bekannten Art. Grundsätzlicher Natur ist eine dritte Schwierigkeit, die mit der Problematik des Artbegriffes selbst zusammenhängt. Von manchen Forschern wird dieser enger, von anderen weiter gefaßt, so daß sich damit natürlich unterschiedliche Meinungen über die Anzahl der zu unterscheidenden Arten ergeben. Wir werden uns mit dem fundamentalen Problem der Artdefinition in einem besonderen Kapitel auseinandersetzen. Als letzte Schwierigkeit sei schließlich die Tatsache erwähnt, daß

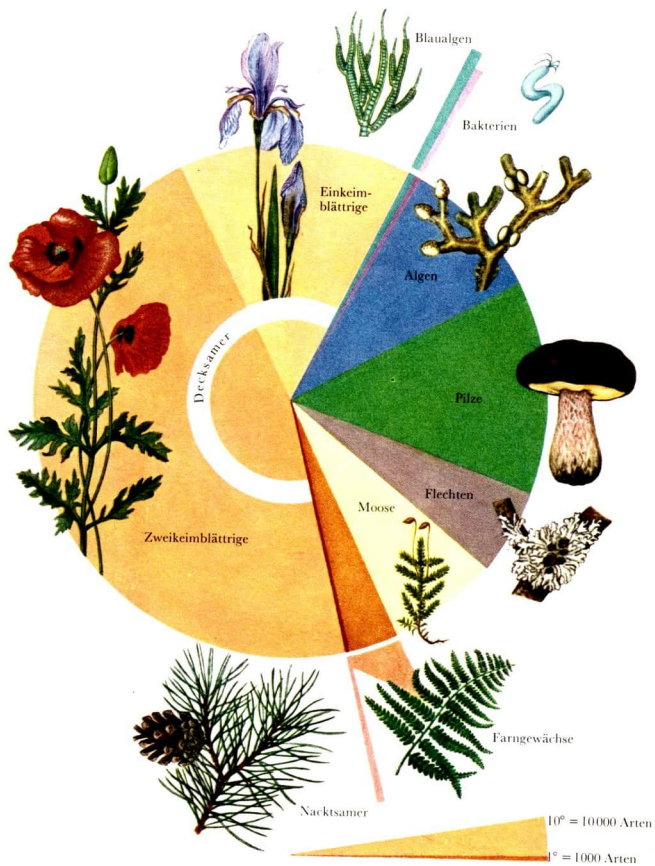
täglich neue Arten entdeckt und beschrieben werden. Jede Zahlenangabe kann so schon zum Zeitpunkt ihrer Veröffentlichung überholt sein.

Trotz aller genannten Schwierigkeiten wurde von den Systematikern immer wieder versucht, die Gesamtzahl der zu einem bestimmten Zeitpunkt bekannten Pflanzen- und Tierarten zu erfassen. So wird heute die Anzahl der beschriebenen Pflanzenarten auf 370 000, die der Tierarten auf 1 070 000 geschätzt. Unsere beiden Abbildungen veranschaulichen, welchen Anteil die wichtigsten Pflanzen- und Tiergruppen an diesem Gesamtbestand der Organismenarten haben.

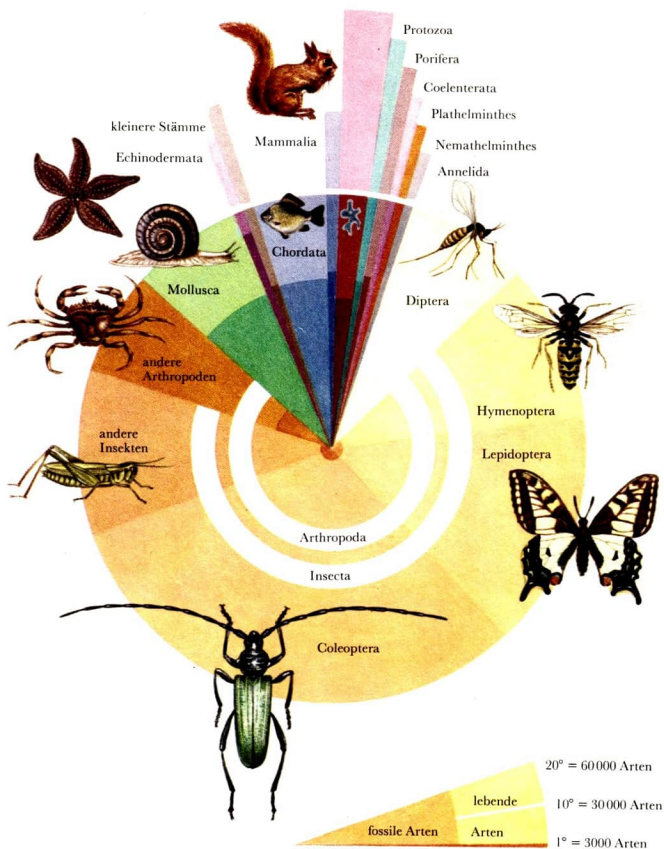
Die Tatsache, daß die Anzahl der bekannten Tierarten etwa dreimal so groß wie jene der Pflanzenarten ist, gewinnt im Vergleich zu einer anderen Zahlenangabe besonderes Interesse. Man hat versucht, die Gesamtmasse aller Pflan-



Alfred Edmund Brehm (1829–1884) trug als Verfasser des berühmten »Tierlebens« maßgeblich zur Popularisierung der Tierkunde bei.



Die relative Anzahl der Pflanzenarten



Die relative Anzahl der Tierarten

zen- und Tierindividuen abzuschätzen, die nebeneinander auf unserem Planeten leben. Es ergab sich für die gesamte Biomasse ein Wert von $1843 \cdot 10^9$ Tonnen Trockengewicht. Davon entfielen auf die Pflanzen $1841 \cdot 10^9$ t, während die Tiere nur $2 \cdot 10^9$ stellen. Trotz der überwältigenden Fülle des pflanzlichen Lebens hat das Tierreich doch die größere Artenzahl hervorgebracht.

Die Gliederung der Mannigfaltigkeit

Es ist die Aufgabe der biologischen Systematik (Taxonomie), Ordnung in die Vielfalt der Pflanzen- und Tierarten zu bringen, indem sie die Mannigfaltigkeit der Lebewesen übersichtlich klassifiziert und damit jeder Art einen bestimmten Platz im System der Organismen zuweist. Angesichts der großen Anzahl heute bekannter Organismenarten könnte dies zunächst als ein aussichtsloses Unterfangen erscheinen. Bei näherer Betrachtung erweist sich jedoch, daß die scheinbar unübersehbare Mannigfaltigkeit der Organismen nicht einer regellosen Vielfalt entspricht, sondern bestimmten Gesetzmäßigkeiten unterliegt.

Wenn wir eine größere Anzahl von Tier- oder Pflanzenarten vor uns haben, ist es stets möglich, bestimmte Ähnlichkeitsgruppen zu bilden, in denen jeweils die Arten vereinigt werden, die untereinander größere Übereinstimmung in bestimmten Merkmalen zeigen, als sie mit den Arten anderer Gruppen aufweisen. Es ist weiterhin im allgemeinen möglich, mehrere solcher Gruppen zu Ähnlichkeitsgruppen höherer Ordnung zusammenzufassen und diese wiederum mit anderen Ähnlichkeitsgruppen gleichen Ranges zu vereinigen.

Wir kommen so zu einem hierarchischen System systematischer Gruppen, die wir allgemein als »systematische Kategorien« bezeichnen. Die wichtigsten dieser systematischen Kategorien werden als Art, Gattung, Familie, Klasse, Ordnung und Stamm bezeichnet. Die Vielfalt der Lebewesen hat sich somit bei näherer Betrachtung als abgestufte Mannigfaltigkeit er-

wiesen, und das hierarchische System der Organismen ist ein Ausdruck dieser Abstufung der Ähnlichkeitsbeziehungen (Abbildung).

Die Grundaufgabe der biologischen Systematik, ein solches System der Organismen aufzustellen, mag auf den ersten Blick als sehr theoretisch fundiertes Unternehmen erscheinen. Bei näherer Betrachtung erweist sich jedoch, daß die charakterisierte Arbeitsmethode des Systematikers von jedem Menschen unbewußt im alltäglichen Leben praktiziert wird. Wenn wir in der Umgangssprache beispielsweise einen Sperling, ein Huhn und eine Amsel unter dem Begriff Vogel zusammenfassen, tun wir nichts anderes als der Systematiker in seiner wissenschaftlichen Arbeit. Im Grunde wendet bereits das kleine Kind unbewußt die Methoden der Systematik an, wenn es beim Erlernen seiner Muttersprache solche Begriffe wie »Vogel«, »Baum« oder »Schmetterling« als Ausdruck von Ähnlichkeitsgruppen erfaßt. Der entscheidende Unterschied besteht nur darin, daß der Wissenschaftler die Bildung von Ähnlichkeitsgruppen der Organismen und die Aufstellung des Systems bewußt nach bestimmten wissenschaftlichen Prinzipien vornimmt.

Das Bemühen um die Klassifizierung der Organismen ist so alt wie die wissenschaftliche Beschäftigung des Menschen mit der belebten Natur. Die Kriterien, nach denen die Gruppierung der Lebewesen vorgenommen wurde, waren jedoch sehr unterschiedlicher Art. Wir wissen, daß die ersten Systeme vorwiegend nach praktischen Gesichtspunkten aufgestellt wurden.

Bei den biologischen Systemen der neueren Zeit, die ihre Entstehung allein dem wissenschaftlichen Bedürfnis nach einer Ordnung der Formenfülle verdanken, werden allgemein die »künstlichen Systeme« vom »natürlichen System« der Organismen unterschieden. Als künstliche Systeme werden dabei jene bezeichnet, bei denen auf Grund einzelner, mehr oder weniger willkürlich herausgegriffener Merkmale die Gruppierung der verschiedenen Arten vorgenommen wird. Vielzitiertes Beispiel dieser Art von Ordnungsschemata ist das von Carl von Linné (1707–1778), dem Vater der modernen Systematik, im 18. Jahrhundert aufgestellte System der Blütenpflanzen, in dem er nach der Anzahl der Staub- und Fruchtblätter die Pflanzen

TIERREICH



STAMM
Arthropoda



KLASSE
Insecta



ORDNUNG
Lepidoptera



FAMILIE
Papilionidae



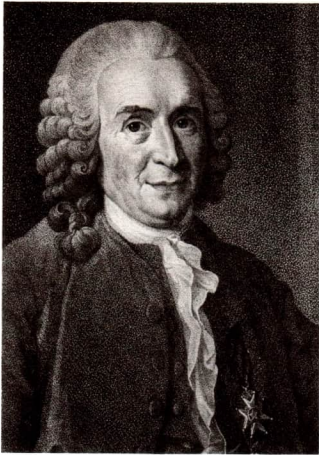
GATTUNG
Papilio



ART
Papilio machaon



Das hierarchische System der systematischen Kategorien



Carl von Linné (1707–1778) gilt als der Vater der biologischen Systematik.

in Gruppen zusammenfaßte. Bei genauerer Betrachtung erweist sich freilich, daß viele der von ihm aufgestellten Pflanzengruppen auch im heutigen »natürlichen« System zu finden sind. Linnés System war also im Grunde kein streng künstliches.

Was verstehen wir aber nun unter dem natürlichen System? In rein methodischer Hinsicht läßt sich dieses als ein Ordnungsschema charakterisieren, bei dem nach Möglichkeit die Gesamtheit der Merkmale der Organismen Berücksichtigung findet. Im Unterschied zu der Vielzahl möglicher künstlicher Systeme kann es nur ein natürliches System der Organismen geben, das der eingangs charakterisierten abgestuften Mannigfaltigkeit der Lebewesen entspricht. Für den Wissenschaftler geht es also nicht darum, ein natürliches System »aufzustellen«, sondern das der abgestuften Mannigfaltigkeit der Pflanzen- und Tierwelt entsprechende System zu erforschen.

Die abgestufte Ähnlichkeit der Organismen führte nicht nur zu einer Klassifizierung der Arten und höheren systematischen Gruppen, sondern verlangte nachdrücklich ihre ursächliche Erklärung, die im 19. Jahrhundert durch Jean-Baptiste de Lamarck (1744–1829), Charles Darwin (1809–1882) und Ernst Haeckel (1834–1919) mit der Abstammungslehre gegeben wurde. Wir können sagen, daß es vor allem die abgestufte Mannigfaltigkeit war, die auf den Gedanken der Evolution führte. Die Ähnlichkeitsbeziehungen der Arten wurden als Ausdruck ihrer stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsbeziehungen erkannt. Mit der Erforschung des natürlichen Systems der Organismen wird zugleich deren stammesgeschichtliche Verwandtschaft aufgeklärt.

Wenn man bedenkt, daß seit dem Erscheinen der 1. Auflage von Linnés grundlegender »Systema naturae« im Jahre 1735 nahezu zweieinhalb Jahrhunderte vergangen sind, so könnte man meinen, die biologische Systematik habe ihre wesentliche Arbeit bereits geleistet, das System der Organismen erforscht und deren Verwandtschaftsbeziehungen weitgehend aufgeklärt. Die folgenden Kapitel werden zeigen, daß die Systematik trotz ihres hohen Alters auch heute noch keine abgeschlossene Wissenschaftsdisziplin ist. Auch sie sucht nach neuen Wegen der Erkenntnis, entwickelt moderne Untersuchungsmethoden und kann so ständig ihren Erkenntnisstand erweitern.

Sensationen für den Systematiker

Wenn in den wissenschaftlichen Zeitschriften beinahe täglich neu entdeckte Pflanzen- und Tierarten beschrieben werden, so nimmt die Öffentlichkeit davon kaum Notiz. Für den Nichtbiologen wird die Angelegenheit erst interessant, wenn etwas über die Entdeckung von Großtieren berichtet wird. Derartige Sensationen sind jedoch nach Abschluß der bedeutenden Entdeckungsreisen des 18. und 19. Jahrhunderts selten geworden. Es erscheint so verständlich, wenn die im Jahre 1901 erfolgte Erstbeschreibung des



Ausschnitt aus dem Lebensraum von *Stylites andicola* (Distichia – Moor in Peru)

Okapi, einer Kurzhalsgiraffe aus dem zentralafrikanischen Urwald, sowie die 11 Jahre später mitgeteilte Entdeckung eines bis zu 3 m langen Riesenwarans auf der Insel Komodo in der Öffentlichkeit für lange Zeit als »größte« zoologische Sensationen des 20. Jahrhunderts gefeiert wurden.

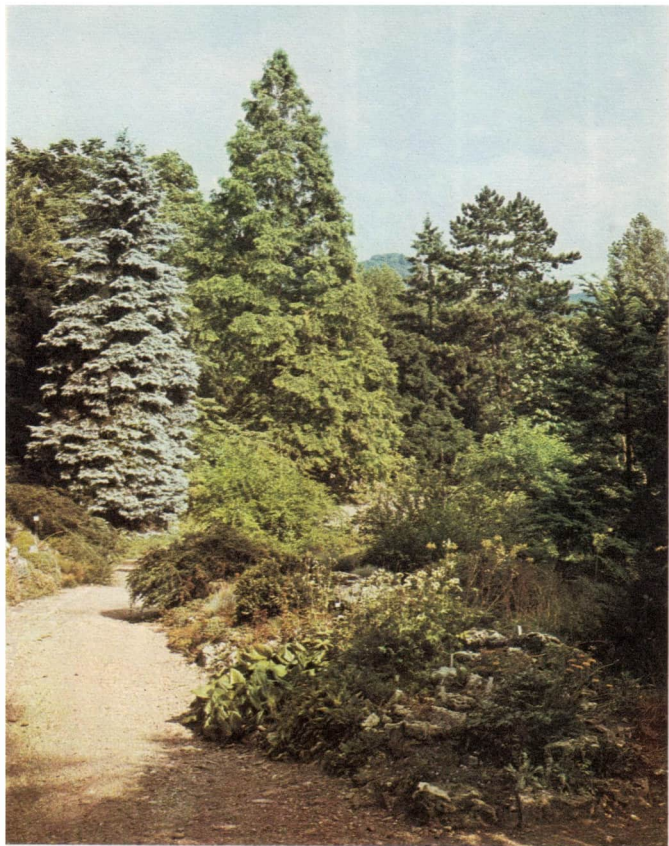
Für den Biologen ergibt sich die wissenschaftliche Bedeutung einer neu aufgefundenen Organismenart nicht aus ihrer Größe, sondern aus den Besonderheiten ihres Bauplans und ihrer Lebensweise. Der Systematiker interessiert sich dabei insbesondere für jene neuen Pflanzen- und Tierformen, die für die Aufklärung der verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Organismen Bedeutung haben oder gar bisher un-

bekannte Baupläne repräsentieren. Daß solche Entdeckungen auch in unserer Zeit noch zu wahren Sensationen für den Botaniker oder Zoologen werden können, mögen die folgenden Beispiele belegen.

Unter den Nadelhölzern erregte die nur 15 Arten umfassende Familie der Sumpfzypressengewächse oder Taxodiaceae vor allem dadurch allgemeineres Interesse, daß zu ihnen mit den über 100 m hoch und mehr als 3 000 Jahre alt werdenden kalifornischen Mammutbäumen die Riesen und Veteranen des Pflanzenreichs zählen. In den Jahren nach dem zweiten Weltkrieg rückte diese Pflanzenfamilie durch die Entdeckung des »Urwelt-Mammutbaums«, der als Vertreter einer selbständigen Gattung erkannt wurde, in den Blickpunkt der Botaniker. Die Entdeckungsgeschichte dieses Baumes ist bemerkenswert. Sie begann im Jahre 1941, als der Botaniker Miki aus dem Tertiär von Japan fossile Nadelholzszweige beschrieb, die zu einer bis dahin unbekannten Gattung der Sumpfzypressengewächse gerechnet werden mußten, für die er den Namen *Meta-sequoia* prägte. Mit dieser Namensgebung sollte die Ähnlichkeit zur Mammutbaumgattung *Sequoia* zum Ausdruck gebracht werden. Im gleichen Jahre 1941 entdeckte der Botaniker T. Kan von der Universität Nanking in Zentralchina einen den Botanikern unbekannten Nadelbaum mit abfallenden Blättern. Auf mehreren in den Jahren 1944 bis 1948 durchgeführten Expeditionen konnte schließlich nachgewiesen werden, daß dieser bis 35 m hohe Baum, dessen Stamm über 2 m Durchmesser erreicht, im Grenzgebiet der Provinzen Sichuan und Hubei auf einer



Einzelpflanze des 1954 entdeckten polsterbildenden Brachsenkrautes *Stylites andicola*



Metasequoia glyptostroboides, der erst 1941 entdeckte
Urwelt-Mammutbaum, im Botanischen Garten der
Universität Jena (Bildmitte)



Für die Arbeit des Systematikers bilden die Sammlungen der Museen eine unentbehrliche Grundlage.

Fläche von 800 Quadratkilometern verbreitet ist. Die genauere Untersuchung der Pflanze ergab, daß es sich um einen lebenden Vertreter der 1941 an Hand von Fossilien beschriebenen Gattung *Metasequoia* handelt. Heute ist der Urwelt-Mammutbaum, für den 1948 der Name *Metasequoia glyptostroboides* geprägt wurde, bereits in zahlreichen botanischen Gärten zu finden.

Wenn auch die erst um die Mitte des 20. Jahrhunderts erfolgte Entdeckung des riesenhaften Urwelt-Mammutbaums große Überraschung auslöste, so ist doch die wissenschaftliche Bedeutung eines wenige Jahre später zu verzeichnenden Fundes höher einzuschätzen, obwohl es sich dabei nur um ein kleines Pflänzchen handelte. Im Jahre 1954 entdeckte der Heidelberger Botaniker Rauh im Hochland der peruanischen Anden ein polsterbildendes Brachsenkraut, das unter dem Namen *Stylites andicola* beschrieben wurde. Um die Bedeutung dieses Fundes richtig zu würdigen, ist es erforderlich, die Natur und systematische Stellung der bis dahin bekannten Brachsenkräuter zu charakterisieren.

Bei der Ordnung der Brachsenkräuter oder Isoetales handelt es sich um krautartige Bärlappgewächse, die meist untergetaucht in Seen und seltener als Landbewohner an mehr oder weniger feuchten Standorten wachsen. Bei den äußerlich stammlos erscheinenden Pflanzen entspringt an einer knolligen kurzen Achse eine Rosette langer, pfriemenförmiger Blätter, bei denen es sich meist um Sporen bildende Sporophylle handelt. Die etwa 100 heute lebenden Arten der Brachsenkräuter sind als Überreste einer viel formenreicheren Gruppe anzusehen, die ihren Entwicklungshöhepunkt in früheren Erdperioden erreichte. Sie stammen wahrscheinlich von den bis zu 40 m hohen, langblättrigen Siegelbaumgewächsen (Sigillariaceae) ab, die zu den häufigsten Bärlappbäumen der Steinkohlenwälder des Karbon gehörten. Aus diesen gingen unter Größenreduktion die Pleuromeiaceae hervor, die aus dem Buntsandstein bekannt sind und nur noch Stammhöhen von 2 bis 3 m erreichten. Unter weiterer Reduktion des Stammes entstanden schließlich die Brachsenkräuter (Isoetales), deren meiste Arten sekundär zum Wasserleben übergingen. Eine interessante Übergangsform zwischen den stammbildenden Pleuromeiaceen des Buntsandsteins und den heutigen stammlosen Isoetes-Arten wurde in der unteren

Kreideformation bei Quedlinburg gefunden. Bei dieser Art, *Nathorstiana arborea*, handelt es sich um ein nur 10 bis 20 cm hohes Brachsenkraut, das noch einen deutlichen Stamm von etwa 5 cm Höhe besaß.

Bis zum Jahre 1954 glaubten die Botaniker, daß alle lebenden Brachsenkräuter stammlose Pflanzen seien. Die Entdeckung von *Stylites andicola* wurde somit zu einer Sensation für den Systematiker, da diese lebende Brachsenkraut-Art einen bis zu 20 cm langen und 3 cm dicken Stamm ausbildet, der gelegentlich gegabelt ist und wie bei den fossilen Formen die Muster der abgefallenen Blätter erkennen läßt. Es war somit der letzte lebende Vertreter der stammbildenden Bärlappgewächse entdeckt, der enge Beziehungen zu der vor über 100 Millionen Jahren lebenden Gattung *Nathorstiana* hat.

Noch sensationeller als die beschriebenen Pflanzenfunde wurde in den vergangenen Jahrzehnten die Entdeckung neuer Organisationsformen des Tierreichs.

Eines der spannendsten Kapitel in der Geschichte der zoologisch-systematischen Forschung begann, als am 22. Dezember 1938 die Besatzung eines kleinen Fischdampfers im Indischen Ozean vor der südafrikanischen Küste etwa 180 Seemeilen südwestlich von East London in einem Schleppnetz aus 75 m Tiefe einen merkwürdigen Fisch von 1,4 m Länge emporbrachte. Da keiner der Fischer einen solchen Fisch je gesehen hatte, ließ ihn der Kapitän in Eis verpacken und übergab ihn drei Tage später der Kuratorin des Heimatmuseums in East London Miss Courtenay-Latimer. Da auch diese das Tier nicht kannte, andererseits aber vermutete, daß es sich um einen ganz ungewöhnlichen Fund handelte, fertigte sie eine flüchtige Skizze an, die sie dem bekannten Fischspezialisten J. L. B. Smith nach Grahamstown sandte.

Smith erkannte an Hand der kurzen Beschreibung sofort, daß es sich um einen Vertreter der Quastenflosser, also einer Fischgruppe handeln mußte, von der man bis dahin geglaubt hatte, daß sie seit dem Ende der oberen Kreide vor 70 Millionen Jahren ausgestorben sei. Er kam zur Untersuchung des Fundes nach East London, mußte sich aber bei der ersten monographischen Beschreibung des Fisches auf die äußerlich erkennbaren Merkmale beschränken, da Miss Courtenay-Latimer zwar die abgezogene Haut

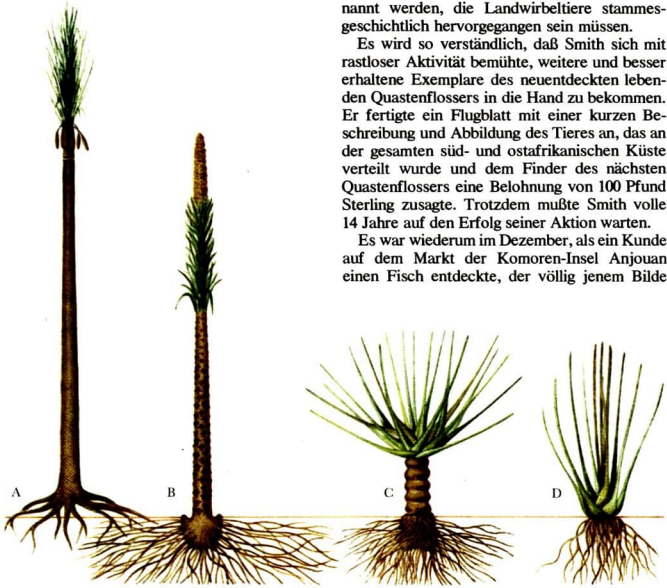
und den herauspräparierten Schädel im Museum aufbewahrt hatte, die Weichteile des Körpers aber in Unkenntnis ihrer hohen Bedeutung bereits kurze Zeit nach dem Fang entfernt und vernichtet worden waren. Der neuentdeckte lebende Quastenflosser erhielt von Smith zu Ehren seiner Entdeckerin den Gattungsnamen *Latimeria*, während der Artnamen *chalumnae* an den Fundort in der Nähe des Flusses Chalumna erinnern sollte.

Was war an diesem Fund so bemerkenswert?

Gewiß bedeutet die Entdeckung des ersten lebenden Vertreters einer bisher nur fossil bekannten Tiergruppe an sich schon für jeden Systematiker eine Überraschung, die um so größer sein wird, je weiter der vermeintliche Zeitpunkt des Aussterbens dieser Gruppe in der Erdgeschichte zurückliegt. Die Entdeckung von *Latimeria chalumnae* wurde aber vor allem dadurch zur wahren Sensation, weil sich in den ersten Jahrzehnten unseres Jahrhunderts die paläontologischen Beweise dafür gehäuft hatten, daß aus der Gruppe der Quastenflosser oder Crossopterygier, wie sie wissenschaftlich genannt werden, die Landwirbeltiere stammesgeschichtlich hervorgegangen sein müssen.

Es wird so verständlich, daß Smith sich mit rastloser Aktivität bemühte, weitere und besser erhaltene Exemplare des neuentdeckten lebenden Quastenflossers in die Hand zu bekommen. Er fertigte ein Flugblatt mit einer kurzen Beschreibung und Abbildung des Tieres an, das an der gesamten süd- und ostafrikanischen Küste verteilt wurde und dem Finder des nächsten Quastenflossers eine Belohnung von 100 Pfund Sterling zusagte. Trotzdem mußte Smith volle 14 Jahre auf den Erfolg seiner Aktion warten.

Es war wiederum im Dezember, als ein Kunde auf dem Markt der Komoren-Insel Anjouan einen Fisch entdeckte, der völlig jenem Bilde



Die zu den Bärlappgewächsen gehörenden Brachsenkräuter haben sich durch zunehmende Stauchung des Stammes und Größenreduktion aus den großen Siegelbäumen (*Sigillariaceae*) der Steinkohlenzeit entwickelt. Die abgebildete Formenreihe veranschaulicht

diesen Reduktionsprozeß. A *Sigillaria* aus dem Karbon, 30–40 m hoch; B *Pleuromeia* aus dem Buntsandstein 2 m hoch; C *Nathorstiana* aus der Unterkreide 10 bis 20 cm hoch; D *Isoetes lacustris*, heute lebende Form.



Der 1938 entdeckte lebende Quastenflosser *Latimeria chalumnae* erreicht eine Länge bis 1,8 m und ein Gewicht von 80 kg.

glich, das er wenige Tage zuvor bei einem englischen Kapitän auf dem Flugblatt gesehen hatte. Das über einen Zentner schwere Tier war von einem einheimischen Fischer aus 15 m Meeres-tiefe, 200 m von der Küste entfernt, in der Straße von Moçambique geangelt worden. Kapitän Hunt kaufte das Tier, konservierte es mit Formalin und benachrichtigte Prof. Smith, der sofort mit einem Sonderflugzeug die 3000 km weite Reise zu dem lange ersehnten Fund antrat. Presse und Rundfunk sorgten dafür, daß der sensationelle Fund bald in aller Welt bekannt wurde. Mit dem zweiten Exemplar von *Latimeria* war zugleich die wahre Heimat des Tieres bekannt geworden. Wir wissen heute, daß die letzten Vertreter der Quastenflosser in den Gewässern um die Inselgruppe der Komoren vorkommen, wo sie in 150 bis 600 m Tiefe über felsigem Grund eine räuberische Lebensweise führen. Bei dem ersten Exemplar handelt es sich offensichtlich um einen Irrläufer, der durch den Moçambique-Strom vor die südafrikanische Küste getrieben und 3000 km von seiner eigentlichen Heimat entfernt entdeckt wurde. Auch im Gebiet der Komoren ist das Tier selten, da nach Angaben der einheimischen Fischer pro Jahr nur drei bis vier Exemplare gefangen werden.

Von 1952 bis zum Jahre 1976 sind etwa 80 Exemplare von *Latimeria* erbeutet worden, von denen die meisten nach Frankreich gelangten. Französische Forscher unter der Leitung von Jacques Millot haben den Bau des Tieres

eingehend untersucht und in einer umfangreichen Monographie beschrieben. Eine Beobachtung der Lebensweise des Fisches bereitete jedoch große Schwierigkeiten, da die Tiere nie länger als einige Stunden am Leben zu halten waren. Trotz aller Bemühungen gelangte erst am 20. März 1972 ein lebender Quastenflosser in die Hände von Wissenschaftlern, die einige Stunden lang das Verhalten des Tieres und insbesondere seine Schwimmbewegungen beobachten konnten. Über die Fortpflanzung von *Latimeria* bestand bis vor kurzem Unklarheit. Erst im Jahre 1975 konnte durch die Sektion eines 1,60 m langen Weibchens, in dessen Eileiter sich fünf bis zu 33 cm lange Junge fanden, nachgewiesen werden, daß der Fisch lebendgebärend ist.

Es ist klar, daß sich die Zoologen und Paläontologen von der anatomischen Untersuchung eines »lebenden Fossils« besondere Aufschlüsse für das Verständnis der Stammesgeschichte erhoffen. Vielversprechend erschien schon der äußere Bau von *Latimeria*. Das eigentümlichste Merkmal der nahezu 2 m lang werdenden, graublau gefärbten Tiere ist, wie bereits in der Namerhebung »Quastenflosser« zum Ausdruck kommt, in der Beschaffenheit der Flossen zu sehen. Die paarigen Flossen sind gliedmaßenähnlich gebaut und besitzen eine von Schuppen bedeckte muskulöse Achse. Quastenähnlich gestielt sind auch die zweite Rückenflosse und die Afterflosse. Die gliedmaßenähnlichen Paarflossen sind nach allen Seiten sehr beweglich und ermöglichen den Tieren eine schreitende Fortbewegung auf dem felsigen Untergrund.

Bei der genaueren Untersuchung des Körperbaues ergab sich, daß *Latimeria* in einer Reihe von Merkmalen sehr primitiv geblieben ist, in



Ichthyostega, das älteste bekannte Landwirbeltier aus dem Ober-Devon von Ostgrönland erreichte eine Länge bis zu 1 m

anderen aber auf Grund einer langen Eigenentwicklung starke Spezialisierungen erfuhr. Der lebende Quastenflosser weicht somit in manchen Organisationsmerkmalen erheblich von jenen paläozoischen Crossopterygiern ab, die als eigentliche Ahnen der Landwirbeltiere zu betrachten sind, und kann uns kaum als ein lebendes Modell zu deren Rekonstruktion dienen.

Die entscheidenden Entdeckungen zur Lösung des wichtigen Problems der stammesgeschichtlichen Entstehung der vierfüßigen Landwirbeltiere wurden nicht von Zoologen, sondern von Paläontologen gemacht. Im ersten Drittel des 20. Jahrhunderts hatte sich bei diesen die Meinung durchgesetzt, daß die Landwirbeltiere von Crossopterygiern abstammen, die zur Ordnung der Rhipidistier gehörten. Der lebende Quastenflosser *Latimeria* erwies sich jedoch als ein Vertreter der anderen Crossopterygier-Ordnung, der Actinistier. Während die Rhipidistier als ausgesprochene Süßwasserbewohner vom Devon bis zum unteren Perm lebten, blieb ein ins Meer abgewandelter Zweig der Actinistier, die ursprünglich ebenfalls im Süßwasser gelebt hatten, mit *Latimeria* bis zur Gegenwart erhalten.

Obwohl vergleichend-anatomische Befunde die engen Beziehungen der Rhipidistier zu den Landwirbeltieren eindeutig erwiesen hatten, kannte man lange Zeit keine Zwischenform zwischen der Fischgruppe der Crossopterygier

und den Landwirbeltieren. Die entscheidende Übergangsform wurde 1931 in einem Gebiet entdeckt, wo man sie kaum erwartet hatte, nämlich in Grönland. Der junge Student Säve-Söderbergh entdeckte als Mitglied einer dänischen Expedition im oberen Devon des Celsiusberges beim Kaiser-Franz-Josef-Fjord sieben Schädel eines bis dahin unbekannten Wirbeltieres. Er beschrieb im folgenden Jahre dieses Tier unter dem Namen *Ichthyostega* als primitives Landwirbeltier mit fischähnlichem Schädeldach. Die Frage, ob *Ichthyostega* tatsächlich bereits Landextremitäten besaß, wurde durch die Funde weiterer Expeditionen positiv entschieden. Im Jahre 1952 konnte schließlich nachgewiesen werden, daß die Form noch einen richtigen Fischschwanz besessen hatte. Insgesamt ergab sich, daß *Ichthyostega* ein Mosaik von Fisch- und Amphibienmerkmalen zeigte. Es war eine der wichtigsten Zwischenformen oder »missing links« gefunden worden, wie sie in der Frühzeit des Darwinismus oft als entscheidende Beweise für die Abstammungslehre gefordert wurden.

Das gleiche Jahr 1952, in dem dieses wichtige Organisationsmerkmal von *Ichthyostega* entdeckt und das zweite Exemplar von *Latimeria* gefunden wurde, hatte die spezielle Zoologie noch um eine weitere Sensation bereichert. Am 6. Mai 1952 wurde von dem Forschungsschiff »Galathea« der dänischen Tiefsee-Expedition im Stillen Ozean vor der Westküste von Costa Rica aus 3 570 m Tiefe ein Dredgefang emporgebracht, dessen sensationelle Bedeutung für unser Verständnis der Molluskenorganisation den Zoologen erst im Jahre 1957 durch eine kurze Ver-

öffentlichung des dänischen Molluskenforschers Lemche in der Zeitschrift »Nature« mitgeteilt wurde.

In der Ausbeute dieses Dredgezuges fanden sich zehn Tiere und drei leere Schalen einer Molluskenart, die bei oberflächlicher Betrachtung Ähnlichkeit mit den Napfschnecken aufzuweisen schien. Bei näherer Untersuchung der etwa 4 cm großen Tiere, die unter dem Namen *Neopilina galathea* beschrieben wurden, ergab sich jedoch, daß sich ihr innerer Bau grundlegend von dem aller bisher bekannten lebenden Weichtiere unterscheidet.

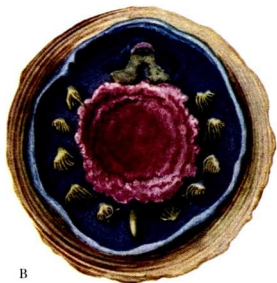
In den Lehrbüchern der Zoologie wurde bis dahin als charakteristisches Merkmal aller Mollusken angegeben, daß ihr Körper keine Anzeichen einer metameren Gliederung aus hintereinanderliegenden, gleichartigen Abschnitten mit Wiederholung einzelner Organe zeigt. Die lange Zeit umstrittene Frage, ob diese ungegliederten Weichtiere von ebenfalls un-

gegliederten Formen ähnlich den Strudelwürmern oder aber von metamer gegliederten Vorfahren abstammen, konnte durch den Fund von *Neopilina* eindeutig entschieden werden.

Wie unsere Abbildung zeigt, verbirgt sich unter der leicht kegelförmigen Schale ein Körper, an dem bereits äußerlich 5 Paar in der Mantelrinne hintereinanderliegende, kammförmige Kiemen auffallen. Eine noch stärker ausgeprägte Metamerie ließ sich im inneren Bau des Körpers nachweisen, der 6 Paar Exkretionsorgane und 8 Paar Dorsoventralmuskeln besitzt, die eine ähnliche



A



B



C

Die 1952 entdeckte *Neopilina galathea* erwies sich als lebender Vertreter einer Weichtiergruppe, die bis dahin als seit 300 Millionen Jahren ausgestorben galt. A Schale von der Rückenseite, B Bauchansicht des

Tieres, C Schema der Organisation, 1 Nervensystem, 2 Blutgefäßsystem, 3 Keimdrüse, 4 Exkretionsorgan, 5 Kieme, 6 Muskel, 7 Mundöffnung, 8 After.

Anordnung wie die Querverbindungen zwischen den vier Längssträngen des Nervensystems zeigen. Da diese Besonderheiten der Organisation von *Neopilina* offensichtlich ursprüngliche Merkmale darstellen, kann durch die Entdeckung des Tieres als gesichert gelten, daß die Weichtiere mit den entfernt verwandten Ringelwürmern gemeinsam von metamer gegliederten Vorfahren abstammen.

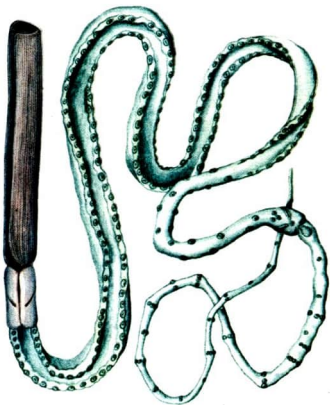
Wie bei *Metasequoia*, *Stylites* und *Latimeria* handelt es sich auch bei *Neopilina* um den lebenden Vertreter einer Organismengruppe, die den Paläontologen längst bekannt war. Es erwies sich, daß die Schale des neuentdeckten Weichtieres eine überraschende Ähnlichkeit mit den versteinigerten Molluskenschalen der Gattung *Pilina* aus dem Silur zeigt. Dies betrifft insbesondere das Vorkommen symmetrisch angeordneter Vertiefungen an der Innenfläche der Schale, die den Anheftungsstellen der paarigen Dorsoventralmuskeln entsprechen. Auf Grund dieser Ähnlichkeit wurde übrigens für das lebende Tier von Lemche der Name »*Neopilina*« geprägt. Bemerkenswert ist, daß wir mit dieser Form den ersten lebenden Vertreter einer Tiergruppe kennen, von der man glaubte, daß sie seit 300 Millionen Jahren ausgestorben sei! Eine zweite Art dieser Gruppe, die man in den Rang einer eigenen Molluskenklasse der »Monoplacophora« erhob, wurde übrigens bereits im Dezember 1958 von dem Forschungsschiff der New-Yorker Columbia-Universität vor der peruanischen Küste in einer Tiefe von 5600 bis 6300 m entdeckt.

Den Höhepunkt aller zoologisch-systematischen Sensationen der letzten Jahrzehnte stellte ohne Zweifel die Entdeckung eines neuen Tierstammes in der Mitte des 20. Jahrhunderts dar. Einen ersten Vertreter dieser Tiergruppe hatte Cauley zwar schon während der niederländischen Siboga-Expedition im Malaiischen Archipel gefunden. Die Bedeutung und systematische Stellung dieser von ihm als *Siboglinum weberi* beschriebenen Meerestierart blieb aber zunächst unbekannt. Erst 1933 wurde dann von dem sowjetischen Zoologen Ushakow eine zweite Art *Lamellisabella zachsi* aus dem Ochotskischen Meer beschrieben und in die Gruppe der Vielborster (Polychaeta) gestellt. Bei der Nachuntersuchung dieses Fundes kam der schwedische Forscher Johansson 1937 zu dem

Schluß, daß es sich doch um den Vertreter einer neuen Tierklasse handeln müsse, für die er den Namen »Pogonophora« (griechisch Bartträger) prägte.

Der sowjetische Forscher Iwanow konnte 1951 den Nachweis führen, daß *Siboglinum* und *Lamellisabella* in dieselbe Verwandtschaftsgruppe gehören, die er 1955 in den Rang eines eigenen Tierstammes erhob. Es ist insbesondere den umfangreichen Tiefseeforschungen des Instituts für Ozeanographie der Akademie der Wissenschaften der UdSSR im Ochotskischen Meer und im Beringmeer zu verdanken, daß nach 1950 bald eine große Anzahl neuer Pogonophorenarten entdeckt und beschrieben wurden. Um die gründliche Erforschung des Baues und der Entwicklung dieser Tiere machte sich vor allem A. W. Iwanow (geb. 1906) verdient, der dafür mit dem Lenin-Preis ausgezeichnet wurde. Die Zahl der bekannten Pogonophorenarten ist heute auf etwa 100 angestiegen.

Bei den Pogonophoren handelt es sich um fadenförmig langgestreckte Tiere von 5 bis 70 cm



Spirobrachia beklemischewi, eine Art des in der Mitte des 20. Jahrhunderts neu entdeckten Tierstammes der Pogonophoren.

Länge und nur 0,1 bis 2,5 mm Dicke, die meist in den Schlammböden der Tiefsee leben. Manche Arten dringen dort bis in 9700 m Tiefe vor. Die Tiere stecken in chitinhaltigen Röhren, die vom Körper abgeschieden werden und viel länger als die Tiere selbst sind. Am Vorderende des Tieres entspringen lange Tentakel, deren Anzahl bei den verschiedenen Arten zwischen 1 und etwa 2000 schwankt.

Bis zum Jahre 1964 glaubte man, daß der Körper bei allen Pogonophoren prinzipiell aus drei aufeinanderfolgenden Körperabschnitten aufgebaut sei. Dann wurde jedoch nachgewiesen, daß der vierte hinterste Körperabschnitt bis dahin bei der Bergung der Tiere immer abgerissen worden war. Da sich dieser Körperteil im Gegensatz zu den anderen als segmentiert erwies, wurde die vieldiskutierte Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen der Pogonophoren zu anderen Tierstämmen aufs neue aktuell.

Als größte Überraschung ergab sich für den Zoologen das völlige Fehlen eines Darmkanals bei den Pogonophoren. Bis zur Entdeckung des neuen Tierstammes war man der Ansicht gewesen, daß nur bei manchen parasitischen Würmern, wie den Bandwürmern und den Kratzern (*Acanthocephala*), ein Darm fehlt, da diese die von den Verdauungsfermenten ihrer Wirtstiere abgebauten organischen Nahrungsstoffe direkt durch ihre Körperoberfläche aufnehmen. Nunmehr stand fest, daß es auch eine freilebende Gruppe relativ großer Meerestiere ohne Darmkanal gibt, die so gar nicht in das allgemeine Schema der tierischen Organisation zu passen scheinen. Es ergab sich damit natürlich die interessante Frage nach der Ernährungsweise dieser Tiere.

Da den Pogonophoren ein Darm völlig fehlt, muß die Nahrung durch die Haut aufgenommen werden. Drei verschiedene Mechanismen könnten dabei von Bedeutung sein. Zunächst hatte man gemeint, daß die Nahrung von den Tentakeln gesammelt und außerhalb des Körpers in einem von den spiralig eingerollten Tentakeln umschlossenen Raum durch abgeschiedene Enzyme verdaut wird, bis die löslichen Produkte dann absorbiert werden. Eine zweite Erklärungsmöglichkeit bestünde darin, daß kleine Nahrungspartikeln von den Epidermiszellen durch Phagocytose oder Pinocytose aufgenommen werden. Experimentelle Untersuchungen der

letzten Jahre, die etwa seit 1970 angestellt wurden, deuten jedoch darauf hin, daß wahrscheinlich ein dritter Mechanismus die Hauptrolle für die Ernährung spielt. Es konnte gezeigt werden, daß die Pogonophoren über die Fähigkeit verfügen, gelöste organische Verbindungen aus dem Schlamm, in dem sie leben, direkt durch die Körperoberfläche zu absorbieren.

Unsere Kenntnisse über Bau, Entwicklung, Systematik, geographische Verbreitung und Lebensweise dieses ungewöhnlichen Tierstammes haben sich seit 1950 außerordentlich vermehrt. Unklar blieben jedoch trotz der zahlreichen neuen Forschungsergebnisse die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pogonophoren zu den anderen Tierstämmen. Während man sie zunächst als Verwandte der Chordatiere, Eichelwürmer und Stachelhäuter ansah, glaubten andere Forscher später, engere Beziehungen zu den Ringelwürmern zu erkennen. Zur Diskussion der Phylogenie und systematischen Stellung der Pogonophoren wurde 1973 von der Dänischen Naturwissenschaftlichen Forschungsgemeinschaft ein Symposium veranstaltet, an dem Wissenschaftler aus zahlreichen Ländern teilnahmen. Eine endgültige Entscheidung über die phylogenetische Stellung der Pogonophoren konnte aber auch dort nicht getroffen werden. Auf jeden Fall hat die Entdeckung dieses Tierstammes die Diskussion um die Großenteilung des Tierreichs und die stammesgeschichtliche Herkunft der Tierstämme in der zweiten Hälfte unseres Jahrhunderts neu belebt.

Die Zahl der in den letzten Jahrzehnten entdeckten Tiergruppen ist groß. Es konnten hier nur die berühmtesten Neuentdeckungen der Zoologen erwähnt werden. Deren Fundgeschichte darf jedoch nicht zu dem Trugschluß verleiten, daß ein Auffinden neuer Tierformen nur durch kostspielige Expeditionen, wie etwa solche zur Erforschung der Tiefsee, möglich sei.

