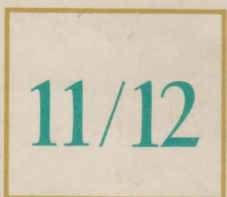
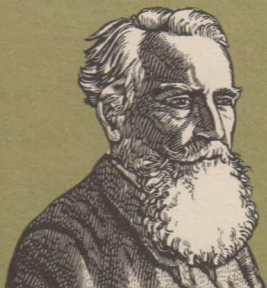


# BIOLOGIE





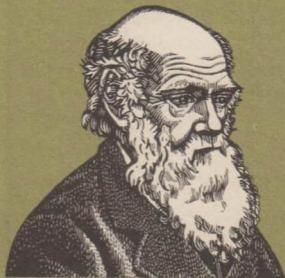
*Ernst Haeckel (1834 bis 1919)*

Zoologe, der in Deutschland zum eifrigsten Verfechter der Lehre Darwins wurde. In der „Generellen Morphologie“ formulierte Haeckel die Biogenetische Grundregel, mit der er der Zoologie nachhaltige Anregungen gab. Seine zahlreichen Stammbaumdarstellungen trugen wesentlich zur Entwicklung des natürlichen Systems bei.



*Iwan Petrowitsch Pawlow (1848 bis 1936)*

Physiologe; Mitglied der Akademie der Wissenschaften der UdSSR. Er widmete sich seit Beginn des 20. Jahrhunderts fast ausschließlich und mit großem Erfolg der Erforschung der höheren Nerventätigkeit (Begründer der Lehre von den bedingten Reflexen). 1904 erhielt Pawlow den Nobelpreis.



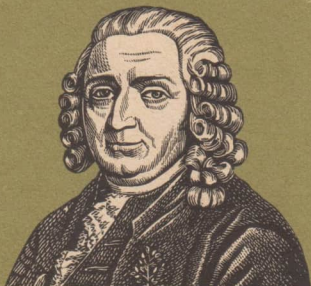
*Charles Robert Darwin (1809 bis 1882)*

Darwin gilt als Begründer der wissenschaftlichen Abstammungslehre. 1859 erschien sein Werk „Über die Entstehung der Arten“. Die darin erstmals veröffentlichte Entwicklungstheorie ist einer der bedeutendsten Wendepunkte in der Geschichte der Biologie. Darwins Verdienst ist der Nachweis natürlicher Ursachen für die Entstehung der Tier- und Pflanzenarten.



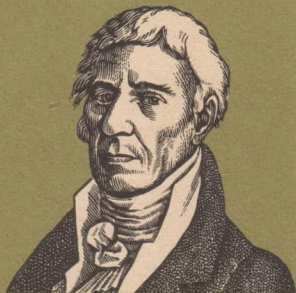
*Karl von Linné (1707 bis 1778)*

Schwedischer Naturforscher: bedeutender Systematiker. Ordnete im „System der Natur“ Pflanzen, Tiere und Mineralien nach äußeren Merkmalen (künstliche Systeme). Beeinflusste über lange Zeit die Arbeitsrichtung der Biologie (Beschreiben und Systematisieren). Führt die binäre Nomenklatur für Pflanzen und Tiere ein.



*Jean Baptiste de Lamarck (1744 bis 1829)*

Französischer Naturforscher. Benutzte in der „Flora von Frankreich“ als erster einen dichotomen Bestimmungsschlüssel. Er stellte den „Wirbeltieren“ die „wirbellosen Tiere“ gegenüber. 1809 veröffentlichte er das Werk „Zoologische Philosophie“. Lamarck unternahm darin den Versuch, eine umfassende Lehre von der Entwicklung der Organismen zu begründen.



*Otto Warburg (geb. 1883)*

War Direktor des Max-Planck-Institutes für Zellphysiologie. Seine biochemischen Forschungen führten 1924 zur Entdeckung des Atmungsferments, das die Übertragung des Sauerstoffs in der lebenden Zelle reguliert. Grundlegende Erkenntnisse zeitigten auch seine Arbeiten über die Gärung. 1931 erhielt Warburg den Nobelpreis für Medizin und Physiologie.