Auch die genauere Untersuchung bisher wenig beachteter Lebensräume unseres mitteleuropäischen Gebietes kann zu überraschenden Entdeckungen führen. So wurden mehrere bis dahin unbekannte Gruppen der Hohltiere, Plattwürmer und Krebse entdeckt, die das Lückensystem zwischen den Körnern des Sandbodens der Meeresküsten bewohnen. Unter den mikroskopisch kleinen Bewohnern dieses Sandlückensys-

Moderne Methoden der systematischen Forschung

stems fanden sich auch eigentümliche, 0,3 bis 2 mm lange Würmchen, deren systematische Stellung bis heute Gegenstand lebhafter Diskussionen war. Diese auf der Abbildung dargestellten »Gnathostomuliden« wurden 1956 als eigene Ordnung beschrieben, später aber in den Rang einer Klasse und von manchen Zoologen sogar in den eines selbständigen Tierstammes erhoben.

Es ist unbestritten, daß die biologische Systematik ihren Höhepunkt im vergangenen Jahrhundert hatte. Mit dem Aufblühen der experimentellen Forschung in der Biologie ließ seit Beginn des 20. Jahrhunderts das Interesse an morphologisch-systematischen Fragen deutlich nach. Man meinte, die lebenden Pflanzen- und Tiergruppen seien im wesentlichen bekannt und der Systematiker könne ebenfalls neue Arten und Gattungen auffinden. Die angeführten Beispiele neuentdeckter Tiergruppen zeigen jedoch, daß wir möglicherweise bis heute noch nicht die Vielfalt der Erscheinungsformen des Pflanzen- und Tierreichs vollständig erfaßt haben. Es gehört so zum Bild der modernen Biologie auch die Suche nach bisher unbekannten Organisationstypen der Lebewesen, deren Entdeckung unter Umständen überraschende Einsichten in die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge vermitteln kann.

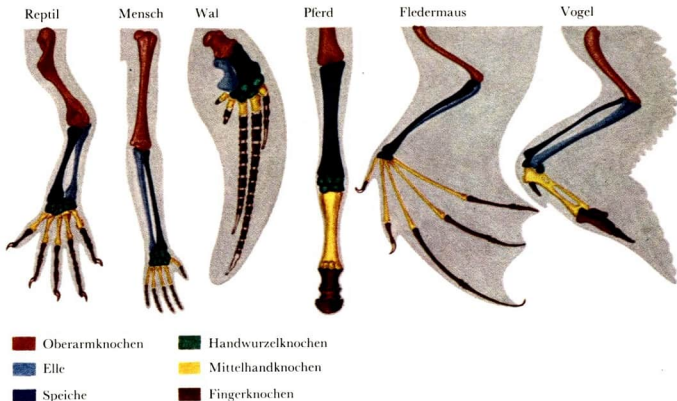


Gnathostomula paradoxa ist ein Vertreter der mikroskopisch kleinen, im Sandboden der Meeresküsten weit verbreiteten Gnathostomuliden, die erst im 20. Jahrhundert entdeckt wurden.

Wir hatten gesehen, daß die Hauptaufgabe der biologischen Systematik oder »Taxonomie« darin besteht, die scheinbar unübersehbare Mannigfaltigkeit der Lebewesen zu erfassen und entsprechend dem Grad ihrer »Ähnlichkeit« in ein System einzuordnen, das ihren stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsbeziehungen entspricht. Für die Erforschung dieses »natürlichen Systems« der Organismen wäre eine gleichermaßen gründliche Berücksichtigung aller Merkmale der Lebewesen wünschenswert, unabhängig davon, ob sie sich auf äußere Form, inneren Bau, Individualentwicklung, Physiologie, Verhalten oder geographische Verbreitung beziehen. Eine solch umfassende Untersuchung der Tiere oder Pflanzen ist jedoch für taxonomische Zwecke in den seltensten Fällen möglich. Dies ergibt sich bereits aus der Tatsache, daß dem Systematiker die meisten Tier- und Pflanzenarten nur als tote Sammlungsobjekte der Museen und Herbarien zur Verfügung stehen.

Wichtigste Hilfswissenschaft der Systematik ist demzufolge seit eh und je die Strukturforschung oder Morphologie. Es sind vor allem Strukturmerkmale der äußeren Form oder des inneren Körperbaues der Lebewesen, die bei der »Ähnlichkeitsforschung« des Systematikers Verwendung finden. Dabei kommt es ihm nicht darauf an, bei den verglichenen Formen Ähnlichkeit schlechthin festzustellen, sondern das Vorkommen von solchen Strukturübereinstimmungen aufzuzeigen, die der vergleichende Anatom üblicherweise als »homologe Ähnlichkeiten« bezeichnet.

In der Praxis der systematischen Forschung fand der Nachweis von Homologien lange Verwendung, bevor deren Wesen richtig erfaßt und Kriterien zu ihrem eindeutigen Nachweis aufgezeigt wurden. Wir wissen heute, daß für die Feststellung einer Homologie vor allem die Lageähnlichkeit im Gefüge der Nachbarorgane, daneben aber auch spezielle Qualitäten charakteristischer Strukturmerkmale und bei stärker unterschiedenen Arten das Auftreten von Zwischenformen von Bedeutung sind. Unsere Abbildung zeigt als eines der bekanntesten Beispiele homologer Organe die Vordergliedmaßen meh-



Zu den klassischen Beispielen homologer Organe gehört das Skelett der Vordergliedmaßen der verschiedenen Wirbeltiergruppen

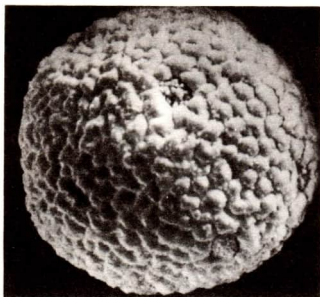
rerer Wirbeltiergruppen. Homologe Ähnlichkeiten der Organismen sind ein Ausdruck ihrer stammesgeschichtlichen Verwandtschaft. Die Verwandtschaftsforschung des Systematikers ist damit in erster Linie Homologienforschung, wobei neben den Eigenschaften des erwachsenen Organismus auch die Strukturmerkmale seiner Entwicklungsstadien Berücksichtigung finden.

Wenn man bedenkt, daß seit Jahrhunderten die Beschreibung von Strukturmerkmalen und der morphologische Vergleich wichtigste Methoden der systematischen Forschung waren, so könnte man meinen, daß in dieser Hinsicht kaum noch wesentliche Erkenntnisse zu erwarten sind. Es kann jedoch leicht gezeigt werden, daß diese Vermutung nicht zutrifft. Als im Jahre 1758 die 10. Auflage von Linnés »Systema naturae« erschien, waren dem Begründer der Systematik nur etwa 2 Prozent der heute beschriebenen Pflanzenarten und 0,4 Prozent der Tierarten bekannt. Es ist klar, daß nur ein sehr kleiner Teil aller seitdem beschriebenen Pflanzen- und Tierarten von den relativ wenigen Biologen in

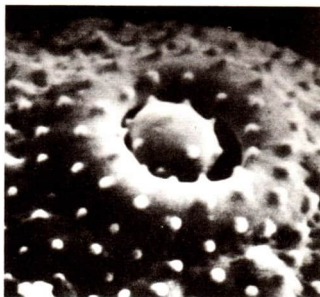
morphologischer Hinsicht gründlich erforscht werden konnte und manche der älteren Befunde späteren Überprüfungen nicht standhielten. Schon aus diesem Grunde bietet sich auch heute noch dem Botaniker und Zoologen ein weites Feld der Strukturforschung. Es kommt hinzu, daß – wie auf allen anderen Gebieten der Biologie – auch auf dem Gebiet der morphologisch-systematischen Forschung neue Fragestellungen und moderne Untersuchungstechniken entwickelt wurden.

Von den zahllosen Strukturmerkmalen, die sich an jedem Organismus nachweisen lassen, haben für die Zwecke des Systematikers von jeher solche besondere Bedeutung erlangt, die sich an der Pflanze oder am Tier ohne besondere Präparation äußerlich erkennen lassen. Sie sind es vor allem, die in den systematischen Monographien und Bestimmungswerken als diagnostische Merkmale herausgestellt werden. Aus praktischen Erwägungen beschränkte sich der Systematiker dabei meist auf die Beschreibung solcher Merkmale, die mit bloßem Auge, mit der Lupe oder mit Hilfe des Präpariermikroskops erkennbar sind.

Mit der Entwicklung des Rasterelektronenmikroskops und dessen seit 1967 ständig zunehmender Verwendung bei biologisch-



Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines Pollenkorns der neuseeländischen Wegerich-Art *Plantago masonae* bei 3000facher Vergrößerung



Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines Pollenkorns von *Plantago lanceolata* bei 10000facher Vergrößerung

morphologischen Untersuchungen wurden auch für den Systematiker neue Dimensionen erschlossen. Die Rasterelektronenmikroskopie erlaubt es, außerordentlich plastische Photographien von Oberflächenstrukturen anzufertigen, deren Qualität mittels der Auflichtmikroskopie nicht in annähernder Weise erreicht wird. Da die Grenzauflösung der Rasterelektronenmikroskope etwa 10 nm beträgt und somit die des Lichtmikroskops um das 30fache übersteigt, wurden mittels dieser neuen Methode auch für taxonomische Zwecke zahlreiche feinste Strukturdetails zugänglich. Es ist verständlich, daß sich die Zoologen und Botaniker insbesondere bei der systematischen Bearbeitung »schwieriger« Gruppen in zunehmendem Maße dieser modernen Untersuchungsmethode bedienen. Das betrifft beispielsweise die Klasse der winzigen, nur millimetergroßen Muschelkrebse (Ostracoda), deren zahlreiche Arten auf Grund einer genaueren Kenntnis der Schalenskulpturen sehr viel besser bestimmt werden können.

Dem Botaniker erschloß die Rasterelektronenmikroskopie eine Fülle von Mikromerkmalen, die etwa die Oberflächenstruktur der Blätter oder Früchte, der Sporen von Pilzen und Farnen oder die der Pollenkörner von Samenpflanzen betreffen und manche schwierige systematische Frage klären helfen. Zunehmende Bedeutung

gewinnt die Methode insbesondere für die Pollenforschung, die Palynologie. Zahl und Lage der Furchen und Poren sowie Einzelheiten des Oberflächenreliefs der Pollenwand treten auf den Rasterelektronenaufnahmen mit außerordentlicher Plastizität hervor. Die Struktureinheiten der äußeren Pollenwand sind so charakteristisch, daß sie für die Bestimmung der Pflanzen dieselbe Bedeutung bekommen können wie die Fingerabdrücke für die Identifizierung von Menschen. Der große taxonomische Wert von Pollenmerkmalen wird noch dadurch unterstrichen, daß Pollenkörner sehr widerstandsfähig sind und als Fossilien in den Ablagerungen der Moore und Seen über viele Millionen Jahre erhalten bleiben können. Die auch an solchen fossilen Pollen noch nachweisbare Feinstruktur ermöglicht Aussagen über die Pflanzenwelt vergangener Erdperioden und gibt in günstigen Fällen genauen Aufschluß über die Vegetationsgeschichte eines bestimmten Gebietes.

Verwandschaftsaufklärung durch Chromosomenanalyse

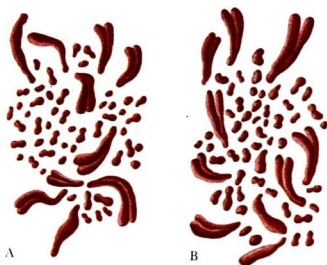
Neben anatomischen und histologischen Eigenschaften können auch Merkmale, die den Bau der Zellen und ihrer Bestandteile betreffen, zur taxonomischen Charakterisierung der Organismengruppen herangezogen werden. Von den cytologischen Merkmalen haben in den letzten Jahrzehnten vor allem die Anzahl und Struktur der Chromosomen besondere Bedeutung für die Systematik bekommen. Es entwickelte sich die besondere Forschungsrichtung der Cytotaxonomie, deren zunächst nur wenigen Spezialisten bekannte Ergebnisse heute in zunehmendem Maße allgemeinere Beachtung finden. So sind in modernen Floren neben den für die Bestimmung wichtigen äußeren Merkmalen vielfach auch die Chromosomenzahlen der Arten angegeben. Diese Chromosomenzahlen haben deshalb als taxonomische Merkmale Wert, weil sie innerhalb ein und derselben Art in den meisten Fällen konstant sind.

Zur Charakterisierung des Chromosomenbestandes einer Art wird deren »Karyotyp« beschrieben. Man versteht darunter die Gesamtheit der Chromosomen einer Körperzelle, die sich in der Metaphase befindet, bei den vielzelligen Pflanzen und Tieren also im allgemeinen einen

diploiden Chromosomensatz. Die praktische Durchführung der Chromosomenuntersuchung ist durch die Entwicklung von Routinemethoden sehr erleichtert worden. So fertigt etwa der Botaniker von frischen Wurzelspitzen mit ihren sich rasch teilenden Zellen geeignete Präparate mittels der »Karminessigsäure-Quetschung« an. Die Wurzelspitzen der zu untersuchenden Pflanzen werden zu diesem Zweck einige Minuten in einer Lösung von Karmin in verdünnter Essigsäure gekocht und zwischen Deckglas und Objektträger gequetscht. Im Interesse einer besseren Übersichtlichkeit werden bei der graphischen Darstellung des Karyotyps die Chromosomen ihrer Größe nach geordnet nebeneinandergestellt. Derartige Übersichten, die auch als »Karyogramme« oder »Idiogramme« bezeichnet werden, ermöglichen eine leichte Vergleichbarkeit des Chromosomenbestandes verschiedener Arten.

Anzahl und Form der Chromosomen können wie beliebige andere morphologische Merkmale bei taxonomischen Untersuchungen herangezogen werden. Über ihren Wert als spezifische Strukturmerkmale hinaus haben sie jedoch für die Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse des Organismus eine viel weitergehende Bedeutung. Diese ergibt sich daraus, daß es sich bei den Chromosomen nicht um irgendwelche Strukturen der Lebewesen handelt, sondern um jene, die als Träger der Erbanlagen für die Ausbildung aller anderen Merkmale der Organismen bestimmend sind. Eine genaue Kenntnis der Karyotypen ermöglicht demzufolge Aussagen über die Verwandtschaftsbeziehungen vieler Organismengruppen sowie über den Mechanismus ihrer Evolution.

Als Ergebnis der seit den zwanziger Jahren durchgeführten Karyotypanalysen der Cytotaxonomie sind heute unter anderem die Chromosomenzahlen von mehr als 17 000 Blütenpflanzen bekannt. Diese Zahlen schwanken zwischen $2n=4$ bei der Korbblütlerart *Haplopappus gracilis* und $2n=285$ bei dem Rispengras *Poa litorosa*. Beim eingehenden Vergleich zahlreicher Karyotypen ergab sich, daß die haploide Chromosomenzahl »n« der reifen Keimzellen bei vielen Arten nicht die kleinste Zahl der Chromosomen mit unterschiedlicher Struktur und unterschiedlichem Genbestand ist, sondern bereits selbst ein Vielfaches einer noch kleineren

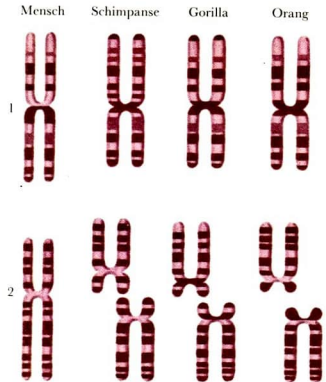


Die Chromosomensätze von *Yucca* und *Agave* zeigen auffällige Übereinstimmungen. Beide Gattungen wurden aufgrund dieser Übereinstimmung in der Familie der Agavaceae vereinigt.

»Grundzahl x « darstellen kann. Es konnte gezeigt werden, daß bei den bedecktsamigen Blütenpflanzen ursprünglich wahrscheinlich nur 7 bis 9 unterschiedliche Chromosomen vorhanden waren. Durch exakte Vervielfachung dieser Grundzahl x gingen daraus diploide ($2x$) sowie polyploide Chromosomengarnituren mit triploiden ($3x$), tetraploiden ($4x$), pentaploiden ($5x$), hexaploiden ($6x$) und höheren Chromosomenzahlen hervor. Bei vielen Arten weisen demzufolge bereits die Keimzellen einen gegenüber der Grundzahl x polyploiden Chromosomensatz auf, der in den Körperzellen dann nochmals verdoppelt ist. Stufenweise Veränderungen der Chromosomenzahl konnten durch Vermehrung oder Ausfall einzelner Chromosomen zustande kommen, so daß sich eine große Vielfalt der Karyotypen ergibt. Man schätzt, daß mehr als ein Drittel, vielleicht sogar die Hälfte aller Blütenpflanzenarten polyploiden Ursprungs sind.

In vielen Fällen konnte gezeigt werden, daß sich nahe verwandte Arten im »Ploidiegrad« ihres Chromosomenbestandes unterscheiden. Wenn sich die betreffenden Pflanzen in ihren äußeren Merkmalen wenig unterscheiden oder diese durch fließende Übergänge verbunden sind, kann die Bestimmung der Chromosomenzahlen von entscheidender Bedeutung für die Erkennung der Artzugehörigkeit einer Pflanze werden. So können die heimischen Orchideenarten *Dactylorhiza fuchsii* und *Dactylorhiza maculata*, die nahe miteinander verwandt sind, nur bei Berücksichtigung der Chromosomenzahlen klar unterschieden werden, da *Dactylorhiza fuchsii* diploid ist und in den Körperzellen $2n = 40$ Chromosomen besitzt, während bei der tetraploiden *Dactylorhiza maculata* die somatische Chromosomenzahl $2n = 80$ beträgt.

Vervielfachung des Chromosomenbestandes, die zur Polyploidie führt, hat für die Entstehung neuer Arten im Tierreich sicherlich viel geringere Bedeutung als im Pflanzenreich. Dies hängt unter anderem damit zusammen, daß die meisten Tiere getrenntgeschlechtliche Organismen sind und der Mechanismus der normalen Bestimmung und Ausbildung des Geschlechtes durch Veränderung der Chromosomenzahlen empfindlich gestört werden kann. Es überrascht demnach nicht, wenn man gerade bei zwittrigen und parthenogenetisch sich fortpflanzenden Tieren polyploide Rassen und Arten findet.



Die Chromosomen des Menschen und der Menschenaffen können an Hand ihrer Bandenstruktur eindeutig homologisiert werden. Abgebildet sind Chromosomen 1 und 2 des Menschen. Dem Chromosom 2 entsprechen 2 Einzelchromosomen der Menschenaffen.

Obwohl die Tendenz zum Auftreten unterschiedlicher Chromosomenzahlen bei nahe verwandten Arten im Tierreich sehr viel geringer als bei Pflanzen ausgeprägt ist, hat auch für den Zoologen die Cytotaxonomie in den letzten Jahrzehnten zunehmende Bedeutung bekommen. Sie hat für manche Tiergruppen wichtige Beiträge zur Artunterscheidung liefern können und wertvolle Hinweise für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen geliefert. Dies gilt vor allem für die Säugetiere und Insekten. Zahlreiche cytotaxonomische Befunde liegen aber auch für die Vögel, Reptilien, Amphibien, Fische und solche Wirbellosengruppen wie Schnecken, Regenwürmer und selbst Stachelhäuter vor.

Die Bedeutung der Chromosomenuntersuchungen für die Zwecke des Systematikers bleibt nicht auf die Bestimmung von Chromosomenzahlen beschränkt. Für einen eingehenden Vergleich der Karyotypen verschiedener Arten oder Gruppen ist natürlich eine genaue Kenntnis der Form aller Einzelchromosomen erforderlich. Ein solcher Vergleich

wurde sehr erleichtert, als seit dem Jahre 1968 spezielle Färbeverfahren entwickelt wurden, die eine selektive Anfärbung bestimmter Chromosomenregionen ermöglichen, so daß am Mitosechromosom hintereinanderliegende Segmente (Banden) unterschiedlicher Farbindensität erkennbar sind. Die Gegenüberstellung von Chromosomen, die mittels dieser »Bandentechnik« angefärbt wurden, kann uns Aufschlüsse über deren stammesgeschichtliche Umgestaltungen geben. So geht aus unserer Abbildung hervor, daß die geringere Chromosomenzahl des Menschen gegenüber jenen der Menschenaffen offensichtlich dadurch zustande kam, daß zwei kleinere Chromosomen zu dem großen Chromosom 2 des Menschen verschmolzen sind.

Es ist anzunehmen, daß in Zukunft der Vergleich chromosomaler Bandenmuster große Bedeutung für das Verständnis der stammesgeschichtlichen Entstehung verschiedener Karyotypen und die Aufklärung verwandtschaftlicher Beziehungen der Organismen bekommen wird.

Die Chemotaxonomie

Der Gedanke, daß auch eine genaue Kenntnis chemischer Eigenschaften der Organismen Aufschlüsse über deren systematische Stellung und Verwandtschaftsbeziehungen geben könnte, ist schon alt. Bereits Linné vertrat in seiner 1751 erschienenen »*Philosophia botanica*« die Auffassung, daß sich formverwandte Pflanzen im allgemeinen durch den Besitz ähnlicher Inhaltsstoffe auszeichnen. Der damit naheliegende Schluß, daß durch chemische Analyse der in den Pflanzen vorkommenden charakteristischen Naturstoffe und Aufklärung ihrer Verbreitung in den Pflanzensippen Fortschritte bei der Erforschung des Systems erzielt werden könnten, wurde dann im Jahre 1804 durch den schweizerischen Botaniker A. P. de Candolle (1778–1841) wissenschaftlich begründet. Praktische Konsequenzen hatte diese Erkenntnis zunächst kaum. So forderte nach über einem Jahrhundert der Systematiker Hallier (1868–1932) im Jahre 1913

abermals nachdrücklich eine kritische Zusammenfassung der phytochemischen Merkmale der Pflanzen, um sie der systematischen Botanik und der Erforschung des Stammbaums der Pflanzen nutzbar zu machen.

Wenn erst seit etwa zwei Jahrzehnten die biochemische Systematik oder – wie sie auch genannt wird – die Chemotaxonomie eine größere Rolle zu spielen beginnt, so ist dies vor allem darauf zurückzuführen, daß inzwischen wirksame und verhältnismäßig einfach anzuwendende Methoden zum Nachweis spezifischer Naturstoffe entwickelt wurden. Durch Anwendung verschiedener Formen der Chromatographie und der Elektrophorese, die einen Nachweis kleinster Substanzmengen ermöglichen, wurden unsere Kenntnisse vom Vorkommen der Pflanzenstoffe außerordentlich vermehrt. So umfaßt das von Hegnauer in den Jahren 1962 bis 1970 herausgegebene Handbuch zur »Chemotaxonomie der Pflanzen« nicht weniger als sechs Bände.

Welche Bedeutung der Nachweis spezifischer Naturstoffe für die systematische Untergliederung der Pflanzen bekommen kann, sei am Beispiel der Blütenpflanzenordnung der Centrospermae (Caryophyllales) gezeigt, zu der als bekannteste Familie die Nelkengewächse gehören.

Bei der genaueren Untersuchung der Blütenfarbstoffe ergab sich, daß diese bei den Centrospermen zwei grundverschiedenen Stoffklassen angehören. Die Mehrzahl der hierzu gerechneten Pflanzenfamilien besitzt stickstoffhaltige Farbstoffe vom Typ der Betalaine, die als rote Betacyane oder gelbe Betaxanthine vorkommen können. Bei den Nelkengewächsen (Caryophyllaceen) und zwei anderen Familien wird hingegen die Blütenfarbe durch Anthocyane bedingt. Da Betalaine und Anthocyane niemals zusammen in einer Pflanze vorkommen, wird von manchen Botanikern aus den phytochemischen Befunden der Schluß gezogen, daß nur jene 10 Familien, die Betalaine besitzen, eine natürliche Verwandtschaftsgruppe bilden und als Ordnung der Centrospermen zusammengefaßt werden können. Die Anthocyane enthaltenden Pflanzen, vor allem also die Nelkengewächse, sollten aus dieser Gruppe ausgegliedert werden. Selbstverständlich müssen für eine endgültige Klärung dieses Problems neben den chemischen

Eigenschaften auch alle anderen Merkmale der Pflanzen berücksichtigt werden.

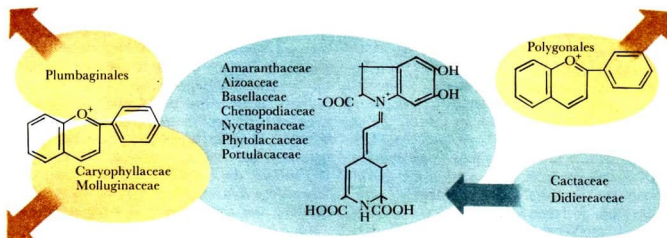
Wenn die Chemotaxonomie in der Botanik eine viel größere Rolle als in der Zoologie spielt, so ist dies auf die Besonderheiten des pflanzlichen Stoffwechsels zurückzuführen. Pflanzen verfügen über die Fähigkeit zur Synthese einer Fülle verschiedenartiger niedermolekularer Verbindungen, von denen hier nur die Terpene, Flavonoide und Alkaloide erwähnt seien. Es ist der großen Mannigfaltigkeit dieser »sekundären Pflanzenstoffe« zu verdanken, daß die chemische Charakterisierung der Pflanzenarten oder -gruppen viel eher als jene der Tiere möglich ist.

Ansätze zu einer Chemotaxonomie der Tiere findet man etwa in neueren vergleichenden Untersuchungen über die Aminosäure-Zusammensetzung der Eischalen von Vögeln und Reptilien. Es ergab sich, daß die verschiedenen Vogel- oder Reptiliengruppen jeweils durch bestimmte Aminosäure-Spektren ihrer Eischalen charakterisiert werden können. In der Entomologie wurde die Brauchbarkeit der Papierchromatographie für taxonomische Zwecke bereits seit den fünfziger Jahren gezeigt. So konnte beispielsweise durch papierchromatographische Untersuchung der Augenfarbstoffe (Pterine) zahlreicher Schmetterlingsarten nachgewiesen werden, daß qualitative und quantitative Unterschiede dieser Pterine bei den verschiedenen Arten den aus morphologischen

Merkmale erschlossenen Verwandtschaftsbeziehungen der untersuchten Schmetterlinge entsprechen.

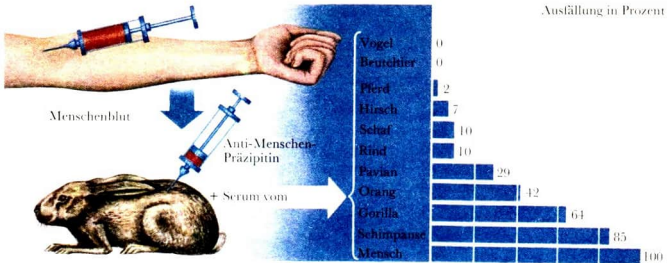
Angesichts der nahezu unbegrenzten Mannigfaltigkeit der Proteine erscheint es naheliegend, eine biochemische Charakterisierung der zahllosen Organismenformen an Hand ihrer spezifischen Eiweiße zu versuchen. Da eine direkte chemische Aufklärung der Proteinstruktur bis zur Mitte unseres Jahrhunderts nicht möglich war und diese auch heute noch nur mit großem Aufwand durchgeführt werden kann, wurden unsere Kenntnisse über die Ähnlichkeit oder Verschiedenheit der Eiweiße unterschiedlicher Organismenarten bisher überwiegend aus serologischen Untersuchungen abgeleitet.

Die »Serotaxonomie« geht von den Erkenntnissen der Immunologie aus, daß nach Injektion eines artfremden Eiweißes in den Körper eines Säugetieres Antikörper gegen dieses Protein gebildet werden, die zu einer serologischen Verwandtschaftsreaktion mit Eiweißen anderer Arten verwendet werden können. Der Botaniker geht bei entsprechenden Untersuchungen meist so vor, daß er Protein-Extrakte der zu prüfenden Pflanze einem Kaninchen injiziert, das damit zur Bildung der spezifischen Antikörper stimuliert wird. Wenn das Antikörper enthaltende Blutserum dieses Tieres wiederum mit dem als Antigen wirkenden Protein-Extrakt gemischt wird, reagieren beide unter Bildung eines Niederschlags (Präzipitats), dessen Menge gemessen



Das Vorkommen von zwei verschiedenen Typen der Blütenfarbstoffe (Anthocyane und Betacyane) ermöglichte die genauere Erforschung der Verwandt-

schaftsbeziehungen bei den Blütenpflanzenfamilien, die zur Ordnung der Centrospermen zusammengefaßt wurden. Erläuterung im Text



Serologische Bestimmung der Eiweißähnlichkeit zwischen Mensch und einigen Tierarten

werden kann. Das Antiserum reagiert aber auch mit Protein-Extrakten anderer Pflanzen, falls diese mit der Ausgangspflanze verwandt sind. Die Menge des gebildeten Niederschlags ist ein Maß für die Ähnlichkeit der Proteinproben und damit für die Verwandtschaft der verglichenen Pflanzenarten.

Unsere Abbildung veranschaulicht die serologische Bestimmung der Eiweißähnlichkeit des Menschen und einiger Tiere. Die Menge des mit der Präzipitinreaktion erhaltenen Niederschlags entspricht dem Grad der aus morphologischen Befunden erschlossenen Verwandtschaft der untersuchten Arten.

Eine Verbesserung der serologischen Verwandtschaftsprüfung wurde durch Anwendung moderner immunologischer Methoden, wie der Immundiffusion und der Immunelektrophorese, erzielt, bei der Antigene und Antiserum nach elektrophoretischer Trennung der Antigene in einem Agar-Gel zueinander diffundieren und charakteristische Präzipitatzonen bilden.

Mit der Vervollkommenung der biochemischen Untersuchungsmethoden zur elektrophoretischen Auftrennung von Proteingemischen werden diese seit zwei Jahrzehnten in zunehmendem Maße auch zur Klärung taxonomischer Fragen herangezogen. Im Prinzip geht es dabei darum, durch Trennung der Gemische von Eiweißstoffen, die aus Ganzkörperextrakten der Organismen oder einzelner ihrer Gewebe ge-

wonnen wurden, übersichtliche »Pherogramme« der Proteinspektren zu bekommen, deren Bandenmuster bei den untersuchten Arten auf ihre Übereinstimmung hin verglichen werden können. So gelang es bereits 1956 mittels der Papielektrophorese, die Elektrophoresemuster der Serumproteine von Amphibien und Reptilien zur Aufstellung einer Art »Bestimmungsschlüssel« zu nutzen, mit dessen Hilfe jede Amphibien- und Reptiliengruppe nach ihrem charakteristischen Pherogramm bestimmt und eingeordnet werden kann. Durch Anwendung der Stärkegel-, Polyacrylamid- und schließlich der Disk-elektrophorese konnte das Auflösungsvermögen bei der Proteintrennung, das Aussagevermögen der Pherogramme und damit deren Wert für taxonomische Vergleiche in den letzten Jahren wesentlich erhöht werden.

Die Zahl der unter taxonomischen Gesichtspunkten mit elektrophoretischen Methoden untersuchten Tiergruppen nimmt ständig zu. Sie reicht heute von den Protozoen über Plattwürmer, Muscheln, Schnecken und Insekten bis zu den Säugetieren. In der Pflanzensystematik wurden entsprechende gelelektrophoretische Untersuchungen mit Erfolg beispielsweise an den Samenproteinen verschiedener Leguminosengattungen durchgeführt. Sie haben gezeigt, daß auch in der Botanik diese Methoden großen Wert für die Klärung taxonomischer Probleme haben.

Verhaltensforschung und Taxonomie

Während einerseits in der gesamten biologisch-systematischen Forschung die Biochemie mit ihren anspruchsvollen Untersuchungsmethoden in zunehmendem Maße Eingang findet, hat sich andererseits für den Tiersystematiker auch die vergleichende Verhaltensforschung als eine wertvolle Hilfswissenschaft erwiesen.

Wie die Struktur eines Tieres ist auch sein instinktives Verhalten erblich fixiert und damit Ausdruck seines Genotyps. Die arttypischen Verhaltensmechanismen, denen feste Verschaltungen zwischen Sinnesorganen, Nervenzentren und Erfolgsorganen zugrunde liegen, sind im Verlaufe der Evolution in der Auseinandersetzung der Tiere mit ihrer Umwelt durch Zusammenwirken von Mutation und Selektion entstan-



Konrad Lorenz (geb. 1903) begründete die moderne vergleichende Verhaltensforschung. Er erhielt 1973 den Nobelpreis.

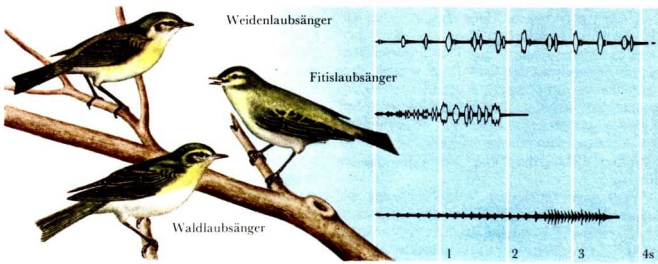
den. Sie können wie morphologische Merkmale zur Charakterisierung von Arten oder höheren Tiergruppen dienen und bei der Aufklärung verwandtschaftlicher Beziehungen sehr nützlich sein.

Die Methoden der vergleichenden Verhaltensforschung sind denen der Morphologie ähnlich. Bei ähnlichen Verhaltensweisen verschiedener Tierarten kann es sich um homologes, von gemeinsamen Ahnen überkommenes oder aber um analoges Verhalten handeln. Zur Erkennung der für die Taxonomie wichtigen Verhaltenshomologien können dieselben Homologiekriterien wie in der Morphologie angewandt werden.

Für Verhaltensmerkmale ist charakteristisch, daß sie im Zeitablauf erfaßt werden müssen. Es sind »Zeitgestalten«, die nur manchmal erkennbar sind. Für einen Vergleich von Verhaltensweisen muß man deren »Zeitstrukturen« erst künstlich in »Raumstrukturen« überführen, um sie aufbewahren zu können. Dies kann etwa durch Aufnahme eines Films von Bewegungsabläufen oder Tonbandes von Lautäußerungen geschehen. Für die taxonomisch orientierte vergleichende Verhaltensforschung hat deshalb die Anlage von Film- oder Tonarchiven große Bedeutung. Lautäußerungen von Tieren können sekundär vom Tonband über einen Oszillographen als Klangspektrogramme abgebildet werden und sind dann visuell leicht vergleichbar.

In der Praxis der Tierbestimmung wurden Verhaltensmerkmale schon lange als Artkennzeichen benutzt, ehe es eine vergleichende Verhaltensforschung gab. Jeder Kenner unserer heimischen Vogelwelt weiß, daß die einander sehr ähnlich aussehenden Arten der Weidenlaubsänger, Fitislaubsänger und Waldlaubsänger am einfachsten an ihren sehr unterschiedlichen Gesängen erkannt werden können. Unsere Abbildung zeigt neben den Bildern dieser Laubsängerarten die dazugehörigen Oszillogramme der Gesänge. Die Unterschiedlichkeit der Gesänge erleichtert den Tieren das Zueinanderfinden der richtigen Geschlechtspartner und dient zugleich als Bastardierungsschranke. Übrigens erfolgte die erste Unterscheidung der drei Laubsängerarten bereits im Jahre 1789 durch White auf Grund ihrer Gesänge!

Vergleichbare Beispiele der Artunterscheidung durch einfache Verhaltensmerkmale gibt es bei Reptilien. Mehrere nebeneinander lebende

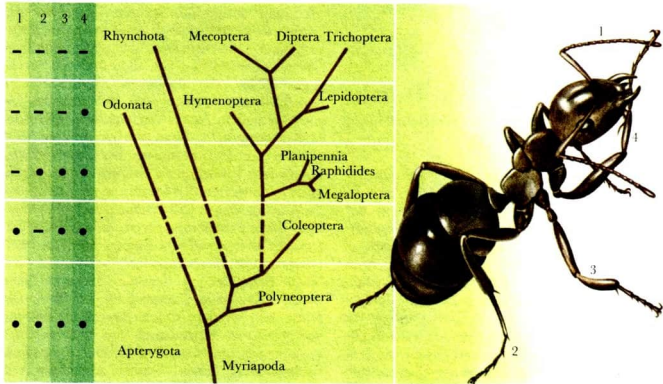


Die nach dem Aussehen kaum unterscheidbaren Arten der Waldlaubsänger, Fitislaubsänger und Weidenlaubsänger können nach ihren unterschiedlichen Gesängen leicht bestimmt werden. Es sind die Oscillogramme der Gesänge abgebildet.

Diese zeigen rhythmische Nickbewegungen, die bei jeder Art anders verlaufen und durch charakteristische Amplituden und Frequenzen der Auf-Ab-Bewegung des Kopfes gekennzeichnet werden. Wenn man die dabei von der Oberkieferspitze beschriebene Bahn aufzeichnet, bekommt man Kurven, die leicht miteinander verglichen werden können.

Arten der Stachelgüan-Gattung *Sceloporus* sind sich optisch so ähnlich, daß zur artrittigen Erkennung der Geschlechtspartner eigentümliche Kopfbewegungen der Männchen dienen.

Die Zahl der bei taxonomischen Untersuchungen verwertbaren Verhaltensmerkmale ist groß



Stammesgeschichtliche Entwicklung der Putzbewegungen bei Tausendfüßern und den Insektenordnungen. 1 Fühler, 2 Hinterbeine, 3 Mittelbeine, 4 Vorder-

beine. Es ist angegeben, welches Glied mit den Mundwerkzeugen geputzt wird.

und von Tiergruppe zu Tiergruppe verschieden. Sie reicht von einfachen Bewegungsprozessen über das Putz-, Kampf- und Paarungsverhalten bis zu Äußerungen der Brutpflege, umfaßt aber auch die verschiedensten Formen von Signalhandlungen, die eine Kommunikation zwischen Angehörigen derselben oder auch verschiedener Arten ermöglichen und mechanische, akustische, optische, elektrische oder chemische Signale erzeugen.

Wenn eine bestimmte Verhaltensweise bei zahlreichen Arten einer Tiergruppe untersucht wurde, kann in günstigen Fällen der Vergleich dieser artspezifischen Verhaltensnormen zur Aufklärung der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Verhaltens führen und andererseits Rückschlüsse auf die Verwandtschaftsbeziehungen der untersuchten Formen erlauben. Unsere Abbildung veranschaulicht in diesem Sinne die stammesgeschichtliche Entwicklung des Putzverhaltens der Insekten und Tausendfüßer. Während die ursprünglichen Tausendfüßer, Urinsekten und Schaben ihre Fühler und Beine nur mit den Mundwerkzeugen säubern, wurden bei den höher entwickelten Insektengruppen die Putzfunktionen zunehmend von den Vorderbeinen übernommen.

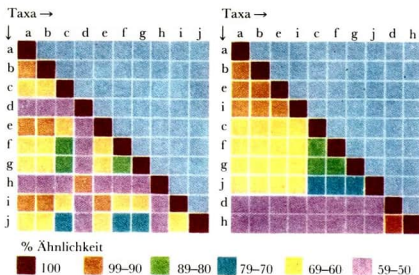
Errechnung der Ähnlichkeit – die numerische Taxonomie

Wenn wir eine wesentliche Aufgabe des Systematikers darin sehen, den »Grad der Ähnlichkeit« von Organismen festzustellen, um auf Grund dieser Ähnlichkeit ihre verwandtschaftlichen Beziehungen aufzuklären, so handelt es sich dabei letzten Endes um die Forderung nach einer quantitativen Erfassung der Übereinstimmung von Merkmalen der Lebewesen. Ähnlichkeiten sind zahlenmäßig erfaßbar. Dies gilt für das einzelne Merkmal wie für den ganzen Organismus. Der Ähnlichkeitswert ganzer Organismen läßt sich aus der Summe der Übereinstimmungen aller Einzelmerkmale errechnen.

Jenen Zweig der systematischen Forschung, der sich mit statistischen Methoden um eine quantitative Ähnlichkeitsbestimmung bemüht,

bezeichnet man als »numerische Taxonomie«. Durch die Anwendung leistungsfähiger elektronischer Rechner bei der Entwicklung numerischer quantitativer Methoden der Klassifikation hat die numerische Taxonomie nach 1960 einen starken Auftrieb erfahren. Die Aufgabe des Rechners besteht darin, quantitative Vergleiche einer großen Anzahl von Merkmalen für zahlreiche Organismen durchzuführen und damit Berechnungen über die Ähnlichkeit von Organismenarten oder -gruppen zu ermöglichen, die weit über die Leistungsfähigkeit eines einzelnen Wissenschaftlers hinausgehen.

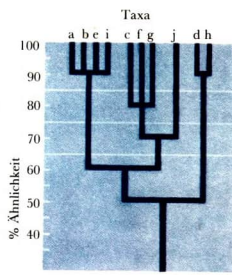
Die Methodik der numerischen Taxonomie ist durch mehrere aufeinanderfolgende Arbeitsstufen gekennzeichnet. Zuerst ist festzulegen, welche systematischen Einheiten der Untersuchung zugrunde gelegt werden sollen. Es kann sich dabei um Individuen, Populationen, Arten, Gattungen oder Gruppen höheren Ranges handeln. In jeder speziellen Untersuchung wird die Einheit niedrigsten Ranges als »taxonomische Operations-Einheit« bezeichnet. Beim zweiten Schritt der Untersuchung ist festzulegen, welche Merkmale verglichen werden sollen. Es sollten mindestens 50, besser aber 100 oder noch mehr Merkmale ausgewählt werden. Die dritte Arbeitsstufe besteht in der Ermittlung der Ähnlichkeit, bei der alle berücksichtigten taxonomischen Operations-Einheiten mit allen anderen verglichen werden. Die allgemeine Ähnlichkeit der verschiedenen Formen wird in Prozenten angegeben und in einer Ähnlichkeitstabelle oder Matrix dargestellt. Beim vierten Arbeitsschritt werden durch Umordnung der Ähnlichkeitsmatrix jene Einheiten zu Gruppen vereinigt, die untereinander am ähnlichsten sind. Aus dieser geordneten Matrix kann man ein stammbaumartiges Diagramm konstruieren, das die Ähnlichkeitsbeziehungen aller Gruppen zum Ausdruck bringt und als »Dendrogramm« bezeichnet wird. Nach Fertigstellung der Klassifikation kann durch nochmalige Überprüfung der Merkmale festgestellt werden, welche Merkmale bei den verschiedenen Organismen am konstantesten vorkommen und deshalb besonderen systematischen Wert haben. Unsere Abbildung veranschaulicht diese Methodik der quantitativen Ähnlichkeitsbestimmung und Gruppierung anhand einer Modellgruppe mit 10 verschiedenen, untereinander verglichenen Einheiten (Taxa).



A

B

Methode der quantitativen Ähnlichkeitsbestimmung und Gruppierung der systematischen Einheiten (Taxa) a-j. A Taxa ungeordnet, B Taxa nach dem Ähnlichkeitsgrad geordnet, C hieraus entwickeltes Dendrogramm (»Stammbaum«) der Ähnlichkeit



C

Was ist eine Art?

Über den Wert der numerischen Taxonomie ist seit ihrer Begründung viel gestritten worden. Ein Hauptvorwurf ist in der Feststellung zu sehen, daß für echte Verwandtschaftsforschung die einzelnen Merkmale nicht alle gleichwertige Größen sind. So kann unter Umständen bereits ein Merkmal die Verwandtschaftsfrage entscheiden, während viele andere mit großem Ähnlichkeitsgrad in dieser Hinsicht belanglos sind. Demgegenüber wird von den Vertretern der numerischen Taxonomie herausgestellt, daß mit ihrer Methode gerade jene Merkmale herausgefunden werden, die auf Grund ihres weitgehend konstanten Vorkommens eine besondere Bewertung verdienen. Die Bedeutung der numerischen Taxonomie mag für die verschiedenen Organismengruppen unterschiedlich sein. Für den Bakteriologen, dessen Objekte nicht so viele mit dem Auge schnell erfassbare Strukturmerkmale aufweisen, wie etwa höhere Tiere, ist sie offensichtlich von größerem Wert als für den Zoologen. Sicherlich wird aber die Bedeutung der numerischen Taxonomie und die Verwendung von Rechnern für die systematische Forschung in dem Maße zunehmen, wie die Befunde der Molekularbiologie neben den klassischen morphologischen Merkmalen bei der Verwandtschaftsforschung Berücksichtigung finden.

Wir haben in den vorausgehenden Kapiteln den Begriff der »Art« verwendet, ohne ihn näher zu definieren. Was wir unter einer Organismenart zu verstehen haben, glaubt jedermann zu wissen. In der Umgangssprache wird das Wort »Art« etwa gleichbedeutend mit »Sorte« verwendet und somit als Tier- oder Pflanzenart eine Gruppe von Individuen bezeichnet, die sich durch übereinstimmende Eigenschaften auszeichnen. Dies ist allerdings nur eine sehr ungenaue Definition, da auch die höheren systematischen Gruppen der Gattung, Familie, Ordnung, Klasse oder des Stammes jeweils Organismen mit übereinstimmenden Eigenschaften umfassen. Es hilft auch wenig weiter, wenn in den Lehrbüchern die Art als grundlegende taxonomische Kategorie bezeichnet wird, der die anderen genannten Kategorien übergeordnet sind. Mit einer solchen Definition ist nicht festgelegt, welchen Grad der Übereinstimmung die Lebewesen haben müssen, um zu einer Art zusammengefaßt zu werden. Der für die gesamte Biologie grundlegende Artbegriff bedarf einer näheren Präzisierung.