# BIOLOGIE

---

Lehrbuch für die Klassen 11 und 12

Volk und Wissen Volkseigener Verlag Berlin · 1969

Autoren:

Prof. Dr. Herwart Ambrosius, Prof. Dr. Erhard Geißler, Prof. Dr. Rudolf Hundt,  
Prof. Dr. Eike Libbert, Dr. Rolf Löther, Dr. Harry Schmidt, Dr. Josef Schuh,  
Dr. Hubert Schumann, Dr. Franz Tietze, Prof. Dr. Walter Vent, Dr. Hugo Weinitschke

Redaktion: Gertrud Kummer

Vom Ministerium für Volksbildung der Deutschen Demokratischen Republik  
als Schulbuch bestätigt

1. Auflage

Ausgabe 1969

Lizenz Nr. 203 · 1000/69 (E)

Vervielfältigungsgenehmigung Nr. 490/69 u. 1/34/69

ES 11 H

Einband: Wieland/Wolff

Vorsätze: Karl-Heinz Wieland und Hans-Joachim Behrendt

Typografische Gestaltung: Atelier Volk und Wissen, Berlin

Gesetzt aus der Garamond

Gesamtherstellung: Grafischer Großbetrieb Völkerfreundschaft Dresden (III/9/1)

Redaktionsschluß: 30. April 1969

Bestell-Nr.: 01 11 53-1 · Preis: 6,—

# Inhaltsverzeichnis

Einführung . . . . .	7
Aus der Systematik der Pflanzen und Tiere	
Einführung in die Systematik . . . . .	9
Aus der Systematik der Pflanzen . . . . .	12
Viren . . . . .	12
Bakterien . . . . .	16
Algen . . . . .	20
Moose . . . . .	26
Pilze . . . . .	27
Flechten . . . . .	28
Zusammenfassende Übersicht über den Verlauf der Evolution im Bereich der niederen Pflanzen	28
Farnpflanzen . . . . .	32
Samenpflanzen . . . . .	37
Aus der Systematik der Tiere . . . . .	49
Urtierchen (Protozoa) . . . . .	49
Vielzeller (Metazoa) . . . . .	54
Vergleichende Betrachtung einzelner Organsysteme . . . . .	74
Aus der Ökologie	
Organismus und Temperatur . . . . .	87
Der Einfluß der Temperatur auf Bau und Leistung der Pflanzen . . . . .	90
Der Einfluß der Temperatur auf wichtige Lebensprozesse der Tiere . . . . .	91
Organismus und Wasser . . . . .	97
Evaporation und Transpiration . . . . .	97
Der Einfluß des Faktors Wasser auf die Tiere . . . . .	101
Der Wasserfaktor und die Vegetationsdifferenzierung . . . . .	104
Chemische Faktoren . . . . .	105
Der Boden als Träger chemisch wirkender Faktoren . . . . .	105
Der Boden als Lebensraum für Organismen . . . . .	112
Beziehungen zwischen den Organismen . . . . .	113
Beziehungen zwischen Tieren . . . . .	113
Beziehungen zwischen Tieren und Pflanzen . . . . .	115
Beziehungen zwischen Pflanzen . . . . .	119
Beziehungen zwischen Pflanzen, Tieren und Menschen . . . . .	122



Das Zusammenwirken der Umweltfaktoren . . . . .	128
Lebensbedingende Faktorenkombinationen . . . . .	128
Die Umweltfaktoren als Ursache für die Pflanzen- und Tierverbreitung . . . . .	129
Die tier- und pflanzengeographischen Regionen der Erde . . . . .	132
Das ökologische Gleichgewicht . . . . .	134
Eingriffe in Ökosysteme durch den Menschen . . . . .	144

#### Naturschutz und Landschaftspflege als wichtige Aufgaben

beim sozialistischen Aufbau der DDR . . . . .	149
Das Naturschutzgesetz in der DDR . . . . .	150
Spezielle Aufgaben des Naturschutzes und der Landschaftspflege in der DDR . . . . .	155

Probleme des Naturschutzes und der Landschaftspflege in anderen Ländern . . . . .	162
---	-----

### Aus der Physiologie der Pflanzen und Tiere

Die Zelle als morphologische und physiologische Grundeinheit des Lebens . . . . .	166
Übersicht über den submikroskopischen Bau und die Funktion der Zellstrukturen . . . . .	167
Die pflanzliche Zelle als osmotisches System . . . . .	175

Physiologie des Stoffwechsels . . . . .	180
Einführung . . . . .	180
Assimilation bei Pflanzen und Tieren . . . . .	183
Dissimilation bei Pflanzen und Tieren . . . . .	206
Zusammenwirken der Stoffwechselvorgänge . . . . .	217