In jahrhundertelanger Praxis haben die Botaniker und Zoologen neuentdeckte Arten fast immer auf Grund morphologischer Merkmale beschrieben, die sie an den Sammlungsexemplaren der Museen und Herbarien feststellen konnten. Es war so naheliegend, den Artbegriff morphologisch zu charakterisieren und zu einer Art alle jene Pflanzen oder Tiere zu rechnen, die



Der Große Paradiesvogel, *Paradisea apoda*, zeigt wie alle Paradiesvögel einen stark ausgeprägten Sexualdimorphismus. Im Gegensatz zu den schlicht gefärbten Weibchen zeichnen sich die Männchen durch ein prächtiges Gefieder aus.

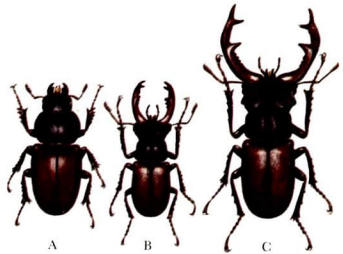
übereinstimmendes Aussehen und übereinstimmenden Bau haben. Bei näherer Betrachtung ergibt sich freilich, daß es viele Ausnahmen von dieser Regel gibt.

Am Beispiel der Tiere sei demonstriert, welche Schwierigkeiten einer rein morphologischen Artdefinition entgegenstehen. Wenn wir von einer beliebigen Tierart eine größere Serie von Individuen vergleichen, so werden wir feststellen, daß diese sich zwar weitgehend ähnlich sind, zahlreiche Merkmale aber doch bei den einzelnen Tieren unterschiedlich ausgeprägt sein können. Unsere Abbildung zeigt zwei männliche Hirschkäfer der Art *Lucanus cervus*, die sich in der Körpergröße, in Größe und Form der zum »Geweih« umgebildeten Oberkiefer sowie in der Farbe unterscheiden können. Diese individuelle Variabilität erschwert es dem Zoologen häufig, eindeutige Diagnosen der Arten aufzustellen. Wenn dem Systematiker bei der Bearbeitung einer Tiergruppe nur wenige tote Sammlungsexemplare vorliegen, die zwar morphologisch weitgehend ähnlich sind, sich aber doch in einigen Merkmalen unterscheiden, so fällt die Entscheidung oft schwer, ob es sich um variierende Individuen einer Art oder aber um Angehörige verschiedener nahe verwandter Arten handelt. Es bleibt dann meist der langjährigen Erfahrung des Spezialisten überlassen, wie die Unterschiede der Individuen zu bewerten sind.

Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich für die morphologische Artdefinition aus dem bei vielen Tiergruppen unterschiedlichen Aussehen beider Geschlechter. Beim erwähnten Hirschkäfer ist die für die Namengebung ausschlaggebende Vergrößerung der Oberkiefer nur für das Männchen typisch, während das Weibchen eine ganz normale Ausbildung der Mundwerkzeuge zeigt. Besonders bekannt ist der Se-

xualdimorphismus der Vögel, bei denen die Männchen sich oft durch ein farbenprächtiges Gefieder von den Weibchen unterscheiden. Die Abbildung zeigt am Beispiel einer Paradiesvogelart, daß die Geschlechtsunterschiede der Färbung des Gefieders noch durch Ausbildung bizarrer Schmuckfedern beim Männchen verstärkt werden können. In anderen Tiergruppen können die Geschlechtsunterschiede noch viel größer sein und neben den primären Unterschieden der Geschlechtsorgane grundlegende Merkmale des Körperbaues betreffen. Sexualunterschiede der Tiere haben in der Vergangenheit oft dazu geführt, daß Männchen und Weibchen derselben Art zunächst als Angehörige verschiedener Arten beschrieben wurden, bevor man später ihre Zusammengehörigkeit erkannte.

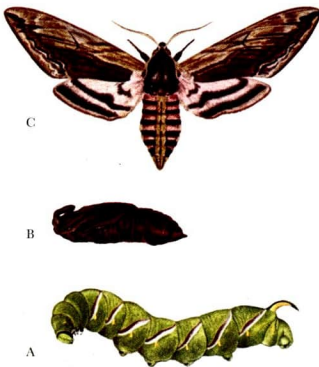
Als dritter Einwand gegen die Allgemeingültigkeit eines rein morphologischen Artbegriffes muß die Tatsache erwähnt werden, daß jedes Lebewesen im Verlauf seiner Individualentwicklung starke Gestaltsveränderungen durchmacht. Eine Vergleichbarkeit der Strukturmerkmale ist also nur für Individuen desselben Entwicklungsstadiums, beispielsweise für die erwachsenen, geschlechtsreifen Tiere, gegeben. Bei vielen Tiergruppen sind die Jugendstadien nicht nur



Der Hirschkäfer, *Lucanus cervus*, zeigt einen ausgeprägten Sexualdimorphismus und starke Variabilität der Größe. A Weibchen, B kleines Männchen, C großes Männchen

kleiner als die erwachsenen Individuen, sondern auch durch den Besitz besonderer Organe, der Larvalorgane, unterschieden. Wir bezeichnen derartige Jugendstadien, die oft mit den erwachsenen Tieren überhaupt keine Ähnlichkeit mehr haben, als Larven. Eines der bekanntesten Beispiele bildet die sehr unterschiedliche Gestaltung der Entwicklungsstadien bei Schmetterlingen, die als Raupe, Puppe und Imago bezeichnet werden (Abbildung).

Besonders erschwert wird die Anwendung des morphologischen Artbegriffes dann, wenn nicht nur die beiden Geschlechter oder verschiedene Entwicklungsstadien Merkmalsunterschiede aufweisen, sondern zusätzlich die aufeinanderfolgenden Generationen unterschiedlich gestaltet sind. Ein einfaches Beispiel bietet das Landkärtchen, ein Schmetterling unserer heimischen Fauna, dessen Frühjahrsgeneration eine andere Färbung als die Sommergeneration aufweist. Zu den eindrucksvollsten Beispielen eines Generationswechsels mit sehr unterschiedlichen Generationen gehört jener der Hohltiere (Coelenteraten). Es wechselt hier eine fest-sitzende Polypengeneration, die sich vegetativ durch Knospung vermehren kann, mit einer freischwimmenden Medusengeneration. Die Medusen entstehen ebenfalls durch Knospung am Polypen, bilden aber selbst Geschlechtszellen. Aus der befruchteten Eizelle entsteht ein Polyp.



Entwicklungsstadien des Ligusterschwärmers



Die geographischen Rassen des Steppenzebras *Equus quagga* zeigen eine von Nord nach Süd abnehmende Streifung der Beine und bei den beiden südlichen Rassen die Ausbildung von Zwischenstreifen.

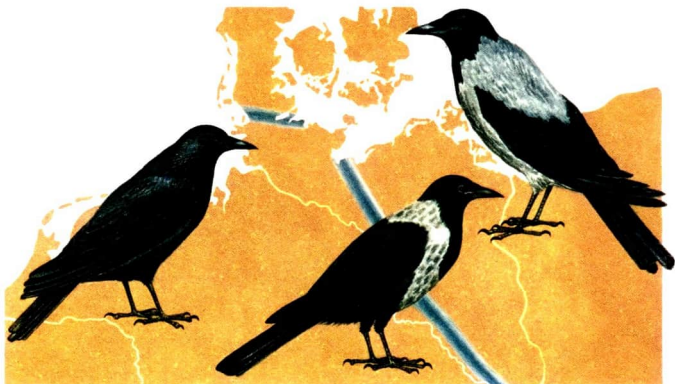
Polyp und Meduse sind so verschieden organisiert, daß es in vielen Fällen bis heute nicht möglich war, die zur gleichen Art gehörigen Generationen zu identifizieren. So haben auch jetzt noch bei den Hydrozoen Polyp und Meduse derselben Art oft unterschiedliche Namen. Da überdies in manchen Gruppen die Artunterschiede der Medusen einen anderen Grad aufweisen als jene der Polypen, werden für beide auch heute noch gelegentlich getrennte Systeme mit verschiedener Nomenklatur verwendet.

Unterschiede der Entwicklungsstadien und Generationswechsel sind ein Ausdruck des Gestaltswechsels der Individuen einer Art im Ablauf der Zeit. Bei den meisten Lebewesen gibt es aber auch eine Variabilität der Merkmale in Abhängigkeit vom geographischen Raum, in dem die Individuen leben. Das Phänomen der geographischen Variabilität ist schon lange bekannt, wurde aber hinsichtlich seiner Bedeutung erst seit etwa 50 Jahren richtig eingeschätzt.

Im Verlaufe der botanischen und zoologischen Erforschung unseres Planeten wurden mit der

Erschließung bis dahin unerforschter geographischer Gebiete ständig neue Tier- und Pflanzenarten beschrieben. Es wurden dabei sehr oft in bisher nicht untersuchten geographischen Regionen Formen gefunden, die in morphologischer Hinsicht Übergangslieder zwischen bereits bekannten, gut unterscheidbaren »Arten« benachbarter Gebiete darstellten. Mit zunehmender Kenntnis der verschiedenen geographischen Formen erwies sich in zahllosen Fällen, daß die bis dahin beschriebenen »Arten« nur geographische Rassen einer weit verbreiteten »polytypischen Art« darstellen, für die von Rensch die Bezeichnung »Rassenkreis« geprägt wurde. Von manchen Systematikern wurde vorgeschlagen, den Ausdruck »Art« für jene monotypischen Formen zu reservieren, die nicht in geographische Rassen gegliedert sind. Es hat sich aber eingebürgert, den Artbegriff weiter zu fassen und darunter sowohl monotypische wie auch Arten zu verstehen, die geographische Rassenbildung zeigen.

Die am Beispiel der Tiere veranschaulichten Schwierigkeiten, die einer rein morphologischen Fassung des Artbegriffes entgegenstehen, gelten in ähnlicher Weise für die Pflanzenarten. Auch hier zeigen die Individuen einer Pflanzenart eine genetisch bedingte oder durch Umwelteinflüsse ausgelöste Variabilität. Das Auftreten von Se-



Die westlich der Elbe lebende Rabenkrähe und die östlich davon vorkommende Nebelkrähe sind Unterarten einer Art. In einer 60 km breiten Grenzzone der Verbreitungsgebiete treten häufig Mischlinge zwischen beiden Unterarten auf.

xualdimorphismus spielt bei Pflanzen zwar eine geringere Rolle, kommt aber doch bei einigen Gruppen vor. Generationswechsel als Ursache von Formverschiedenheiten innerhalb derselben Art kann in manchen Fällen, wie bei den Farnpflanzen, eine wichtige Rolle spielen. Große Bedeutung hat schließlich auch die geographische Variabilität der Pflanzen.

Arten, die denselben Lebensraum bewohnen oder deren Verbreitungsgrenzen sich überlappen, nennt man »sympatrisch«, während jene, die in völlig getrennten Gebieten vorkommen, als »allopatrische« Arten bezeichnet werden. Die Erkennung sympatrischer Formen als selbständige Arten bereitet im allgemeinen keine Schwierigkeiten, falls diese sich durch morphologische, physiologische oder Verhaltensmerkmale deutlich unterscheiden.

Wenn hingegen zwei nahe verwandte Formen in verschiedenen Gebieten, also allopatrisch, vorkommen, ist es vielfach schwierig, nur auf Grund morphologischer Merkmale zu entscheiden, ob es sich um zwei getrennte Arten oder nur

um geographische Rassen derselben Art handelt. Die entscheidenden Argumente liefert in solchen Fällen die genauere Untersuchung des Fortpflanzungsverhaltens.

Wenn sich zwei allopatrische Formen miteinander kreuzen lassen und fruchtbare Nachkommen liefern, handelt es sich im allgemeinen um geographische Rassen derselben Art. Angehörige verschiedener Arten sind demgegenüber normalerweise nicht kreuzbar. Auf der Grundlage dieser Erkenntnis kann eine »biologische« Artdefinition formuliert werden, die dem Wesen des Artbegriffes viel näher kommt als die morphologische. Wir können sagen: »Eine Art ist eine Gruppe von Individuen, die eine potentielle Fortpflanzungsgemeinschaft bilden und von anderen solchen Gruppen in sexueller Hinsicht isoliert sind.« Die Angehörigen einer Art sind als Fortpflanzungsgemeinschaft und auf Grund ihrer stammesgeschichtlichen Herkunft durch einen Bestand gemeinsamer Erbanlagen in morphologischer, physiologischer, embryologischer und ökologischer Hinsicht charakterisiert und von anderen Arten unterschieden.

Obwohl die biologische Artdefinition gegenüber der rein morphologischen einen wesentlichen Fortschritt bedeutet, ist sie doch aus mehreren Gründen nur in begrenztem Maße anwendbar. Eine erste Schwierigkeit ergibt sich



Ein in der Natur nicht selten vorkommendes Beispiel für Artbastarde sind die aus der Kreuzung von Auerhühnern (*Tetrao urogallus*) und Birkhühnern (*Lyrurus tetrix*) hervorgehenden Rackelhühner. A Birkhenne, B Auerhahn, C Rackelhahn

daraus, daß bei der praktischen Arbeit des Systemikers in den seltensten Fällen Kreuzungsexperimente angestellt werden können, um die Artzugehörigkeit der zu untersuchenden Formen festzustellen. Die überwiegende Mehrzahl aller Arten liegt dem Taxonomen nur in Form von totem Sammlungsmaterial vor, so daß er doch weitgehend auf dessen morphologische Charakterisierung angewiesen bleibt.

Von prinzipieller Natur ist eine zweite Schwierigkeit, die der universellen Anwendung des biologischen Artbegriffes entgegensteht. Sie ergibt sich aus der Tatsache, daß nicht in allen Fällen die Angehörigen verschiedener Arten sexuell völlig isoliert sind. Es kommt vor, daß auch verschiedene Arten und selbst Gattungen miteinander kreuzbar sind, wobei die auftretenden Bastarde allerdings oft eine herabgesetzte

Fruchtbarkeit zeigen. Im Gegensatz zum Pflanzenreich sind im Tierreich Bastarde relativ selten. Sie wurden vor allem bei einer Reihe von Vogelarten beobachtet. So kommt es in Gebieten, wo Auerhühner und Birkhühner nebeneinander leben, gar nicht selten zu einer Paarung zwischen Auerhahn und Birkhenne (Abbildung). Die als Rackelhühner bekannten Nachkommen solcher Bastardierung sind mitunter sogar fruchtbar.

Das gelegentliche Auftreten von Artbastarden deutet darauf hin, daß in manchen Fällen die stammesgeschichtliche Entstehung der Arten noch nicht so weit fortgeschritten ist, daß zwei Schwesterarten genetisch bereits völlig isoliert sind. Andererseits kann man bei weit verbreiteten Rassenkreisen beobachten, daß unmittelbar benachbarte geographische Rassen zwar unbegrenzt kreuzbar sind, zwischen weit entfernten Rassen aber bereits Kreuzungsschranken existieren. Beim Rassenkreis der Kohlmeise leben zum Beispiel im Amurgebiet die östliche und die in der Nacheiszeit sekundär dorthin vorgedrungene westliche Rasse unvermischt nebeneinander, obwohl die ostasiatische mit der südlichen und diese mit der westlichen durchgehend vermischt ist. Auch dieses Beispiel zeigt, daß wir die

Art dynamisch auffassen müssen, da zwischen den taxonomischen Kategorien der Art und Rasse Übergänge bestehen.

Ein dritter grundsätzlicher Einwand gegen die Allgemeingültigkeit der biologischen Artdefinition ist darin zu sehen, daß diese nur für Formen mit geschlechtlicher Fortpflanzung anwendbar ist. Bei allen Tieren und Pflanzen, die sich ausschließlich ungeschlechtlich, eingeschlechtlich (parthenogenetisch) oder durch Selbstbefruchtung fortpflanzen, ist das Kriterium der Kreuzbarkeit nicht anwendbar. In solchen Fällen können die Formen nur nach morphologischen oder physiologischen Merkmalen in Ähnlichkeitsgruppen zusammengefaßt werden. Ob man diesen Gruppen den Rang von Unterarten, Arten oder etwa Gattungen geben muß, ist im Einzelfall oft schwierig zu entscheiden, zumal sich Organismen mit ungeschlechtlicher oder parthenogenetischer Fortpflanzung vielfach durch großen Formenreichtum auszeichnen.

Die genannten Schwierigkeiten der Artabgrenzung gelten in besonderem Maße für die Prokaryoten. Bakterien und Blaualgen zeigen keine geschlechtliche Fortpflanzung. Infolge der Kleinheit ihrer Zellen, der relativen Merkmalsarmut sowie der Variabilität taxonomisch bewertbarer Merkmale ergeben sich mannigfache Schwierigkeiten für die Artabgrenzung und die Aufstellung eines Systems der Prokaryoten. Aus diesen Gründen werden bei den Bakterien auch physiologische Merkmale zur Unterscheidung der Arten und anderer taxonomischer Gruppen herangezogen.

Bisher haben wir ausschließlich die Anwendbarkeit des Artbegriffes auf die gegenwärtig existierenden Organismen besprochen. Für den Paläontologen, der die ausgestorbenen Pflanzen und Tiere vergangener Erdperioden klassifizieren will, ergeben sich durch die erforderliche Berücksichtigung des Zeitfaktors besondere Gesichtspunkte. Auch er verwendet zur Klassifizierung der Fossilien den Artbegriff und unterscheidet die verschiedenen Arten hauptsächlich nach dem Grad ihrer morphologischen Ähnlichkeit oder Verschiedenheit. Im Gegensatz zur Botanik oder Zoologie haben wir es aber in der Paläontologie nicht allein mit der Verteilung unterschiedlicher Formen im Raum, sondern auch in der Zeit zu tun. Das Kriterium der Kreuzbarkeit ist bei unterschiedlichen Formen ver-

schiedener geologischer Zeiten zur Feststellung der Artzugehörigkeit nicht nur praktisch unanwendbar, sondern verliert hier jeden Sinn.

Da die Artbildung nicht sprunghaft erfolgt, sondern ein kontinuierlicher Prozeß ist, lassen sich Artgrenzen zwischen den aufeinanderfolgenden Fossilformen nur sehr bedingt ziehen. Wenn der Paläontologe dennoch in vielen Fällen aus den verschiedenen geologischen Horizonten deutlich unterscheidbare »Arten« beschrieben hat, so ist dies unter anderem auf die Lückenhaftigkeit der fossilen Überlieferung zurückzuführen.



Zeitliche Entwicklung von Schnecken der Gattung *Gyraulus* aus dem oberen Pliozän von Steinheim. Mit zunehmender Kenntnis lückenloser Fossilreihen wird für den Paläontologen die Abgrenzung von Arten immer schwieriger.

ren. Mit zunehmender Kenntnis lückenloser Fossilreihen wird die Abgrenzung getrennter Arten immer problematischer (Abbildung).

Betrachten wir zusammenfassend das Ergebnis unserer Überlegungen zum Inhalt und zur Anwendbarkeit des Artbegriffes. Trotz aller theoretischen und praktischen Schwierigkeiten ist auch heute noch die Art als grundlegende taxonomische Kategorie zu betrachten. Wir müssen uns jedoch bewußt bleiben, daß in Abhängigkeit von den zur Arterkennung verwendeten Kriterien und den Besonderheiten der jeweils untersuchten Organismen verschiedene Varianten des Artbegriffes verwendet werden, für die in der neueren biologischen Literatur auch besondere Bezeichnungen vorgeschlagen wurden.

Als »Morphospecies« wird jene Art bezeichnet, die ausschließlich auf Grund morphologischer Merkmale beschrieben wurde. Dies trifft für die überwiegende Mehrzahl aller bekannten Pflanzen- und Tierarten zu, die ja – wie erwähnt – meist nur an Hand weniger toter Museumsexemplare bekannt wurden.

Unter der nicht sehr glücklichen Bezeichnung »Biospecies« werden jene Arten verstanden, deren genetische Selbständigkeit in Kreuzungsexperimenten erwiesen wurde. Prinzipiell kann es sich dabei nur um Pflanzen oder Tiere mit geschlechtlicher Fortpflanzung handeln. Durch Fortpflanzungsschranken isolierte Arten müssen sich nicht unbedingt morphologisch deutlich unterscheiden. Es sind auch zahlreiche Fälle bekannt, in denen nahe verwandte »Biospecies« nur durch physiologische, ökologische oder verhaltensmäßige Merkmale klar unterscheidbar sind. Umgekehrt ist jedoch anzunehmen, daß auf die Mehrzahl der bekannten »Morphospecies« bei Durchführung entsprechender experimenteller Untersuchungen die biologische Artdefinition angewandt werden könnte, sofern es sich um Formen mit geschlechtlicher Fortpflanzung handelt.

Als »Agamospecies« werden all jene Arten zusammengefaßt, die sich ausschließlich ungeschlechtlich, parthenogenetisch oder durch Selbstbefruchtung fortpflanzen. Neben zahlreichen Tier- und Pflanzenarten gehören hierher alle Arten der Bakterien und Blaualgen.

Die in der zeitlichen Aufeinanderfolge abgegrenzten fossilen Arten des Paläontologen

werden als »Paläospecies« bezeichnet. Sie stellen im Grunde willkürlich herausgegriffene Teile von Generationsreihen dar. Ihre morphologische Abgrenzung wird innerhalb der Zeitserie ebenfalls willkürlich vorgenommen.

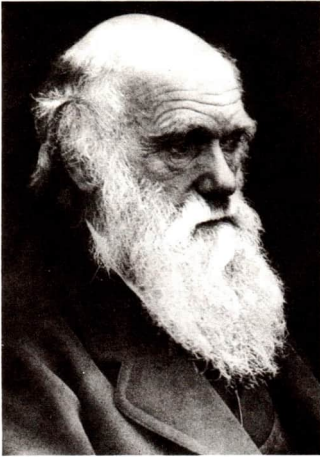
Im Unterschied zur Frühzeit der Systematik ist uns heute bewußt, daß wir unter dem Begriff der »Organismenart« je nach der Betrachtungsweise und dem Fortpflanzungsmodus der betreffenden Lebewesen verschiedene Artbegriffe zusammenfassen. Es ist aber zu beachten, daß sich die neueren Begriffe der Morphospecies, Biospecies, Agamospecies und Paläospecies gegenseitig nicht ausschließen. Sie zeigen uns an, auf welche Weise wir im konkreten Fall zur Erkennung und Abgrenzung einer bestimmten Art gekommen sind.

Die von Linné eingeführte binäre Nomenklatur, nach der jede Art mit einem Gattungs- und Artnamen sowie dem angehängten Namen des Erstbeschreibers benannt wird, bleibt von den Besonderheiten des jeweils verwendeten Artbegriffes unbeeinflußt. In der Praxis des Systematikers werden alle Arten nach diesen international festgelegten Nomenklaturregeln bezeichnet.

Populationsgenetik – der Schlüssel zum Verständnis der Artbildung

In der über zweitausendjährigen Geschichte der biologischen Wissenschaften hat es kein zweites Werk gegeben, das so plötzlich und nachhaltig die weitere Entwicklung der Biologie beeinflusste, wie Charles Darwins Buch »Die Entstehung der Arten durch natürliche Auslese«. Die gesamte Auflage in Höhe von 1250 Exemplaren wurde bereits am Tage des Erscheinens, am 24. November 1859, verkauft. Eine zweite Auflage von 3000 Exemplaren erschien schon nach zwei Monaten im Januar 1860. Das Buch wurde bald in nahezu alle europäischen Sprachen übersetzt und trat einen beispiellosen Siegeszug über den ganzen Erdball an.

Für den Biologen erschien die Welt verändert. Die biologische Abstammungslehre gewann



Charles Darwin (1809–1882) hatte als Begründer der Abstammungslehre wesentlichen Anteil an der Entwicklung der neueren Biologie.

durch Darwins Werk mit einem Schlage eine weltweite Anhängerschaft. Die Wirkungen des Buches reichten jedoch auf Grund seiner weltanschaulichen Bedeutung über den Kreis der Biologen und übrigen Naturwissenschaftler weit hinaus. Wie war es zu erklären, daß man Darwins Leistung für die Wissenschaft vom Leben mit jener verglich, die Galilei und Newton für die Physik oder Boyle und Lavoisier für die Chemie erbrachten?

Der Privatgelehrte aus Down hatte in jahrzehntelanger Arbeit ein außerordentlich umfangreiches Beweismaterial für die Evolutionslehre zusammengetragen, die nunmehr unumstößlich bewiesen war und bald zu einem wesentlichen Grundpfeiler der gesamten Biologie wurde. Darwins Verdienst ist aber nicht nur darin zu sehen, daß er mit der endgültigen wissenschaftlichen Fundierung der Abstammungslehre ein naturwissenschaftliches Verständnis der überwäl-

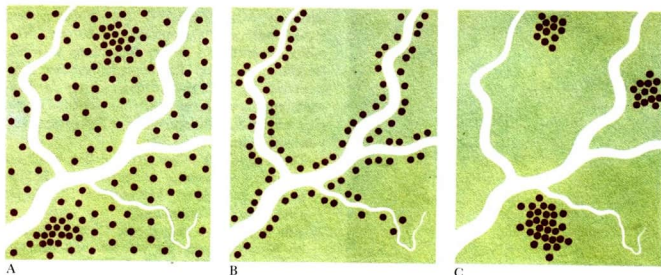
tigenden Mannigfaltigkeit der Formen und Funktionen der Organismen anbahnte. Von mindestens ebenso großer Bedeutung war sein Bemühen, mit der »Selektionslehre« eine Antwort auf die Frage nach den Ursachen der Entwicklung dieser Lebewesen zu geben. Darwin ging bei der Konzipierung seiner Selektionslehre von drei Tatbeständen aus:

1. Die Individuen einer Art gleichen einander niemals vollkommen, sondern unterscheiden sich in zahlreichen Merkmalen. Sie zeigen eine erbliche Variabilität.
2. Alle Lebewesen zeigen eine Überproduktion an Nachkommen. Es werden von den Organismen mehr Kinder in die Welt gesetzt, als zur Erhaltung der Art notwendig sind.
3. Trotz der Überproduktion an Nachkommen bleibt die Anzahl der Individuen einer Art über längere Zeiträume relativ konstant.

Darwin schloß aus diesen Beobachtungen, daß offensichtlich ein Großteil der Nachkommen einer Art vor Erreichung des fortpflanzungsfähigen Alters vernichtet wird. Es überleben jene Individuen, die auf Grund ihrer Eigenschaften den jeweils herrschenden Umweltbedingungen am besten angepaßt sind. Durch die Umwelt erfolgt eine »Auslese« unter den Varianten einer Art. Diese »Selektion« führt, wenn sie über zahlreiche Generationen in gleichem Sinne wirksam wird, zur Entwicklung von Anpassungen an die betreffende Umweltsituation und damit zur Entstehung »zweckmäßig« gebauter Organismen.

Darwins geniale Selektionstheorie hatte eine entscheidende Schwäche. Die Frage der Neuentstehung von Merkmalen und deren Herauszüchtung im Verlaufe der Generationenfolge ist im Grunde ein genetisches Problem. Eine wissenschaftlich begründete Vererbungslehre gab es aber beim Erscheinen der »Entstehung der Arten« noch nicht. Darwin sah diese Schwierigkeiten, konnte aber die anstehenden Probleme auch mit einer von ihm selbst aufgestellten spekulativen Vererbungstheorie, der »Pangenesishypothese« nicht lösen.

Insbesondere konnte er den damals gegen die Selektionslehre vorgebrachten, schwerwiegenden Einwand nicht entkräften, daß sich ein herausselektiertes, vorteilhaftes Merkmal nicht rein erhalten könne, da es in den folgenden Generationen durch Kreuzungen mehr und mehr »ver-



Beispiele für die unterschiedliche Verteilung von Individuen einer Art innerhalb ihres Verbreitungsgebietes. Die ungleichmäßige Verteilung kann im Auftreten von Ballungszentren oder relativ isolierten Gruppen zum Ausdruck kommen.

dünnt« werde. Eine Lösung dieses Widerspruchs brachte die Entdeckung der Vererbungsgesetze durch Mendel 1865 und deren Wiederentdeckung um 1900. Im Rahmen der nun aufblühenden experimentellen Vererbungsforschung wurde erkannt, daß auch die unscheinbarsten Erbmerkmale durch Kreuzung nicht einfach verlorengehen. Es wurde vielmehr nachgewiesen, daß für die Ausbildung der Erbmerkmale diskrete Einzelkomponenten des genetischen Materials, die »Gene«, verantwortlich sind, deren Individualität auch bei Bastardierungen erhalten bleibt. Damit waren die Voraussetzungen für ein erfolgreiches Wirken der Selektion gegeben.

Mit den stürmischen Fortschritten der modernen Genetik und Cytogenetik wurden die Grundlagen für ein immer tieferes Verständnis der genetischen Variabilität und der übrigen Faktoren des Evolutionsgeschehens geschaffen. Die noch zu Beginn des 20. Jahrhunderts so heftig umstrittene Frage nach den Ursachen der stammesgeschichtlichen Entwicklung kann heute trotz mancher noch offener Teilfragen mindestens im Prinzip als geklärt angesehen werden. Aus der engen Durchdringung der klassischen Evolutionslehre Darwins und der modernen Genetik waren in den dreißiger Jahren jene

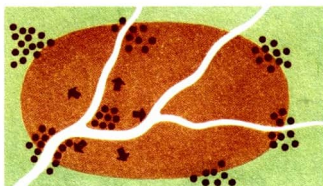
Grundvorstellungen über die Kausalität des Entwicklungsgeschehens hervorgegangen, die nach dem im Jahre 1943 erschienenen Buch von J. S. Huxley »Evolution: Die moderne Synthese« allgemein als »synthetische Theorie der Evolution« bezeichnet wurden. Kern dieser modernen Theorie ist die Erkenntnis, daß die Evolution auf dem Zusammenwirken mehrerer Faktoren beruht, unter denen freilich der genetisch begründeten Variabilität der Organismen und den Selektionsprozessen eine zentrale Rolle zukommt.

Zur Charakterisierung des gegenwärtigen Standes der Evolutionsforschung ist es notwendig, zunächst die beiden Begriffe »Makroevolution« und »Mikroevolution« zu erläutern. Im Mittelpunkt der Abstammungslehre des 19. Jahrhunderts stand das Bemühen, die Verwandtschaftsbeziehungen der Organismen aufzuklären und den Prozeß der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Organismengruppen in Stammbäumen nachzuzeichnen. Es ging um die Aufklärung der Makroevolution, also der Entwicklung höherer Organismengruppen wie der Familien, Klassen, Ordnungen und Stämme. Da sich deren Evolution über lange geologische Zeiträume erstreckte und somit der direkten Beobachtung entzogen bleibt, konnten über den zugrunde liegenden Kausalmechanismus nur spekulative Vorstellungen entwickelt werden. Entscheidende Fortschritte bei der Aufklärung des Kausalproblems der Abstammungslehre wurden erst erreicht, als man sich im 20. Jahrhundert dem Studium der Mikroevolution zuwandte. Unter diesem Begriff werden jene Pro-

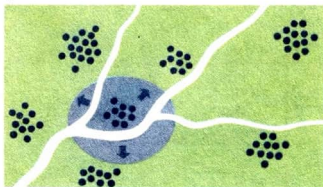
zesse zusammengefaßt, die zur Herausbildung der niederen systematischen Gruppen, wie neuer geographischer Rassen, und schließlich zur Entstehung der Arten und Gattungen führen.

Eine wichtige Erkenntnis der modernen Entwicklungstheorie war die, daß sich die Evolution nicht am einzelnen individuellen Organismus und auch nicht an der Art als Gesamtheit der dazugehörigen Individuen abspielt. Als unterste Evolutionseinheiten, an denen sich Entwicklungsprozesse beobachten lassen, wurden vielmehr jene kleineren Gruppen von Individuen erkannt, die man als »Populationen« bezeichnete. Die genauere Untersuchung der Populationen wurde so zu einem zentralen Anliegen der Evolutionsbiologie, Genetik und auch der Ökologie. Es lohnt sich, diesen Populationsbegriff, der in der modernen Biologie zunehmend an Bedeutung gewinnt, genauer unter die Lupe zu nehmen.

Bei näherer Untersuchung des Verbreitungsgebietes (Areal) der Tier-, Pflanzen- oder Mikroorganismenarten ergibt sich, daß die Individuen

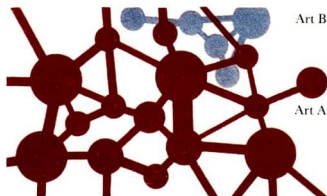


A



B

Die größere oder geringere Isoliertheit räumlich getrennt vorkommender Populationen hängt vom Aktionsradius der Individuen ab.



Art B

Art A

Das Genpool-System einer Art ist dadurch charakterisiert, daß die Genpools der lokalen Populationen (Kreise) zwar relativ isoliert sind, aber untereinander im begrenzten Genaustausch stehen (Verbindungsstadien). Die Genpools verwandter Arten kommunizieren nicht, auch wenn sie dasselbe Gebiet bewohnen.

einer Art innerhalb ihres Areals nicht gleichmäßig verteilt sind. Dicht besiedelte Gebiete können mit solchen abwechseln, in denen relativ wenige oder gar keine Individuen vorkommen (Abbildung). In Abhängigkeit von den Besonderheiten der betreffenden Organismenart, wie der Größe, den Ernährungsbedingungen oder dem Aktionsradius der Individuen, können die Dichtezentren ihres Vorkommens unterschiedliche Größe haben und voneinander mehr oder weniger isoliert sein. Bei der Fortpflanzung werden die Bewohner eines solchen Dichteentrums im allgemeinen ihre Geschlechtspartner unter den anderen Individuen desselben Gebietes finden. Die Gesamtheit der Individuen einer Art zerfällt so in eine mehr oder weniger große Anzahl von Individuengruppen, die jeweils potentielle Fortpflanzungsgemeinschaften darstellen und als »Populationen« bezeichnet werden.

Für die Charakterisierung dieser Populationen einer Art ist es wichtig, daß sie von den benachbarten Populationen derselben Art stets mehr oder weniger isoliert, aber niemals völlig getrennt sind. Es erfolgt viel häufiger eine »Kreuzung« von Individuen innerhalb derselben Population als zwischen solchen benachbarter Populationen.

Populationen sind durch einen bestimmten Bestand an Erbmerkmalen charakterisiert, in denen sie sich von Nachbarnpopulationen unterscheiden können. Sie bleiben als Fortpflanzungsgemeinschaften über längere Zeit erhalten und

können sich im Laufe der Zeit verändern. Diese Veränderungen der Populationen stellen die ersten Anfänge von Evolutionsprozessen dar. Wenn Populationsveränderungen den ersten Schritt der Evolution bilden, so ist es klar, daß dem Studium des Vererbungsgeschehens innerhalb der Populationen besondere Bedeutung für die Aufklärung des Kausalmechanismus der stammesgeschichtlichen Entwicklung zukommt. Die »Populationsgenetik« wurde so zum wichtigsten Instrument der modernen Evolutions-theorie.

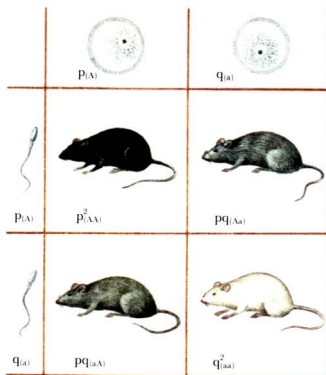
Erste Voraussetzung für die Aufklärung von erblichen Veränderungen einer Population ist die Untersuchung ihrer genetischen Struktur. Die zu ihr gehörenden Individuen stimmen in ihren Erbanlagen in den seltensten Fällen völlig überein. Viele Gene werden bei den verschiedenen Individuen in unterschiedlicher Ausprägung, als verschiedene »Allele«, vorhanden sein. Die Population stellt somit ein heterogenes Gemisch von verschiedenen »Genotypen«, also von Individuen mit unterschiedlichem Erbanlagenbestand, dar. Den gesamten Genvorrat einer Population bezeichnet man als ihren »Genpool«. Man könnte sich ihn als eine Art imaginäres Gefäß vorstellen, in das jedes Individuum der Gruppe eine komplette Garnitur seiner verschiedenen Gene hineingibt. Der Genpool einer bestimmten Population ist somit durch die Art und relative Häufigkeit der verschiedenen Erbanlagen charakterisiert, die im Gesamtbestand der Individuen dieser Gruppe vorhanden sind.

Evolution bedeutet Veränderung des Genbesitzes der Organismenarten im Laufe der Zeit. Alle Veränderungen des Genpools einer Population im Laufe der Generationen sind somit als erste Schritte auf dem Wege der Evolution anzusehen, die schließlich zur Entstehung neuer Rassen und Arten führen können. Wesentliche Einsichten in die der Artbildung zugrunde liegenden Kausalbeziehungen sind durch die Aufklärung jener Mechanismen zu erwarten, die zur Veränderung des Genpools der Populationen beitragen.

Die Wirkung der Evolutionsfaktoren in der Population

Der Populationsgenetiker geht bei seinen Untersuchungen über den Evolutionsmechanismus von der Überlegung aus, welche Bedingungen erfüllt sein müßten, damit sich der Genbestand im Laufe der Generationen nicht ändert. Für Populationen von Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung ergeben sich dabei folgende Forderungen:

1. Die Population muß so groß sein, daß Zufalls-schwankungen der Genverteilung zu vernach-lässigen sind.
2. Jedes Individuum der Population muß dieselbe Möglichkeit haben, sich mit jedem Individuum des anderen Geschlechts erfolg-reich zu paaren. Es muß somit »Panmixie« herrschen.
3. In der Population dürfen keine Erbänderun-gen durch Mutation auftreten.



Das Kreuzungsschema veranschaulicht die dem Hardy-Weinberg-Gesetz entsprechende Häufigkeit der Genkombinationen.

4. In der Population darf keine Selektion wirksam sein.
5. Im Bereich der Population darf kein Export oder Import von Genen erfolgen.

Da für derartige Fortpflanzungsgemeinschaften mit gemeinsamem Genpool die Mendelschen Regeln gelten, werden sie vielfach als »Mendel-Populationen« bezeichnet. Es läßt sich leicht nachweisen, daß sich in Mendelpopulationen unter den obengenannten Bedingungen nach wenigen Generationen ein Gleichgewichtszustand in der Verteilung der Erbanlagen einstellt und damit Erbkonstanz vorliegt.

Betrachten wir den einfachen Fall einer Population mit schwarzen, weißen und grauen Individuen, deren Färbung von zwei verschiedenen Allelen A und a desselben Gens bestimmt wird (Abbildung). Die relative Häufigkeit des Allels A im Genpool betrage p, von a aber q, wobei $p + q = 1$ ist. Bei der Befruchtung werden die Allele zweier Keimzellen zufallsmäßig zu Allelpaares vereinigt. Es resultieren in bezug auf das hier allein betrachtete Gen drei verschiedene Genotypen der diploiden Individuen mit den Allelkombinationen AA, Aa und aa. AA bedingt schwarze, Aa graue und aa weiße Körperfarbe.

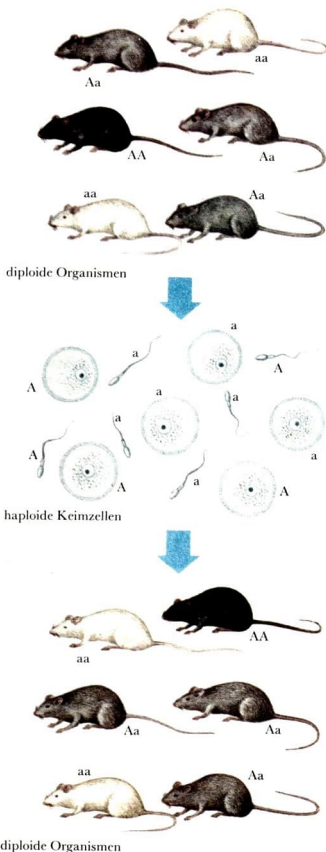
Da nach unserer Forderung für alle weiblichen und männlichen Individuen der Population die gleiche Wahrscheinlichkeit gilt, daß sie sich miteinander kreuzen und Nachkommen produzieren, kann man die genetische Zusammensetzung der Nachkommengenerationen nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit berechnen. Es läßt sich so nachweisen, daß die relativen Häufigkeiten der Allele, die »Allelfrequenzen«, im Genpool der aufeinanderfolgenden Generationen konstant bleiben. Aus den relativen Genhäufigkeiten lassen sich die Häufigkeiten der diploiden Genotypen leicht berechnen.

Wenn $p_A + q_a = 1$,
ergibt sich

$$(p_A + q_a)^2 = p_{AA}^2 + 2p_{Aa} + q_{aa}^2 = 1.$$

Der Genotyp AA kommt also mit der relativen Häufigkeit p^2 , Aa mit $2pq$ und aa mit q^2 vor.

Die vorliegende Formel, nach der in einer Population mit zwei verschiedenen Allelen eine binomiale Verteilung der Genotypen vorliegt, wird als Hardy-Weinberg-Gesetz bezeichnet, da ihre Gültigkeit für die Genetik im Jahre 1908 unabhängig von dem Mathematiker Hardy und



Verteilung zweier Allele eines Gens im Lebenszyklus einer Art. n diploide Organismen produzieren einen Gametenpool haploider Keimzellen. 2n Gameten vereinigen sich zu Paaren und bilden n diploide Organismen.

dem Biologen Weinberg nachgewiesen wurde. Beim Vorhandensein mehrerer Allele desselben Gens mit den Häufigkeiten $p, q, r, s, \dots$ ergibt sich für die Häufigkeit der Genotypen anstelle der binomialen eine multinomiale Verteilung nach

$$(p + q + r + s + \dots)^2 = 1.$$

Das Hardy-Weinberg-Gesetz bildet den Grundstein für alle mathematischen Überlegungen der Populationsgenetik. Es muß aber nachdrücklich betont werden, daß es sich dabei um ein sehr einfaches Modell handelt. Die von ihm beschriebene Gleichgewichtsverteilung der Genotypen würde sich nur in einer idealen Population einstellen, die den oben angeführten Bedingungen entspricht.

Für alle in der Natur real existierenden Populationen treffen diese Bedingungen jedoch nicht zu. Es ergibt sich damit im Laufe der Generationen eine Veränderung der Gen- und Genotyphäufigkeiten, also Evolution. Alle Faktoren, die in den realen Populationen Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung verursachen, müssen somit als »Evolutionen« betrachtet werden. Sie sollen hier kurz charakterisiert werden.

Die genetische Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung ist darin zu sehen, daß durch die Meiose und den Befruchtungsprozeß in jeder Generation eine neue Vielfalt verschiedener Genotypen geschaffen wird. Bei der Erläuterung des Hardy-Weinberg-Gesetzes wurde vom denkbar einfachsten Fall ausgegangen, bei dem durch Kombination von zwei Allelen eines Gens drei diploide Genotypen mit der Konstitution AA, Aa und aa gebildet werden. Bei Berücksichtigung von zwei verschiedenen Genen mit je zwei Allelen ergeben sich bereits neun Genotypen, nämlich:

AABB, AABb, AAbb, AaBB, AaBb, Aabb, aaBB, aaBb, aabb.

Mit der Anzahl der zu berücksichtigenden Gene und ihrer Allele nimmt die Zahl der möglichen diploiden Genotypen bald gewaltige Größen an. Wenn man bedenkt, daß nach neueren Befunden beim Menschen mindestens 35 000 verschiedene Gene mit zum Teil zahlreichen Allelen vorhanden sind, so wird klar, daß die Zahl der denkbaren Genotypen für Arten mit solch umfangreichem Genbestand astronomi-

sche Ausmaße erreicht. Durch die geschlechtliche Fortpflanzung wird somit in jeder neuen Generation einer Population eine große Fülle neuer Genotypen geschaffen. In jedem Fall handelt es sich aber bei den Folgen der Reifeteilung und Befruchtung um die Umkombination (Rekombination) bereits vorhandener Allele. Die Allelfrequenzen werden in der Population durch die geschlechtliche Fortpflanzung nicht verändert.

Eine neue Form von Variabilität wird durch Erbänderungen, durch Mutationen, in die Population gebracht. Von den drei Typen der Genom-, Chromosomen- und Genmutationen interessieren uns hier insbesondere die Genmutationen. Allein die durch Genmutation bewirkten Veränderungen einzelner Gene schaffen neues genetisches Material. Neu entstehende Mutationen können im Prinzip alle Gene und damit beliebige Merkmale der Organismen betreffen.

Für den Populationsgenetiker ist es zunächst von Interesse, mit welcher Häufigkeit Mutationen erfolgen und wie schnell damit der Genpool einer Population verändert wird. Aus zahlreichen Beobachtungen geht hervor, daß im Durchschnitt die Mutationsrate eines Einzelgens etwa 10^{-5} pro Generation beträgt. Dies würde bedeuten, daß in einer von 100 000 Keimzellen das betreffende Gen verändert und damit ein neues Allel entstanden ist. Wenn die Anzahl verschiedener Gene bei einer Art 10 000 beträgt, müßte somit in jeder zehnten Keimzelle irgendein Gen mutiert sein. Es ist offenkundig, daß durch Mutationen nicht nur etwas Neues entsteht, sondern zugleich die Genfrequenzen im Genvorrat der Population verändert werden. Wir bezeichnen diese Wirkung der Mutation auf den Genpool als Mutationsdruck.

Neben der Mutation bildet die Selektion den wichtigsten Evolutionsfaktor, der den Genpool einer Population verändert. Bei der Ableitung des Hardy-Weinberg-Gesetzes waren wir stillschweigend von der Annahme ausgegangen, daß die verschiedenen Genotypen dieselbe Lebensfähigkeit aufweisen. Diese Voraussetzung ist jedoch in vielen Fällen nicht erfüllt. Unter den zahlreichen Individuen einer Population finden sich neben Formen mit morphologischen Unterschieden stets auch solche, die sich unter den herrschenden Umweltbedingungen in der Überlebenswahrscheinlichkeit oder in ihrer Frucht-

barkeit unterscheiden. Wenn sich verschiedene Genotypen aber mit unterschiedlicher Rate fortpflanzen, so wird der fruchtbarere Genotyp mehr zum Genpool der nächsten Generation beitragen als der weniger fruchtbare. Es kommt zu Änderungen der relativen Genhäufigkeiten in der Population.

Unter den herrschenden Umweltbedingungen erfolgt in jeder realen Population eine Selektion der lebensfähigen Genotypen. Dies bedeutet nicht, daß die weniger lebensfähigen von den wirksamen Umweltfaktoren sofort ausgemerzt werden. Entscheidend ist vielmehr der größere Fortpflanzungserfolg einzelner Genotypen im Vergleich zu den anderen. Wenn der Populationsgenetiker diese Selektionswirkung quantitativ erfassen will, muß er ein Maß für die Lebensfähigkeit finden und wiederum von möglichst einfachen Modellfällen ausgehen.

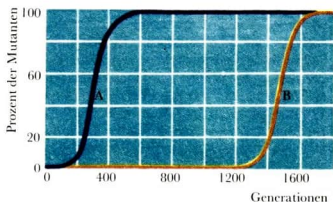
Als Maß für die Lebensfähigkeit oder selektive Eignung eines bestimmten Genotyps dient seine »Fitness«. Man versteht darunter die bereits erwähnte Fähigkeit einer möglichst hohen Fortpflanzungsrate und damit die Möglichkeit, unter gegebenen Umweltbedingungen möglichst viel zum Genpool der Nachkommengeneration beizutragen. Da sich die Fitness eines Individuums aus vielen Einzelkomponenten zusammensetzt (z. B. Überlebensrate vom Ei bis zur Geschlechtsreife, Zahl der produzierten Keimzellen, Langlebigkeit, Paarungserfolg, Entwicklungsgeschwindigkeit), kann die absolute Fitness eines bestimmten Genotyps kaum vollständig erfaßt werden. Es wird deshalb den Berech-

nungen des Populationsgenetiklers als relatives Maß ein Vergleich der Fitness eines Genotyps mit jener eines anderen zugrunde gelegt. So kann man beispielsweise die Zahl der Nachkommen je Pärchen des einen Genotyps mit der des anderen vergleichen.

Für die Beschreibung einer Population ist es wesentlich, neben den relativen Häufigkeiten der verschiedenen Gene und Genotypen auch die Fitness der unterschiedlichen Genotypen zu kennen. Die Berechnung der Selektionswirkung ist natürlich am einfachsten, wenn wiederum vom Ein-Gen-Modell ausgegangen wird: Wenn in einer Population neben dem dominanten Allel A das rezessive Allel a vorkommt und sich die drei Genotypen AA, Aa, aa in ihrer Fitness unterscheiden, so wird es im Laufe der Generationen zu Verschiebungen der relativen Genhäufigkeiten im Genpool kommen. Das begünstigte Allel wird im Laufe der Zeit ein weniger begünstigtes verdrängen. Unsere Abbildung zeigt, daß die Geschwindigkeit dieses Vorgangs davon abhängt, ob es sich um ein dominantes oder rezessives Allel handelt. Während ein begünstigtes dominantes Gen schon nach relativ wenigen Generationen sein rezessives Allel in der Population weitgehend verdrängt, ist beim begünstigten rezessiven Allel erst nach vielen Generationen ein merklicher Häufigkeitsanstieg zu beobachten. Die Geschwindigkeit dieser Genverdrängung hängt in jedem Fall natürlich auch vom Grad des Selektionsvorteiles und der Anfangshäufigkeit der Allele ab.

Man könnte meinen, diese Generationenzahlen seien so groß, daß der geschilderte Selektionsmechanismus nicht ausreicht, um die tiefgreifenden Evolutionsprozesse in der verfügbaren Zeit der Erdgeschichte zu bewirken. Es ist jedoch zu beobachten, daß der Selektionsprozeß durch den gleichsinnig wirkenden Mutationsdruck stark beschleunigt wird. Das Gen A mutiert ja nicht nur einmal zu A*, sondern dieser Prozeß wiederholt sich mit einer bestimmten Mutationsrate während der Generationenfolge immer wieder. Eine weitere Beschleunigung der Evolutionsprozesse ergibt sich durch das Hinzukommen anderer Evolutionsfaktoren.

Wir waren bei der Ableitung des Hardy-Weinberg-Gesetzes von einer idealen Mendelpopulation ausgegangen, die eine nach außen abgeschlossene Fortpflanzungsgemeinschaft



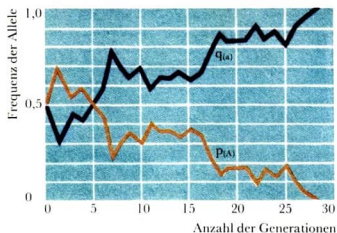
Selektionsgeschwindigkeit eines dominanten (A) und eines rezessiven (B) mutanten Allels. Anfangshäufigkeit der Mutationen 0,1%, Selektionsvorteil 0,001 bei einer Nachkommenzahl von 25

darstellt. Die realen Verhältnisse in der Natur sind jedoch meist derart, daß benachbarte Populationen derselben Art nicht völlig voneinander isoliert sind. Es können einzelne Individuen aus der einen in andere Populationen einwandern und damit beim Vorliegen genetischer Unterschiede beider Gruppen neues genetisches Material in die betreffenden Populationen einführen. Man bezeichnet diese durch Wanderung (Migration) einzelner Individuen verursachte Verschiebung von Genmaterial zwischen den Populationen als »Genfluß«. Der zwischen den lokalen Populationen bestehende Genfluß kann unterschiedlich stark sein. Es ist jedoch zu beachten, daß der Genfluß zwar zur Veränderung der Genfrequenzen in den Einzelpopulationen führt, zugleich aber eine genetische Annäherung aller miteinander kommunizierenden Populationen der Art zur Folge hat.

Für das Verständnis der Entstehung neuer Rassen und Arten sind natürlich jene Faktoren von besonderem Interesse, die neben der Mutation und Selektion zu unterschiedlichen Populationen führen. Eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen in diesem Zusammenhang Zufallswirkungen, die durch Größenschwankungen der Populationen verursacht werden.

Als wesentliche Voraussetzung für die genetische Konstanz einer Mendelpopulation hatten wir deren unbeschränkte Individuenzahl kennengelernt. Bei geringer Größe einer Population werden die relativen Häufigkeiten der Allele in aufeinanderfolgenden Generationen stark schwanken. Sinkt die Populationsgröße auf wenige hundert Individuen oder darunter, so werden Zufallsschwankungen der Allelhäufigkeiten zu irreversiblen Veränderungen führen. Manche Allele können in ihrer Häufigkeit stark zunehmen, während andere im Verlauf der Generationen ganz ausgemerzt werden. Derartige durch Zufallswirkung in kleinen Populationen erzielte Effekte bezeichnet man als »genetische Drift«.

Da in der Natur jede Art im allgemeinen in zahlreiche Teilpopulationen untergliedert ist, werden im Verlauf der Generationen schon durch die Zufallswirkung der Gendrift die kleinen Teilpopulationen allmählich in ihrem Genbestand unterschiedlich werden, obwohl die Gesamtpopulation der Art in ihrer Genzusammensetzung konstant bleibt und ihre Genotypenhäufigkeit dem Hardy-Weinberg-Gesetz entspricht.



Die mit Hilfe eines Computers simulierte genetische Drift führt zu einer Fixierung des Allels a und dem Verlust von A in einer Population von nur 12 Individuen.

Besondere Bedeutung bekommt das Problem der genetischen Drift im Zusammenhang mit der Tatsache, daß praktisch alle Populationen der Organismenarten im Verlauf der Generationen Schwankungen ihrer Größe durchmachen, deren Ursachen sehr unterschiedlicher Natur sein können. Es kann sich dabei um Schwankungen im Zusammenhang mit den Jahreszeiten, um längerfristige Schwankungen der Klimabedingungen und des Nahrungsangebotes oder um Katastrophen handeln, die oft starken Einfluß auf die Populationsgrößen zur Folge haben.

Wir wissen heute, daß derartige »Populationschwankungen« oder »Populationswellen« große Bedeutung als Evolutionsfaktor haben. Bei der mehr oder weniger regelmäßigen Verkleinerung der Populationen wird nicht nur die Gendrift wirksam, sondern es kann ein Teil des ursprünglichen Allelbestandes der Ausgangspopulation direkt verlorengehen. Wenn durch äußere Umstände der größte Teil einer Population vernichtet wird und nur zwei kleine Restpopulationen mit geringer Individuenzahl überleben, so wird mit den zugrunde gehenden Individuen ein Teil der Allele aus der Population völlig verschwinden. Nach der Regeneration der Restpopulationen werden in deren Genpool die erhalten gebliebenen Allele mit größerer Häufigkeit vertreten sein.

Eine Verkleinerung der Population wirkt sich selbstverständlich auch auf die Wirksamkeit der übrigen Evolutionsfaktoren, wie der Mutation

und Selektion, aus. Neu aufgetretene Mutanten werden sich in der kleinen Population viel schneller durchsetzen als in einer großen. Die Populationsschwankungen können den Evolutionsprozeß außerordentlich beschleunigen.

Bereits Darwin war während seiner Weltreise beim Studium der Inselformen darauf aufmerksam geworden, daß die »Isolation« als wichtiger Evolutionsfaktor angesehen werden muß. Das gilt nicht nur für die von Darwin betrachtete Makroevolution, sondern auch für die im Rahmen der Populationen ablaufenden Prozesse der Mikroevolution.

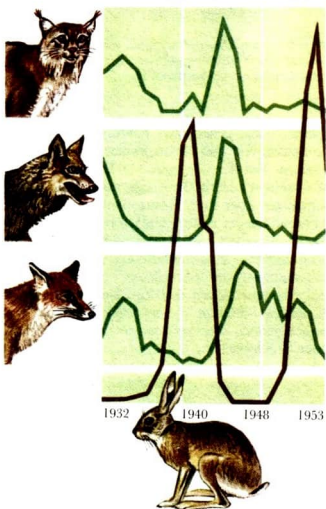
Wir sahen, daß in kleinen Populationen die Zusammensetzung des Genpools aufeinanderfolgender Generationen vom Zufall beeinflusst werden kann. Diese Zufallswirkung, die sich in der Gendrift und in der zunehmenden genetischen Verarmung der Population äußert, kann jedoch nur eintreten, wenn die Population von ihren Nachbarpopulationen weitgehend isoliert ist und kein merklicher Genfluß neues genetisches Material zuführt. Der Evolutionsfaktor »Isolation« ist damit eine wesentliche Voraussetzung für die Begünstigung und Erhaltung genetischer Unterschiede der Populationen, die durch Gendrift, Mutation und Selektion zustande kommen.

Die Selektion der Populationen kann auf sehr unterschiedliche Weise verursacht werden. Im allgemeinen unterscheidet man die beiden Grundtypen der räumlichen und biologischen Isolation. Während bei der räumlichen Isolation außerhalb der Organismen liegende Faktoren für eine territoriale Trennung der Populationen verantwortlich sind, beruht die biologische Isolation auf bestimmten Unterschieden der Individuen oder Individuengruppen.

Beispiele für eine räumliche Trennung der Populationen ließen sich in beliebiger Anzahl für alle Organismengruppen anführen. So kann beispielsweise die Verteilung von Wasser und Land bis in die mikrogeographischen Bereiche hinein die Lebensräume der Land- und Wasserorganismen stark zergliedern. Höhenzüge können Populationen der Tiefebene trennen, Hochgebirgspopulationen durch das dazwischenliegende Flachland isoliert werden. Eine territoriale Isolation von Populationen kann aber auch durch Wanderungen von Individuen oder durch die geologische Geschichte der Art entstehen.

Eines der eindrucksvollsten Beispiele räumlicher Isolation bietet die Blauelster, deren ursprünglich einheitliches Artareal durch das Vordringen des Eises in zwei weitgetrennte Teilareale zerrissen wurde, deren heutige Lage in der Abbildung dargestellt ist. Ähnliche Beispiele einer territorialen Trennung der Populationen durch die Ereignisse der Eiszeit und Nacheiszeit ließen sich für viele europäische und asiatische Tier- und Pflanzenarten nachweisen. Sie begünstigten Verschiedenheiten der isolierten Populationen und konnten zur Entstehung neuer Rassen und Arten führen.

Die biologische Isolation von Populationen einer Art kann mannigfache Ursachen haben. Es können ökologische, morphologische, physiolo-



Dynamik der Individuenzahl beim Hasen und seinen Feinden Luchs, Fuchs und Wolf in den Zentralgebieten des europäischen Teils der UdSSR während des Zeitraums 1932–1953



Die Blauelster, *Cyanopica cyana*, zeigt als Folge der Eiszeit ein Verbreitungsgebiet, das in zwei weitgetrennte Teilareale zerrissen ist.

gische oder genetische Faktoren eine freie Kreuzung von Individuen zweier Gruppen verhindern. Bei der ökologischen Isolation ist die Wahrscheinlichkeit der Begegnung beider Geschlechter oder ihrer Keimzellen herabgesetzt, während bei der morphologisch-physiologischen Isolation beide Geschlechter oder Geschlechtsprodukte zwar zusammenfinden, aber die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung herabgesetzt ist. Bei der genetischen Isolation kann es zu einer Kreuzung kommen, die entstandenen Hybriden zeigen jedoch eine verringerte Lebensfähigkeit oder Fruchtbarkeit.

Das Zusammenwirken der Evolutionsfaktoren bei der Artbildung

Wir haben bisher die einzelnen Evolutionsfaktoren isoliert betrachtet. Für ein Verständnis des Evolutionsgeschehens gilt es jedoch zu beachten, daß die Evolution ein komplexer Vorgang ist, an

dem die genannten Faktoren in wechselndem Umfang beteiligt sind. Ganz allgemein kann man den Anteil von Mutation, Zufallswirkung, Isolation und Selektion an der evolutiven Veränderung der Populationen etwa folgendermaßen charakterisieren:

Durch die ziel- und richtungslos entstehenden Mutationen wird dem Genpool einer Population ständig neues genetisches Material zugeführt. So wird die bei der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Rekombination der Erbanlagen ebenfalls richtungslos entstandene Vielfalt der Genotypen zusätzlich vermehrt. Bei der Mutabilität handelt es sich um den einzigen Evolutionsfaktor, der in den Organismen selbst lokalisiert ist. Die übrigen Faktoren sind exogener Natur.

Durch Schwankungen der Populationsgröße wird zufallsmäßig ein Teil des genetischen Materials der Population ausgeschaltet, der andere aber angereichert. Unterschreitet die Anzahl der Individuen einen bestimmten Wert, so kann die einsetzende Gendrift im Verlauf der Generationen dazu führen, daß von den Allelen eines Gens in der Population schließlich nur eines erhalten bleibt. Welches Allel sich dabei durchsetzt, hängt vom Zufall ab und wird vom Selektionswert der beteiligten Allele nicht beeinflußt.

Durch die Isolation von Teilen einer Population wird die Voraussetzung dafür geschaffen, daß diese sich in unterschiedlicher Richtung entwickeln können. Zufallswirkungen beim Iso-

lationsvorgang und das Auftreten zufallsmäßig unterschiedlicher Mutationen in den getrennten Populationen sorgen für genetische Unterschiede der Populationen. Die Selektion kann in isolierten Populationen unterschiedliche Entwicklungsrichtungen begünstigen.

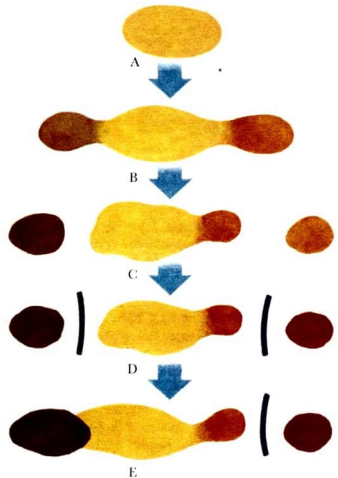
Bei der Selektion haben wir es schließlich mit dem einzigen Faktor zu tun, der dem Evolutionsgeschehen eine bestimmte Richtung gibt. Dies geschieht, indem durch Auslese der geeigneten Genotypen ständig ein optimales Verhältnis der Organismen zur jeweiligen Umwelt angestrebt wird. Bei Veränderung der Umwelt einer Population wird der Evolution somit eine neue Richtung gegeben. In konstanter Umgebung wirkt die Selektion hingegen stabilisierend, indem die Aufnahme neuer nachteiliger Varianten in den Genpool verhindert wird.

Mit den Grundlagen der Populationsgenetik haben wir nunmehr die Voraussetzungen kennengelernt, die uns ein Verständnis des Prozesses der Artbildung ermöglichen. Wir hatten gesehen, daß Organismenarten, die ein großes geographisches Gebiet bewohnen, meist in zahlreiche Populationen mit unterschiedlichen Genpools getrennt sind. Wenn sich die Umwelt einer Population verändert und diese von den Nachbarpopulationen relativ getrennt bleibt, können sich auf Grund der Selektionswirkung Veränderungen im Genpool der Population ergeben, die zu charakteristischen Unterschieden der Individuen dieser Population von jenen der Nachbarpopulationen führen. Organismenarten mit weiter geographischer Verbreitung können sich so infolge Veränderung der Umweltverhältnisse oder bei der Besiedlung neuer Lebensräume im Laufe der Generationen zu unterschiedlichen geographischen Rassen differenzieren. Da sich benachbarte geographische Rassen derselben Art beim Zusammentreffen ihrer Individuen noch miteinander kreuzen können, ist ein Genaustausch zwischen ihnen prinzipiell möglich.

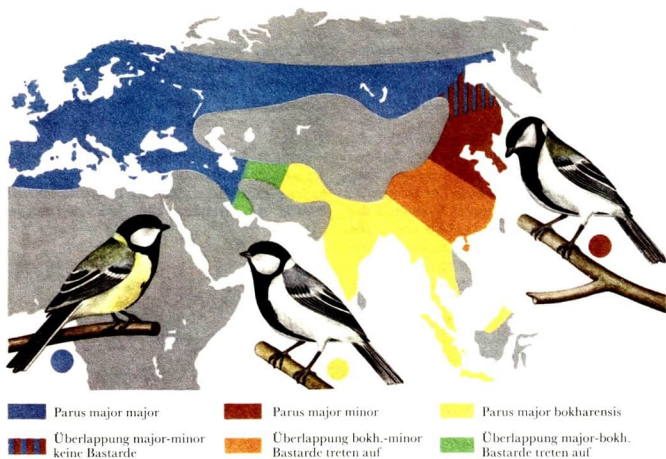
Wenn die räumliche und damit genetische Isolation zweier geographischer Rassen über lange Zeit bestehenbleibt, so können diese unter Umständen so unterschiedlich werden, daß sich ihre Individuen auch beim Zusammentreffen nicht mehr erfolgreich miteinander fortpflanzen können. Zwischen den Populationen beider Rassen ist eine Fortpflanzungsschranke entstanden, die uns berechtigt, sie nunmehr als getrennte

Arten zu bezeichnen. Beide Arten werden sich auch dann, wenn sie später wieder einmal denselben Raum besiedeln sollten, miteinander nicht mehr vermischen. Unsere Abbildung veranschaulicht in schematischer Weise diesen Vorgang der Artbildung aus geographischen Rassen.

Wenn die Rassendifferenzierung eine Vorstufe der Artbildung ist, so sollte man erwarten, daß es in der Natur Beispiele für den Übergang von der Rassen- zur Artbildung gibt. Sehr anschauliche



Schematische Darstellung der Artbildung. A einzelne Population in homogener Umwelt, B Veränderung der Umwelt und Auswanderung führt zur Differenzierung in Rassen, C weitere Differenzierung und Wanderung führen zur geographischen Isolierung einiger Rassen, D einige Rassen spezialisieren sich so, daß sie sich mit der Ausgangspopulation nicht mehr kreuzen und zu selbständigen Arten werden, E Umweltveränderungen erlauben geographisch isolierten Populationen das Wiederzusammentreffen im gleichen Raum. Da sie sich nicht mehr untereinander fortpflanzen, erweisen sie sich als selbständige Arten.



Rassenkreis der Kohlmeise, *Parus major*, als Beispiel für eine zirkuläre Überlappung des Verbreitungsgebietes der Rassen. Erläuterung im Text

Beispiele bieten dafür jene Fälle, bei denen sich Arten ringförmig ausgebreitet und in verschiedene Rassen differenziert haben. Das bekannteste Beispiel bietet die in der Abbildung dargestellte Differenzierung der Kohlmeise. Dieser in mehreren Rassen vorkommende Vogel bewohnt Europa und Asien. Als sich nach der Eiszeit die westliche Rasse nach Osten ausbreitete, wurde der zentralasiatische Raum bei der Besiedlung ausgelassen, so daß ein nordasiatischer und südasiatischer Ausläufer des Verbreitungsgebietes der Art erst in Ostasien wieder in Kontakt kamen. Die dort stellenweise nebeneinander im selben Gebiet lebenden Rassen *Parus major major* und *Parus major minor* vermischen sich nicht. Es ist offensichtlich im Laufe der Entwicklung eine Fortpflanzungsschranke wirksam geworden, die zu einer Trennung der Genpools beider Rassen geführt hat. Man müßte beide Formen als getrennte Arten bezeichnen, wenn nicht zwischen den Rassen *Parus major*

major und *Parus major bokharensis* sowie zwischen *Parus major bokharensis* und *Parus major minor* eine Kreuzung möglich wäre, die doch von Sibirien über Europa und Südasien einen ringförmigen Genaustausch ermöglicht.

Molekularbiologie und Evolution

Die während der letzten Jahrzehnte erzielten Fortschritte der Molekularbiologie haben wertvolle Beiträge zum Verständnis des Evolutionsgeschehens geliefert. Durch Aufklärung molekularer Mechanismen, die zu Veränderungen der Nucleotidfolge im DNA-Molekül und damit zu Genmutationen führen, haben wir entscheidende Einblicke in jene Prozesse gewonnen, die das Rohmaterial bereitstellen, an dem die Selektion und andere Evolutionsfaktoren angreifen können. Wir wissen heute, daß die wohl wichtigsten Mutationsformen Punktmutationen darstellen, bei denen im DNA-Molekül einzelne Nucleotid-

paare durch Basenpaaraustausch verändert worden sind. Während Ausfälle oder Einschübe von Nucleotiden im allgemeinen zu schwerwiegenden Veränderungen der genetischen Information des Nucleinsäuremoleküls führen, werden bei Basenpaaraustauschen nur einzelne Tripletts verändert, die bei der Eiweißsynthese meist den Einbau anderer Aminosäuren zur Folge haben. Bei Kenntnis der Aminosäuresequenz »desselben« Proteins verschiedener Organismenarten ergibt sich somit die Möglichkeit, einen unmittelbaren Einblick in die stammesgeschichtliche Veränderung der Erbsubstanz dieser Lebewesen zu bekommen.

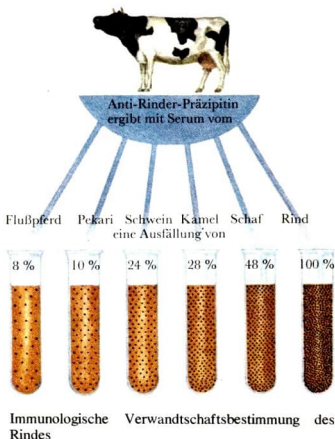
Wir hatten bereits bei Besprechung der Serotaxonomie gesehen, daß man auch ohne Kenntnis der Primärstruktur von Proteinen deren mehr oder weniger große Ähnlichkeit bei verschiedenen Organismenformen zur Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen dieser Lebewesen verwenden kann, indem der Ähnlichkeitsgrad mittels immunologischer Methoden erfaßt wird (Abbildung). Weitere Schlüsse über den Ablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung ergeben sich bei Kenntnis der Aminosäuresequenz bestimmter Proteinarten. Unsere beiden Abbildungen veranschaulichen am Beispiel des Cytochroms c das Prinzip der Nutzung entsprechender molekularbiologischer Daten für die Verwandtschaftsforschung der Lebewesen.

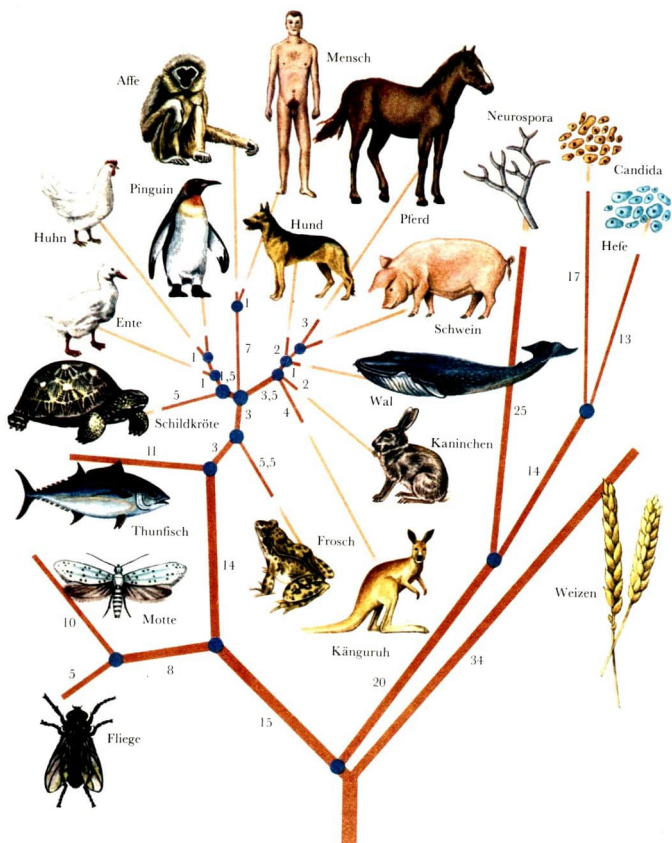
Das in den Mitochondrien vorkommende Cytochrom c spielt bei der zur ATP-Bildung führenden biologischen Oxydation eine wichtige Rolle als Elektronenüberträger. Es findet sich demzufolge in den Zellen aller Eukaryoten und übt überall dieselbe grundlegende Funktion aus. Bei den Säugetieren ist das Cytochrom c – Molekül aus 104 Aminosäuren aufgebaut. Bei Pflanzen und Insekten kann es am Aminoende um 4 bis 8 Aminosäuren verlängert sein. Seit Beginn der sechziger Jahre konnte für eine Vielzahl von Organismenarten die genaue Aminosäuresequenz des Cytochroms c aufgeklärt werden. Dabei ergab sich, daß über ein Drittel der Aminosäurepositionen bei allen untersuchten Arten übereinstimmt. Offensichtlich handelt es sich dabei um Bereiche des Moleküls, die für dessen Funktion von entscheidender Bedeutung sind. Mutative Veränderungen der betreffenden Aminosäure mußten zu einer Beeinträchtigung der Funktionsfähigkeit des En-

zymmoleküls führen und konnten sich in der Evolution nicht durchsetzen. In den anderen Positionen war ein Austausch der Aminosäuren möglich, wobei manche Stellen des Moleküls bei verschiedenen Arten von unterschiedlichen Aminosäuren besetzt sind.

Die quantitative Bestimmung der Aminosäureunterschiede im Cytochrom c verschiedener Organismengruppen ermöglicht Aussagen über deren Verwandtschaftsbeziehungen. Während die Aminosäuresequenz des Menschen sich von der des Rhesusaffen nur in einer Position unterscheidet, sind gegenüber denen anderer Säugetiere durchschnittlich 10 Aminosäuren unterschiedlich. Vom Cytochrom c der Reptilien und Amphibien unterscheidet sich das der Säugetiere im Durchschnitt um 14 Aminosäurereste. Die Unterschiede zwischen Wirbeltieren und Insekten betreffen etwa 26, die zwischen Tieren und Pflanzen durchschnittlich 47 Aminosäuren.

Mittels statistischer Methoden und mit Hilfe eines Computers ist es möglich, aus den bekannten Aminosäuresequenzen des Cytochroms mehrerer Säugetierarten eine hypothetische Se-





Mit Hilfe eines Computers aus der Primärstruktur von Cytochrom c-Molekülen konstruierter Stammbaum. An den Ästen ist die Zahl der Mutationsschritte ver-

zeichnet, durch die die heutigen Gene der untersuchten Arten aus ihren Vorläufergenen entstanden sind.

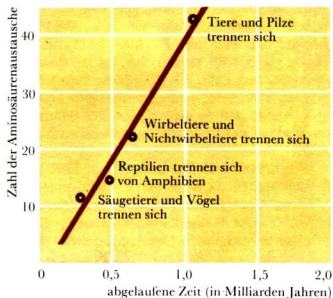
quenz des gemeinsamen Säugetierahnen zu errechnen. In ähnlicher Weise können für alle Tier- und Pflanzenarten entsprechende Vorläufersequenzen des Cytochroms rekonstruiert werden. Die Ähnlichkeiten und Unterschiede dieser hypothetischen Vorläufersequenzen kann man zur Konstruktion eines Stammbaums der Lebewesen verwenden, wie er in unserer Abbildung dargestellt ist. Das so gewonnene Verwandtschaftsschema entspricht weitgehend einer Stammbaumdarstellung, wie sie mit den konventionellen morphologischen Methoden der Abstammungslehre zu gewinnen ist. Bei entsprechender Kenntnis der Aminosäuresequenzen anderer Proteine ist es möglich, für alle Proteinsorten entsprechende Stammbäume aufzustellen und durch deren Vergleich die Sicherheit der Aussagen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Organismengruppen zu erhöhen.

Die Aminosäuresequenz des Cytochroms c der Säugetiere unterscheidet sich von jener der Vögel im Durchschnitt an 11 Stellen. Da die gemeinsamen Vorfahren beider Wirbeltiergruppen vor etwa 280 Millionen Jahren lebten und sich in der seither verflassenen Zeit 11 Aminosäureaustausche durchgesetzt haben, kann man sagen, daß im Zeitraum von 26 Millionen Jahren durchschnittlich eine Aminosäure des Proteinmoleküls verändert wurde. Unter Zugrundelegung dieses Wertes und der Annahme, daß die Evolutionsgeschwindigkeit des Cytochroms auch in früheren Erdperioden gleich war, kann man aus den bekannten Sequenzdaten die Zeiträume der Evolution für die untersuchten Organismengruppen berechnen (Abbildung). Die so erhaltenen Werte entsprechen weitgehend den aus paläontologischen Befunden abgeleiteten Evolutionszeiten.

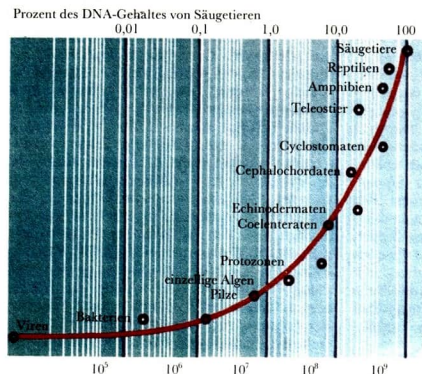
Beim Vergleich der am Cytochrom c gewonnenen Befunde mit Daten, die für den Aminosäureaustausch anderer Proteine gewonnen wurden, ergeben sich für die verschiedenen Proteinsorten recht unterschiedliche Austauschwerte. Während sich beim Cytochrom in 100 Millionen Jahren offenbar nur 3 Punktmutationen durchsetzen konnten, da alle anderen nachteilige Folgen hatten, wurde im gleichen Zeitraum beim Hämoglobin 12, bei den Immunoglobulinen 34 und bei den Fibrinpeptiden sogar 90 Mutationen akzeptiert. Die Evolutionsgeschwindigkeit der verschiedenen Proteine ist

also sehr unterschiedlich. Ursache dieser Unterschiede sind offensichtlich die verschiedenen Anforderungen, die an die biologische Funktionsfähigkeit des betreffenden Eiweißmoleküls gestellt werden. Da beim Cytochrom c Aminosäureaustausche häufig zu Störungen der Funktion führen, können sich nur wenige Mutationen durchsetzen, während es bei den Fibrinpeptiden umgekehrt ist. Die unterschiedlichen Austauschraten der verschiedenen Proteine kann sich der Molekularbiologe beim Studium der Evolution in methodischer Hinsicht zunutze machen. Er nutzt die Daten von Proteinen mit geringer Evolutionsgeschwindigkeit wie das Cytochrom c zur Bestimmung der großen Zeiträume, die bei der Entwicklung der Hauptorganismengruppen verstrichen sind, während das Studium sich schnell ändernder Proteine (z. B. der Fibrinpeptide) für die Aufklärung von Feinheiten der Stammbaumentwicklung geeignet erscheint.

Mit den beschriebenen Untersuchungen über die Aminosäuresequenz desselben Proteins bei verschiedenen Organismengruppen erhält man indirekt Aufschluß über die zugrunde liegenden Veränderungen der Nucleotidsequenzen, die das DNA-Molekül im Verlauf der Evolution erfahren hat. Interessante Beziehungen zur Evolution der



Bei Annahme einer konstanten Evolutionsgeschwindigkeit des Cytochroms c läßt sich aus den bekannten Aminosäuresequenzen der Cytochrome verschiedener Organismengruppen deren Evolutionsgeschwindigkeit berechnen.



Vergleich zwischen dem DNA-Gehalt eines Organismus und seiner Stellung in der belebten Welt

DNA-Nucleotide pro Zelle (haploider Chromosomen-Satz)

Lebewesen ergeben sich aber auch aus der direkten Untersuchung der DNA. Wenn man den DNA-Gehalt der Zellen verschiedener Organismenarten vergleicht, so ergibt sich, daß dieser von der Stellung des betreffenden Lebewesens im System der Organismen abhängig ist. Unsere Abbildung zeigt, daß der DNA-Gehalt pro Zelle mit zunehmender Organisationshöhe der Lebewesen ansteigt. Während das Bakterium *Escherichia coli* ein DNA-Molekül mit der Molmasse 3×10^9 besitzt, beträgt diese in der menschlichen Zelle 3×10^{12} . Diese tausendfach größere Menge der menschlichen DNA bedeutet aber nicht, daß in den Zellen der Menschen tausendmal mehr verschiedene Gene vorhanden sind.

Wie Britten und Kohne erstmals 1968 nachweisen konnten, sind in den Chromosomen der höheren Organismen Hunderte und Tausende ähnlicher oder völlig übereinstimmender DNA-Abschnitte vorhanden. Der Anteil dieser »repetitiven« oder »redundanten« DNA beträgt je nach der Organismengruppe 20 bis 80 Prozent der gesamten DNA. Bei den in vielen Kopien vorliegenden DNA-Abschnitten handelt es sich aber meist nicht um Gene, die für die Synthese spezifischer Proteine verantwortlich sind, sondern um solche für die Bildung der tRNA und rRNA.

Die Entstehung des Lebens

Die Frage nach der Herkunft des Lebens auf unserer Erde war in der Geschichte der Menschheit Gegenstand vieler Hypothesen. Entsprechende Vorstellungen reichten von religiösen Schöpfungsmythen über die Annahme einer Ewigkeit des Lebens bis zu der Anschauung, daß auch unter heutigen Bedingungen durch einen als »Urzeugung« bezeichneten Vorgang ständig Lebewesen aus anorganischer Materie entstünden. Nachdem Pasteur 1864 mit seinen berühmt gewordenen Experimenten die Fehlerhaftigkeit aller bis dahin angeführten Beweise einer gegenwärtigen Urzeugung nachgewiesen hatte, schien der jahrhundertlange Streit um dieses Problem der »generatio spontanea« zunächst beigelegt. Mit der endgültigen Begründung der Abstammungslehre durch das 1859 erschienene Werk Darwins hatte die Frage nach der Entstehung des Lebens jedoch einen neuen Aspekt bekommen.

Die logische Weiterführung des Evolutionsgedankens mußte zwangsläufig auf die Frage stoßen, woher denn jene ersten Organismen stammen, aus denen sich alle späteren Pflanzen- und Tierarten im Laufe der Erdgeschichte entwickelt haben. Während Darwin selbst sich über

den möglichen Anfang der Evolution zunächst nicht äußerte, nahm Ernst Haeckel bereits 1866 in seiner »Generellen Morphologie der Organismen« zu diesem fundamentalen Problem ausführlich Stellung. Haeckel führte die Entstehung der ersten und einfachsten Lebewesen auf den spontanen Zusammenschluß von Kohlenstoffverbindungen, vor allem von Proteinen, zurück, die sich im Urozean gebildet haben sollen. Er schrieb:

»Wir nehmen also an, daß die ältesten, spontan entstandenen Organismen, aus denen sich alle übrigen im Laufe der Zeit entwickelt haben, solche vollkommen homogene, strukturlose, formlose Eiweißklumpen ... waren, welche aus dem Urmeer durch Zusammenwirken rein physikalischer und chemischer Bedingungen, durch molekulare Bewegungen der Materie in ganz gleicher Weise entstanden, wie der Krystall in seiner Mutterlauge entsteht ... Jede irgendwie ins Einzelne gehende Darstellung der Autogenie ist vorläufig schon deshalb unsatthaft, weil wir uns durchaus keine irgendwie befriedigende Vorstellung von dem ganz eigenthümlichen Zustand machen können, den unsere Erdoberfläche zur Zeit der ersten Entstehung der Organismen darbot ... Nur soviel können wir mit Bestimmtheit sagen, daß die Beschaffenheit des Urmeeres und der Uratmosphäre zu jener Zeit sehr bedeutend verschieden von der jetzigen gewesen sein muß.«

Haeckels Vorstellungen entsprachen in ihren Grundzügen den heutigen Anschauungen, waren aber rein hypothetischer Natur und sehr allgemein gehalten. Die gewaltigen Fortschritte der Naturwissenschaften während der vergangenen hundert Jahre haben heute zu einer sehr viel präziseren Fassung des Problems sowie zu theoretisch und experimentell wohl begründeten Vorstellungen über den Ablauf der Prozesse geführt, die der Entstehung des Lebens zugrunde lagen. Ihren Ausgangspunkt nahm die moderne Phase der Erforschung der Lebensentstehung von dem Werk Oparins.

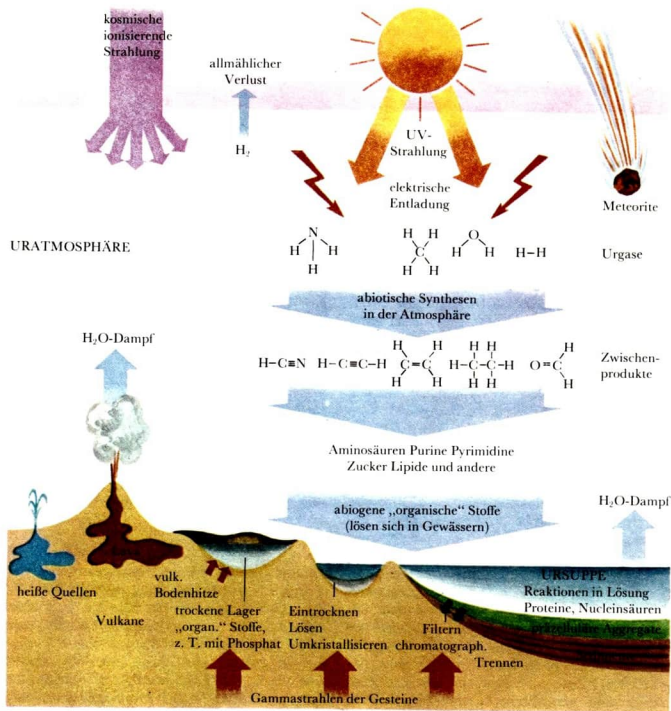
Der sowjetische Biochemiker A. I. Oparin (geb. 1894) berichtete erstmals 1922 vor der Botanischen Gesellschaft in Moskau über seine Vorstellungen zur Entstehung des Lebens. Er entwickelte in der Folge eine geschlossene materialistische Theorie der Lebensentstehung, die maßgeblich dazu beitrug, das Problem der Ent-



Alexander Iwanowitsch Oparin (geb. 1894) begründete 1922 die modernen Vorstellungen über die Entwicklung des Lebens auf der Erde.

stehung des Lebens einer experimentellen wissenschaftlichen Erforschung zugänglich zu machen. Unabhängig von ihm hatte J. B. S. Haldane 1929 ähnliche Anschauungen mitgeteilt, nach denen der eigentlichen »biologischen« Evolution der Lebewesen eine lange Zeit »chemischer Evolution« von Kohlenstoffverbindungen vorausgegangen ist. Die Zahl der wissenschaftlichen Veröffentlichungen, die sich in den letzten Jahrzehnten mit dieser »Biochemie der Entstehung des Lebens« beschäftigen, ist für den Einzelnen bereits unübersehbar geworden. Eine 1976 erschienene einschlägige Bibliographie nennt ohne Anspruch auf Vollständigkeit 1785 entsprechende Titel, die bis 1975 erschienen sind. Wir können im Rahmen dieser Darstellung nur die Grundgedanken der modernen Vorstellungen kurz charakterisieren.

Oparin erkannte, daß ein Verständnis der Entstehung des Lebens auf der Erde nur möglich



Die Früherde als chemisches Laboratorium. Erläuterung der zur Entstehung des Lebens führenden Prozesse im Text

ist, wenn diese im Zusammenhang mit der Entstehung unseres Planeten selbst betrachtet wird. Er berücksichtigte deshalb bei der Lösung des Problems neben den biologischen Befunden die Erkenntnisse der Astrophysik, Geochemie und Biochemie in gleichem Maße. Wir können in

diesem Sinne den langen Zeitraum der Evolution bis zur Entwicklung des zellulären Lebens in vier aufeinanderfolgende Perioden untergliedern. Diese umfassen:

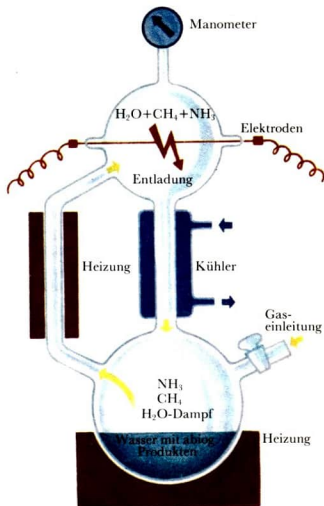
1. Entstehung der Erde und ihrer ersten chemischen Verbindungen.
2. Chemische Evolution.
3. Präbiologische Evolution mit der Selbstorganisation biologischer Makromoleküle.
4. Biologische Evolution.

Der erste Zeitabschnitt der Erdgeschichte

führte vor etwa 4,5 Milliarden Jahren zu einem Zustand, in dem unser Planet eine reduzierende Atmosphäre besaß. Diese enthielt kein O_2 , dafür aber H_2 , NH_3 , CH_4 und H_2O -Dampf. Die Existenz einer solchen reduzierenden Uratmosphäre war Voraussetzung für die Entstehung und Beständigkeit erster organischer Verbindungen.

Der zweite Zeitabschnitt der Evolution zum Leben umfaßt jene Periode, in der ohne Existenz und Wirksamkeit von Lebewesen, also auf »abiogene« Weise, komplizierte Kohlenstoffverbindungen entstanden. Quellen für die Atome dieser organischen Verbindungen waren die Gase der Uratmosphäre. Phosphor, Schwefel und seltene Elemente waren wohl in den Gesteinen und im Urozean verfügbar. Als Energiequellen für die Synthese der organischen Verbindungen dienten elektrische Entladungen bei Gewittern, UV-Strahlung aus dem Sonnenlicht, ionisierende Strahlung und Wärmeenergie, die beispielsweise vulkanischer Herkunft sein konnte.

Daß unter den genannten Bedingungen tatsächlich zahlreiche organische Verbindungen entstehen können, wurde erstmals von S. L. Miller durch Modellexperimente bewiesen. Die Anregungen zu diesen Untersuchungen hatte er von seinem Doktorvater, dem Nobelpreisträger H. C. Urey (geb. 1893) bekommen, der selbst wesentlichen Anteil an der Entwicklung unserer Vorstellungen von der chemischen Evolution hatte. Über das Ziel seiner Simulationsexperimente schrieb Miller selbst: »Die Idee, daß die organischen Verbindungen, die als Basis des Lebens dienen, gebildet werden, wenn die Atmosphäre der Erde aus Methan, Ammoniak, Wasser und Wasserstoff besteht ..., war von Oparin entwickelt worden. Um diese Hypothese zu prüfen, wurde ein Gerät gebaut, in dem Methan, Ammoniak, Wasserdampf und Wasserstoff zirkulierten und eine elektrische Funkenstrecke passierten.« Miller konnte mit seinen berühmt gewordenen Experimenten beweisen, daß tatsächlich unter diesen Bedingungen, die den Verhältnissen in der reduzierenden Uratmosphäre entsprechen, im Verlauf von wenigen Tagen meßbare Mengen verschiedener Aminosäuren wie Glycin, Alanin, Glutaminsäure und Asparaginsäure sowie andere organische Säuren wie Ameisensäure, Milchsäure, Propionsäure, Bernsteinsäure und weitere organische Verbindungen gebildet werden.



Apparat für Simulationsexperimente zur abiotischen Synthese »organischer« Verbindungen aus Gasgemischen durch elektrische Entladungen

Die Untersuchungen von Miller regten in der Folge zahlreiche andere Wissenschaftler zu ähnlichen Simulationsexperimenten an. Unter Verwendung verschiedener Stoffgemische, die den vermutlichen Bedingungen in der Uratmosphäre oder im Urozean entsprachen, wurden unter dem Einfluß unterschiedlicher Energiequellen viele weitere organische Verbindungen hergestellt. Darunter befanden sich alle wesentlichen Bausteine der biologisch wichtigen Makromoleküle wie Aminosäuren, Purine, Pyrimidine, Zucker und auch Nucleotide.