Reiz- und Bewegungsphysiologie . . . . .	226
Reizbarkeit als Grundeigenschaft der lebenden Materie . . . . .	226
Die Erregung . . . . .	228
Die Reaktion . . . . .	235
Vergleichende Betrachtung der Reizvorgänge bei Pflanzen und Tieren . . . . .	244

Entwicklungsphysiologie . . . . .	244
Übersicht über die Ontogenese bei Vielzellern . . . . .	244
Regulationsvorgänge bei der Ontogenese . . . . .	252

### Aus der Genetik

Die Zelle als Träger und Überträger der Erbanlagen . . . . .	259
Das elektronenmikroskopische Bild der Zelle . . . . .	259
Die Struktur der Chromosomen . . . . .	260
Verdopplung und Verteilung der Chromosomen . . . . .	262
Reduktion der Anzahl der Chromosomen . . . . .	263

Die stoffliche Natur des genetischen Materials . . . . .	265
Die Desoxyribonukleinsäure als Träger der genetischen Information . . . . .	266
Die Struktur der DNS . . . . .	274
Die Reduplikation der DNS . . . . .	278

Die Funktion des genetischen Materials . . . . .	283
Enzyme als Gen-Produkte . . . . .	283
Die Gen-gesteuerte Protein-Synthese . . . . .	288
Der Aminosäure-Kode . . . . .	291
Regulation der Synthese von Gen-Produkten . . . . .	295

Mutationen als Veränderungen der genetischen Informationen . . . . .	297
Mutationstypen und ihre Bedeutung . . . . .	297
Auslösung von Mutationen . . . . .	307
Perspektiven: Ist eine gerichtete Veränderung des genetischen Materials möglich? . . . . .	311

## Die Bedeutung der Biologie für die Gesellschaft

Biologie – Wissenschaft von der lebenden Natur . . . . .	313
Der Systemcharakter der lebenden Natur und die Struktur der Biologie . . . . .	316
Biologie und sozialistischer Gesundheitsschutz . . . . .	321
Die Biologie und die Zukunft der Menschheit . . . . .	324

Aufgaben und Fragen . . . . .	329
-------------------------------	-----

Versuche . . . . .	345
--------------------	-----

Übersicht über das Pflanzenreich . . . . .	356
Wörterklärungen . . . . .	357
Register . . . . .	361

### Zeichenerklärung

#### ① Aufgaben und Fragen

1



#### Versuche

## Abbildungsnachweis

### Tafeln

Aus „American Journal of Botany“, Vol. 47, June 1960, No. 6, Published by Botanical Society of America (Tafel VI unten); W. Beermann, Tübingen (Tafeln III u. VI oben); S. Blecken, Jena (Tafel IV unten); Lucien G. Caro, Oak Ridge, Tennessee (Tafel III unten); aus „Cell Heredity“ von Ruth Sager und Francis J. Ryan, Copyright 1961 by John Wiley und Sons, Inc., New York—London (Tafel VII unten); Prof. David, Berlin (Tafel V oben); Institut für Pflanzenzüchtung, Quedlinburg (Tafel VII oben); A. K. Kleinschmidt et al., Bioch. Biophys. Acta 61 (1962) (Tafel IV oben); aus Mo Leish and Suwad „Looking at Chromosomes“, Macmillan, London 1958 (Tafeln I u. II, zusammengestellt von Dr. Zacharias); Dr. L. Pelz, Universitäts-Kinderklinik Rostock (Tafel VII); C. E. Schwedt und Mitarbeiter, 1954 (Tafel V unten).

### Fotos und Reproduktionen

Otfried Birnbaum, Detlef Brandt, Hochschul-Film- und Bildstelle der Martin-Luther-Universität Halle (Abb. 116/1, 117/1); aus Harms, Zoobiologie 1961 (Abb. 253/1); Kurt Herschel, Holzhausen bei Leipzig (Abb. 243/1); Institut für Pflanzenzüchtung, Quedlinburg (Abb. 301/1); Dietrich Kühlmann, Berlin (Abb. 57/1); Prof. Dr. Taubeneck, Jena (Abb. 17/2); A. Siemens Verlag, Wittenberg-Lutherstadt (Abb. 13/1).