Es ist anzunehmen, daß sich die abiogen entstandenen organischen Verbindungen im Urozean und in anderen Gewässern lösten und eine Art »Ursuppe« bildeten. Da Sauerstoff fehlte, wurden sie hier nicht oxydiert, sondern reichernten sich im Verlauf von einer halben Jahrmit-

liarde zu Konzentrationen an, die auf 1 bis 10 Prozent geschätzt wurden. Man nimmt an, daß die primären organischen Stoffe in den Gewässern in verschiedener Weise miteinander weiterreagieren konnten, so daß zahlreiche andere Verbindungen entstanden.

Als wichtiger Schritt der »chemischen Evolution« schloß sich die Bildung der ersten Makromoleküle an, die ebenfalls auf abiotenem Wege vor sich ging. Diese erfolgte möglicherweise so, daß in der Küstenregion des Urozeans oder anderer Gewässer durch Eindampfen von Teilen der Ursuppe zunächst trockene Lager von Aminosäuren, Nucleinbasen, Zucker und Phosphaten gebildet wurden. In derartigen Stoffgemischen könnten dann unter der Einwirkung von Wärme, beispielsweise vulkanischer Herkunft, durch Kondensationsreaktionen makromolekulare Eiweiße und vielleicht auch Nucleinsäuren entstanden sein, die später wieder in Tümpel, Seen oder den Urozean gelangten.

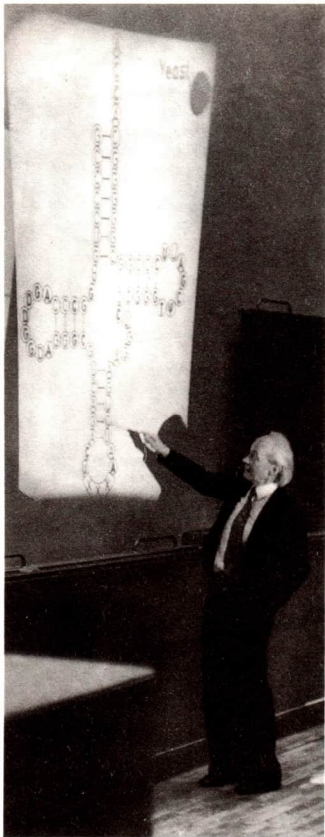
In zahlreichen Experimenten konnte Fox mit seinen Mitarbeitern nachweisen, daß unter den beschriebenen Bedingungen tatsächlich Aminosäuren zu Peptiden verknüpft werden. Durch trockene Erhitzung von Aminosäuregemischen auf 140 bis 200°C erhielt er proteinähnliche Substanzen. Diese »Proteinoid« zeigten Molekulargewichte von durchschnittlich 3000 bis 9000. Schwieriger als die Simulation der präbiotischen Bildung von Proteinen erwies sich jene der Nucleinsäuren. Ansätze zu erfolgreichen Experimenten brachten erst die letzten Jahre, wobei sich Hinweise ergaben, daß die Bildung der Nucleinsäuren wahrscheinlich eng mit der Entstehung oder Bildung von Proteinen verbunden war. Von prinzipieller Bedeutung ist auf jeden Fall die Erkenntnis, daß die Bildung der ersten Eiweiße und Nucleinsäuren in der Frühzeit der Erde in ganz anderer Weise erfolgte, als sie heute in der lebenden Zelle abläuft.

Mit der Entstehung und Ansammlung der primären Makromoleküle waren die Voraussetzungen für jene Phase der Entstehung des Lebens gegeben, die schließlich zur abioten Bildung erster belebter Systeme führte, die als »Protobionten« oder »Eobionten« bezeichnet wurden. Während wir über den wahrscheinlichen Ablauf der chemischen Evolution heute bereits recht genaue und durch Experimente gestützte Vorstellungen besitzen, sind wir bei Beantwor-

tung der Frage, wie aus abioten gebildeten Makromolekülen erste belebte Systeme entstanden, bisher weitgehend auf Hypothesen angewiesen. Für die Entstehung dieser hypothetischen Protobionten waren auf jeden Fall drei Prozesse entscheidend, nämlich die Bildung von Enzymen, die Entstehung des Replikationsmechanismus der Nucleinsäuren und die Kopplung der Nucleinsäure- und Proteinsynthese. Auf die entsprechenden Theorien kann hier nicht näher eingegangen werden. Einige allgemeine Bemerkungen mögen jedoch die Richtung neuer Überlegungen zu diesen Problemen andeuten.

Während die bisher betrachteten Prozesse der Biogenese sich in der Gasphase, im wäßrigen Medium oder in trockenen Ansammlungen unbegrenzter Mengen organischer Moleküle abspielten, bildete für den weiteren Ablauf der Evolution zu lebenden Systemen die Bildung räumlich abgegrenzter Komplexe von Makromolekülen eine wesentliche Voraussetzung. Die unter Herausbildung übermolekularer Strukturen erfolgende Entstehung abgegrenzter Systeme war ein erster Schritt bei der Herausbildung von »Individuen«, in denen sich die wesentlichen Lebensprozesse entwickeln konnten. In der Biogeneseforschung fand demzufolge das Problem der Entstehung präzellularer Strukturen besondere Beachtung. Es waren vor allem Oparin und Fox, die in Modellexperimenten zu klären versuchten, ob aus abioten gebildeten organischen Verbindungen nach dem Prinzip der Selbstorganisation durch spontane Aggregation entsprechende Strukturen gebildet werden. Oparin hat seit langem darauf hingewiesen, daß bei der Entstehung der Molekülaggregate die Koazervatbildung eine wesentliche Rolle gespielt haben könnte. Es handelt sich dabei um die Bildung kleiner Tröpfchen durch Zusammenfließen der Lösungsmittelhüllen von Makromolekülen oder Makromolekülkomplexen, die vom umgebenden Medium durch eine ausgeprägte Grenzschicht gesondert sind. Es wurde nachgewiesen, daß in solchen Koazervattröpfchen ein Stoffumsatz möglich ist, wenn in sie entsprechende Enzyme eingebaut wurden und in der Umgebung der Koazervate umsetzbare Stoffe vorhanden sind.

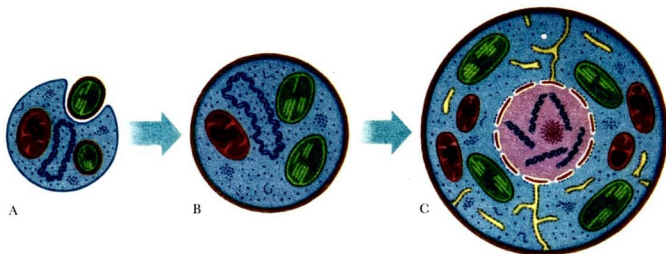
In Modellversuchen gelang Fox 1959 die Herstellung eines anderen Typs möglicher präbioti-



Nobelpreisträger Manfred Eigen (geb. 1927) während eines Vortrags über den Ursprung des genetischen Codes, den er 1979 an der Friedrich-Schiller-Universität Jena hielt

scher Strukturen, die er »Mikrosphären« nannte. Durch Auflösen der von ihm thermisch hergestellten Proteinoiden in warmem Wasser und anschließendes Abkühlen erhielt er kleine Proteinoidkügelchen von etwa 0,5 bis 80 μm Durchmesser, die eine dichtere Oberflächenschicht aufwiesen und im Verlauf einiger Tage in der Mutterlösung knospenartige Auswüchse bildeten. Es gelang, Nucleinsäuren in Mikrosphären einzubauen. Besonderes Interesse verdient schließlich die Mitteilung, daß 1973 durch Einwirkung einer ATP-Lösung auf Mikrosphären in diesen eine Synthese von Oligonucleotiden des Adenins ausgelöst wurde. Proteinoid-Mikrosphären können somit als Modellsysteme betrachtet werden, die eine Reihe von Eigenschaften aufweisen, wie wir sie sonst an lebenden Zellen beobachten. Das betrifft solche Phänomene wie Wachstum, Sprossung, Zweiteilung, osmotische Reaktionen und Wechselwirkungen mit Nucleinsäuren sowie einfache Stoffumsätze. Es erscheint so verständlich, daß der Frage nach den Mechanismen der Selbstorganisation der Proteinoid-Mikrosphären in den letzten Jahren besondere Beachtung fand.

Großes Interesse erregte im Rahmen der Biogeneseforschung eine Theorie der molekularen Evolution des Nobelpreisträgers Manfred Eigen (geb. 1927), mit der er 1971 erstmals versuchte, die »Selbstorganisation der Materie und die Evolution biologischer Makromoleküle« mit Hilfe reaktionskinetischer Überlegungen und mathematischer Formulierungen zu beschreiben, die in der Thermodynamik irreversibler Systeme theoretisch begründet sind. Ziel von Eigens Untersuchungen war es, die in der präbiologischen Evolution erfolgte funktionelle Kopplung der als Informationsmoleküle dienenden Nucleinsäuren mit den Funktionsmolekülen der Enzymproteine sowie die Ausbildung des genetischen Codes und des Übersetzungsmechanismus zu klären. Eine Darstellung dieser wichtigen Theorie geht über den Rahmen des vorliegenden Buches hinaus. Wesentlich für sie ist der Nachweis, daß bereits vor der Entstehung erster belebter Systeme molekulare Reaktionssysteme einer Selektion unterworfen waren, die zur Evolution dieser Systeme führte. Das besondere Verdienst Eigens ist in den theoretischen Verbindungen von Prinzipien der Biologie mit Prinzipien der Physik zu sehen. Er selbst betonte,



Evolution der Zellorganisation der Eukaryoten nach den Vorstellungen der Symbiosetheorie. Mitochondrien und Plastiden sind danach aus prokaryotischen Symbionten hervorgegangen, die von größeren Prokaryoten aufgenommen und zu permanenten Zellorganellen wurden.

daß mit seinen Untersuchungen dem Biologen gezeigt werden soll, »daß Lebensvorgänge von physikalischen Prinzipien kontrolliert werden, die sich einer quantitativen Formulierung nicht entziehen«.

Die Prozesse der chemischen und präbiologischen Evolution dürften im Verlauf von etwa 1 Milliarde Jahren zur Entstehung der ersten prokaryotischen Zellen geführt haben, die sicherlich in vielen Eigenschaften unseren heutigen Bakterien und Blaualgen ähnlich waren. Den Paläontologen ist es in den letzten Jahren gelungen, in ältesten präkambrischen Sedimentgesteinen fossile Lebensspuren nachzuweisen. So wurden in den kohlgigen Hornsteinen und Tonschiefern der Fig-Tree-Formation Südafrikas bakterienähnliche Organismenreste gefunden, deren Alter etwa 3,1 Milliarden Jahre beträgt. Noch älter sind kugelförmige Strukturen von 10 bis 30 μm Durchmesser, die in der 3,4 Milliarden Jahre alten Onverwacht-Formation gefunden wurden und möglicherweise auch organischen Ursprungs sind.

Da die Deutung ältester Lebensspuren auf Grund der Strukturarmut einfachster Zellen stets mit vielen Unsicherheitsfaktoren verbunden ist, bedeutete es für die Sicherheit entsprechender Aussagen einen großen Fortschritt, als seit dem Ende der sechziger Jahre mit der Verfeinerung

der Analysentechnik auch die chemische Identifizierung typischer Moleküle organischen Ursprungs für den Nachweis einer früheren Lebenstätigkeit herangezogen werden konnte. Es begann sich so neuerdings eine Molekularpaläontologie zu entwickeln, von der im letzten Jahrzehnt bereits eine Reihe von Chemofossilien identifiziert wurden, die den Schluß stützen, daß unsere Erde bereits vor über 3 Milliarden Jahren von einfachsten Mikroorganismen belebt war.

Mit der Entwicklung erster Organismen, die über die Fähigkeit zur Photosynthese verfügten, begann auf der Erde die Ausbildung einer oxydativen Atmosphäre. Die Anreicherung des bei der Photosynthese ausgeschiedenen Sauerstoffs ging zunächst langsam vor sich. Man nimmt an, daß gegen Ende des Präkambriums vor etwa 0,6 bis 1 Milliarde Jahren der Sauerstoffgehalt der Luft erst auf einige Prozent angestiegen war, so daß damals tierisches Leben möglich wurde.

Es überrascht, daß die Entwicklung der höheren Zellen der Eukaryoten aus den ältesten Prokaryoten wahrscheinlich längere Zeit in Anspruch genommen hat als die Herausbildung von Prokaryoten aus den ersten abioten entstandenen organischen Verbindungen. Man nimmt an, daß die Eukaryotenzellen »erst« vor etwa 1,5 Milliarden Jahren entstanden sind. Über die Entwicklung ihrer typischen Zellorganisation gibt es unterschiedliche Vorstellungen, von denen die »Symbiosetheorie« während der letzten Zeit zunehmend in den Mittelpunkt des Interesses rückte. Unsere Abbildung veranschaulicht den Grundgedanken dieser Theorie, nach der die höhere Zelle durch die symbiontische Vereini-

gung mehrerer Typen von Prokaryoten entstanden ist. Mitochondrien und Plastiden sind danach aus bakterien- oder blaualgengähnlichen Symbionten hervorgegangen, die von anderen größeren Prokaryoten aufgenommen und zu permanenten Zellorganellen wurden. Diese Theorie wurde bereits 1883 von dem Botaniker Schimper für die Herkunft der Chloroplasten begründet und 1890 von Altmann für die Mitochondrien übernommen.

Mit der Entwicklung der Molekularbiologie konnte eine Reihe wichtiger Argumente für sie beigebracht werden. So handelt es sich bei den Mitochondrien und Chloroplasten um Organellen mit eigener Vermehrungsfähigkeit, die über einen

eigenen genetischen Apparat mit DNA, RNA sowie Ribosomen verfügen und zur Proteinsynthese fähig sind. Die Ribosomen dieser Zellorganellen ähneln mehr Bakterienribosomen als jenen im Grundcytoplasma der eigenen Zelle. Bemerkenswert ist schließlich, daß die DNA-Moleküle der Mitochondrien und Chloroplasten ringförmig wie Bakterienchromosomen sind. Trotz dieser überraschenden Befunde darf nicht übersehen werden, daß es auch Einwände gegen die Symbiosetheorie der Eukaryotenentstehung gibt. Künftige Fortschritte der Molekulargenetik werden von entscheidender Bedeutung bei der Klärung dieses wichtigen Problems der Evolutionslehre sein.



In den ersten Tagen des 20. Jahrhunderts besuchte Ernst Haeckel den tropischen Urwald von Tjibodas am Abhang des Vulkans Gedeh auf Djawa. In seinem Reisebericht »Aus Insulinde« und in mehreren Aqua-

rellen hat er uns ein eindrucksvolles Bild von der Lebensfülle dieses Ökosystems vermittelt. Dieser in etwa 1500m Höhe liegende primäre Urwald blieb bis zur Gegenwart fast unberührt.

Leben und Umwelt

Es gibt wenige Begriffe der Biologie, die in den letzten Jahren so sehr in den Blickpunkt der Öffentlichkeit gerückt sind, wie die Begriffe »Umwelt« oder »Ökologie«. Sie betreffen einen Wesenszug der Lebewesen, den wir in unseren bisherigen Betrachtungen nur beiläufig berücksichtigt hatten, nämlich die Beziehungen der Organismen zu ihrer Umgebung. Wir sind gewohnt, die Lebewesen als selbstregulierende und selbstoptimierende Systeme zu charakterisieren, die über die Fähigkeit verfügen, sich für einen bestimmten Zeitraum in allen wesentlichen Eigenschaften relativ konstant zu erhalten. Ein Organismus ist aber nicht völlig autonom, sondern in vielfältiger Hinsicht mit seiner Umgebung verknüpft, mit der er ständig Stoffe, Energie und Informationen austauscht. Er stellt somit ein offenes System dar, dessen relative Konstanz sich im ständigen Durchfluß der Stoffe und Energien erhält und somit als ein »Fließgleichgewicht« erweist.

Ernst Haeckel wies bereits 1866 auf die außerordentliche Bedeutung der Beziehungen der Organismen zu ihrer Umgebung hin und bemängelte, daß bis dahin diese Problematik in keiner Weise ihrer Bedeutung entsprechend wissenschaftlich untersucht worden war. Er forderte nachdrücklich die Behebung dieses Mangels und prägte für das erst zu begründende Forschungsgebiet den Begriff »Ökologie«. Die von ihm angegebene Definition dieses Gebietes der Biologie hat nach einem Jahrhundert nichts an Aktualität eingebüßt. Haeckel schrieb 1866: »Unter Ökologie verstehen wir die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt, wohin wir im

weiteren Sinne alle Existenzbedingungen rechnen können. Diese sind teils organischer, teils anorganischer Natur.« Wenn Haeckel an anderer Stelle die Ökologie als Wissenschaft über die Ökonomie der Natur bezeichnete und dies zugleich in der Benennung des Gebietes zum Ausdruck brachte (vom griechischen Wort »Oikos« für Haushalt), so wurde im Grunde damit ein Programm formuliert, dem eigentlich erst die moderne Ökologie der Gegenwart gerecht wird.

Vom Ökologen werden Umweltbeziehungen auf den verschiedensten Integrationsstufen der Lebewesen untersucht. Die artspezifische Auseinandersetzung des einzelnen Individuums mit seiner jeweiligen Umwelt erforscht die Autökologie, ein Gebiet, das in Fragestellung und Untersuchungsmethoden enge Beziehungen zur Physiologie zeigt. Mit den Umweltbeziehungen der Populationen beschäftigt sich die Populations- oder Demökologie. Gegenstand der Synökologie oder Systemökologie sind die komplexen Wechselwirkungen zwischen den verschiedenartigen Angehörigen von Organismenverbänden sowie deren mannigfache Beziehungen zu ihrer Umgebung.

Unser Anliegen wird es sein, grundlegende Begriffe und Gesetzmäßigkeiten der Ökologie zu charakterisieren und der Frage nachzugehen, warum ökologischen Problemen, die noch vor wenigen Jahren nur die Biologen interessierten, in ständig steigendem Maße weltweite Beachtung geschenkt wird. Wir werden uns dabei insbesondere mit einigen allgemeinen Erkenntnissen bei der Erforschung ökologischer Systeme vertraut machen.

Ökosysteme

Es ist eine jedermann geläufige Erkenntnis, daß die Individuen der verschiedenen Organismenarten nicht regellos über die Erdoberfläche verteilt sind. In einem Buchenwald finden wir nicht dieselben Pflanzen und Tiere wie in einem Fichtenwald. Ein Teich wird von anderen Organismenarten besiedelt als ein Bach. Wir bezeichnen die Gemeinschaft der Lebewesen, die einen bestimmten Lebensraum bewohnen und sich infolge ähnlicher Umweltansprüche und wechselseitiger Abhängigkeit hier erhalten kön-

nen als Lebensgemeinschaft oder »Biozönose«. Die spezifische Lebensstätte einer Biozönose wird ihr »Biotop« genannt.

Biotop und Biozönose bilden eine Einheit, für die der sowjetische Ökologe Sukatschew die Bezeichnung »Biogeozönose« prägte. Er versteht darunter eine Biozönose in der Wechselwirkung mit der gesamten natürlichen Umwelt. Sie umfaßt nach seinen Worten »die Gesamtheit der gleichartigen Naturscheinungen auf einem bekannten Abschnitt der Erdoberfläche (Atmosphäre, Gesteine, Vegetation, Tierwelt und Mikroorganismen, Boden und hydrologische Bedingungen)«. Biogeozönosen lassen sich viel-



Giraffen im Übergangsgebiet von der Steppe zum Bergwald am Abhang des Meru



Zu den meistuntersuchten Ökosystemen des Meeres gehören die Korallenriffe. Ernst Haeckel hat uns seine persönlichen Eindrücke von der Lebensfülle der Korallenriffe des Roten Meeres, die er 1873 untersuchte, in einem eindrucksvollen Aquarell überliefert.

fach deutlich abgrenzen, wie etwa ein Teich mit den darin lebenden Pflanzen, Tieren und Mikroorganismen oder eine kleine Insel mit ihren Bewohnern. Größere Biogeozönosen können andererseits in solche niedriger Ordnung untergliedert werden. Kenntnis und Erfassung der vorkommenden Biogeozönosen beruhen heute noch weitgehend auf der Beschreibung und dem Vergleich verschiedener Biogeozönosetypen. Die Ursachen des Zusammenhalts der verschiedenartigen Mitglieder einer Biozönose sind meist nur unvollkommen bekannt. Von einer quantitativen Analyse der Zusammenhänge ist der Ökologe im allgemeinen noch ein ganzes Stück entfernt.

Obwohl im konkreten Fall die Untersuchung der Biogeozönosen selten über deren qualitative Beschreibung hinaus fortgeschritten ist, lassen

sich doch allgemeine Aussagen machen. Wichtig für das Verständnis des Wesens einer Biogeozönose ist ihr Systemcharakter. Wir können sie als ökologisches System oder »Ökosystem« bezeichnen, das aus einer Vielzahl belebter und unbelebter Komponenten besteht, die untereinander in enger Wechselwirkung stehen. Von manchen Ökologen wird der Begriff Ökosystem gleichbedeutend mit Biogeozönose gebraucht. Andere verwenden ihn in allgemeinerem Sinne, während sie unter der Biogeozönose ein ganz bestimmtes, konkretes Ökosystem an einer bestimmten Stelle der Erdoberfläche verstehen. Wir wollen im Weiteren ohne terminologische Spitzfindigkeiten den allgemeinen Begriff »Ökosystem« verwenden.

Ökosysteme sind die funktionellen Grundeinheiten, in die der von Leben erfüllte Raum der Erde, die »Biosphäre«, untergliedert ist. Im Ökosystem ist eine Gemeinschaft von Organismen mit der von diesen bewohnten Umwelt zu einer höheren Einheit vereinigt. Es umfaßt die Gesamtheit der Lebewesen in einem begrenzten Raum der Biosphäre, die dort vorkommende tote organische Substanz und die anorganischen Teile

des Bodens, der Gewässer und der Luft. Allerdings bildet nicht jede Vereinigung von Lebewesen mit ihrer Umgebung ein Ökosystem. Ein solches liegt nur dann vor, wenn die Kombination von Organismen mit ihrer Umwelt sich durch eine bestimmte Stabilität und innere Stoffkreisläufe auszeichnet. Ein vergänglicher Regenwassertümpel mit seinen mehr oder weniger zufällig hineingelangten Bewohnern kann somit noch nicht als Ökosystem bezeichnet werden.

Jedes Ökosystem ist durch eine bestimmte Struktur und funktionelle Wechselbeziehung seiner Komponenten charakterisiert. Es umfaßt vier Hauptbestandteile:

1. Anorganische Bestandteile mit den Grundelementen und Verbindungen der Umwelt, aber auch Energiequellen wie Wärme und Licht.
2. Erzeuger oder »Primärproduzenten«, die als autotrophe Organismen aus anorganischen Bestandteilen organische Verbindungen aufbauen. In der Regel handelt es sich um grüne Pflanzen, die zur Photosynthese befähigt sind.
3. Verbraucher oder »Konsumenten«, die sich als heterotrophe Organismen von anderen Organismen oder deren Produkten ernähren. Zu ihnen zählen die Mehrzahl der Tiere und der Mensch.
4. Zerleger oder »Destruenten«, die als heterotrophe Organismen die komplexen Moleküle toter organischer Stoffe abbauen. Zu ihnen zählen Bakterien und Pilze.

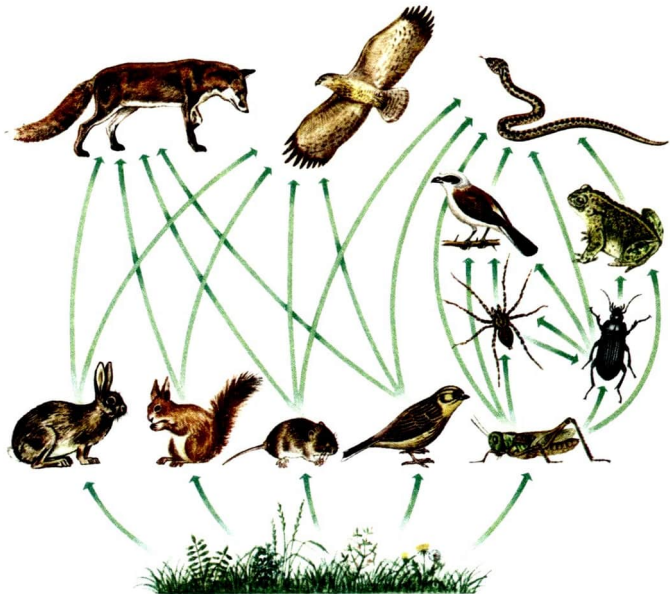
Zur Charakterisierung eines bestimmten Ökosystems ist die Erfassung seines Artenbestandes erforderlich. Neben den Organismenarten, die stets im Ökosystem vorkommen und sich dort vermehren, findet man auch regelmäßige Gäste, die den Lebensraum nur zeitweilig aufsuchen, sowie zufällig anwesende Organismen aus benachbarten Ökosystemen. Besondere Bedeutung hat die Erkennung der regelmäßig vorkommenden Charakterarten. Es fällt auf, daß unter ihnen nur wenige Arten vorhanden sind, die in großer Individuenzahl vorkommen und einen großen Anteil der Biomasse bilden. Man bezeichnet diese dominierenden Arten vielfach als »Dominanten« des Ökosystems. Neben ihnen finden sich zahlreiche Arten, die immer nur in geringer Individuenzahl auftreten.

Für das volle Verständnis eines Ökosystems genügt es nicht, die in ihm vorkommenden Organismenarten zu erfassen sowie deren räumliche und zeitliche Verteilung und Individuenzahl zu bestimmen. Neben einer Untersuchung der Struktur des Systems ist die Erfassung der funktionellen Zusammenhänge von wesentlicher Bedeutung. Ganz allgemein ergibt sich dabei, daß Ökosysteme als offene Systeme betrachtet werden müssen, die in energetischer und stofflicher Hinsicht gegen ihre Umgebung nicht völlig isoliert sind. Der Zusammenhalt eines solchen offenen Systems wird durch die Wechselwirkung seiner Elemente gewährleistet. Das Verknüpfungsgefüge der verschiedenen Organismenarten des Ökosystems ist in erster Linie durch ernährungsbiologische Abhängigkeit bedingt. Die Beziehungen zwischen Erzeuger und Verbraucher eines Ökosystems kann man als seine Ernährungsstruktur oder »trophische Struktur« bezeichnen.

Energiefluß und Stoffwechsel im Haushalt der Natur

Wir haben im vorausgehenden Kapitel das Wesen der Ökosysteme kurz charakterisiert und einen ersten Überblick ihrer Struktur gegeben. Für ein tiefgehendes Verständnis ist es jedoch erforderlich, die funktionellen Beziehungen zwischen den einzelnen Gliedern eines Ökosystems näher zu betrachten sowie den Weg von Energie und stofflicher Materie im System zu verfolgen. Wir gelangen dabei zur Erkenntnis von Gesetzmäßigkeiten, die nicht nur von theoretischem Interesse für das Verständnis ökologischer Zusammenhänge sind, sondern darüber hinaus unmittelbare Bedeutung für das Leben des Menschen haben.

Alle Energie, die für die Entwicklung von Lebewesen und den Unterhalt der Lebensprozesse in einem Ökosystem erforderlich ist, kommt letzten Endes aus dem Sonnenlicht. Die grünen Pflanzen bauen als Primärproduzenten mit Hilfe der Strahlungsenergie der Sonne aus anorganischen Stoffen die energiereichen orga-



Nahrungsbeziehungen in einer Wald-Biozönose

nischen Verbindungen auf. Von diesen Produkten der Pflanzenwelt zehren direkt oder indirekt alle übrigen Organismen. Wir hatten sie zunächst als die großen Gruppen der Konsumenten und Destruenten den Primärproduzenten gegenübergestellt. Bei näherer Betrachtung ergibt sich jedoch, daß unter den Verbrauchern wiederum verschiedene Gruppen unterschieden werden müssen. Unmittelbare Nutznießer der Pflanzenproduktion sind die Pflanzenfresser (Herbivoren), die man als Primärkonsumenten bezeichnen kann. Diese werden von Sekundärkonsumenten, den Fleischfressern (Carnivoren) verzehrt. Von letzteren können sich wiederum Tertiärkonsumenten ernähren.

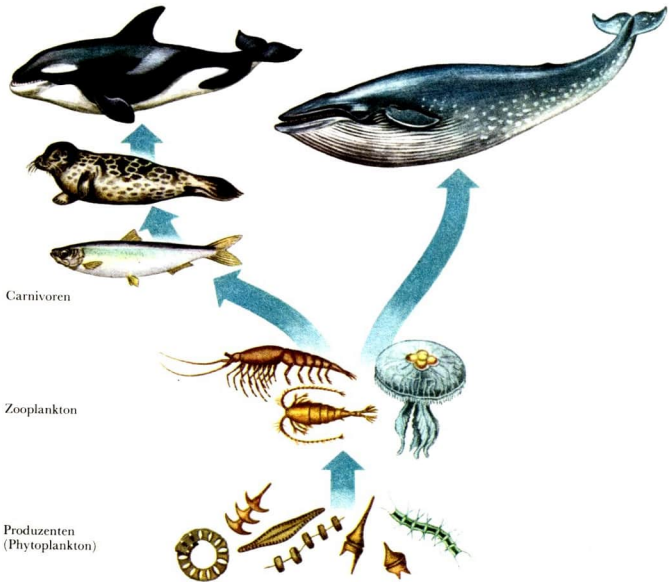
Wir bezeichnen die durch die Ernährung bedingte Abhängigkeitsfolge der Organismen mit einseitig gerichteter Weitergabe von Biomasse als Nahrungskette. In einer Nahrungskette kann man verschiedene Ernährungsstufen oder »trophische Ebenen« unterscheiden. In unserem Beispiel wurde die erste trophische Ebene von den grünen Pflanzen, die vierte hingegen von den Tertiärkonsumenten besetzt, die als Gipfelraubtiere gewissermaßen an der Spitze der Stufenfolge stehen. Der Ökologe unterscheidet neben dem geschilderten Typ einer »Räuberkette« auch andere Formen von Nahrungsketten wie »Parasitenketten« oder »Detritusketten«, die von abgestorbener Biomasse ausgehen. Nahrungsketten sind häufig verzweigt oder zu komplizierten Nahrungsnetzen verknüpft, da einerseits derselbe Organismus von verschiede-

nen Konsumenten verzehrt werden kann, andererseits derselbe Räuber oft verschiedene Beutearten frisst. Viele Tiere ernähren sich schließlich, wie auch der Mensch, als Allesfresser von pflanzlicher wie von tierischer Nahrung und damit von Organismen verschiedener trophischer Ebenen.

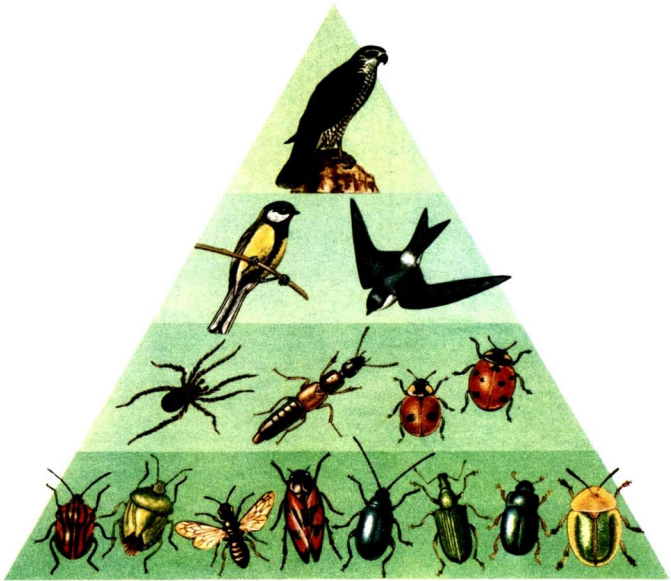
Obwohl jedes Ökosystem Besonderheiten der Verknüpfung seines Nahrungsnetzes aufweist, sind doch allgemeine Prinzipien in den quantitativen Beziehungen der Ernährungsstufen erkennbar. In den meisten Biozönosen nimmt sowohl die Menge der Individuen wie die Biomasse von den primären über die sekundären Konsumenten zu den Gipfelraubtieren stetig ab. Unsere

Abbildung veranschaulicht diese nach seinem Entdecker als »Eltonsche Zahlenpyramide« bezeichneten quantitativen Beziehungen am Beispiel der Tierwelt einer Wiese. Man kann die Größen der Ernährungsstufen auch durch die Energiebeträge ausdrücken, die in den jeweiligen Biomassen oder trophischen Ebenen enthalten sind, und kommt dann zu einer Pyramide der Energiestufen.

Beim Übergang der Energie von einem Organismus zu anderen oder von einer Ernährungsstufe zur nächsten wird ein Teil der verfügbaren Energie nicht aufgenommen, ein Großteil in Wärme umgewandelt und ein dritter Anteil veratmet. Man schätzt, daß demzufolge beim Über-



Beispiel einer marinen Nahrungskette



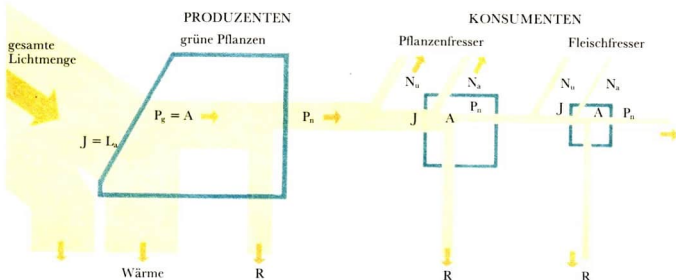
Elton'sche Zahlenpyramide der quantitativen Beziehungen der Ernährungsstufen einer Wiese

gang von den Primärproduzenten zu den Primärkonsumenten nur 1 Prozent der in den Primärprodukten verfügbaren Energie, bei den folgenden Schritten jeweils 10 Prozent in die nächste Ernährungsstufe übernommen werden. Eine Folge dieser starken Abnahme der Energie ist die Tatsache, daß Nahrungsketten nur eine begrenzte Länge aufweisen und in ihrem Verlauf die Anzahl der Organismen abnimmt. Da mit der Länge einer Nahrungskette die am Ende verfügbare Energiemenge abnimmt, können sich pro Flächeneinheit beispielsweise mehr Menschen von Pflanzennahrung als von tierischen Produkten ernähren.

Unsere Abbildung veranschaulicht in schematischer Weise diesen Energiefluß durch die ver-

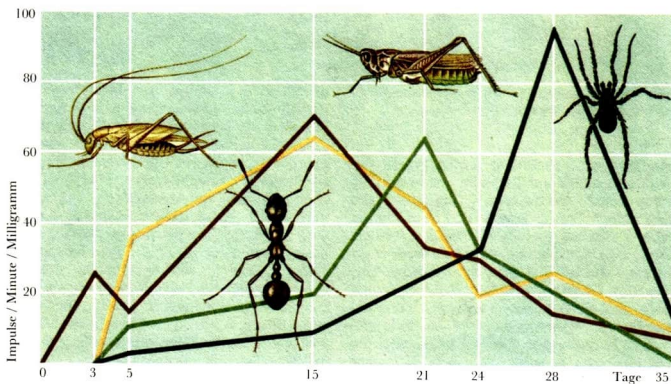
schiedenen Ernährungsstufen eines Ökosystems. Die Vierecke repräsentieren den Bestand an Biomasse der verschiedenen Ernährungsstufen. Von dem verzweigten Kanalsystem wird der Energiefluß durch den Organismenverband des Ökosystems veranschaulicht. In der Abbildung wird nicht nur die Abnahme der Energie im Verlauf der Nahrungskette deutlich, sondern zugleich gezeigt, daß der Energiefluß auf einem Einbahnweg durch die Organismen verläuft.

Im konkreten Fall erweist es sich als außerordentlich schwierig, die verzweigten Wege des Nahrungs- und Energieflusses im Ökosystem zu verfolgen. Während der Ökologe dabei früher weitgehend auf biologische Beobachtungen und indirekte Schlüsse angewiesen war, verfügt er heute mit den radioaktiven Isotopen über ein Werkzeug, das ihn die verwinkelten funktionellen Zusammenhänge aufzuklären hilft. Zu welchen Ergebnissen die Anwendung der Tra-

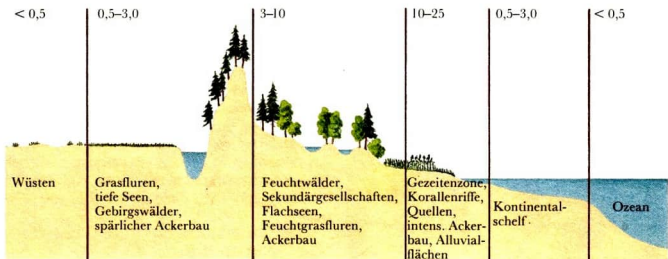


Vereinfachte Darstellung des Energieflusses durch die verschiedenen Ernährungsstufen eines Ökosystems. Vierecke repräsentieren den Organismenbestand, das verzweigte Kanalsystem den Energiefluß. A assimilierte Energie, I Energieeinlaß, N_a nicht assimilierte Energie, P_g Bruttoproduktion, P_n Nettoproduktion, R Energieverlust durch Atmung

ermethode in der ökologischen Feldforschung führt, wird in der Abbildung gezeigt. Zu Beginn des Versuchs wurde auf einer Versuchsfläche jede Pflanze einer bestimmten Art durch Einbringen einer Lösung radioaktiver Verbindungen in die Halme markiert. Durch Messung der Radioaktivität verschiedener Tierarten dieses Lebensraumes konnte dann der Weg der Isotope durch die Organismen verfolgt und damit fest-



Bestimmung der zeitlichen Reihenfolge, in der radioaktiv markierte Pflanzennahrung in die Primär-, Sekundär- oder Tertiärkonsumenten übergeht



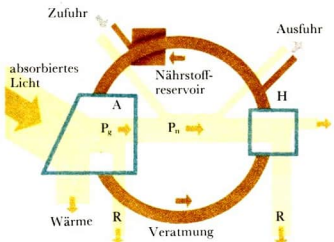
Brutto-Primärproduktion (Trockengewicht/ m^2/Tag) verschiedener Gebiete der Erde im Jahresdurchschnitt

Biogeochemische Kreisläufe

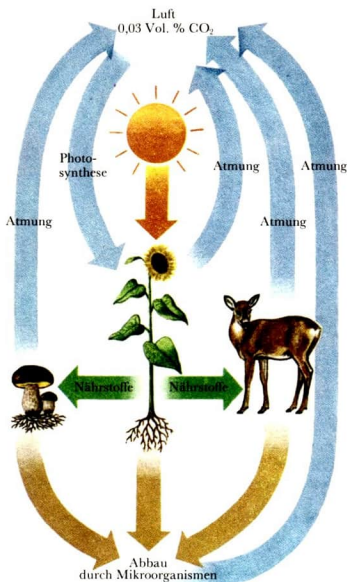
gestellt werden, in welcher Reihenfolge die radioaktive Pflanzennahrung in die Primär-, Sekundär- oder auch Tertiärkonsumenten übergeht.

Wir haben den Nahrungs- und Energiefluß allgemein beschrieben. Welche Lebensfülle sich in einem konkreten Ökosystem tatsächlich entwickelt, hängt vom Umfang der Primärproduktion in diesem Bereich ab. Die Produktivität der verschiedenen Lebensbereiche unseres Planeten kann sehr unterschiedlich sein (Abbildung). Sie erreicht ihre höchsten Werte in bestimmten Flachwassergebieten, wie Gezeitenzonen oder Korallenriffen, sowie in Landgesellschaften auf Alluvialflächen und in Gebieten intensiven Ackerbaus. Hier ergeben sich Produktionsraten von 10 bis 20 g Trockengewicht organischen Materials pro Quadratmeter und Tag. Die geringste Produktivität weisen Wüstengebiete und Bereiche des freien Ozeans mit weniger als 0,5 g auf. Diese Unterschiede der Primärproduktivität werden vor allem durch die örtliche Zufuhr von Nahrungsstoffen und Sonnenenergie bedingt. Dabei bestehen keine wesentlichen Unterschiede zwischen Ökosystemen des Landes oder der Gewässer. Für große Wassermassen ergibt sich allerdings der Nachteil, daß an jenen Stellen bereits ein erheblicher Teil der anfallenden Lichtenergie durch das Wasser absorbiert sein kann, wo ein maximaler Mineralnachschieb für den Aufbau organischer Stoffe gegeben ist.

Zu den allgemeinsten Erkenntnissen der Ökologie zählt die Feststellung, daß die Energie im Ökosystem einen Einbahnweg durchläuft, die am Aufbau der Organismen beteiligten Elemente hingegen zirkulieren (Abbildung). Ihre Atome können wiederholt zwischen den Lebewesen und unbelebten Anteilen des Ökosystems ausgetauscht werden und im Laufe der Zeit immer



Vereinfachtes Energieflußdiagramm mit eingezeichnetem biogeochemischem Zyklus. Es wird das Zirkulieren der Materie im Gegensatz zum Einbahnweg der Energie durch das Ökosystem deutlich. A Autotrophe, H Heterotrophe, Pg Bruttoproduktion, Pn Nettoprimärproduktion, R Energieverlust durch Atmung



Der Kreislauf des Kohlenstoffs in der Natur

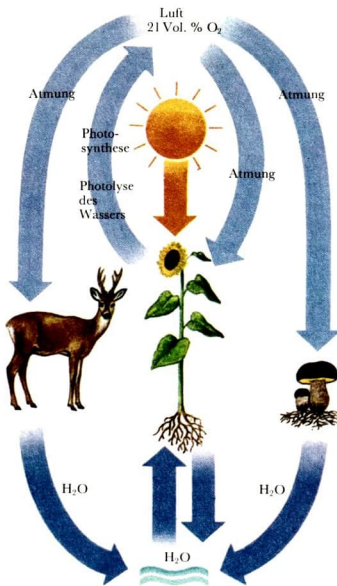
wieder zum Aufbau neuer Organismen dienen. In unseren Abbildungen sind in stark vereinfachter Form die wichtigen biogeochemischen Kreisläufe des Kohlenstoffs, Sauerstoffs und Stickstoffs dargestellt.

Alle organischen Moleküle der Lebewesen gehen letzten Endes auf die Photosynthese zurück, durch die der im CO_2 der Luft enthaltene Kohlenstoff in die Organismen eingeschleust wird. Über die Nahrungsketten nimmt der Kohlenstoff seinen Weg von den autotrophen Pflanzen in den Körper der Tiere und anderer heterotropher Organismen, wie etwa der Pilze. Seine Rückführung in die Atmosphäre in Form von CO_2 erfolgt einerseits durch die Atmung der

Produzenten und Konsumenten. Der endgültige Abbau jener organischen Verbindungen, die im Körper der Lebewesen festgelegt sind, erfolgt nach deren Tod durch die Gruppe der Destruenten, zu denen die Bakterien und Pilze gehören. Da sich mit der Tätigkeit dieser Destruenten der Kreislauf der Stoffe im Ökosystem schließt, sind sie für die Aufrechterhaltung des Gleichgewichts im System von größter Bedeutung. Das gilt selbstverständlich nicht nur für den Kohlenstoff, sondern für alle biologisch wichtigen Elemente.

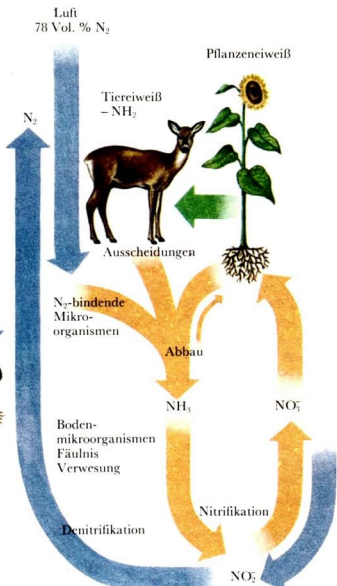
Über die Prozesse der Atmung und Photosynthese ist der Kreislauf des Kohlenstoffs eng mit jenem des Sauerstoffs verknüpft. Der gesamte Sauerstoff unserer Atmosphäre ist im Verlaufe der Erdgeschichte aus der photosynthetischen Tätigkeit der Pflanzen hervorgegangen und letztlich auf die Photolyse des Wassers zurückzuführen. Es hat sich über lange Zeiträume zwischen dem Auf- und Abbau organischer Moleküle sowie der Bildung und dem Verbrauch von Sauerstoff durch Photosynthese und Atmungsprozesse ein Gleichgewicht eingestellt, das es uns erlaubt, bei Betrachtung geologisch kürzerer Zeiträume von Stoffkreisläufen in den Ökosystemen und der gesamten Biosphäre zu sprechen.

Hier ergibt sich die berechtigte Frage, ob und in welchem Maße der Mensch in jüngster Zeit in diesen Gleichgewichtszustand eingreift. Durch die Erschließung und Verbrennung der als Kohle, Erdöl und Erdgas fossil deponierten Kohlenstoffvorräte, die ja alle auf die Tätigkeit früherer Lebewesen in vergangenen Erdperioden zurückzuführen sind, führt der Mensch gegenwärtig ungeheure Mengen CO_2 der Atmosphäre zu. Gleichzeitig werden große Anteile des Sauerstoffvorrats der Atmosphäre verbraucht. Ein durch die CO_2 -Produktion der Technik verursachter möglicher Anstieg des CO_2 -Gehalts der Luft und der damit zusammenhängende Verbrauch von O_2 müßten durch eine entsprechende Steigerung der Photosynthese auf der Erdoberfläche kompensiert werden, um den bestehenden Gleichgewichtszustand zu erhalten. Allerdings darf diese Problematik nicht zu stark vereinfacht gesehen werden, da auch das $\text{CaCO}_3/\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ -Puffersystem der Weltmeere an der Einstellung des CO_2 -Partialdrucks der Atmosphäre beteiligt ist.