### Zeichnungen

Hans-Joachim Behrendt, Grünheide (Abb. 17/1, 21/1, 22/1, 23/1, 24/1, 27/1, 30/1, 33/1, 34/1, 34/2, 35/1, 36/1, 38/1, 38/2, 39/1, 41/1, 42/1, 49/1, 50/1, 52/1, 53/1, 53/2, 55/1, 56/1, 56/2, 58/1, 59/1, 60/1, 60/2, 61/1, 62/1, 62/2, 64/1, 65/1, 66/1, 67/1, 69/1, 69/2, 70/1, 71/1, 72/1, 73/1, 75/1, 75/2, 76/1, 77/1, 78/1, 78/2, 79/1, 80/1, 82/1, 83/1, 84/1, 85/1, 88/1, 99/1, 99/2, 100/1, 104/1, 109/1, 109/2, 110/1, 110/2, 111/1, 115/1, 118/1, 120/1, 121/1, 121/2, 138/2, 171/1, 174/1, 174/3, 193/1, 202/1, 204/1, 236/1, 236/2, 236/3, 237/2, 240/1, 240/2, 242/1, 242/2, 246/1, 247/1, 247/2, 248/1, 248/2, 249/1, 249/2, 249/3); Eberhard Graf, Berlin (Abb. 169/2, 170/1, 174/2, 194/1, 195/1); VEB Hermann Haack Geographisch Kartographische Anstalt Gotha/Leipzig, nach Dr. Seyfert, Potsdam (Abb. 95/1); Gertrud Mörchen, Halle (Abb. 136/1, 137/1); Ingrid Schäfer, Berlin (Abb. 25/1, 29/1, 89/1, 90/1, 90/2, 92/1, 104/2, 130/1, 130/2, 130/3, 132/1, 133/1, 133/2, 135/1, 135/2, 138/1, 139/1, 139/2, 140/1, 141/1, 142/1, 143/1, 147/1, 148/1, 157/1, 158/1, 159/1, 161/1, 169/1, 171/2, 173/1, 177/1, 177/2, 182/1, 183/1, 183/2, 187/1, 187/2, 189/1, 190/1, 191/1, 192/1, 194/1, 196/1, 209/1, 210/1, 211/1, 216/1, 219/1, 220/1, 221/1, 221/2, 222/1, 224/1, 225/1, 226/1, 229/1, 230/1, 230/2, 231/1, 233/1, 234/1, 235/1, 237/1, 238/1, 239/1, 240/3, 241/1, 249/4, 257/1, 261/1, 262/1, 263/1, 264/1, 267/1, 268/1, 269/1, 270/1, 272/1, 272/2, 274/1, 275/1, 276/1, 277/1, 278/1, 279/1, 280/1, 281/1, 281/2, 282/1, 282/2, 283/1, 284/1, 286/1, 287/1, 289/1, 290/1, 290/2, 294/1, 295/1, 296/1, 297/1, 298/1, 298/2, 299/1, 300/1, 302/1, 303/1, 303/2, 304/1, 309/1, 309/2, 310/1, 319/1, 349/1, 351/1).

In den biologischen Wissenschaften wurden in den letzten Jahrzehnten große Fortschritte erzielt. Ihre Erkenntnisse führen immer mehr zu wichtigen Konsequenzen für viele Bereiche des gesellschaftlichen Lebens. Ständig erweitern sich die Möglichkeiten, biologische Vorgänge zu regulieren und bewußt zum Wohle der Menschheit zu nutzen. Die Biologie wird auch in der DDR immer mehr zur Produktivkraft. Sie gewinnt dadurch auch zunehmend größere Bedeutung für jeden einzelnen.

Es kommt deshalb darauf an, sich ein fundiertes Wissen über biologische Prozesse, Grundstrukturen und Funktionen zu erwerben. Jeder Bürger unseres Staates ist aktiv an der Gestaltung des gesellschaftlichen Lebens in der Gegenwart und für die Zukunft beteiligt. Er muß deshalb im persönlichen Leben und in der gesellschaftlichen Praxis auftretende biologische Probleme und Zusammenhänge erkennen, sie richtig einordnen und zur Grundlage seiner Entscheidungen machen können. Vor allem kommt es darauf an, in jedem Falle zu berücksichtigen, daß unsere natürliche Umwelt weitgehend erhalten und den wissenschaftlichen Erkenntnissen entsprechend gestaltet werden kann. Umfassende biologische Grundkenntnisse sind also nicht nur für zukünftige Biologen, Mediziner, Veterinärmediziner, Pharmazeuten und Landwirte erforderlich. Vielmehr ist für alle Berufe, vor allem aber für zukünftige Wissenschaftler und Techniker, biologisches Grundwissen wesentlicher Bestandteil der Allgemeinbildung.

Im Biologieunterricht der Klassen 11 und 12 werden unter diesen Aspekten vor allem allgemeinbiologische Probleme behandelt. Kenntnisse und Erkenntnisse aus dem Biologieunterricht der vorangegangenen Schuljahre werden verallgemeinert, erweitert und ergänzt. In immer stärkerem Maße sind auch Kenntnisse aus dem Unterricht in Mathematik, Physik, Chemie, Geographie und den Gesellschaftswissenschaften zum Verständnis biologischer Probleme notwendig.

Gegenstand des Biologieunterrichts der Klassen 11 und 12 werden Probleme aus folgenden Teilbereichen der biologischen Wissenschaften sein:

**Systematik** (Taxonomie) – ein Fachgebiet der Biologie, das sich mit den Verwandtschaftsbeziehungen der Organismen und ihrer Ordnung in einem System beschäftigt. Sie nimmt eine klassifikatorische Einteilung der Lebewesen vor, die der Notwendigkeit, die Vielfalt und Mannigfaltigkeit der Organismenwelt überschaubar zu ordnen, entspricht.

**Ökologie** – die Wissenschaft von den Wechselbeziehungen zwischen den Organismen und ihrer Umwelt. Dabei wird unter Umwelt die Gesamtheit der organischen und anorganischen Lebensbedingungen verstanden.

**Physiologie** – ein Teilgebiet der Biologie, das die Funktionen und Leistungen des Pflanzen- und Tierkörpers und seiner Zellen untersucht mit dem Ziel, die Kausalzusammenhänge der Lebensvorgänge aufzuklären.



**Genetik** (Vererbungslehre) – ist die Wissenschaft von den Gesetzen und den materiellen Grundlagen des Vererbungsgeschehens und der Variabilität der Organismen.

Gegenwärtig wird im Weltmaßstab intensiv an der Erforschung biologischer Probleme gearbeitet. 55 Staaten, darunter auch die DDR, sind an der Erfüllung eines Internationalen Biologischen Programms (IBP) beteiligt. Die umfangreichen Aufgaben dieses Programms werden von Sektionen koordiniert:

- Produktivität von Landlebensgemeinschaften
- Produktionsteilprozesse, Schutz und Erhaltung von Landlebensgemeinschaften
- Produktivität von Süßwasserlebensgemeinschaften
- Produktivität von Salzwasserlebensgemeinschaften
- Anpassungsfähigkeit des Menschen
- Ausnutzung und Bewirtschaftung biologischer Hilfsquellen.

In fünf der insgesamt sieben Sektionen ist die DDR vertreten. Das ist ein überzeugender Beweis für die hohe internationale Anerkennung der Leistungen unserer Wissenschaftler und damit unseres Staates. 50 Institute der DDR und andere wissenschaftliche Einrichtungen wurden mit Forschungsthemen aus dem IBP beauftragt. Die Arbeiten in der DDR werden durch das Nationalkomitee der Biologen bei der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin koordiniert.

Zahlreiche bedeutende Entdeckungen und Erkenntnisse konnten in den vergangenen Jahrzehnten vor allem auf den Gebieten Genetik und Physiologie verzeichnet werden, weitere sind in den kommenden Jahren zu erwarten. Es wird deshalb darauf ankommen, sich ständig über die Fortschritte der Biologie zu informieren und zu lernen, diese neuen Erkenntnisse richtig einzuordnen, zu werten und anzuwenden.

# Aus der Systematik der Pflanzen und Tiere

## Einführung in die Systematik

Die Systematik als Teilgebiet der Biologie beschäftigt sich mit der Ordnung der Pflanzen- und Tierwelt. Sie strebt deren vollständige Erfassung und das Aufstellen eines natürlichen Systems der Pflanzen- und Tierwelt an, das in allen Details der stammesgeschichtlichen Entwicklung entspricht. Die Kenntnis der fossilen Pflanzen und Tiere ist dabei von gleicher Bedeutung wie die der gegenwärtig lebenden. Allerdings ist die Kenntnis über Fossilien recht lückenhaft, das erschwert die Ordnung der Organismen nach ihrer stammesgeschichtlichen Verwandtschaft.

Sippen (Taxa) der verschiedensten Kategorien stehen im Mittelpunkt der Forschung.