Der Kreislauf des Sauerstoffs in der Natur

Von den biogeochemischen Kreisläufen der übrigen Elemente sei hier nur jener des Stickstoffs näher erwähnt, der für den Aufbau der Proteine und Nucleinsäuren von entscheidender Bedeutung ist. Auf den ersten Blick könnte man meinen, daß die Bereitstellung von Stickstoff für den Stoffwechsel der Lebewesen keine Schwierigkeiten bietet, da in der Atmosphäre 78 Prozent N_2 vorhanden sind. Dieser große Vorrat an molekularem Stickstoff steht den grünen Pflanzen und damit den von ihnen abhängigen Tieren jedoch nicht direkt zur Verfügung, da sie ihren Stickstoff normalerweise als NO_3^- -Ionen aufnehmen. Ein beträchtlicher Teil des von den Pflanzen aufgenommenen Nitrats



Der Kreislauf des Stickstoffs in der Natur

stammt letztlich aus dem Abbau der pflanzlichen und tierischen Substanz, der bei der Fäulnis und Verwesung durch Mikroorganismen bewerkstelligt wird. Von den Tieren werden außerdem ständig stickstoffhaltige Stoffwechselendprodukte wie Harnstoff und -säure ausgeschieden, die ebenfalls einen bakteriellen Abbau erfahren. Endprodukt dieser Abbauprozesse ist NH_3 .

Ammoniak liegt im Boden in Form des NH_4^+ -Ions vor, das von den Bakteriengattungen *Nitrobacter* und *Nitrosomonas* über Nitrit zu Nitrat oxydiert und so den Pflanzen wieder zugänglich wird. Komplikationen ergeben sich für den Kreislauf des Stickstoffs aus der Tatsache, daß manche Bakterien bei Sauerstoffmangel

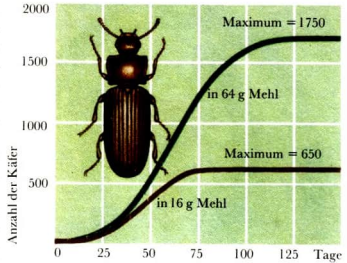
den für den Abbau der organischen Moleküle erforderlichen Sauerstoff aus dem Nitrat entnehmen können. Da bei diesem Prozeß der Denitrifikation ständig N_2 in die Atmosphäre abgeschieden wird, muß zum Ausgleich dieses Verlustes neuer Stickstoff in den Kreislauf eingeschleust werden. Dies geschieht auf mehreren Wegen. So gibt es mehrere im Boden weit verbreitete Bakterien, Blaualgen und Actinomyce-ten, die den Luftstickstoff zu reduzieren und damit in den Kreislauf einzuführen vermögen. Große Bedeutung haben weiterhin die in den Wurzelknöllchen der Leguminosen lebenden Knöllchenbakterien sowie die in Wurzelknöllchen der Erlen oder des Sanddorns vorkommen- den Actinomyce-ten, die ebenfalls Luftstickstoff binden und diesen letztlich den mit ihnen in Symbiose lebenden Pflanzen zugänglich machen. Große Mengen an Nitrat führt schließlich der Mensch den Böden bei der Düngung zu.

Unsere Betrachtungen über den Stickstoff- kreislauf haben gezeigt, daß Mikroorganismen in ihm eine entscheidende Rolle spielen. Ähnliches läßt sich für andere biogeochemische Zyklen nachweisen. Wir kommen damit zu der Erkenntnis, daß die Ökologie der Mikroorganismen von wesentlicher Bedeutung für das Verständnis der funktionellen Zusammenhänge im Ökosystem ist. Es bietet sich hier für dieses sich entwickelnde Forschungsgebiet ein weites Betätigungsfeld.

Die Dynamik der Ökosysteme

Wir haben die Ökosysteme bisher als relative konstante Einheiten der Biosphäre angesehen. Die nähere Betrachtung ergibt jedoch, daß dies nur für begrenzte Zeiträume zutrifft. Die Struktur eines Ökosystems ist ständig kurzfristigen, kleinen Schwankungen unterworfen und zeigt langfristig einseitig gerichtete, nicht wiederhol- bare Veränderungen, die zu einem Wechsel der Ökosysteme führt, den man als »Sukzession« bezeichnet.

Ökologische Prozesse spielen sich nicht an abstrakten Arten ab, sondern an konkreten Po- pulationen, die in einem bestimmten Lebensraum



Logistische Wachstumskurve für zwei Populationen des Mehlkäfers *Tribolium confusum*. Es ist erkennbar, daß die verfügbare Nahrung einen begrenzenden Faktor für das Populationswachstum darstellt.

vorkommen. Veränderungen des Ökosystems nehmen ihren Ausgang von der Dynamik der Populationen. Diese betreffen die Individuenzahl, die Verteilung der verschiedenen Genoty- pen in der Population, die Altersstruktur, das Geschlechterverhältnis oder auch die räumliche Verteilung der Individuen im Biotop. Wir wollen uns hier auf einige Bemerkungen zu dem grund- sätzlichen Problem des Populationswachstums beschränken.

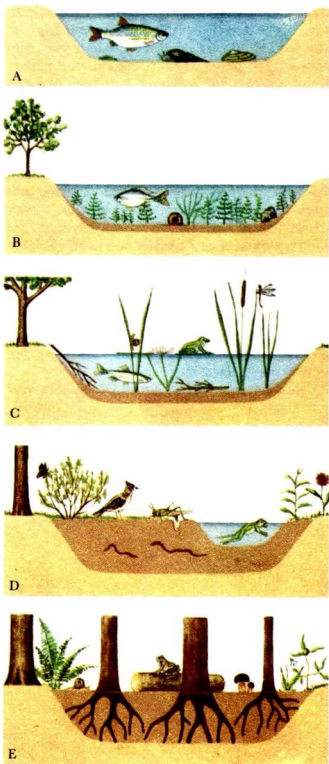
Das Wachstum einer Population wird letztlich durch das Verhältnis ihrer Geburten- und Ster- beziffer bestimmt, die beide durch mannigfache Umweltfaktoren beeinflusst werden. Unter ide- alen Umweltbedingungen werden von den Or- ganismen ständig mehr fortpflanzungsfähige Nachkommen produziert, als zur Erhaltung der Population notwendig wären. Beim Fehlen jeg- lichen Umweltwiderstandes würde sich ein ex- ponentieller Wachstum ergeben. In der natür- lichen Umwelt des Ökosystems wird das Popu- lationswachstum jedoch früher oder später durch hemmende Faktoren begrenzt. Es ergibt sich eine logistische Wachstumskurve. Nach anfänglich schneller Vermehrung wird die Wachstums- geschwindigkeit immer mehr verlangsamt, bis die Individuenzahl einen Höchstwert erreicht, den man als die unter den herrschenden Umwelt- bedingungen gegebene Umweltkapazität be- zeichnen kann. Unsere Abbildung zeigt, daß die

verfügbare Nahrung einen wesentlichen Faktor für die Begrenzung des Populationswachstums und die erreichbare Populationsdichte darstellt.

Im Ökosystem mit seinen zahlreichen Organismenarten wird das Wachstum der verschiedenen Populationen durch zahlreiche biotische und abiotische Faktoren beeinflusst, die untereinander in Wechselwirkung stehen. Eine besondere Bedeutung kommt dabei der Tatsache zu, daß die Organismen nicht nur von ihrer unbelebten Umwelt beeinflusst werden, sondern selbst auf diese zurückwirken, sie modifizieren und verändern können. Die Modifikation des Biotops durch die in einem Ökosystem vorkommenden Lebewesen führt wiederum zu Veränderungen der Lebensgemeinschaft selbst. Für einige Arten werden dabei günstigere Existenzbedingungen geschaffen, andere werden benachteiligt und können im Biotop aussterben. Die so entstehenden sukzessiven Wandlungen des Ökosystems, die als »Sukzession« bezeichnet werden, führen schließlich zu einem relativ stabilen Zustand, wie er im Rahmen der konkreten Bedingungen für das betreffende Gebiet möglich ist. Man bezeichnet diesen Endzustand als »Klimax«.

Unsere Abbildung veranschaulicht als einfaches Beispiel einer natürlichen Sukzession die Verlandung eines Teiches. Durch Ablagerung des eingeschwemmten und vom Wind herbeigetragenen Materials wird die Tiefe des Teiches allmählich verringert. Er wird zunehmend von Sumpfpflanzen besiedelt, die den Wasserspiegel einschränken und mit ihren Wurzeln die Bodenablagerungen verfestigen. Der Teich wächst allmählich zu, die Wasserbewohner verschwinden und über mehrere Sukzessionsstadien wird das verlandete Gebiet schließlich in den Wald integriert.

Da die außerordentlich komplexen Verhältnisse in natürlichen Ökosystemen eine Analyse der funktionellen Zusammenhänge der Sukzessionen sehr erschweren, sind für den Ökologen Modelluntersuchungen mit übersichtlichen Bedingungen eine wertvolle Hilfe zur Aufklärung dieser Verhältnisse. In der Abbildung ist ein einfaches Sukzessionsmodell dargestellt, das im Laborversuch die Untersuchung von Prinzipien der ökologischen Sukzession ermöglicht, die eine im Erlenmeyerkolben befindliche Kultur kleiner Wasserorganismen im Verlauf einiger Wochen



Ökologische Sukzession vom Teich (A, B, C) zur Grasflur (D) und schließlich zum Wald (E)

durchläuft, wenn man einer stabilen Altkultur neues Kulturmedium zufügt. Die Altkultur zeichnet sich durch einen Artenreichtum an Diatomeen, Grünalgen, Flagellaten und Rädertier-

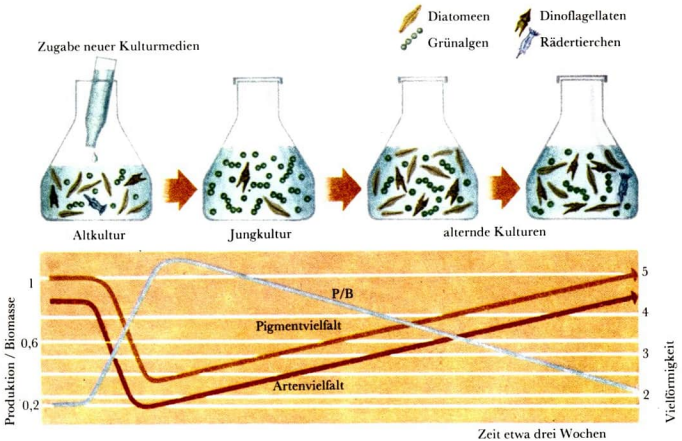
chen aus. Da die produzierte Nahrung nahezu wieder von den Organismen verbraucht wird, ist das Verhältnis der Nettoproduktion zur Biomasse (P/B) gering. Durch Zugabe von neuem Kulturmedium zur Altkultur wird eine ökologische Sukzession ausgelöst. Während die Artenzahl zurückgeht, steigt das Verhältnis P/B an. Dies bedeutet, daß im Anfangsstadium die Heterotrophie von der Autotrophie stark überstiegen wird. Im Verlauf von etwa drei Wochen stellt sich allmählich wieder der alte Zustand mit großem Artenreichtum und geringer Nettoproduktion ein. Es bildet sich erneut das Gleichgewicht einer Altkultur aus, das als Klimax des Sukzessionsmodells anzusehen ist.

Obwohl die Sukzessionen natürlicher Ökosysteme bisher meist nur in qualitativer Hinsicht untersucht und dabei vor allem der Wechsel der vorkommenden Arten beschrieben wurde, lassen sich doch einige allgemeine Aussagen über den Ablauf der Sukzessionen machen:

1. Das Spektrum der in einem Ökosystem vor-

kommenden Organismenarten verändert sich mit der Sukzession ständig. Arten, die bei der Neubesiedlung eines Gebietes wichtig sind, können im Laufe der Zeit zurücktreten und werden durch andere ersetzt.

2. Mit der Sukzession vermehrt sich die Biomasse und der Bestand an totem organischen Material im Ökosystem. Es ist bemerkenswert, daß dabei nicht nur die Menge, sondern auch die Vielfalt der vorhandenen organischen Stoffe zunimmt. Beide Prozesse haben eine Veränderung der physikalischen und chemischen Beschaffenheit der Umwelt zur Folge und sind letztlich zwei Hauptfaktoren für den Wandel des Artenspektrums.
3. Die Artenmannigfaltigkeit steigt vielfach mit der Sukzession an. In früheren Sukzessionsstufen wird oft eine größere Vielfalt an autotrophen Organismen erreicht, während die Mannigfaltigkeit der heterotrophen Pflanzen und Tiere sowie jene der Mikroorganismen in späteren Sukzessionsstufen größer wird.



Laboratoriumsmodell zur Veranschaulichung der ökologischen Sukzession. Erläuterung im Text.

4. Im Verlauf der Sukzession läßt sich eine Verringerung der Nettoproduktion im Ökosystem feststellen. Während beispielsweise in einem jungen, überwiegend autotrophen Wald ein großer Überschuß an Biomasse in Form von Holz gespeichert wird, werden im Verlaufe der Sukzession die verschiedenen Bereiche des Ökosystems zunehmend von Heterotrophen besiedelt, die den Zuwachs an organischen Stoffen in steigendem Maße verbrauchen. Im stabilen Klimax-Wald entsteht dann ein kompliziertes Netzwerk von Nahrungsbeziehungen, in dem auch die zerfallenden organischen Stoffe von Destruenten völlig verbraucht werden.

Für die Land- und Forstwirtschaft des Menschen ergibt sich aus den Gesetzmäßigkeiten der ökologischen Sukzession die Konsequenz, daß eine Abschöpfung großer Biomasseerträge nur in frühen Sukzessionsstadien gelingt, wenn eine große Nettoproduktion vorliegt. Der Mensch nutzt somit vor allem Anfangsphasen der Ökosysteme mit nur wenigen oder einem Primärproduzenten, wie wir sie extrem in den Monokulturen vor uns haben. Er erkaufte den hohen Ertrag allerdings mit Instabilitäten, die in solchem Frühstadium eines Ökosystems vorhanden sind.

Das Problem des Umweltschutzes

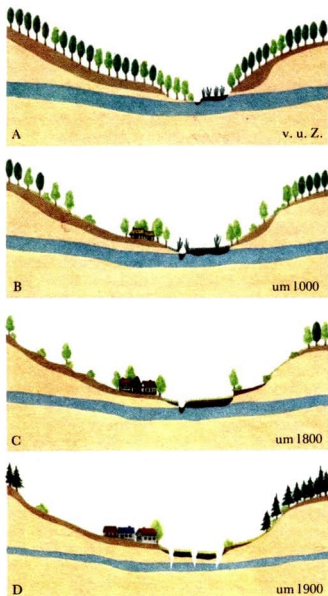
Der Mensch hat in den wenigen Jahrtausenden, seit er dazu übergang, durch Ackerbau und Viehzucht seine Existenzbedingungen zu verbessern, in ständig steigendem Maße in seine natürliche Umwelt eingegriffen und diese modifiziert. Er domestizierte die für seinen Lebensunterhalt geeigneten Pflanzen und Tiere und vermehrte sie in starkem Maße, rodet Wälder, legte Siedlungen an, begann im Bergbau die Bodenschätze unserer Erde auszubeuten, lernte es, Dämme zu bauen, Flüsse zu regulieren und die Gewässer zunehmend zu nutzen. Mit seinen Kultivierungsmaßnahmen griff er bereits vor Jahrtausenden unbewußt in ökologische Gleichgewichtszustände ein, die sich im Verlauf langer Zeiträume

ausgebildet hatten. Steigende Bevölkerungszahlen, Industrialisierung und die Entwicklung der modernen Technik führten zu einem stetigen Anstieg des menschlichen Einflusses auf die natürlichen Ökosysteme. Erst in der zweiten Hälfte unseres Jahrhunderts begann der Mensch jedoch, sich der weitreichenden Konsequenzen dieser Eingriffe bewußt zu werden.

Als heterotropher Organismus ist der Mensch zur Bestreitung seines Lebensunterhaltes völlig auf die Pflanzenwelt angewiesen. Das gilt für seine Ernährung unmittelbar bei der Nutzung der Nahrungspflanzen, indirekt bei den auf pflanzliche Nahrung angewiesenen Nutztieren. Aus dem Pflanzenreich bezieht er aber auch Genuß- und Heilmittel, Rohstoffe und den überwiegenden Teil seines Energiebedarfs durch Verbrauch der fossilen Brennstoffe. Der Umfang dieser Nutzung pflanzlicher Produkte und der damit verbundenen Beeinflussung von Ökosystemen wird einem bewußt, wenn man bedenkt, daß die Weltbevölkerung von schätzungsweise 10 Millionen zum Zeitpunkt des Beginns der Bodenbearbeitung und Haustierhaltung um 10 000 v. u. Z., 200 Millionen um 1800 bis auf gegenwärtig über 4 Milliarden angestiegen ist.

Eindrucksvoll ist ein Vergleich der Gesamtbiomasse der Menschheit und der von ihr genutzten pflanzlichen und tierischen Produkte mit jenen der gesamten Tier- und Pflanzenwelt unseres Planeten. Die gesamte heutige Tierwelt der Erde entspricht einer Biomasse von 2000×10^6 Tonnen Trockengewicht. Jene der Menschheit macht mit 52×10^6 t allein 2,5 Prozent dieses Wertes aus, obwohl der einen Art Mensch mehr als eine Million Tierarten gegenüberstehen. Die Biomasse der menschlichen Nutztiere erreicht mit 265×10^6 t den fünffachen Betrag. Für ihre Ernährung verbraucht die Menschheit jährlich 1200×10^6 t Getreide und andere pflanzliche Produkte, zu deren Bereitstellung etwa 10 Prozent der gesamten Primärproduktion an Landpflanzen erforderlich sind. Hinzu kommt ein jährlicher Holzbedarf, der einer pflanzlichen Biomasse von 2×10^9 t entspricht.

Die angeführten Zahlen verdeutlichen, welche gewaltigen Ausmaße heute die Veränderung der Vegetation und damit vieler Ökosysteme unter dem Einfluß des Menschen erlangt hat. Auf weiten Teilen der Erdoberfläche sind im Verlauf



Veränderung einer mitteleuropäischen Landschaft (Oberlauf eines Flusses) unter dem Einfluß des Menschen während der letzten 2000 Jahre

der jüngeren Menschheitsgeschichte die ursprünglichen Naturlandschaften zu reinen Kulturlandschaften geworden. Unsere Abbildung veranschaulicht dies am Beispiel der Veränderung einer mitteleuropäischen Landschaft im Verlauf der letzten 2000 Jahre.

Der Einfluß des Menschen auf die natürlichen Ökosysteme ist mannigfacher Art. Er reicht von der Entnahme oder Zufuhr organischen oder anorganischen Materials über Veränderungen des Artenbestandes der Biozöosen bis zur Verdrängung oder Vernichtung ganzer Ökosy-

steme. Eine der schwerwiegendsten Folgen des Eingriffs der Menschen in die Biosphäre ist die direkte oder indirekte Ausrottung einer zunehmenden Zahl an Pflanzen- und Tierarten.

Das Aussterben einer Organismenart ist an und für sich ein natürlicher Vorgang. Arten haben eine begrenzte »Lebensdauer«, die je nach der systematischen Stellung ein bis wenige Millionen Jahre betragen mag. Im Laufe der Erdgeschichte sind viele Millionen Pflanzen- und Tierarten entstanden und wieder ausgestorben. Zwischen Zugang und Abgang dürfte dabei aber weitgehend ein Gleichgewicht bestanden haben. Unter dem Einfluß des Menschen erscheint dieses Gleichgewicht jedoch seit einigen Jahrhunderten in zunehmendem Maße gestört. Wir wissen, daß seit dem 17. Jahrhundert bis 1960 mindestens 100 Vogelarten und über 50 Säugetierarten ausgestorben sind. Im »Roten Buch der gefährdeten Tierarten« wurden 1970 die Namen von 288 Säugetier- und 338 Vogelarten angeführt. Die Zahl der in historischer Zeit ausgestorbenen niederen Tierarten kann kein Zoologe auch nur schätzen. Von den Botanikern wird angenommen, daß gegenwärtig in Mitteleuropa 9 bis 10 Prozent der höheren Pflanzen vom Aussterben bedroht oder bereits ausgestorben sind.

Die Ursachen des Aussterbens von Tier- und Pflanzenarten sind vielfältig. Besonders beeindruckend sind jene Fälle, in denen der Mensch aus ökonomischen oder sonstigen Interessen einzelne Arten in wenigen Jahrzehnten direkt ausgerottet hat. Ein Beispiel stellt die Vernichtung der Wandertaube *Ectopistes migratorius* dar. Dieser Vogel besiedelte noch im vergangenen Jahrhundert in ungeheuren Mengen den Osten Nordamerikas. Es wird von Taubenschwärmen berichtet, die den Himmel verdunkelt haben. Der Gesamtbestand umfaßte sicherlich mehrere Milliarden Vögel. Da die auch gepöckelt sehr schmackhaften Tauben auf Grund ihrer großen Siedlungsdichte leicht in riesigen Mengen zu erbeuten waren, wurde im 19. Jahrhundert aus Profitinteressen ein wahrer Vernichtungsfeldzug gegen diese Tiere geführt. Obwohl um 1870 ein schneller Rückgang der Individuenzahl einsetzte, wurden noch 1879 allein in Michigan eine Milliarde Tauben gefangen. Das letzte Nest wurde 1894 beobachtet, die letzte freilebende Wandertaube 1907 gesehen. 1914 starb im Zoo von



Zu den größten Kostbarkeiten der zoologischen Museen zählen heute die Präparate ausgestorbener Tierarten. Das abgebildete Pärchen der Wandertaube, die noch im 19. Jahrhundert in riesigen Mengen den Osten Nordamerikas bevölkerte, stammt aus den Sammlungen des Phyletischen Museums in Jena.

Cincinnati der letzte in Gefangenschaft gehaltene Vogel. Heute sind nur wenige präparierte Exemplare dieses schönen Tieres als Kostbarkeiten in einigen Museen erhalten, wie das auf dem Foto abgebildete Wandertaubenpärchen des Phyletischen Museums in Jena.

Die Vernichtung von Arten durch direkte Einwirkung des Menschen ist zwar in einer Reihe von Fällen erwiesen, sie ist jedoch wesentlich seltener als die indirekt verursachte. Zunehmende Einengung der Lebensräume und die fortschreitende Verdrängung natürlicher Ökosysteme durch landwirtschaftliche und sonstige Nutzflächen mit ihren ökologischen Konsequenzen sind vor allem Ursache des zurückgehenden Artenbestandes.

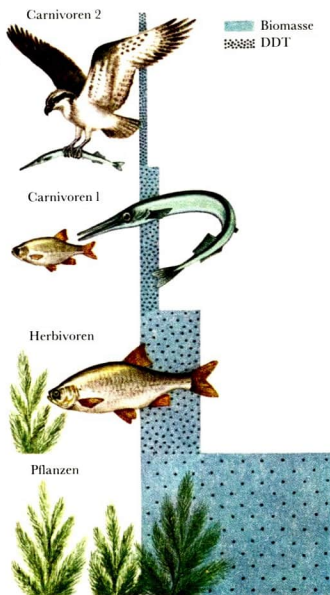
Der Mensch ist zur Ernährung der stark angewachsenen Bevölkerung auf eine hochproduktive Landwirtschaft angewiesen. Er versucht daher, seine landwirtschaftlichen Nutzflächen so zu beherrschen, daß sie höchste Produktions-

leistungen erbringen. Während natürliche Ökosysteme sich im Rahmen ihrer Sukzession in der Weise entwickeln, daß sie eine möglichst große Stabilität erreichen, ist die erstrebte hohe Produktivität der vom Menschen geschaffenen Ökosysteme nur auf Kosten ihrer Stabilität zu erlangen. Dies läßt sich aus den beschriebenen Erkenntnissen der allgemeinen Ökologie leicht begründen. Die Landwirtschaft ersetzt meist sehr komplexe natürliche Lebensgemeinschaften durch stark vereinfachte Ökosysteme, die von relativ wenigen Arten, im Fall der Monokulturen nur von einer einzigen, genetisch sehr einheitlichen besetzt sind. Es ergibt sich damit eine größere Störanfälligkeit, da die im komplexen natürlichen System gegebene Möglichkeit der Pufferung eintretender Störungen durch andere Arten weitgehend wegfällt. Die landwirtschaftlichen Nutzflächen sind somit gefährdeter gegen den Befall durch Schadinsekten oder Pflanzenkrankheiten, gegen die Invasion von Unkräutern, ungünstige Wetterbedingungen oder Klimaänderungen.

Der Mensch war immer bestrebt, diese Störungen möglichst gering zu halten und ihnen durch geeignete Maßnahmen zu begegnen. In diesem Sinne ist der in den vergangenen Jahrzehnten verstärkte Einsatz von Insektiziden,

Herbiziden und Fungiziden zur Bekämpfung von Schadinsekten, Unkräutern und krankheitserregenden Pilzen zu verstehen. Die letzten Jahre haben allerdings auch gezeigt, daß ein unüberlegter und langjährig durchgeführter Einsatz großer Mengen von Insektiziden und Herbiziden zu weitreichenden ökologischen Konsequenzen und Katastrophen führen kann, die letztlich dem Menschen selbst schaden. Eines der bekanntesten Beispiele ist die nicht vorhergesehene, über Jahrzehnte sich erstreckende Anreicherung des sehr stabilen Insektenbekämpfungsmittels DDT in den Nahrungsketten (Abbildung). Es ist klar, daß die Menschheit gegenwärtig ohne Anwendung hochwirksamer Schädlingsbekämpfungsmittel im Pflanzenschutz nicht auskommt. Um den möglichen Gefahren einer einseitigen Anwendung zu begegnen, wird deshalb heute ein integrierter Pflanzenschutz angestrebt, in dem durch sinnvolle Vereinigung physikalischer, chemischer und biologischer Maßnahmen unter Beachtung der Umweltverhältnisse und der Populationsdynamik der Schädlinge eine optimale Wirkung angestrebt wird. Selbstverständlich kommt in diesem Zusammenhang der umfassenden Berücksichtigung ökologischer Erkenntnisse besondere Bedeutung zu.

Der zunehmende Einfluß des Menschen auf die Biosphäre ist nicht nur durch die wachsende landwirtschaftliche Produktion bedingt, sondern wird auch durch die Steigerung der industriellen Produktion und Verkehrskonzentration bei zunehmender Einwohnerdichte und steigendem Lebensniveau verursacht. Damit im Zusammenhang auftretende Umweltschäden können sich in mannigfacher Weise als Störungen ökologischer Gleichgewichte, Bodenverschlechterung, Erosionen, Luft- und Wasserverschmutzung oder Lärmbelästigungen äußern. Um diesen letzten Endes auf den Menschen zurückwirkenden Schädigungen der Umwelt entgegenzuwirken, wird seit den sechziger Jahren dem Umweltschutz weltweit verstärkte Beachtung geschenkt. Die Bedeutung der Umweltsproblematik haben die sowjetischen Zoologen N. V. Timofeef-Ressovsky, N. N. Voroncov und A. N. Jablovkov unmißverständlich zum Ausdruck gebracht, als sie 1975 schrieben: »Unter der großen Anzahl von wissenschaftlich-technischen Problemen, an denen unsere Epoche sehr reich ist, stellen die Wechselbeziehungen zwi-



Anreicherung des Insektenbekämpfungsmittels DDT in einer Nahrungskette

schen der Biosphäre und der Menschheit das Problem Nummer 1 dar, dessen komplexe Lösung Aufgabe der gesamten Naturwissenschaft (einschließlich der Mathematik) ist. Die Bedeutung dieses Problems muß von den Menschen erkannt und die Notwendigkeit seiner Lösung darf nicht unterschätzt werden.«

Bei der komplexen Lösung des Umweltproblems, die über den Umweltschutz hinausgeht und in eine planmäßige Gestaltung der Umwelt einmündet, kommt der Ökologie eine Schlüsselstellung zu. Es wird so verständlich, daß die ökologische Forschung in den letzten Jahren merklich intensiviert wurde und ihre Ergebnisse

über den Kreis der Spezialisten hinaus zunehmend das Interesse der Öffentlichkeit erweckten. Die steigende Bedeutung der Umweltforschung kommt auch darin zum Ausdruck, daß sich heute in ihr die Umrisse einer »globalen Ökologie« der Nutzung sowie des Schutzes natürlicher Ressourcen abzeichnen und die Entwicklung einer

Ökologie des Menschen, einer »Humanökologie«, als besondere Disziplin zu vermerken ist. Auf kaum einem anderen Gebiet der Biologie wird die Bedeutung der Grundlagenforschung für die Gesellschaft nachdrücklicher vor Augen geführt, als es in der modernen Ökologie der Fall ist.

Ausblick

Der Versuch, »das Bild der modernen Biologie« für einen breiteren Leserkreis darzustellen, mußte aus mehreren Gründen als ein gewagtes Unternehmen erscheinen. Die Biologie hat sich in unserem Jahrhundert zu einer so überaus komplexen Wissenschaft entwickelt, daß es einem einzelnen schon seit Jahrzehnten nicht mehr möglich ist, auch nur Teilgebiete vollständig zu übersehen. Ein Autor kann demnach allenfalls sein persönliches Bild der Biologie zeichnen, das bei verschiedenen Biologen in Abhängigkeit vom eigenen Arbeitsgebiet und Entwicklungsgang sicherlich sehr unterschiedlich aussehen wird.

Ein zweites Problem ergibt sich aus der Unschärfe des Begriffes »moderne Biologie«. Man kann darüber streiten, ob man darunter den heutigen Stand der Gesamtbiologie, die Molekularbiologie allein oder aber größere Komplexe der Wissenschaft vom Leben verstehen soll, die durch Neuartigkeit der Fragestellungen, Methoden und Forschungsgeräte charakterisiert sind. Der Leser sollte sich auch im klaren sein, daß mit der Bezeichnung »modern« leicht eine Wertung verknüpft wird, die zur Unterschätzung der früheren Befunde einer Wissenschaft und ihrer »klassischen« Disziplinen führen kann.

Eine dritte Schwierigkeit ergibt sich, wenn der aktuelle Stand einer so komplexen Wissenschaft, wie sie heute die Biologie ist, einem biologisch nicht vorgebildeten Leser dargestellt werden soll. Die zahlreichen biologischen Teildisziplinen sind in ihrer Fragestellung und Methodik so eng untereinander und mit den anderen Naturwissenschaften, der Mathematik oder der Kybernetik, verknüpft, daß es schwer fällt, in einer nicht lehr-

buchhaften Form einen Überblick des Wissensstandes zu vermitteln.

Wenn der Leser bis zum Schlußkapitel des Buches den Gedanken des Autors gefolgt ist, sollte er sich vor der Meinung hüten, nun umfassend zu wissen, was die Probleme und Ergebnisse der modernen Biologie beinhalten. Der Autor ist sich der Lückenhaftigkeit seiner Darstellung und der Subjektivität der Auswahl dargestellter Probleme wohl bewußt. Er weiß, daß viele grundlegende Ergebnisse der Biochemie, Biophysik und Biokybernetik eine ausführlichere Behandlung verdient hätten. Es kommt hinzu, daß jede zusammenfassende Darstellung des aktuellen Standes einer Wissenschaft zum Zeitpunkt des Erscheinens zwangsläufig ergänzungsbedürftig oder gar in Teilen überholt ist.

Trotz der aufgezeigten Schwierigkeiten bleiben wir heute mehr denn je aufgefordert, uns ein Bild von der modernen Biologie zu machen, ihre wesentlichen Probleme, Methoden, Ergebnisse und Perspektiven kennenzulernen. Bereits heute ist die Biologie zu einer Naturwissenschaft geworden, deren gegenwärtige und künftige Bedeutung für die Gesellschaft nicht hoch genug veranschlagt werden kann. Die Anwendung biologischer Erkenntnisse wird zur Lösung solcher fundamentaler Aufgaben beitragen, wie sie das Ernährungsproblem oder die Umweltproblematik darstellen. Die biologische Forschung wird helfen, grundlegende medizinische Probleme wie das Krebsproblem, Probleme des Alterns, der Immunologie oder der Behandlung von Erbkrankheiten zu lösen. Bereits heute zeichnet sich das Bemühen ab, die Kenntnis biologischer Bau- und Funktionsprinzipien für die Lösung tech-

nischer Aufgaben einzusetzen. Das so im Entstehen begriffene Gebiet der »Bionik« wird mit seiner praxisorientierten Aufgabenstellung künftig auf die verschiedensten biologischen Teildisziplinen befruchtend einwirken.

Es soll hier nicht versucht werden, eine Prognose der Biologie zu entwickeln. Wir können jedoch mit Sicherheit annehmen, daß der in den letzten Jahrzehnten zu beobachtende Prozeß einer fortschreitenden Spezialisierung und zugleich zunehmenden Integration der biologischen Teildisziplinen weitergehen wird. Fortschritte der Physik und Chemie werden sich auch künftig auf die Entwicklung der Biologie auswirken, wie umgekehrt Probleme der Biologie in

steigendem Maße die übrigen Naturwissenschaftler, Mathematiker und Techniker interessieren. Die zunehmende Mathematisierung der Biologie wird zur Lösung zahlreicher komplexer Probleme beitragen, zugleich aber steigende Anforderungen an den Forscher stellen.

Für den Biologen war die Entwicklung seiner Wissenschaft während der letzten Jahrzehnte ein erregendes Erlebnis, das die in ungeahnter Weise steigende Bedeutung der Biologie und die wachsende Verantwortung des Biologen gegenüber der Gesellschaft unterstrichen hat. Es ist zu hoffen, daß der Leser etwas von dieser Faszination der Wissenschaft vom Leben verspüren konnte.

Literatur

Es wurden nur neuere deutschsprachige Werke zusammenfassenden Charakters angeführt, die ein Eindringen in die weiterführende Literatur ermöglichen.

- Ambrose, E. J., und Easty, D. M.: Zellbiologie. Akademie-Verlag, Berlin 1974
- Ambrosius, H., und Rudolf, W. (Herausgeber): Grundriß der Immunbiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978
- Aurich, H.: Laboratorium des Lebens. 2. Aufl. Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin 1978
- Ax, P.: Die Entdeckung neuer Organismontypen im Tierreich. Ziemsen-Verlag, Wittenberg Lutherstadt 1960
- Beyersmann, D.: Nucleinsäuren. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin 1975
- Bielka, H. (Herausgeber): Molekulare Biologie der Zelle. 2. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973
- Biesold, D., und Matthies, H. (Herausgeber): Neurobiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1977
- Böhme, H., Hagemann, R., und Löther, R. (Herausgeber): Beiträge zur Genetik und Abstammungslehre. 2. Aufl. Volk und Wissen, Volkseigener Verlag, Berlin 1978
- Cain, A. I.: Die Tierarten und ihre Entwicklung. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1959
- Cairns, J., Stent, G. S., und Watson, J. D. (Herausgeber): Phagen und die Entwicklung der Molekularbiologie. Akademie-Verlag, Berlin 1972
- Czihak, G., Langer, H., und Ziegler, H. (Herausgeber): Biologie. Ein Lehrbuch für Studenten der Biologie. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1976
- David, H.: Wissenschaftsinformation als Ausdruck der Wissenschaftsentwicklung in Biologie und Medizin. VEB Verlag Volk und Gesundheit, Berlin 1974
- Der Mensch und das Leben. Enzyklopädie der biologischen Wissenschaften in 8 Bänden. Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin 1961–1967
- Djoshkin, W. W.: Leben und Umwelt. Gespräche über Ökologie. Verlag MIR Moskau, Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin 1978
- Dose, K., und Rauchfuss, H.: Chemische Evolution und der Ursprung lebender Systeme. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart 1975
- Drischel, H.: Einführung in die Biokybernetik. Akademie-Verlag, Berlin 1972
- Florey, E.: Lehrbuch der Tierphysiologie. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1970
- Fraenkel-Conrat, H.: Chemie und Biologie der Viren. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1974
- Freye, H. A.: Kompendium der Humanökologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978
- Fritsche, W.: Biochemische Grundlagen der industriellen Mikrobiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978
- Fuchs-Kittowski: Probleme des Determinismus und der Kybernetik in der molekularen Biologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1976
- Füller, H.: Zellen — Bausteine des Lebens. 2. Aufl. Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin 1975
- Geißler, E. (Herausgeber): Desoxyribonucleinsäure — Schlüssel des Lebens. 2. Aufl. Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften, Band 254. Akademie-Verlag, Berlin 1972
- Geißler, E. (Herausgeber): Wörterbuch der Molekularbiologie. 2. Aufl. VEB Bibliographisches Institut, Leipzig 1974
- Geißler, E. (Herausgeber): Molekulargenetik. Beiträge zu ihrer Entwicklung. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig 1975
- Gersch, M.: Vergleichende Endokrinologie der wirbellosen Tiere. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig 1964
- Glaser, R.: Einführung in die Biophysik. 2. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1976
- Gunning, B. E. S., und Steer, M. W.: Biologie der Pflanzenzelle. Ein Bildatlas. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1977

- Günther, E.: Grundriß der Genetik. 3. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978
- Hadorn, E., und Wehner, R.: Allgemeine Zoologie. Begründet von Alfred Kühn. 20. Aufl. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1978
- Halle, W.: Zell- und Gewebezüchtung bei Tieren. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1976
- Hanke, W.: Vergleichende Wirkstoffphysiologie der Tiere. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973
- Harrison, R., und Lunt, G.G.: Biologische Membranen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1977
- Hartmann, P.E., und Suskind, S.R.: Die Wirkungsweise der Gene. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1972
- Hassenstein, B.: Biologische Kybernetik. 3. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1972
- Heberer, G. (Herausgeber): Die Evolution der Organismen. 3. Aufl. in drei Bänden. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1967–1974
- Hertel, H.: Biologie und Technik. Struktur, Form, Bewegung. Krausskopf-Verlag, Mainz 1963
- Heywood, V.H.: Taxonomie der Pflanzen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1971
- Hirsch, G.C., Ruska, H., und Sitte, P. (Herausgeber): Grundlagen der Cytologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973
- Hoffmann, P.: Photosynthese. Akademie-Verlag, Berlin 1975
- Kaplan, R.: Der Ursprung des Lebens. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1972
- Katz, B.: Nerv, Muskel und Synapse. Einführung in die Elektrophysiologie. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1971
- Kaudewitz, F.: Molekular- und Mikroben-Genetik. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1973
- Kleine Enzyklopädie Leben. 2. Aufl. VEB Bibliographisches Institut, Leipzig 1978
- Klug, H.: Bau und Funktion tierischer Zellen. 6. Aufl. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt 1973
- Knippers, R.: Molekulare Genetik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1971
- Koblitz, H.: Zell- und Gewebezüchtung bei Pflanzen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1972
- Körner, U.: Probleme der Biogenese. 2. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978
- Kreeb, K.: Ökophysiologie der Pflanzen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1974
- Kühn, A.: Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1965
- Kühnelt, W.: Grundriß der Ökologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1965
- Lehninger, A.L.: Bioenergetik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1970
- Libbert, E.: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973
- Libbert, E. (Herausgeber): Kompendium der allgemeinen Biologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1976
- Lindner, K.E.: Milliarden Mikroben. Vielfalt, Rätsel und Leistungen. Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin 1978
- Lohs, K., und Döring, S. (Herausgeber): Im Mittelpunkt der Mensch. Umweltgestaltung – Umweltschutz. Akademie-Verlag, Berlin 1975
- Löther, R.: Biologie und Weltanschauung. 2. Aufl. Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin 1974
- Markert, C.L., und Ursprung, H.: Entwicklungsbiologische Genetik. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1974
- Marler, P., und Hamilton, W.J.: Tierisches Verhalten. Akademie-Verlag, Berlin 1972
- Mayr, E.: Artbegriff und Evolution. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin 1967
- Metzner, H. (Herausgeber): Die Zelle – Struktur und Funktion. 2. Aufl. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart 1971
- Möbius, M.: Geschichte der Botanik. 2. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1968
- Mohr, H., und Sitte, P.: Molekulare Grundlagen der Entwicklung. Akademie-Verlag, Berlin 1971
- Müntz, K.: Stoffwechsel der Pflanzen. Volk und Wissen, Volkseigener Verlag, Berlin 1973
- Nover, L., Luckner, M., und Parthier, B. (Herausgeber): Zelldifferenzierung. Molekulare Grundlagen und Probleme. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978
- Odum, E.P.: Ökologie. 2. Aufl. BLV München, Bern, Wien 1972
- Oparin, A.I.: Das Leben. Seine Natur, Herkunft und Entwicklung. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1963
- Parthier, B., und Wollgiehn, R.: Von der Zelle zum Molekül. Einführung in die Molekularbiologie. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig 1971
- Patzelt, O.: Wachsen und Bauen. Konstruktionen in Natur und Technik. VEB Verlag für Bauwesen, Berlin 1972
- Penzlin, H.: Lehrbuch der Tierphysiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1977
- Plesse, W., und Rux, D. (Herausgeber): Biographien bedeutender Biologen. Volk und Wissen, Volkseigener Verlag, Berlin 1977
- Porter, K.R., und Bonneville, M.A.: Einführung in die Feinstruktur von Zellen und Geweben. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1965
- Rapoport, S.M.: Medizinische Biochemie. 7. Aufl. VEB Verlag Volk und Gesundheit, Berlin 1977
- Raths, P., und Biewald, G.A.: Tiere im Experiment. Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin 1970
- Reinbothe, H.: Einführung in die Biochemie für Studierende und praktische Berufe der Biowissenschaften. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1975

- Remane, A., Storch, V., und Welsch, U.: Kurzes Lehrbuch der Zoologie. 3. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978
- Richter, K.: Allgemeine Elektrophysiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1979
- Rotzsch, W.: Einführung in die funktionelle Biochemie der Zelle. Johann Ambrosius Barth, Leipzig 1970
- Sajonski, H., und Smollich, A.: Zelle und Gewebe. S. Hirzel Verlag, Leipzig 1969
- Schadé, J. P.: Die Funktion des Nervensystems. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1969
- Schlegel, H. G.: Allgemeine Mikrobiologie. 4. Aufl. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1976
- Sengbusch, P. v.: Einführung in die allgemeine Biologie. 2. Aufl. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1977
- Siewing, R. (Herausgeber): Evolution. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York 1978
- Sitte, P.: Bau und Feinbau der Pflanzenzelle. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1965
- Sperlich, D.: Populationsgenetik. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973
- Starke, G., und Hlinak, P.: Grundriß der allgemeinen Virologie. 2. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1974
- Stebbins, G. L.: Evolutionsprozesse. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1968
- Strasburger, E.: Lehrbuch der Botanik. 31. Aufl., neubearbeitet von D. v. Denffer, F. Ehrendorfer, K. Mägdefrau, H. Ziegler. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978
- Stugren, B.: Grundlagen der allgemeinen Ökologie. 3. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978
- Tembrock, G.: Grundriß der Verhaltenswissenschaften. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973
- Tembrock, G.: Grundlagen des Tierverhaltens. Akademie-Verlag, Berlin 1977
- Theile, M., und Scherneck, S.: Zellgenetik. Akademie-Verlag, Berlin 1978
- Thimann, K. V.: Das Leben der Bakterien. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1964
- Timofeeff-Ressovsky, N. V., Jablov, A. V., und Glotov, N. V.: Grundriß der Populationslehre. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1977
- Timofeeff-Ressovsky, N. V., Voronov, N. N., und Jablov, A. N.: Kurzer Grundriß der Evolutionstheorie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1975
- Träger, L.: Einführung in die Molekularbiologie. 2. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1975
- Urania Pflanzenreich in drei Bänden. Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin 1971–1974
- Urania Tierreich in sechs Bänden. Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin 1966–1969
- Vogel, G., und Angermann, H.: Taschenbuch der Biologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1971
- Welsch, U., und Storch, V.: Einführung in Cytologie und Histologie der Tiere. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973
- Wießner, W.: Bioenergetik bei Pflanzen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1975
- Wolf, G.: Neurobiologie. Akademie-Verlag, Berlin 1974
- Wolkenstein, M. W.: Moleküle und Leben. VEB Georg Thieme, Leipzig 1969
- Wunderlich, K., und Gloede, W.: Natur als Konstrukteur. Edition Leipzig 1977

Bildquellen

Alle Ziffern verweisen auf die Seite der betreffenden Abbildung. Die Farbzeichnungen wurden in Anlehnung an Abbildungen folgender Autoren gestaltet:

Akert 146; Ambrose u. Easty 95 oben, 97; Aurich 73, 94; Ax 218; Becker 182 unten, 184; Berkaloﬀ u. a. 60, 62 oben, 66; Bielka 102 unten; Boas 141; Böger 129; Bresch u. Hausmann 100; Britten u. Davidson (aus Knippers) 252; Buchsbaum (aus Stugren) 273; Bullock u. Horridge 142; Czihak u. a. 185, 191; David 17, 18; Durand-Favard 43, 45, 47, 56, 71, 75, 84, 93; Ebel u. Birnbaum 200; Ellenberg (aus Strasburger) 276; Ewert 167, 168, 169; Florey 160; Fukarek 212; Gabrera (aus Czihak u. a.) 232; Geißler 120 unten; Gerisch (aus Mohr u. Sitte) 187; Glaesner 172; Griffin 143, 144 unten; Günther 90, 126, 127 oben; Gurdon (aus Mohr u. Sitte) 195; Haeckel (Originale Ernst-Haeckel-Haus) 260, 263; Harms 174; Hesse 144 oben; Hoffmann 68, 134, 136; Holldorf u. Förster 48, 49, 50 unten; Iwanow 216; Jander 227 unten; Jarvik (aus Kuhn-Schnyder) 214; Jung 120 oben; Kaplan 254; Katz 153; Kaudewitz 91, 92, 101, 115 oben; Kim, Quigley u. Rich 102 oben; Knippers 113 unten, 118, 127 unten, 251; Krieg 113 oben; Krüger 197, 198; Kühn, Hadorn u. Wehner 82, 89, 175, 177; Kuhn u. Probst 50 oben, 77, 138, 182 oben, 183; Kuhn-Schnyder 204; Laskowski u. Pohlitz 39, 40, 95 unten; Lemche u. Wingstrand 215; Libbert 130 oben, 133 oben; Ludwig 243; Lüers, Sperling u. Wolf 222; Lukas u. Hardeland 99; Lynen, Wood u. Edgar (aus Mohr u. Sitte) 186; Margalef (aus Odum) 274; Matsuma u. Suto (aus Strasburger) 221; Miller 265; Millot u. Anthony 213; Müntz 133 unten; Mohr (aus Czihak u. a.) 270, 271 links u. rechts; Mohr u. Sitte 179, 194; Odum 268 oben u. unten, 269; Paul u. Gilmour (aus Nover) 86; Ponnam-

peruma (aus Kaplan) 255; Popov (aus Timofeeff-Ressowska u. a.) 245; Ray (aus Mohr u. Sitte) 189; Richter 150; de Robertis, Nowinsky u. Saez 83; Schädé 145; Schlegel 114, 115 unten, 117, 125, 128; Schmelzer 112; Schwanitz 23 oben; Siemens 54; Siewing 108; Sitte 132; Sperlich 239 oben; Starke u. Hlinak 116; Stebbins 247; Stevens 154, 155, 165, 166; Strasburger 106, 224; Stugren 267; Tembrock 227 oben; Theile u. Scherneck 193; Thurm 161; Timofeeff-Ressovsky 235, 238, 239; Trincker 163, 164; Troll 181; Vallery-Radot 121; Villee u. Dethier (aus Czihak u. a.) 188; Vogel u. Angermann 219, 225, 249; Weber 109; Wilson u. a. 266, 272, 278; Wilson u. Bossert 240, 241, 244; Zubay 85. Alle übrigen Zeichnungen sind Originale.

Bildautoren der Farbfotos:

Dr. P. Gutte 208 oben unten; Mendel-Museum Brno 16; Fotomeister G. Schörlitz 10, 11, 12 oben u. unten, 13, 15, 26, 53, 55, 104, 123, 130 unten, 147, 209, 210, 260, 263; E. Schulz 262.

Bildquellen der Schwarz-Weiß-Fotos:

Asratjan 171; Bildstelle der FSU 253; Deutsche Fotothek 140, 207, 237; Dr. H. Dietrich 220 links u. rechts; Ernst-Haeckel-Haus der FSU 79, 88, 110, 176, 202; Dr. P. Liebert 257; Pringsheim 131; Rembert-Watermann 28; Schwerte u. Spengler 76, 180; Dr. J. Ude 58, 61, 63, 65 oben; Zentralbild 27, 44, 70, 98, 119, 124, 137, 226.

H. D. Nemitz zeichnete die Abbildungen 39, 40, 42, 43, 45, 47, 48, 49, 50, 54, 56, 60, 62, 64, 65, 73, 77, 81, 84 unten, 87, 90, 93, 94, 95 unten, 100, 107, 138, 161, 182 oben.

Namen- und Sachwort- register

- Abbauprozesse 72, 174
 Abbe 53, 54
 abiogene Entstehung organischer Verbindungen 255, 256
 Ableitelektrode 169
 Ableitung, intrazelluläre 158
 Ableitungstechnik, elektrophysiologische 169
 Absorptionsspektrum 133
 Abstammungslehre 15, 16, 20, 110, 202, 207, 237, 238, 251, 252
 Abwasserreinigung 122
 Acanthocephala 217
 Acetabularia 34, 98
 Acetaldehyd 75
 Aceton 137
 Acetylcholin 163, 164, 166
 Acetyl-Coenzym A 78
 Ackerbau 9, 269, 275
 Acrasin 189
 Actinistier 214
 Actinfilament 87, 180
 Actinomyceten 271
 Actinomycin D 171
 Adenin 46, 93, 94, 98
 Adenosinmonophosphat 73
 Adenosintriphosphat 72, 73, 152
 Adenosinphosphate 72–74
 Adenosylrest 99
 ADP 73, 76, 78, 135, 137
 ADP-ATP-System 74
 Adenovirus 112
 aerobe Lebensweise 75
 Agamospecies 236
 Agar-Gel 225
 Agave 221
 Agglutination 178
 Aggregation 289
 Aggregationszentrum 189
 agranuläres ER 60
 ägyptische Kunst 9, 10
 Ähnlichkeit 218, 228, 229
 – abgestufte 207
 – homologe 218, 219
 Ähnlichkeitsbestimmung, quantitative 228, 229
 Ähnlichkeitsbeziehung 205
 Ähnlichkeitsgrad 229
 Ähnlichkeitsgruppe 205
 Ähnlichkeitstabelle 228
 Ähnlichkeitswert 228
 Air 119
 Akrosom 178
 Akrosomreaktion 178
 Akrosomalfilament 178
 Aktionspotential 150, 154–156, 159, 161, 162, 165, 168
 Aktionspotentialfolge 160
 Aktionsradius 239
 Aktivitätsspektrum 133
 Akzeptor 135, 136
 Alanin 255
 Algen 65, 136, 175
 Alkohol 51, 75, 136
 alkoholische Gärung 75
 Allel 240–243, 246
 – dominantes 243
 – rezessives 243
 Allelfrequenz 241, 242
 Allelhäufigkeit 244
 Alles-oder-Nichts-Reaktion 154
 Allesfresser 266
 allopatrische Form 233
 Alluvialfläche 269
 Altertum 9, 111
 Altersstruktur 272
 Alterungsprozeß 173, 174, 280
 Altmann 46
 Ameisensäure 255
 Aminoacyladenylat 101
 Aminoacyl-tRNA-Bindung 102
 Aminoacyl-tRNA-Molekül 103
 Aminoacyl-tRNA-Synthetase 101
 Aminogruppe 42
 Aminosäure 42, 43, 46, 100, 101, 111, 190, 255, 256
 Aminosäuresequenz 43, 249
 Aminosäure-Spektrum 224
 Aminopterin 190
 Aminozyucker 111
 Ammoniak 255, 271
 Ammoniumsulfid 148
 Amöbe 68, 72, 80, 173, 188, 189
 Amöbenaggregation 188
 AMP 73
 Amphibien 98, 222, 225, 249
 Amphibienei 181, 182
 Amylose 40, 41
 Amylopektin 41
 anaerobe Energiegewinnung 77
 anaerobe Lebensweise 75
 Anaphase 80, 81, 83, 87, 175, 177
 Anatomie 12, 14, 16, 51
 Anfärbung 51
 Anion 36
 Anpassung 237
 Anthocyan 223, 224
 Antennenpigment 135
 Antibiotika 122
 Anticodon 101, 103
 Antifertilisin 178
 Antigen 225
 Antikörper 224
 Antiserum 225
 Antwort, elektrische 159
 Araber 11
 Arachnocorys 20
 Arbeit 72
 – chemische 72
 – elektrische 73

- mechanische 72
- osmotische 73
- zelluläre 72
- Arbeitsteilung 31
- Arber 196, 198
- Architeuthis 23
- Areal 239
- Aristoteles 10, 11, 51, 130
- Art 13, 15, 201, 202, 205, 228, 229, 232, 234–236, 239, 240, 244, 247
 - monotypische 232
 - polyploide 222
 - polytypische 232
- Artareal 245
- Artbastard 234
- Artbegriff 201, 202, 229, 232, 233, 235, 236
 - biologischer 233, 234
 - morphologischer 231
- Artenbestand 264, 276
- Artbildung 235, 236, 244, 246, 247
- Artdefinition 202
 - biologische 233, 235
 - morphologische 230
- Artkriterien 202
- Artname 236
- Artenspektrum 274
- Artenzahl 201, 205
- Ascites-Zelle 191
- Asparaginsäure 255
- Aspartat 138
- Assimilation 111
- Astrophysik 254
- Atmosphäre 36, 270–272
 - oxydative 258
 - reduzierende 255
- Atmung 42, 70–72, 111, 270
- Atmungsgruppe 79
- Atmungskette 78, 79
- Atmungskettenphosphorylierung 78
- Atmungsorgan 140
- Atmungsprozeß 128, 129
- Atomphysik 18
- ATP 72–74, 78, 88, 135–137, 257
- ATPase 73, 78
- ATP-Bildung 75, 78, 249
- Auerhuhn 234
- Aufgußtierchen 31
- Aufnahmekammer 54
- Auflichtmikroskopie 220
- Auflösungsvermögen 28, 53, 56
- Auftrennung von Proteingemischen 225
- Auge 158, 159, 161
- Augenfarbstoffe 224
- Auslese 237, 247
- Ausscheidungsorgan 140
- Ausrottung 276
- Aussterben 276
- Auswanderung 247
- Autoradiographie 84, 137, 191
- Autökologie 261
- Autotrophie 274
- autotrophe Ernährungsweise 105, 106, 109, 110
- autotrophe Zelle 71
- Autrum 160
- Avery 90, 91, 127, 196
- Axon 143–145, 148, 153, 158, 167
- Axondurchmesser 154
- Axonmembran 154–156
- Azid 152
- Bacon 13
- v. Baer 15
- Bakterien 22, 23, 32, 34, 90, 110, 111, 121, 124, 128, 131, 173, 184, 185, 196, 235, 236, 252, 258, 264, 270, 272
- Bakterienchromosom 116, 117, 159, 259
- Bakterien-DNA 114
- Bakterien-Enzymologie 122
- Bakteriengeißel 111
- Bakteriengen 124, 196
- Bakteriengenetik 122
- Bakterienkonjugation 124–127
- Bakterienribosom 103
- Bakterienstoffwechsel 122
- Bakterientransformation 90, 122, 196
- Bakterienviren 91, 112, 116
- Bakterienzelle 38, 74, 114, 123, 197
- Bakteriologie 121, 122, 229
- Bakteriophagen 91, 112, 114–118, 127, 128, 196, 198
 - f2 116, 117
 - fd 116, 117
 - Lambda 116, 117, 196
 - MS2 119
 - Phi X 174 116–121
 - PM2 116, 117
 - T2 92, 112, 114, 117
 - T3 116
 - T4 114–116, 186, 187
- Balbani-Ring 183
- Baltimore 121
- Bandenmuster 223
- Bandentechnik 223
- Bandwurm 110, 217
- Barell 119
- Bärlappbäume 211
- Bärlappgewächs 212
- Barski 190
- Barträger 216
- Basalkorn 66, 67
- Basalkörper 66, 67
- Base 94
- Basenpaarausfall 249
- Basenpaareinschub 249
- Basenpaarung, komplementäre 95, 98, 100
- Basensequenz 101
- Basensequenz 101
- Bastard 234
- Bastardierung 234, 238
- Baum 26, 31, 205
- Bauplan 108, 109, 173, 208
- Baumwollhaar 34
- Bedampfung 56
- Bedecktsamer 222
- Beere 34
- Befruchtung 89, 124, 175–179, 195, 246
- Befruchtungsmembran 177, 178
- Befruchtungsprozeß 79, 242
- Befruchtungsstoff 177
- Behring 122
- Beijering 112
- Beleuchtungsstärke 130
- Bergwald 262
- Bernstein 151, 155
- Bernsteinsäure 255
- Bestimmungsschlüssel 225
- Betacyane 223, 224
- Betalaine 223
- Betaxanthine 223
- Bevölkerungszahl 275
- Bewegungsprozeß 42, 66, 228
- Bewegungsvermögen 21, 37
- Bezugselektrode 153
- Biene 144, 156
- Bildentstehung im Elektronenmikroskop 56
- Bilderhöhle 8
- Bildschirm 54
- Bildungsgewebe 106
- bimolekulare Schicht 49
- Bindegewebshülle 144
- Bindegewebszelle 192, 196
- Biochemie 18, 75, 226, 254, 280
- Bioenergetik 68, 69
- Bioelektrizität 149–153
- Biogenese 256
- Biogeneseforschung 256, 257
- Biogeochemischer Kreislauf 269 bis 271
- Biogeographie 16
- Biogeozönose 262, 263
- Biokybernetik 18, 280

- Biologie 14, 15, 28, 218, 237, 280
 Biomasse 205, 265–267, 274, 275
 Bionik 281
 Biophysik 18, 280
 Biospecies 236
 Biosphäre 263, 270, 272, 276, 278
 Biotop 262, 272, 273
 Biowissenschaften 18, 19
 Biozönose 262, 276
 Birkhuhn 234
 Blastula 108
 Blatt 30, 220
 Blattgrün 105, 109
 Blaualgen 32, 34, 110, 111, 128, 235, 236, 258, 272
 Blauelster 245, 246
 Blauwal 22
 Blockierung der Gene 185
 Blütenpflanzen 21, 23, 30, 31, 181, 205, 221
 Blütenfarbstoffe 223, 224
 Blutfarbstoff 133
 Blutgefäßsystem 140
 Blutkörperchen 192
 Boden 262, 264
 Bodenverschlechterung 278
 Du Bois-Reymond 149
 Bombykol 161
 Botanik 10, 105, 219, 220, 229
 botanische Gärten 11
 Bor 36
 v. Borries 55
 Boveri 89
 Boyle 237
 Brachsenkraut 211, 212
 Brassica 193, 195
 Braunalgen 23, 117
 Brehm 202
 Brennstoff, fossiler 69
 Brenztraubensäure 75, 77, 78
 Britten 252
 Brunfels 11, 12
 Brutpflege 228
 Brutto-Primärproduktion 269
 Bruttoproduktion 268, 269
 Buchner 76
 Buntsandstein 211, 212
 C₄-Typ 138
 Calcium 35, 36
 Cajal 148
 Calvin 137
 Calvin-Zyklus 138
 de Candolle 223
 Carnivoren 265
 Carotinoide 64, 133, 139
 Caryophyllales 223
 Caryophyllaceae 223
 Cattleya 200
 Centriol 53, 57, 65, 67, 83, 87, 177, 178
 Centromer 81–83, 87
 Centrospermae 223, 224
 Ceratium 20
 Charakterart 264
 Chargaff 93
 Chase 90, 92, 116
 Chemofossilien 258
 chemiosmotische Theorie 78
 Chemorezeptor 157, 161, 162
 Chemostat 130
 Chemosynthese 71
 Chemotaxis 177
 Chemotaxonomie 223, 224
 Chemotherapie 122
 Chiasma 176
 Chinon 136
 Chironomus 182, 183
 Chitin 40, 110
 Chlor 35
 Chloridion 150, 151, 155
 Chloroplast 57, 64, 65, 106, 107, 129, 132, 134, 136–139, 259
 Chlorophyll 64, 65, 70, 105, 129, 131, 133
 Chlorophyll a 133, 135
 Chlorophyll b 133
 Chlorophyllkörner 51, 64
 Chlorophyllmolekül 133, 139
 Cholesterin 50
 Chordatiere 217
 Chromatide 81, 84, 176
 Chromatidentrennung 83
 Chromatin 86
 Chromatogramm 137
 Chromatographie 223
 Chromosom 53, 59, 80–82, 85, 89, 90, 97, 103, 111, 175, 176, 178, 184, 185, 192, 194, 195, 221, 223, 252
 – Entspiralisierung 82, 83
 – Formwandel 59, 81, 82, 85
 – Funktionsform 82
 – homologe 175, 176, 183
 – Molekularstruktur 86
 – Polwanderung 176
 – Spiralisierung 81–83
 – Strukturwandel 86
 – Transportform 82
 Chromosomenanalyse 221
 Chromosomenbewegung 66, 72, 81–83, 87, 88
 Chromosomenfaser 83
 Chromosomenfibrillen 59
 Chromosomenkarte 89, 90, 120, 126
 Chromosomenkartierung 192
 Chromosomenmutation 242
 Chromosomenpaar 176
 Chromosomenpaarung 175, 176
 Chromosomenproteine 84, 85
 Chromosomensatz 178, 179, 190, 222
 Chromosomenspindelfaser 87, 88
 Chromosomenstück austausch 176
 Chromosomenstruktur 59
 Chromosomentheorie der Vererbung 89
 Chromosomenübertragung 196
 – unterbrochene 126
 Chromosomenuntersuchung 221, 222
 Chromosomenverdopplung 83, 85
 Chromosomenzahl 175, 176, 179, 221, 222
 Ciliaten 20
 Cilie 57, 66, 67, 72
 Ciliarstruktur 161, 162
 Cirrhopetalum 200
 Citratzyklus 78, 79
 Cobaltchlorid 148
 Cobaltion 148
 Cobaltsulfid 148
 Code-Aufklärung 100, 101
 Code, genetischer 99, 257
 – Degeneration 100
 Codewort 100
 Codierung 120
 Codogen 100
 codogener Strang 98
 Codon 100
 Code-Sonne 100
 Coelenteraten 231
 Coenzyme 78
 Computer 249, 250
 Conus 188
 Corey 43
 Cortex 178
 Cortexgranula 177, 178
 Cortexreaktion 177, 178
 Courtenay-Latimer 211
 Crick 44, 93
 Cristae 64
 Crossing over 176
 Crossopterygier 212, 214
 Cyanid 152
 Cyanopica 246
 Cypripedium 200
 Cytochrom C 43, 111, 136, 249–251
 Cytogenetik 18, 89, 238
 Cytologie 16, 18

- Cytoplasma 36, 37, 51, 54, 57, 58,
 80, 97, 107, 144, 145, 151
 Cytoplasmabewegung 106
 Cytoplasmateilung 177
 Cytosin 46, 93, 94
 Cytotaxonomie 221, 222
- Dactylorhiza 222
 Danielli 139
 Darm 24, 31, 217
 Darmepithelzelle 59
 Darmzellkern 195
 Darwin 15, 207, 237, 238, 245, 252
 Darwinismus 214
 Datenverrechnung 169
 Dauerpräparat 51, 52
 Dehnungsreiz 157
 Delbrück 116
 Demökologie 261
 Dendrit 143, 145, 158, 159, 165,
 167
 Dendrogramm 228, 229
 Denitrifikation 272
 Depolarisation 152–154, 156, 158,
 165
 – postsynaptische 165
 Depolarisationswelle 154
 Desoxyribonucleinsäure, siehe auch
 DNA 27, 46–48, 90, 91, 93, 113
 Desoxyribose 46
 Destruent 264, 265, 270, 275
 Detrituskette 265
 diploide Phase 178, 179
 1,3-Diphosphoglycerinsäure 74, 137
 Diplotän 175
 Diplonten 179
 Diskelektrophorese 225
 Disulfidbrücke 44
 Divergenzsaltung 167
 Diagnose der Art 230
 Diatomeen 273
 Dichtegradientenzentrifugation 95,
 96
 Dictyostelium 187, 188
 Diffusion 151
 Diffusionsbarriere 151
 Differenzierung 174, 180, 185, 188
 Diglycerid 49
 Dimensionen der Lebewesen 24
 Dinitrophenol 152
 Dipeptid 42
 Diplococci 90, 91
 DNA 44, 46–48, 73, 82, 84, 85, 90
 bis 99, 111, 113–115, 117 bis
 120, 123, 125, 185, 192, 196, 252,
 259
- einsträngige 118
 – identische Verdoppelung 93, 94,
 96, 122, 191
 – mitochondriale 64
 – plastidale 65
 – redundante 252
 – repetitive 252
 DNA-Doppelhelix 82, 93–95
 DNA-Gehalt 252
 DNA-Hybridmolekül 196
 DNA-Matrize 97
 DNA-Molekül 64, 86, 92, 93, 97,
 114, 125, 248
 DNA-Polymerase 96, 119
 DNA-Primärstruktur 47
 DNA-Replikation 93–96, 122, 191
 DNA-Strukturbestimmung 93
 DNA-Synthese 96, 178
 DNA-Übertragung 196
 DNA-Viren 113
 Domestikation 275
 Dominante 264
 Donor 136
 Donorort 102
 Doppelhelix 93–95
 Doppeltubuli 66
 Dottermembran 178
 Dreifachtubuli 66, 67
 Drosophila 17, 89, 90, 182, 184
 Druckreiz 157
 Drüsenzelle 58, 62
 Düngung 272
 Dünnschnitt 57
 Dunkelreaktion 132
 Durchlichtmikroskop 51
- Echopeilung 157
 Ectopistes 276
 Ehrlich 122
 Eichelwurm 217
 Eigen 157
 Einstrangbruch 126
 Einzeller 20, 31, 32, 34, 80, 110, 111,
 174
 Einzelligkeit 111
 Eis 39, 40
 Eischale 224
 Eisen 36
 Eiszeit 245, 248
 Eiszeitkunst 8, 9
 Eiweiß 40–42, 224, 256
 Eiweißähnlichkeit 225
 Eiweißmolekül 27, 54
 Eiweißmuster 180
 Eiweißsynthese 60, 97, 99, 101, 180,
 249
- Eizelle 32, 34, 98, 175, 177, 179, 180,
 186, 190, 195, 231
 Elefant 21, 22, 24
 elektrisches Feld 149, 157
 elektrischer Fisch 149
 Elektrode 153, 170
 Elektrolyt-Lösung 150
 Elektron 78, 135
 π -Elektron 133, 134
 Elektronenakzeptor 135
 Elektronenlinse 56
 Elektronenmikroskop 17, 19, 54, 55,
 112, 145
 Elektronenmikroskopie 50, 55, 63
 elektronenmikroskopische Präpa-
 rationsmethode 56
 Elektronenspender 135
 Elektronenstrahl 56
 Elektronentransport 78, 136
 – nichtzyklischer 135
 – photosynthetischer 135
 – zyklischer 135
 Elektronentransportkette 78
 Elektronenüberträger 249
 Elektrosmose 87
 Elektrophorese 87, 148, 223, 225
 Elektrophoresemuster 225
 Elektrophysiologie 149
 Elektrorezeptor 157
 Elektroschock 171
 elektrotechnische Ausbreitung 156,
 158, 159
 Elementaranalyse 37
 Elemente 34, 264, 269
 Elphidium 20
 Eltonsche Zahlenpyramide 266, 267
 Embden 76
 Embden-Meyerhof-Parnas-Weg 76
 Embryo 180, 181
 Embryologie 15, 16
 Embryonalentwicklung 14, 108, 172,
 180, 181, 185, 188
 Embryonalzelle 180, 181, 186, 192
 Empfängerbakterium 127
 Empfängerchromosom 127
 Empfängerhügel 177
 Empfindung 105
 Encoder 159
 Enddarm 183
 Ende, kohäsives 198
 Endomitose 183
 endoplasmatisches Retikulum 57,
 60–62, 111, 144, 145
 Endplattenpotential 166
 Energie 68, 70, 72, 264, 266, 268, 269
 – freie 76, 77
 Energieaustausch 261

- Energiebedarf 275
 Energiebedarf der Zelle 144
 Energiebilanz der Glucoseoxydation 77
 Energiebilanz der Glykolyse 76
 Energiefluß 69, 71, 264, 267–269
 Energieflußdiagramm 269
 Energiegewinnung 74
 Energiehaushalt der Zelle 73
 Energieleitung 135
 energieliefernde Prozesse 73, 74
 Energiequelle 255, 264
 energiereiche Phosphatgruppe 74
 Energiestoffwechsel 72, 73
 Energiestufe 266
 Energieübertragung 72, 139
 Energieumwandlung, biologische 69, 76
 Energieverbrauch 68
 energieverbrauchende Prozesse 73
 Energievorräte 128
 Energiewandlung 159, 161
 Energiewirtschaft 68
 Entdeckungsreise 207
 Entmischung 189
 Entstehung der Erde 254
 Entropie 70, 72
 Entwicklung 79, 106, 173, 180
 Entwicklung der Tiere 108
 Entwicklungsgeschehen 238
 Entwicklungsgeschwindigkeit 243
 Entwicklungsphysiologie 18, 180 bis 182, 188
 Entwicklungsplan 108
 Entwicklungspotenz 181, 182
 Entwicklungsprozesse 14
 Entwicklungsstadien 231, 232
 Entwicklungszyklus 178, 187
 Entwindungsenzym 96
 Enzym 62, 67, 76, 77, 103, 122, 139, 166, 196, 256
 – hydrolytisches 68
 Enzymeiweiße 26
 Enzymforschung 76, 122
 Enzymproteine, 26, 42, 62, 257
 Eobiont 256
 Epidendrum 200
 Epigenese 14
 Episom 127
 Equus 232
 ER 60, 62, 63
 Erbanlage 59, 84, 89, 90, 92, 103, 122, 125, 178, 181, 190, 195, 221
 Erbanlagenbestand 240
 – Rekombination 124, 127
 Erbfaktor 89
 Erbinformation 46, 90, 93, 97, 175, 194
 – Veränderung 194, 195, 199
 Erbkrankheit 280
 Erbkonzanz 241
 Erbmerkmale 88, 90, 97, 238
 Erdgas 128, 270
 Erdgeschichte 243, 252, 254, 270, 276
 Erdöl 128, 270
 Erdrinde 36
 Erfolgeorgan 141, 162, 226
 Ergastoplasma 53
 Erkennung der Zellen 189
 Erkennungssequenz 196, 198
 Erle 272
 Ernährung 26, 69, 275
 – heterotrophe 108, 110, 139
 Ernährungsproblem 280
 Ernährungsstruktur 264
 Ernährungsstufe 266–268
 Ernährungsweise 105, 110
 Erosion 278
 Erregbarkeit 37, 108, 156, 180
 Erregung 142, 150, 153, 158, 159, 161, 162, 164
 – Mindestenergie 160
 Erregungsleitung 107, 108, 143, 148, 153–155, 167, 180
 Erregungsmuster 171
 Erregungsübertragung 144, 166–168
 – chemische 163
 – elektrische 162
 Erstbeschreiber 236
 Erwachsenenphase 173
 Erythrocyt 192
 Erzeuger 264
 Escherichia 17, 92, 95, 114, 115, 118, 124, 125, 187, 196, 198, 252
 Essigsäure 78
 Etruskerspitzmaus 32, 34
 Euastrum 20
 Eucyten 111
 Euglena 20
 Eukalyptusbäume 22, 26
 Eukaryoten 32, 57, 98, 111, 174, 175, 178, 179, 185, 249, 258
 Eukaryotenchromosomen 84, 86, 185
 Eukaryotengeißel 111
 Eukaryotenzelle 34, 60, 62, 65, 123, 196
 Evolution 75, 141, 207, 226, 238 bis 240, 242, 246–259
 – biologische 253, 254
 – chemische 253, 254–256, 258
 – molekulare 257
 – präbiologische 254, 257, 258
 – synthetische Theorie 238
 Evolutionseinheit 239
 Evolutionsfaktor 240, 242, 243–246, 248
 Evolutionsforschung 238
 Evolutionsgeschwindigkeit 251
 Evolutionslehre 237, 238, 240, 259
 Evolutionsprozeß 240, 243, 245
 Evolutionstheorie 238–240
 Evolutionsursachen 237, 238
 Evolutionszeit 251
 Evolutionszeitraum 254
 Excitation 153, 164
 Existenzbedingung 261
 Exkrete 107
 Exkretionsorgan 107, 215
 Exterorezeptor 157
 FAD (Flavin-adenin-dinucleotid) 78
 Fadenwürmer 174
 Faktorenaustausch 89
 Faltblattstruktur 44
 Familie 205, 229, 238
 Faraday-Konstante 152
 Farn 177, 179, 220, 233
 Fäulnis 271
 Feldforschung 268
 Fermentation 122
 Ferredoxin 136
 Ferredoxin-NADP-Reduktase 136
 Fertilisin 178
 Fertilitätsfaktor 125, 126
 Fertilitätsspieli 125, 126
 Fett 49
 Fettsäure 49
 F-Faktor 126
 Fibrinpeptid 251
 Fibroblast 193
 Fig-Tree-Formation 258
 Film 226
 Filmarchiv 226
 Fitislaubsänger 226, 227
 Fische 222
 Fitness 243
 Fixierung 51, 57, 62
 Fixierungsmittel 57, 66
 Flachwassergebiet 269
 Flagellaten 20, 110, 273
 Flavonoide 224
 Flavoprotein 136
 Fledermaus 157
 Fleischfresser 265
 Fliege 182
 Fließgleichgewicht 70, 72, 173, 261
 Flemming 79
 Flosse 213

- Fluoreszenzfarbstoff 148
 Fluoreszenzmikroskopie 148
 Flußkrebs 158, 159
 Foraminiferen 20
 Formaldehyd 51
 Formbildung 186
 Formenfülle 201
 Fortbewegung 105, 108, 111, 140, 142
 Fortpflanzung 21, 88, 173, 174, 233, 239
 – eingeschlechtliche 235
 – geschlechtliche 80, 124, 174, 175, 179, 235, 236, 240, 242, 246
 – parthenogenetische 235, 236
 – sexuelle 174, 175, 179
 – ungeschlechtliche 174, 235, 236
 Fortpflanzungsgemeinschaft 233, 239, 241, 243
 Fortpflanzungsmodus 236
 Fortpflanzungsrate 243
 Fortpflanzungsschranke 236, 247, 248
 Forschungsreisen 13
 Forstwirtschaft 275
 Fossil 220, 235
 – lebendes 213
 fossile Brennstoffe 275
 Fossilüberlieferung 235
 Fott 111
 Fox 256
 Fraenkel-Conrat 112
 Franklin 93
 v. Frisch 156, 157
 Frosch 17, 149, 163, 195
 Froschei 195
 Frucht 220
 Fruchtbarkeit 234, 242
 Fruchtblatt 205
 Fruchtkörper 188
 Fructose 137
 Fructose-6-phosphat 74
 Früherde 254
 Frühjahrsgeneration 231
 Fuchs 245
 Fühler 161, 228
 Fungizid 278
 Funktionsmolekül 257
 Funktionsplan 108
 Furchungsteilung 177
 Furchungszelle 181, 182
 Fusion von Pflanzenzellen 193
 Fusionshäufigkeit 191
 Futtermittel 122

 G₁-Phase 85
 G₂-Phase 85

 Gametophyt 179
 Gamon 177
 Galaktosämie 196
 Galathea-Expedition 214
 Galenus 11, 12
 Galilei 13, 23, 24, 237
 Gallerthülle 177
 Galvani 149
 Galvanometer 149
 Ganglion 143, 144
 Gaskonstante 152
 Gastrula 108
 Gastrulation 108
 Gattung 205, 228, 229, 234, 235, 239
 Gattungsbastard 193
 Gattungsname 236
 Ganzkörperextrakt 225
 Gärung 75–77, 129
 Gänsefries 9, 10
 Geburtenziffer 272
 Gedächtnisprozeß 170
 Gedächtniswirksame Substanz 171
 Gefrierätzmethode 139
 Gehirn 144, 167
 Gehörorgan 161
 Geißeln 66, 67, 72, 111
 Gelbfieber-Virus 112
 Gen 89, 93, 97, 98, 116, 176, 180, 181, 184, 185, 190, 191, 193, 196, 238, 240–243
 Genaktivierung 185
 Genaktivität 181, 182, 184
 Genaustausch 239
 Genbestand 181
 Genblockierung 185
 Genchirurgie 194
 Gendefekt 193
 Gendrift 244–246
 Generationenfolge 90, 174
 Generationswechsel 179, 231–233
 generatio spontanea 252
 Generatorpotential 158, 159, 162
 Generatorregion 160, 162
 genetic engineering 194
 Genetik 9, 15, 16, 18, 88, 238, 239
 genetische Drift 244
 genetische Information 249
 Genfluß 242, 244
 Genfrequenz 242, 244
 Genfunktion 122
 Genhäufigkeit 242, 243
 Genisolierung 196
 Genkombination 240
 Genmanipulation 194
 Genmutation 242
 Genommutation 242

 Genotyp 226, 240, 241–243, 246, 272
 Genotyphäufigkeit 242
 Genpool 239–248
 Genprodukt 184, 198
 Genregulation 122, 180, 181, 184, 185, 192
 Genspender 125
 Gentechnik 124, 128, 194–199
 Gentransfer 196
 Genübertragung 124, 125, 127, 128, 195–197
 Genverdoppelung 90
 Genverdrängung 243
 Genvorrat 182, 195, 240
 Genwirkung 90, 97
 Genußmittel 122, 275
 Geochemie 254
 geologischer Zeitraum 238
 Geruchsrezeptor 161
 Geruchssinn 161
 Gesamtbiomasse 275
 Gesamtmasse der Pflanzen und Tiere 202, 205
 Gesang 226
 Geschlechtsbestimmung 222
 Geschlechtsorgan 231
 Geschlechtspartner 239
 Geschlechterverhältnis 272
 Geschlechtspili 125, 126
 Geschlechtsunterschied 231
 Geschlechtszelle 231
 Gesner 12, 14
 Gestaltbildung 185–188
 Gestaltbildung der T4-Phagen 116
 Gestaltungsbewegung 174
 Gestaltswechsel 232
 Gewässer 264
 Gewebe 180
 – tierische 51
 Gewebebildung 189
 Gewebekultur 190
 Gewebekulturzelle 191, 196
 Gewebephysiologie 16
 Gewebeschnitte 51, 52
 Gewebezellen 32
 Gezeitenzone 269
 Gierer 112
 Gipfelraubtier 265, 266
 Giraffe 262
 Glaskapillare 150
 Glasmesser 57
 Glasmikroelektrode 148–150, 158, 164
 Gleba 193
 Gleichgewichtspotential 151
 Gleichgewichtssinn 156

- Gleitfilament-Theorie 88
 Gliederfüßer 24, 143, 157
 Glucose 40, 41, 75–77, 137
 Glucoseabbau 75
 Glucose-1-phosphat 74
 Glucose-6-phosphat 74
 Glucoseoxydation 77
 Glutaraldehyd 66
 Glutaminsäure 255
 Glühkatode 54
 Glycerin 49
 Glycerinaldehyd-3-phosphat 137
 Glycerin-1-phosphat 74
 Glycerinphosphatid 49
 Glycin 255
 Glykogen 40, 41
 Glykoproteide 63
 Glykolyse 75, 76, 78
 Gnathostomula 218
 Gnathostomuliden 218
 Goldman 152
 Golgi-Apparat 53, 57, 60, 62, 63, 68, 144, 146, 148, 178
 Golgi-Vakuole 62
 Golgi-Vesikel 68
 Golgi-Zisterne 62
 Gonospore 179
 Goullian 119
 Grana 65
 granuläres ER 60
 Grasflur 273
 Grew 13, 28
 Grenzauflösung 55
 Griffith 127
 Grippe-Virus 112
 Größe der Lebewesen 21, 23
 Großhirnrinde 146, 167
 Grundzahl 222
 Grubenorgan 157
 Grundcytoplasma 57, 59, 60, 77, 99, 107, 111
 Grünalgen 179, 273
 Guanin 46, 93, 94
 Gurdon 182, 195
 Gyraulus 235

 Haeckel 110, 207, 253, 260, 261, 263
 Haldane 253
 Hales 14, 130
 Haller 14
 Hallier 223
 Hamster 193
 haploide Chromosomenzahl 177
 haploide Phase 178, 179
 Haploppappus 221
 Haplont 179

 Hardy 241
 Hardy-Weinberg-Gesetz 240–244
 Harvey 14
 Harris 191, 192
 Hase 245
 Hatch 138
 Hauptelement 35, 36
 Hausmaus 22
 Haustiere 9, 195
 Hautzellen 188
 Häm 44, 133
 Hämoglobin 43, 44, 251
 Hefe 75, 76
 Hegnauer 223
 Hela-Zelle 191
 Helix 43, 44
 α -Helix 43
 Heilmittel 275
 van Helmont 130
 Hemmung 164
 – präsynaptische 169
 Herbarien 11, 218, 229
 Herbivoren 265
 Herbizid 278
 d'Herelle 112
 Hermann 155
 Hershey 90, 92, 116
 Hertwig 175–178
 Herzschlag 163
 Heterochromatin 82
 Heterokaryon 190–192
 Heterotrophie 70, 274
 Heterotrophe Lebensweise 105, 109
 heterotropher Organismus 270
 Hill 131
 Hill-Reaktion 131
 Hippokrates 11
 Hirnforschung 167
 Hirschkäfer 230, 231
 Histochemie 18
 histochemische Färbeverfahren 184
 Histologie 16
 histologische Mikrotechnik 53
 Histone 84–86, 111, 185
 Histon H1 86
 Histonmolekül 86
 Histon-Octamer 86
 Hochkultur 9
 Hochleistungsrasse 195
 Hodgkin 151, 152, 155
 Höhlenmalerei 9
 Hohltiere 142, 217, 231
 Holz 31, 275
 Holley 100
 Homokaryon 191
 Homologie 218, 219
 Homologiekriterien 218

 Hooke 28
 Hormone 42, 50, 141, 142
 Hormonsynthese 198
 Hormonsystem 141, 142
 Hormontransport 142
 Huhn 192
 Humanökologie 279
 Hunt 213
 Hutchinson 119
 Huxley 151, 155, 238
 Hühnerlei 32
 Hüllzelle 144
 Hüllprotein 116, 118, 119, 121, 186
 Hybrid 246
 Hybridisierung 190, 193
 Hybrid-Doppelstrang 98
 Hybridpflanze 193
 Hybridmolekül 121, 198
 Hybridzelle 190–193, 195
 Hydra 141, 142
 Hydrolasen 67
 hydrologische Bedingungen 262
 hydrophile Gruppe 50
 Hydrozoen 232
 Hyperpolarisation 153, 154, 164
 Hypoxanthin 190

 Ichthyostega 214
 Idiogramm 221
 Illustration 12
 Imago 231
 Immundiffusion 225
 Immunelektrophorese 225
 Immunglobulin 251
 Immunologie 122, 224, 225, 249, 280
 Immunreaktion 42
 Impftechnik 125
 Impulsfrequenz 165
 Impuls-Generator 153
 Impulsleitung 154
 Individuum 21, 106, 228
 Individualentwicklung 16, 21, 180, 181, 218, 231
 Individualzyklus 80, 173, 174
 Indol-3-essigsäure (IES) 189, 190
 Induktorsubstanz 67
 Industrialisierung 275
 Industrie 278
 Infektionskrankheit 111, 121, 190
 Infektionsprozeß 116
 Information 99, 146
 Informationsaufnahme 108, 157, 158, 167
 Informationsaustausch 141, 145, 173, 261
 Informationsfluß 167

- Informationsmolekül 257
 Informationsprozeß 162
 Informationsspeicherung 171
 Informationsübertragung 44, 99, 121, 149, 162
 Informationsverarbeitung 167, 168, 169
 Informofer 99
 Informosom 178
 Infusorien 31
 Ingenhousz 130
 Inhibition 153, 164
 Innenskelett 24
 Insel 263
 Inselform 245
 Insekten 144, 157, 161, 222, 225, 228, 249
 Insektenordnungen 227
 Insektenbekämpfungsmittel DDT 278
 Insektizid 277, 278
 Insektenzelle 196
 Insulin 43, 198
 Integration 17
 Integrationsebene 19
 Interphase 80, 81, 83–85, 87, 182
 Interorezeptor 157
 In-vitro-Synthese 119
 Interzellulare 107
 Ion 36, 72, 149, 150
 Ionenbindung 44
 Ionenkonzentration 37, 149
 Ionenpermeabilität 152, 164
 Ionenpumpe 156
 Ionentheorie der Erregung 155
 Ionentransport 60
 Iontophorese, axonale 148
 Iridovirus 114
 Isoetales 211
 Isoetes 211, 212
 Isolation 245–247
 – biologische 245
 – genetische 246, 247
 – morphologisch-physiologische 246
 – ökologische 246
 – räumliche 245, 247
 – territoriale 245
 Isotop 151, 267, 268
 Isotopentechnik 85, 152, 184
 Iwanow 216
 Iwanowski 112

 Jabłokov 278
 Jacob 122, 184
 Jacob-Monod-Modell 185
 Jahreszeit 244

 Johannsen 89, 216
 Jugendstadium 231

 Käfer 201
 Kakteen 201
 Kalium 35, 36
 Kaliumausstrom 156
 Kaliumdiffusionspotential 151
 Kaliumion 72, 150–152, 155
 Kalium-Permeabilität 155, 156
 Kaliumstrom 155
 Kampfverhalten 228
 Kan 208
 Kaninchen 170
 Kapsid 113
 Karbon 212
 Karboxylgruppe 42
 Karboxylierung 137
 Karminessigsäure 221
 Kartierung von Chromosomen 193, 196
 Kartoffel 34, 194, 195
 Karyogramm 221
 Karyoplasma 59, 60
 Karyotyp 221–223
 Käsebereitung 122
 Katastrophe 244, 278
 Kategorie, systematische 205, 206
 Kathodenstrahloszillograph 149
 Kation 36
 Katz 152, 166
 Kausalproblem 238
 Kausalmechanismus der Entwicklung 240
 Kausche 112
 Keimblatt 108
 Keimzelle 124, 174, 176, 178, 179, 190, 192, 242, 243
 Keimzellenbildung 89, 140
 Keimzellfusion 190
 Kendrew 44
 Kepler 13
 Kern 51, 177
 Kernhülle 57, 59, 60, 111
 Kernkörperchen 59
 Kernmembran 59, 82, 176
 Kernphasenwechsel 178, 179
 Kernpore 59
 Kernschleife 79
 Kernteilung 80, 175
 Kerntransplantation 181, 195
 Kernverschmelzung 175
 Kettenmolekül 46
 Keynes 152
 Khorona 100
 Kieme 215
 Kinderlähmungs-Virus 112

 Kinetin 189, 190
 Kinetochor 83
 Klangspektrogramm 226
 Klapperschlange 157
 Klasse 205, 229, 238
 Klassifizierung 201, 205, 207, 228
 Kleinhirn 169
 Kleinhirnrinde 169
 Klimabedingung 244
 Klimax 273–275
 Klonierung 195
 Knallgasreaktion 78
 Knochen 31
 Knochenfisch 201
 Knöllchenbakterien 272
 Kobalt 36
 Koch 121, 122
 Kohle 128, 270
 Kohlendioxid 105, 122, 128, 129, 131, 132, 270
 Kohlendioxidreduktion 132, 136, 138
 Kohlenhydrat 41, 70, 106, 113, 129, 131, 137
 Kohlenhydratabbau, aerober 77
 Kohlenhydratsynthese 132, 136, 137, 139
 Kohlenstoff 35–37, 122, 136, 270
 Kohlenstoffverbindung 253
 Kohlenwasserstoff 49, 133
 Kohlmeise 234, 248
 Kohne 252
 Kokken 23
 Kommunikation 228
 Kommunikationssystem 141, 142
 Kompartiment 57, 60, 64
 Kompartimentierung 57, 58, 111
 Komplementarität 94
 Koazervat 256
 Kohäsion 26
 kohäsives Ende 198
 Kondensorwicklung 54
 Konjugation 124, 125
 Konjugationsbrücke 126
 Konsument 264–266, 270
 Kontaktstruktur 144, 162
 Konvergenz-Divergenz-Prinzip 168, 169
 Konvergenzschaltung 167
 Konzentrationsausgleich 152
 Konzentrationsgradient 149
 Koordinationsfähigkeit 108
 Koordination der Organfunktion 142
 Kopfbewegung 227
 Kopfreion 143
 Korallenriff 263, 269
 Korallenwurz 109

- Korbblütler 221
 Kornberg 119
 Kornberg-Enzym 119
 Kosmos 36, 37
 Körperbau 231
 Körperzelle 174, 179, 181, 185, 190, 192, 195
 Krallenfrosch 195, 198
 Krankheitserreger 122
 Kratzer 217
 Kräuterbuch 11, 12
 Kravitz 148
 Kreatinphosphat 74
 Krebse 217
 Krebsproblem 280
 Krebszelle 191
 Kreide 211
 Kreislauf 271
 Kreuzung 238, 240, 246, 248
 Kreuzungsanalyse 88
 Kreuzbarkeit 235
 Kreuzblütler 193, 195
 Kreuzungsexperiment 88, 89, 234, 236
 Kreuzungsschranke 234
 kretisch-minoische Kultur 10, 11
 Küchenschabe 161
 Kükenpocken-Virus 112
 Kultivierungsmaßnahmen 275
 Kulturlandschaft 276
 Kulturpflanzen 9
 Kunst 10
 Kurzzeitgedächtnis 171
 Kybernetik 280
- Lactat 76
 Ladungstrennung 78
 Lageähnlichkeit 218
 Lamarck 14, 207
 Lambda-Phagen 117
 Lamellisabella 216
 Landextremität 214
 Landgesellschaft 269
 Landkärtchen 231
 Landpflanzen 25, 128, 275
 Landtiere 24
 Landwirtschaft 275, 277, 278, 192
 Landwirbeltier 212, 214
 Langlebigkeit 243
 Langzeitgedächtnis 171
 Larvalentwicklung 183
 Larvalorgan 231
 Larve 231
 Lavoisier 237
 Lärmbelastigung 278
 Lascaux 8
- Latenzzeit 115
 Latimeria 212, 213, 214, 216
 Laubblatt 31
 Laubheuschrecke 159
 Lautäußerung 226
 Lebensdauer 21, 173
 Lebenseigenschaften 14, 21, 27
 Lebensentstehung 252, 253
 Lebensfülle 269
 Lebensgemeinschaft 262, 273
 Lebenskette 80
 Lebenskraft 75
 Lebensraum 277
 Lebensstätte 262
 Lebensweise 208
 – festsitzende 110
 Lebenszyklus 241
 Lecithin 49, 50
 Lederberg 124
 Leguminosen 225, 272
 Leeuwenhoek 28, 31, 121
 Leibeshöhlenflüssigkeit 141
 Leitfähigkeit 156
 Lemche 215, 216
 Leptotän 175
 Lernprozeß 171
 Leucin 125
 Licht 131, 189
 – polarisiertes 156
 – ultraviolettes 156
 Lichtabsorption 134
 Lichtenergie 131–132, 133
 lichtinduzierte Formänderung 189
 Lichtmikroskopie 50–56
 Lichtquant 161
 Lichtreaktion 132, 136, 137, 139
 Lichtreiz 159, 162
 Liebhaberbiologie 201
 Liebig 75
 Ligase 96, 198
 Ligusterschwärmer 231
 Linné 13, 205, 207, 219, 223, 236
 Lipide 38, 48–50, 64, 113
 Lipiddoppelschicht 50
 Lipidmolekül 49
 Lipidschicht 139
 Lipidstoffwechsel 60
 Lipmann 73
 Lipoidtheorie 48
 Lipopolysaccharid 114
 Lipoprotein 114
 Lipoproteinmembran 50, 139
 Literatur, systematische 202
 Littlefield 190
 Lockstoff 189
 Loewi 163
 Lohmann 73
- Lucanus 230, 231
 Luchs 245
 Luft 264
 Luftdruck 26
 Luftstickstoff 272
 Luftverschmutzung 278
 Lungentzündung 90, 91
 Lupe 219
 Lwoff 118
 Lyrurus 234
 Lyse 115, 117
 Lysogenie 117
 Lysogenisierung 118
 Lysosom 57, 62, 67, 68
 Lysozym 115
- Macrocystis 23
 MacLeod 90, 91, 127, 196
 Magnesium 35, 36
 Magnesium-Ion 73
 Makroevolution 238, 245
 Makromolekül 27, 34, 38, 46, 54, 93, 254, 256, 257
 Malat 138
 Malpighi 13, 14, 28
 Malpighisches Gefäß 183
 Mammutbaum 22, 23, 26, 208
 Mangelmutante 125
 Männchen 174, 231
 Mannigfaltigkeit 11, 12, 15, 17, 21, 31, 110, 201, 205, 218, 224, 237
 – abgestufte 205, 207
 Markgewebe 194
 Markstrang 143
 Masern-Virus 112
 Materie 269
 – stoffliche 264
 Mathematik 17, 280, 281
 Matrizse 98
 Matrix 64, 228
 Matrixfraktion 139
 Maus 21, 191, 192, 196, 198
 Mayer 131
 mechanistische Betrachtungsweise 13
 McCarty 90, 91, 127, 196
 Mechanorezeptor 157, 158, 161, 162
 Medizin 123, 192
 Meer 263
 Medium 9
 Meduse 161, 231, 232
 Medusengeneration 231
 Meiose 175, 177, 242
 Melchers 194
 Membran 50, 60, 111, 150
 – postsynaptische 164, 165, 166
 – präsynaptische 168

- subsynaptische 164, 166, 167
- Membrankapazität 156
- Membranmodell 50
- Membranpermeabilität 155, 167
- Membranporen 50
- Membranpotential 15, 152–154, 156, 158, 159, 164, 165
- Membranstruktur 49
- Membransystem 58, 65
- Mendel 15, 16, 88, 238
- Mendel-Population 241, 243, 244
- Mendelsche Regeln 88, 241
- Mensch 21, 31, 34, 56, 123, 147, 159, 167, 174, 180, 181, 191, 192, 196, 222, 223, 225, 249, 252, 264, 266, 267, 270, 272, 275–278
- Menschenaffe 222, 223
- Menschenviren 112
- Menschheit, Gesamtbiomasse 275
- Mensch-Maus-Hybridzelle 192
- Merian 104
- Merrill 196
- Messerbrechgerät 57
- Meselson 95
- Mesosom 111
- Meßelektrode 153
- Meßfühler 161
- Metamerie 215
- Metalle 36
- Metall-Elektrode 150
- Metallimplantation 60, 148, 169
- Metallion 148
- Metallprotein 136
- Metaphase 80, 81, 83
- Metaphasechromosom 81, 82, 183, 196
- Metasequoia 208, 209, 211, 216
- Methan 255
- Methionin 125
- Metschnikoff 122
- Meyerhof 76
- Miescher 46
- Migration 244
- Miki 208
- Mikroben 105, 110, 121
- Mikrobenetik 190
- Mikrobenkultur 123
- Mikrobiologie 17, 122
- Mikroelektrode 148, 153, 160
- Mikroelektrophorese 148, 163
- Mikroevolution 238
- Mikroorganismen 70, 71, 74, 90, 97, 110, 262, 271, 272, 274
- Mikropipette 150, 164, 195
 - mehrkanalige 163, 164
- Mikroskop 13, 14, 28
 - Bildentstehung 54
- Mikroskopie 28, 110
- Mikrosphären 257
- Mikrotechnik 53
- Mikrotom 53
- Mikrotomschnitte 56
- Mikrotubulus 65, 67, 87, 144, 162
- Mikrotubulus-Theorie 162
- Mikrovilli 57, 59
- Mikrozotte 59
- Milchsäure 75–77, 255
- Milchsäurebakterien 122
- Milchsäuregärung 75–77
- Miller 255
- Millot 213
- Mineralisierung organischer Verbindungen 122
- Miniatur-Endplattenpotential 166
- Minimalgröße der Lebewesen 26
- Minimalnährboden 125
- minoische Kunst 10
- missing link 214
- Mitchell 78
- Mitochondrium 53, 57, 63, 64, 77, 78, 111, 144, 145, 249, 258, 259
- Mitochondrienmembran 64, 78
- Mitose 79–83, 85, 87, 175, 176, 181, 191, 192
- Mitoseapparat 87, 111
- Mitosechromosom 182
- Mitosephasen 80, 81
- Mischling 233
- Modellexperiment 255, 256
- Modelluntersuchung, ökologische 273
- Modellsystem 257
- Molchembryo 189
- Molchkeim 188
- Molekularbiologie 46, 100, 112, 116, 119, 121, 192, 195, 229, 248, 251, 259, 280
- Molekulargenetik 18, 90, 93, 96, 97, 103, 111, 122, 196
- Molekularpaläontologie 258
- Mollusken 214, 216
- Monod 122, 184
- Monoglycerid 49
- Monokultur 275, 277
- monomolekulare Schicht 49
- Monoplacophora 216
- Moor 220
- Moos 177, 179
- Morgan 89
- Morphogenese 185–189
- morphogenetische Bewegung 188
- morphogenetische Phase 188
- Morphologie 16, 218
- Morphospecies 236
- Morula 108
- Mücke 182
- Mucopolysaccharide 41
- Müller 14, 140
- Mundwerkzeug 228
- Muropeptide 111
- Muschel 201, 225
- Muschelkrebs 220
- Museum 210, 218, 229, 236, 277
- Muskeln 31, 73
- Muskelzelle 31, 60, 88, 150, 163, 180
- Muskulatur 75
- Mutabilität 246
- Mutation 122, 124, 226, 240, 242 bis 245, 247, 248, 251
- Mutationsdruck 242, 243
- Mutationsrate 242
- Mycoplasmataceen 23
- Mycoplasmen 23, 27, 34
- Myoglobin 43
- Myosinfilament 87, 180
- Nacheiszeit 245
- Nachrichtentechnik 167
- NAD (Nicotinsäureamid-adenindinucleotid) 78
- NADP⁺ 135, 136
- NADPH 135–137
- Nagetier 157
- Nahrung 105, 108, 140, 142, 244, 266
- Nahrungsbeziehung 265
- Nahrungsfluß 269
- Nahrungskette 265–267
- Nahrungsnetz 265, 266
- Nahrungssuche 108
- Nahrungsstrudler 108
- Nahrungsvakuole 68
- Napfschnecke 215
- Nashorn 24
- Nathans 198
- Nathorstiana 211, 212
- Natrium 26, 35
- Natriumeinstrom 156
- Natriumion 72, 150, 151, 155
- Natrium-Kalium-Pumpe 152
- Natriumpermeabilität 156
- Natriumstrom 155
- Naturlandschaft 276
- Naturstoffe 223
 - sekundäre 38
- Naturstoffchemie 38
- Naturwissenschaft 17, 18, 40, 237, 253, 280, 281
- Nebelkrähe 233
- Nefermaat 9, 10

- Negativkontrastierung 56
 Nelkengewächse 223
 Neopilina 215, 216
 Nernst 151
 Nerv 144
 Nervenfaser 143, 144, 153, 156
 – markhaltige 154
 Nervenfilz 143
 Nervengewebe 146
 Nervenimpuls 150, 154, 156
 Nervennetz 142–144, 167
 Nervensystem 31, 108, 109, 140, 141
 Nerventätigkeit 72, 142, 145, 149, 216
 – höhere 170, 171
 Nervus vagus 163
 Nervenzelle 31, 34, 109, 142–152, 162, 163, 167, 180, 188
 Nervenzellenmembran 153, 155
 Nervenzentrum 226
 Nettoprimärproduktion 269
 Nettoproduktion 268, 274, 275
 Neuralrohr 188
 Neurobiologie 140, 148, 149
 Neurofilament 144
 Neuron 142–144, 146, 147
 Neuronentheorie 145, 148
 Neuronenphysiologie 141, 166
 Neutransmitter 163, 164
 Newton 237
 Nichthistonprotein 185
 Nichtmetalle 36
 Nirenberg 100
 Nitrat 271, 272
 Nitrobacter 271
 Nitrosomonas 271
 Nomenklatur, binäre 13, 236
 Nomenklaturregeln 236
 Nuclein 46
 Nucleinbase 256
 Nucleinsäure 38, 40, 45, 46, 48, 73, 112, 113, 249, 256, 257, 271, 275
 – Sekundärstruktur 48
 – Tertiärstruktur 48
 Nucleokapsel 113
 Nucleolus 59, 60, 103
 Nucleolus-Organisator 103
 Nucleosom 86, 185
 Nucleotide 46, 47, 93, 96, 98, 99, 190, 249, 255
 Nucleotidfolge 94, 103, 248
 Nucleotidkette 46
 Nucleotidpaar 198
 Nucleotidsequenz 48, 119, 120, 196, 198, 251
 Nucleotidsorte 100
 Nucleotidstoffwechsel 190
 Nucleotidtriplekt 100
 Nucleus 59
 Oberflächenreaktion 177
 Oberflächenstruktur 220
 Objektschleuse 54
 Objektisch 54
 Objektivwicklung 54
 Ohr 159
 Okada 191
 Okapi 208
 Ökologie 16, 239, 261
 – globale 279
 ökologisches Gleichgewicht 275, 278
 ökologisches System 261, 263
 Ökonomie 261
 Ökosystem 19, 260, 262–264, 267 bis 270, 272, 273, 275–277
 – Dynamik 272
 Oligonucleotid 257
 Oncidium 200
 Onverwacht-Formation 258
 Oparin, 253, 255, 256
 Operatorgen 184
 Operon 184, 185
 Orchidee 109, 200, 201
 Orchideenart 222
 Ordnung 205, 229, 238
 Ordnungsgrad 70
 Organ 17, 180
 – homologes 218
 Organanlage 189
 Organbildung 189, 190
 Organellen 32, 48
 Organisationsebene 19
 Organisationsgrad 70
 Organisationshöhe 142
 Organisationstypen 218
 organische Säuren 107
 Organismen 17, 19, 27, 173
 – autotrophe 170, 264
 – diploide 123, 124
 – haploide 123
 – heterotrophe 264, 275
 Organismenarten, Anzahl 202
 Organismengröße 22, 23, 26
 Organismenreich 105
 Organphysiologie 16
 Originalliteratur 19
 Osmiumsäure 60
 Osmiumteroxid 57
 Osmose 107
 osmotischer Druck 107
 osmotische Reaktion 257
 Ostgrönland 214
 Ostracoda 220
 Oszillograph 150, 153, 226
 Oszillogramm 226, 227
 Overton 48
 Oxalacetat 78, 138
 Oxydation 71
 Oxydations-Reduktionsreaktion 75
 Ozean 269
 Paarungserfolg 243
 Paarungsstruktur 176
 Paarungsverhalten 228
 Pachytän 175
 Paläontologie 16, 235, 236, 258
 Paläospecies 236
 Palindrom 198
 Palisadenzelle 181
 Palynologie 220
 Pangeneshypothese 237
 Papiopedilum 200
 Papierchromatographie 224
 Papierelektrophorese 225
 Radiessvogel 230
 Paradisea 230
 Paraffin 53
 Paraffintechnik 56
 Parasexualität 122, 124
 Parasit 108, 109
 Parasitenkette 256
 Parenchymzelle 181
 Parnas 76
 parthenogenetische Organismen 222
 Parvo-Virus 112
 Parus 248
 Pasteur 75, 76, 121, 252
 Pauling 43
 Pawlow 171
 Pentose 46
 Peptid 256
 Peptidbindung 42
 Perikaryon 143–145, 148, 158
 perinucleäre Zisterne 59, 60
 Permeabilität 48, 50, 151, 152
 Permeabilitätsänderung 162
 Permeabilitätsbarriere 50
 Permeabilitätskoeffizient 152
 Permeabilitätssteigerung 155
 Perutz 44
 Pfankuch 112
 Pflanze 31, 90, 105, 108, 110, 111, 175, 186, 205, 225, 229, 233, 249, 264, 265, 271
 – heterotrophe 274
 Pflanzenanatomie 13
 Pflanzenarten 27, 202, 205, 219, 224, 229, 232, 252
 – Anzahl 201–203

- Pflanzenbau 9
 Pflanzendarstellungen 9, 11
 Pflanzenhormon 189, 190
 Pflanzenfresser 265
 Pflanzenkörper 107
 Pflanzenkrankheit 277
 Pflanzenentwicklung 189
 Pflanzenphysiologie 10, 14, 131
 Pflanzenreich 234
 Pflanzenschutz 278
 – integrierter 278
 Pflanzenstoffe 223
 – sekundäre 224
 Pflanzensystematik 225
 Pflanzenviren 112
 Pflanzenwachstum 131, 189
 Pflanzenwelt 201, 207, 275
 Pflanzenzellen 28, 64, 106–108, 192, 193
 Phagen-DNA 114, 117–119
 Phagen-Enzym 114
 Phagenen 114
 Phagenhülle 114
 Phageninfektion 92
 Phagen-Lysozym 115
 Phagenschwanz 114
 Phagotose 67, 68, 80, 217
 Pharmakologie 125
 Pharmazie 123
 Phasenkontrastmikroskop 83
 Phasenverschiebung der Code-
 Ablesung 119, 120
 Pherogramm 225
 Phosphat 256
 Phosphatase 68
 Phosphatbindung, energiereiche 73
 Phosphatgruppe 73
 Phosphatgruppenübertragungs-
 potential 74
 Phosphatide 49, 107
 Phosphatrest 73
 Phosphatverbindung, energiereiche
 74, 152
 Phosphoenolbrenztraubensäure 74
 Phosphoglycerinsäure 74, 137, 138
 Phospholipid 49, 50
 Phosphor 35, 36, 122, 255
 Phosphorsäure 46, 49
 Phosphorsäurereste 48, 93, 94
 Phosphorylierung 74, 78, 86
 – oxydative 78, 79
 photochemische Reaktion 162
 Photolyse 135, 270
 Photon 135
 Photooxydation 134
 Photophosphorylierung, zyklische
 135
 Photorezeptor 157, 161, 162
 Photosynthese 31, 40, 42, 64, 65, 69
 bis 71, 78, 105, 110, 122, 128–139,
 258, 264, 270
 – Energieumsatz 128
 – Energieumwandlung 132
 – Stoffumsatz 128
 Photosyntheseapparat 138, 139
 Photosynthesepigment 139
 Photosystem I 135, 139
 Photosystem II 135, 139
 Physik 257, 281
 Physiologie 14, 16, 218, 261
 Phytochemie 223
 Phytochrom 189
 Phytohormon 190
 Phytol 133, 139
 Pigment 680 134
 Pigment 700 134, 135
 Pigmentsystem I 134
 Pigmentsystem II 134
 Pili 125
 Pilina 216
 Pilze 31, 109, 110, 111, 175, 220,
 264, 270, 278
 Pilzelle 110
 Pinocytose 67, 68, 217
 Pinocytosevakuole 57, 67
 Planaria 144
 Planarie 161
 Plantago 220
 Plasmid 127, 197, 198
 Plasmodesmen 107
 Plastid 64, 65, 106, 110, 137, 258, 259
 Plattwurm 217, 225
 Pleuromeia 212
 Pleuromeciaceae 211
 Ploidiegrad 222
 Pneumococci 91
 Poa 221
 Pocken-Virus 112, 113
 Pogonophoren 216, 217
 – Ernährungsweise 217
 – Segmentierung 217
 Polarisationsmikroskopie 54
 Polarisationsmuster 157
 Polkörper 177
 Pollenforschung 220
 Pollenkorn 220
 Pollenmerkmal 220
 Polyacrylamid 225
 Polyäthylenglykol 193
 Polychaeta 216
 Polyp 231, 232
 Polypengeneration 231
 Polypeptid 42–44
 Polyploidie 222
 Polysaccharide 38, 40, 41, 63, 90
 Polysaccharid-Kapsel 91
 Polysaccharidesynthese 63
 Population 19, 228, 239–247, 261,
 272, 273
 – Begriff 239
 Populationsdichte 273
 Populationsdynamik 278
 Populationsgenetik 236, 240, 242,
 247
 Populationsgröße 244
 – Schwankung 244–246
 Populationsökologie 261
 Populationschwankung 244, 245
 Populationsveränderung 240
 Populationswachstum 272, 273
 Populationswelle 244
 Porphyrin 139
 postsynaptischer Bereich 145
 Potential 72, 149
 – excitatorisches 168
 – excitatorisches postsynaptisches
 (EPSP) 164, 168
 – inhibitorisches 168
 – inhibitorisches postsynaptisches
 (IPSP) 164
 – postsynaptisches 164, 165, 167,
 168
 Potentialänderung 153
 Potentialdifferenz 135, 149–151, 153
 Potentialgradient 152
 Potentialrückgang 155
 PPLO 23
 Präformationstheorie 14
 Präkambrium 258
 praesynaptischer Bereich 145
 praesynaptische Membran 145
 präzelluläre Struktur 256
 Präzipitinreaktion 225
 Präzipitat 224
 Primärkonsument 267–269
 Primärprodukt 267
 Primärproduzent 264, 265, 267, 269,
 275
 Primärstruktur 43, 44, 99, 250
 Processing 98
 Prociongelb 148
 Produktivität 269, 277
 Produzent 270
 Projektivwicklung 54
 Prokaryoten 32, 111, 184, 235, 258,
 259
 Prokaryotenchromosom 111
 Prometaphase 80, 81, 83, 87
 Promotor 184
 Prophagen 116, 117
 Prophagenbildung 118

- Prophase 80, 81, 83, 87, 175, 176
 Propionsäure 255
 Proteine 38, 41–44, 49, 50, 59, 64,
 90, 107, 112, 113, 134, 180, 185,
 224, 249, 251, 271
 – globuläre 42, 44
 – fibrilläre 42
 – Konformation 44
 – präbiotische Bildung 256
 – Primärstruktur 42
 – Quartärstruktur 44
 – saure 84
 – Sekundärstruktur 43, 44
 – Tertiärstruktur 44
 Proteinmolekül 60, 103
 Proteinoid 256, 257
 Proteinoid-Mikrosphäre 257
 Proteinspektren 225
 Proteinstruktur 224
 Proteinsynthese 62, 97, 101, 101 bis
 103, 119, 122, 144, 171, 178, 184,
 185, 191, 256
 Proteintrennung 225
 Prothallium 179
 Protisten 110
 Protobiont 256
 Protocyt 111
 Proton 135
 Protonengradient 78
 Protonentransport 78
 Protonema 179
 Protoplasma 31
 Protoplast 192
 Protozoen 31, 179, 225
 PSP 164
 Pterine 224
 Puff 183, 184
 Puffbildung 184, 185
 Puffmuster 182, 184
 Puffersystem der Weltmeere 270
 Punktmutation 248, 251
 Puppe 231
 Purin 46, 255
 Purinbasen 48, 93, 94
 Puromycin 171
 Putzbewegung 227
 Putzverhalten 228
 Pyrimidin 46, 255
 Pyrimidinbasen 48, 93, 94
 Pyridinnucleotid 136
 Pyrophosphatbindung 73
 Pyrrolring 133
 Pyruvat 78
 Qualle 31
 Quastenflosser 211–214
 Querscheibenmuster 183
 Rabenkrähe 233
 Rackelhuhn 234
 Rädertierchen 273
 Radioaktivität 62, 84, 85, 92, 268
 Radiolarien 20
 Rafflesia 110
 Ramiefaser 34
 Raritätenkabinette 11
 Räuber 266
 Räuberkette 265
 Rauh 211
 Raumstruktur 226
 Raum-Zeit-Gefüge 173
 Raupe 231
 Rasse 232, 234, 235, 240, 247, 248
 – Bildung 244, 245
 – geographische 202, 232–234,
 239, 247
 – polyploide 222
 Rassenkreis 232, 234, 248
 Rasterelektronenmikroskop 219, 220
 Ratte 192
 Rattenchromosom 196
 Ray 13
 Reaktionsgeschwindigkeit 108
 Reaktionskinetik 257
 Reaktionsraum 60, 111
 Reaktionszentrum 135
 Rechner 228, 229
 Rechteckimpuls 153
 Redoxpotential 135
 Reduktion der Chromosomenzahl
 176
 Reduktionskraft 136
 Reduktions-Oxydations-Reaktion
 78
 Reduktionsteilung 175, 178, 179
 Reflex, bedingter 171
 Regenwurm 143, 222
 Registrierelektrode 154
 Regulatorgen 184
 Reifeteilung 124, 175
 Reiz 142, 152, 153, 157, 158
 – chemischer 159
 – depolarisierender 154
 – Energieform 158
 – hyperpolarisierender 154
 – mechanischer 159
 Reizaufnahme 158, 161
 Reizbarkeit 21
 Reizbeantwortung 24
 Reizelektrode 153, 154, 169
 Reizenergie 159, 162
 Reizleistung 159
 – minimale 160
 Reizleitung 24
 Reizschwellen 161
 Reiztransduktion 161
 Rekombination 125, 242, 246
 Rekombinationsmechanismus 122
 Remak 190
 Renaissance 11
 Reo-Virus 112
 Replikation 94–98, 103
 – semikonservative 95
 Replikationsmechanismus 95, 96,
 256
 Repressor 184
 Reptilien 222, 224–226, 249
 Reservestoff 34, 49, 107
 Resorption 108
 Restriktase 196, 197
 Restriktionsendonuclease 196–198
 Revertase 121
 Rezeption 157
 Rezeptor 141, 157, 161
 Rezeptormembran 162
 Rezeptormolekül 162, 164, 165, 167
 Rezeptormuskel 158
 Rezeptorneuron 158
 Rezeptorort 102
 Rezeptorsubstanz 114
 Rezeptorzelle 162
 Rhesusaffe 249
 Rhipidistier 214
 Ribonucleinsäure, siehe auch RNA
 27, 46, 48, 59, 97, 113
 Ribonucleotide 98
 Ribose 46
 Ribosom 57, 60, 61, 64, 65, 99, 102,
 103, 111, 144, 145, 187, 259
 Ribosomenuntereinheit 103
 Ribulosediphosphat 138
 Riesenalge 98
 Riesenaxon 152–154
 Riesenchromosom 89, 90, 182–185
 Riesenformen 22, 24
 Riesenmammutbaum 22
 Riesenmolekül 39–41
 Riesennervenfaser 150, 152
 Riesensaurier 22, 24
 Riesentang 23
 Riesentintenfisch 23
 Riesenwaran 208
 Riesenzeile 34
 Ribulose-1,5-diphosphat 137
 Ribulose-1,5-Diphosphat-
 Karboxylase 137
 Rind 249
 Rispengras 221
 RNA 46, 73, 84, 97–103, 115, 117,
 118, 120, 184, 185, 191, 192, 259
 – Basenfolge 98
 – RNA-Bildung 98, 122, 171, 178

- Boten-RNA 97
- heterogene Kern-RNA 98
- hnRNA 99
- hochmolekulare RNA 98
- Messenger-RNA 97
- mitochondriale 64
- mRNA 97, 98, 101–103, 178
- mRNA-Codon 100, 101
- plastidale 65
- Primärstruktur 98
- Replikation 119
- ribosomale 103
- rRNA 103, 252
- Synthese 98, 122, 171, 178
- Triplett 101
- tRNA 101–103, 111, 252
- RNA-abhängige DNA-Polymerase 121
- RNA-Phagen, Vermehrung 119
- RNA-Polymerase 98, 184
- RNA-Replikase 119
- RNA-Viren 113
- Rom 11
- Röntgenstrahlen 43
- Röntgenstrukturanalyse 43, 55, 93
- Rothalgans 9, 10
- Rüben 193
- Rückenmark 147
- Rückkopplungsmechanismus 185
- Ruheaktivität 166
- Ruhe-Membranpotential 152
- Ruhepotential 150–153, 156
- Ruska 55, 112
- R-Zellen 91
- Saccharose 137
- Sacculi 64
- Sachs 14, 131
- Samenpflanze 220
- Samenprotein 225
- Samenzelle 175
- Sammlungen 11, 210, 218, 229, 230
- Sandboden 217
- Sanddorn 272
- Sandlückensystem 217
- Saprophyt 110
- Satellit 82
- Sauerstoff 35, 36, 75, 129, 131, 132, 255, 258, 270–272
- Säugetiere 21, 143, 167, 181, 192, 222, 225, 249
- Säugetierahme 251
- Säugetierzelle 196
- de Saussure 130
- Säve-Söderbergh 214
- Scelophorus 227
- Schabe 109, 151, 159, 228
- Schädling 278
- Schädlingsbekämpfungsmittel 278
- Schallreiz 157
- Schadinsekt 277, 278
- Schafgehirn 198
- Schlange 157
- Schleiden 15, 27, 28
- Schleimpilz 187, 188
- Schließzelle 181
- Schmerz 156
- Schmetterlinge 161, 201, 205, 224, 231
- Schmarotzerpflanze 110
- Schmuckfedern 231
- Schnecke 201, 222, 225, 235
- Schneider 79
- Schneidetechnik 53
- Schnüruversuch 182
- Schöpfungsmythen 252
- Schramm 112
- Schultze 31, 32
- Schwamm 110
- Schwann 15, 27, 28
- Schwanzdorn 114
- Schwanzfaser 114
- Schwanzscheide 114
- Schwanzstift 114
- Schwellendepolarisation 156
- Schwellenwert 155
- Schwefel 35, 36, 38, 122, 255
- Schwefelpurpurbakterien 22
- Schwefelwasserstoff 132
- Schwermetallimprägation 146
- Schwermetallion 148
- Schwesterart 234
- Sedimentationsverhalten 68
- See 220
- Seeigel 177
- Seeigelleier 87, 175, 178
- Schfarbstoff 162
- Seidenspinner 161
- Sekiguchi 196
- Sekretvakuole 62
- Sekundärkonsument 265, 266, 268, 269
- Sekundärstoffwechsel 107
- Selbstbefruchtung 235, 236
- Selbstoptimierung 261
- Selbstorganisation 185–197, 254, 256, 257
- Selbstregulation 187, 261
- Selbststeuerung 187
- Selbstverdauung 68
- Selbstverdoppelung 67
- Selektion 226, 237, 241–248, 257
- Selektionsgeschwindigkeit 243
- Selektionslehre 237
- Selektionsprozeß 238
- Selektionstheorie 237
- Selektionsvorteil 243
- Selektionswert 246
- Selektionswirkung 243, 247
- Selen 38
- Sendai-Virus 190
- Senebier 130
- Sequoia 208
- Serologie 224, 225
- serologische Verwandtschaftsprüfung 225
- Serotaxonomie 224, 249
- Serumprotein 225
- Sexualdimorphismus 230–233
- Sexualität 124, 178, 179
- Siboga-Expedition 216
- Siboglinum 216
- Siebold 31
- Siebröhrenglied 181
- Siegelbaum 211, 212
- Sigillaria 212
- Sigillariaceae 211, 212
- Signalhandlung 228
- Signalwandler 159
- Silber 146
- Silberdraht 150
- Silbersalz 60
- Silberimprägation 146, 147
- Silbernitrat 146
- Silicium 36, 37
- Simulationsexperiment 255
- Sinne 156
- Sinnesorgan 140, 141, 143, 144, 156, 157, 226
- Sinneszelle 108, 109, 142, 150, 157, 158, 160–162
- sekundäre 158
- Sinnesphysiologie 157
- Sinzheimer 119
- Sklerenchymfaser 181
- Slack 138
- Smith 196, 198, 211–213
- Soma 143, 145
- Somatostatin 198
- Sommergeneration 231
- Sommerwurz 109
- Sonnenenergie 105, 128, 269
- Sonnenlicht 131, 264
- Sonnenstrahlung 128
- Spannungsreiz 157
- Spannungssignal 153
- Speicheldrüse 182, 183
- Speicherorgan 34
- Speicherstoffe 40
- Spemann 180

- Spenderbakterium 127, 128
 Spermatozoon 175, 178
 Spermienoberfläche 178
 Spermium 175, 177, 178
 Spezialisierung 17
 S-Phase 85
 Spiegelman 121
 Spike 154
 Spindelfaser 83, 87
 Spindelfaseransatzstelle 82, 83, 176
 Spindelpol 83, 176
 Spiralisationszyklus 83
 Spirobrachia 216
 Spitzenpotential 154, 155
 Sporangie 179
 Spore 179, 220
 Sporophyt 179
 Sprossung 257
 Sproßachse 30
 Spurenelement 35
 Stabheuschrecke 151
 Stabilität 277
 Stachelleguan 227
 Stachelhäuter 217, 222
 Stahl 95
 Stamm 205, 229, 238
 Stammbaum 228, 229, 238, 250, 251
 Stammesgeschichte 207, 228
 Stammesentwicklung 110
 Stanley 112
 Stärke 40, 41
 Stärkegel 225
 Staubblatt 205
 Staudinger 40
 Steinbeck 44
 Steinkohlenwald 211
 Steinkohlenzeit 212
 Stelluti 13
 Steuerpigment 189, 190
 Stentor 20
 Steran 50
 Sterbeziffer 272
 Sternparenchymzelle 181
 Steroide 50
 Steroidstoffwechsel 60
 Steppe 262
 Steppenzebra 232
 Stickstoff 35, 36, 122, 270, 271
 Stoffaufnahme 37
 Stoffaustausch 59, 261
 Stoffdurchtritt 59
 Stoffkreislauf 264, 272
 Stofftransport 42, 107
 Stoffwechsel 21, 264
 Stoffwechselendprodukt 271
 Stoffwechselgift 152
 Stoffwechselsprozeß 26, 27, 35–37, 58, 123
 Strahlquelle 54
 Strahlungsenergie 70, 132, 264
 Strasburger 79
 Strauß 34
 Straußenei 32
 Streckungswachstum 107
 Streckrezeptor 158, 159
 Stretchrezeptor 158
 Stretton 148
 Strickleiternnervensystem 143, 144
 Stopcodon 119
 Strom, elektrischer 149
 Strömchen-Theorie 155
 Strömungsreiz 157
 Strudelwürmer 143, 144, 215
 – trophische 264
 Struktur und Funktion 31, 78
 Strukturbiologie 116, 185–187
 Strukturgen 184, 185
 Strukturforchung 16, 58, 218
 Strukturmerkmal 219, 221, 229, 231
 Strukturproteine 42, 184
 Stützgewebe 108
 Stützsubstanzen 40
 Stylites 208, 211, 216
 Stylonychia 20
 subgenualorgan 159, 161
 subsynaptische Membran 145
 Sukatschew 262
 Sukzession 272–275, 277
 Sukzessionsmodell 273, 274
 Summation 165, 166, 168
 – räumliche 168
 – zeitliche 165, 166, 168
 Sumpfpflanze 273
 Sumpfpfropfengewächse 208
 Sutherland 189
 Sutton 89
 Süßwasserplanarie 143
 Süßwasserpolyp 141–143
 Swammerdam 28
 Symbiont 258, 259
 Symbiose 272
 Symbiosetheorie 258
 sympatrische Form 233
 Synapse 145, 146, 158, 162, 163, 166–168
 – chemische 162
 – erregende 163, 164, 168
 – excitatorische 165
 – Funktion 165
 – hemmende 164, 168
 – Informationsübertragung 165
 – inhibitorische 164
 synaptischer Kontakt 146, 176
 synaptischer Spalt 164, 166
 synaptische Vesikel 145
 Synökologie 161
 System 21, 205, 207
 – belebtes 256
 – biologisches 187
 – hierarchisches 205, 206
 – künstliches 205, 207
 – lebendes 21, 107
 – natürliches 205, 207, 218
 – offenes 70, 173, 264
 – periodisches 35
 Systematik 13, 201, 202, 205, 207, 218, 219, 222, 228, 230, 232, 236
 systematische Forschung 218
 Systemökologie 161
 S-Zellen 91
 Szent-Györgyi 73
 T2-Phagen 92, 114, 116
 T4-Phagen 114, 116
 Tabakmosaikkrankheit 112
 Tabakmosaik-Virus 112, 113, 185, 186
 Tabakpflanze 194
 Tatum 98, 124
 Taufliche 17, 89, 182, 184
 Tausendfüßer 227, 228
 Taxa 228, 229
 Taxodiaceae 208
 Taxonomie 205, 218, 226, 234
 – numerische 228, 229
 taxonomische Kategorie 229, 235, 236
 taxonomische Operationseinheit 228
 Technik 17, 141, 270, 275, 281
 technische Systeme 141
 Teich 263, 273
 Teichmolch 172
 Teilungsapparat 83
 Teilungsgeschwindigkeit 80
 Teilungsspindel 66, 81, 83, 176 bis 178
 Teilungsrate 80
 Tellur 38
 Telophase 80, 81, 83, 117
 Temin 121
 temperierte Phagen 116, 127
 Temperatur, absolute 152
 Terpene 224
 Tertiärkonsument 265, 268, 269
 Tertiärstruktur 44
 Testorganismen 123
 Tetranucleotid 90
 Tetrao 234
 Tetrapartikel 139

- Theophrastos 10
 Thermodynamik 70
 – irreversibler Systeme 257
 Thermorezeptor 157
 Thiospirillum 22
 Threonin 125
 Thylakoid 65, 138
 Thylkoidfraktion 139
 Thylakoidmembran 65, 138, 139
 Thylakoidstapel 65, 190
 Thymidin 85
 Thymin 46, 93, 94, 98
 Tiefsee 217
 Tiefsee-Expedition 214
 Tiefseeforschung 216
 Tiere 31, 90, 105, 108–111, 139, 156, 167, 174, 175, 186, 205, 224, 229, 249, 264, 270, 271
 Tieranatomie 13
 Tierarten 27, 202, 205, 219, 229, 252
 – Anzahl 201, 202, 204, 205
 Tierbildnisse 9
 Tierchimäre 196
 Tierdarstellungen 8
 Tierhaltung 9, 201
 Tierklasse 216
 Tierpflege 201
 Tierplastik 9
 Tierphysiologie 140, 141
 Tierreich 201, 234
 – Großeinteilung 217
 Tierviren 112, 113
 Tierwelt 207, 262, 275
 Tierzelle 106, 188, 192
 Timofeeff-Ressovsky 278
 Tintenfisch 150–152, 154, 157
 Titan 36
 Tjibodas 260
 Tochterchromosom 87
 Tod 106, 174
 – physiologischer 174
 Tollwut-Virus 112
 Tomate 194, 195
 Tomoffel 194
 Tonarchiv 226
 Tonband 226
 Tonoplast 107
 Tracermethode 267, 268
 Tracheenglied 181
 Transduktion 127, 128, 159, 161, 162, 196
 – Primärprozeß der Transduktion 162
 Transfer-Reaktion 102
 Transfer-RNA 101
 Transferreplikation 126
 Transformation 127
 Transkription 97, 98, 101, 103, 184, 185, 196
 Translation 99, 102, 103, 178, 196
 Translokation 102
 Transmitter 163–168
 – Ausschüttung 168
 – Forschung 163
 Transmitterquant 166
 Transpirationssog 26
 Transplantation 184, 195
 Transport, aktiver 72
 Transportarbeit 72
 Transport-ATPase 152
 Transportvorgang 59
 Transport-RNA 101
 Traubenzucker 75, 76
 Treviranus 14
 Triglycerid 48, 49
 Triplett 100, 102, 249
 Triplett-Code 100
 Trockengewicht 27, 35
 – der Biomasse 205
 Trockensubstanz 27, 38, 41
 trophische Ebene 265, 266
 Trypsin 189
 Tubuli 64
 Tubulin 66, 87
 Tumorstark 66, 87, 120
 Tumorstark SV 40 198
 Tumorzelle 192
 Tümpel 264
 Tüpfel 107
 Twort 112
 Tympanalorgan 159
 Überlebensrate 243
 Überlebenswahrscheinlichkeit 242
 Überträgerstoff 162, 163
 Ultramikrotome 56, 57
 Ultraschall 157
 Ultrapurenelement 35, 36
 Ultrastruktur 19, 55
 Ultrastrukturforschung 18
 Ultrazentrifuge 68
 Ultrazentrifugation 67, 75, 95
 Umcodierung 162
 Umgebung 140, 173, 264
 Umkehrtranskriptase 121
 Umkombination der Erbanlagen 190, 242
 Umwelt 21, 108, 140, 156, 157, 226, 237, 247, 261, 263, 275
 Umweltbedingung 179, 237, 242, 243
 Umweltbeziehung 16, 24, 261
 Umweltfaktor 243, 272
 Umweltforschung 279
 Umweltkapazität 272
 Umweltproblem 278, 280
 Umweltschutz 122, 275, 278
 Umweltwiderstand 272
 Unkraut 277, 278
 Unterart 233
 Untersuchungsobjekt 17
 Ur 10
 Uracil 46, 98
 Uratmosphäre 255
 Urdarm 108
 Urey 255
 Urgeschichte 9
 Urinsekt 228
 Urmund 108
 Ursuppe 255, 256
 Urwald 260
 Urwelt-Mammutbaum 208, 209, 211
 Urozean 253, 255, 256
 Urzeugung 252
 Ushakow 216
 UV-Mikroskop 54
 Vakuole 106, 107, 111
 Vakuum 56
 Vanadium 36
 Variabilität 230, 232, 235, 237, 238, 242
 – geographische 232, 233
 Vegetation 262, 275
 Vegetationsgeschichte 220
 Vegetationspunkt 106
 Vektor 198
 Verantwortung der Wissenschaftler 199, 281
 Verbindung, energiereiche 74
 Verbraucher 264, 265
 Verbreitung, geographische 218
 Verbreitungsgebiet 238, 239
 Verdauungssystem 108, 140
 Vererbung 15, 18, 21, 40, 79, 88
 Vererbungs-forschung 238
 Vererbungsgesetz 238
 Vererbungstheorie 237
 Vererbungsvorgänge 97
 Vererbungswissenschaft 88
 Vergleich 219
 Verhalten 141, 170, 218, 226, 228
 – analoges 226
 – instinktives 226
 – homologes 226
 Verhaltensforschung 170, 226
 Verhaltensmerkmal 226
 Verkehrskonzentration 278
 Verlandung 273

- Vermehrung 21
 Vermehrungsphase 188
 Vermehrungszyklus 117
 Veröffentlichungen 18
 Verschaltung 146, 167, 169, 226
 Verschaltungsanalyse 169
 Verstärkerwirkung 161
 Verwandtschaft 219, 225
 Verwandtschaftsbestimmung, immunologische 249
 Verwandtschaftsbeziehung 207, 218, 221, 223, 228, 238, 249
 Verwandtschaftsforschung 229
 Verwandtschaftsreaktion, serologische 24
 Verwesung 271
 Verzögerung, synaptische 166
 Vesalius 12, 13
 Vesikel, synaptisches 166
 Vibrationsreiz 157
 Viehzucht 275
 Vielzeller 31, 32, 111
 Vinci, Leonardo da 12
 Virchow 190
 Viren 90, 111–114, 186
 Virion 113, 114
 Virologie 111
 Virulenz 116
 Virus SV 40 120
 Virushülle 185
 Virushüllprotein 118
 Viruskrankheit 111
 Virus-Nucleinsäure 116
 Virusvermehrung 114, 119
 Vitalismus 14, 149
 Vivisektion 11
 Vogel 201, 205, 222, 224, 251
 Vogelnestwurz 109
 Volta 149
 Voltmeter 150
 Vorkern 178
 Vorläufersequenz 251
 Voroncov 278
 Vorpotential 155
 Vorpuppe 182
 Vorverstärker 150, 153

 Wachstum 21, 105, 106–108, 174, 189, 190, 257
 – offenes 106
 Wachstumskurve, logistische 272
 Wachstumsgeschwindigkeit 272
 Wald 265, 273, 275
 Waldaubsänger 226, 227
 Wandertaube 276, 277
 Wandmalereien 8
 Wärme 72
 Wärmestrahlung 157
 Warzen-Virus 112
 Wasser 38–40, 50
 – Anomalie 39
 – Dampf 255
 – Dielektrizitätskonstante 39
 – Dipolcharakter 39
 – Lösungsmittel 39
 – Molekül 26, 39
 – Transport 25
 – Verschmutzung 278
 – Wärmekapazität 39
 – Wärmeleitvermögen 39
 Wasserstoff 35, 36, 38, 255
 Wasserstoffakzeptor 132
 Wasserstoffbrücke 39, 43, 44, 94, 98, 198
 Wasserstoffdonator 132
 Wasserstoffoxydation 78
 Watkins 191, 192
 Watson 44, 93
 Weibchen 174, 231
 Weichtiere 23, 215
 Weidenlaubsänger 226, 227
 Weinberg 242
 Weismann 175
 Weltbevölkerung 275
 Weltraumbedingung 123
 Widerbart 109
 Widerstand, elektrischer 156
 Wieland 40
 Wiese 266, 267
 Wildtyp 125
 Wilkins 44
 Wirbellose 222
 Wirbeltiere 23, 31, 34, 161, 201, 219, 249
 – Vordergliedmaßen 218, 219
 Wirkstoffe 122
 Wissensexplosion 18
 Wolf 245
 Wolff 14, 15
 Wolffia 26, 130
 Würmer, parasitische 217
 Wurzel 30
 Wurzelknöllchen 272
 Wurzelspitze 221
 Wüstengebiet 269

 Xenopus 195

 Yucca 221

 Zeit 240
 Zeitgestalt 226
 Zeitschriften 18
 Zeitstruktur 226
 Zellarbeit 72
 Zellarchitektur 55, 57
 Zellaggregation 188, 189
 Zellatmung 77, 78
 Zellaufbau 57
 Zellbastard 190, 192, 195
 Zellbegriff 32
 Zellbewegung 72
 Zelldefinition 31
 Zelldifferenzierung 180, 181, 184, 185, 188, 192
 Zelle 17, 19, 27–42, 46, 48–87, 180–197, 258
 – autotrophe 71
 – F[–]-Zelle 125, 127
 – F⁺-Zelle 125, 126
 – eukaryotische 20, 32, 57
 – heterotrophe 71
 – Hfr-Zelle 125–127
 – molekulare Zusammensetzung 37
 – postsynaptische 164
 – präsynaptische 162, 165
 – prokaryotische 32, 258
 Zellenergiehaushalt 70
 Zellenlehre 27, 28, 51
 Zellentdeckung 51
 Zellerregung 164, 167
 Zellforschung 53
 Zellfraktion 67, 68, 75
 zellfreie Systeme 100, 122
 Zellfusion 190, 192, 195
 Zellgestalt 66
 Zellgröße 32–34
 Zellhybrid 191, 193
 Zellhybridisierung 190, 192
 Zellindividuum 107, 173
 Zellinjektion 169
 Zellkern 31, 32, 46, 51, 57, 59, 79, 80–82, 97, 98, 107, 110, 111, 124, 143–145, 175, 181, 184, 191
 Zellkörper 143–145, 158
 Zellkultur 191
 Zellmembran 48–50, 57–59, 111, 149–152, 178
 Zellmutante 190
 Zelloberfläche 41, 59, 189
 Zellorganellen 51, 54, 57, 186, 187, 258
 Zellorganisation, Evolution 258
 Zellphysiologie 16, 63, 192
 Zellsaft 107
 Zellskelett 66
 Zellstoffwechsel 77, 114
 Zellteilung 31, 59, 60, 72, 79, 81, 83, 89, 173, 174, 188, 190

Zellteilungsmuster 188	Zentraltubulus 67	Zufallswirkung 244–246
Zelltheorie 15, 16, 27, 28, 31, 32	Zerleger 264	Zweckmäßigkeit 237
Zellverknüpfung 146	Ziehgerät 150	Zweiflüglerlarve 183
Zellverschaltung 169	Zierfische 201	zweikeimblättrige Pflanze 106
Zellverschiebung 188	Zitronensäure 78	Zweiteilung 124, 257
Zellverschmelzung 174, 190	Zitronensäurezyklus 78	Zergwasserlinse 26
Zellvolumen 27	Zivilisationsabfälle 122	Zwergzellen 23, 27
Zellwachstum 72, 80, 180	Zoologie 10, 105, 219, 220, 224, 229	Zwilling 181
Zellwand 106, 107, 111, 192	Zootomie 13	Zwischenform 214, 218
Zellwanderung 188	Züchtung 9	Zwischenlinsenwicklung 54
Zellzyklus 59, 80, 84–86, 182	Zucker 40, 41, 46, 76, 107, 190, 255, 256	zwitterige Organismen 222
Zellulose 40, 41, 83, 106, 110	Zuckerabbau 76	Zygotän 175
Zentralisierung des Nervensystems 142	Zuckerreste 48, 93, 94	Zygote 178
Zentralkörperchen 67, 83	Zuckmückenlarve 182, 183	zyklisches 3', 5'-Adenosinmonophosphat (cAMP) 189
Zentralnervensystem 167, 169	Zufallsschwankung 240	Zyklopentanonring 133