Stamm:	Wirbeltiere	Samenpflanzen
Klasse:	Säugetiere	Zweikeimblättrige
Ordnung:	Raubtiere	Kreuzblütenartige
Familie:	Raubtierartige	Kreuzblütengewächse
Gattung:	Marder	Kohl
Art:	Steinmarder	Gemüse-Kohl

Unter diesen nimmt die Art (Spezies) eine zentrale Stellung ein. Je genauer und umfassender unsere Kenntnisse von den Arten sind, um so besser können sie in das natürliche System eingeordnet werden.

### Merkmalskomplex einer Sippe

Merkmale $\Rightarrow$ Differenzierungsmerkmale	Fachgebiete, mit deren Methodik die Merkmale erfassbar sind
Merkmale einer Sippe (I) – morphologische  – chorologische – stoffliche – biologische	Morphologie, Anatomie, Histologie, Embryologie, Zytologie, Ontogenie, Mikrobiologie, Paläobotanik u. a. Geobotanik, Chorologie, Paläogeographie u. a. Chemie, Physik, Physiologie, Serologie u. a. Ökologie, Blütenbiologie, Phänologie, Verbreitungsbio- logie, Soziologie, Genetik, Physiologie, Allelopathie u. a.
Merkmale der Umwelt einer Sippe (II) – biotische – abiotische	Soziologie, Mikrobiologie u. a. Geologie, Mineralogie u. a.
Evolutionstendenzen einer Sippe (III)	Interpretation der Merkmale aus den Merkmalskategorien I und II

Eine Sippe wird nach Möglichkeit an ausgewählten lebenden und konservierten Individuen vergleichend untersucht. Dabei wird eine vollständige Erfassung des Merkmalsbestandes angestrebt. Bei den höher entwickelten Pflanzen spielen beispielsweise die Strukturen der Sprossachse, des Blattes, der Blüte und der Frucht mit ihren funktionellen Beziehungen eine ebenso große Rolle wie die Merkmale der Umwelt einer Pflanze. Die Gesamtheit der Merkmale einer Sippe faßt man als Merkmalskomplex zusammen, der zur Erfassung der Struktur dieser Sippe dient (s. Tabelle S. 9).

An jeder Sippe, etwa einer Art, stellen wir eine nur für diese Sippe charakteristische Merkmalskombination fest, mit deren Hilfe wir sie eindeutig von einer oder mehreren nahe verwandten Sippen unterscheiden können. Wenn es darauf ankommt, zwei nahe verwandte Arten richtig zu erkennen, kann man sich eines Differenzierungsmerkmals (Dm) bedienen.

Als Beispiel für ein Differenzierungsmerkmal soll die Behaarung an einer bestimmten Stelle der Kronblätter von zwei nächstverwandten Sippen A und B dienen. Sie kann als Dm gelten, wenn sie bei A vorhanden ist, bei B aber völlig fehlt; es genügt jedoch bereits, wenn sich die Behaarung von A und B quantitativ unterscheidet, mittlere Länge der Haare bei A = 0,8 mm, bei B = 0,3 mm. So lassen sich genau erforschte Sippen mit Hilfe von jeweils einem Sippenpaar zugehörigem Dm sicher und korrekt bestimmen.

Mit der möglichst vollständigen Erfassung des Merkmalsbestandes einer Sippe ist allerdings noch keine Aussage über die relative Entwicklungshöhe dieser Sippe möglich. Die Merkmale bedürfen einer entsprechenden Bewertung.

Es gelten als

relativ **ursprünglich**  
Holzgewächse

Tracheen mit Leiterperforation  
Blätter immergrün  
Blätter einfach  
freie Nebenblätter vorhanden  
Blüten zwittrig  
Blüten endständig, einzeln  
Blütenachse verlängert  
  
Blütenglieder zahlreich  
Blütenglieder spiralig  
Blütenglieder frei  
Blüten ohne Nektarien  
öffnende Früchte  
zahlreiche Samen je Fruchtblatt  
Samen mit kleinem Embryo und viel Endosperm

mehr oder weniger **abgeleitet**

Kräuter  
(ausdauernde → zweijährige → einjährige)  
Tracheen mit einfacher Perforation  
Blätter sommergrün  
Blätter zusammengesetzt  
Nebenblätter verwachsen oder fehlend  
Blüten eingeschlechtig  
Blüten achselständig, in Blütenständen  
Blütenachse gestaucht oder abgeflacht → Blütenachse schüssel- oder becherförmig vertieft  
wenige oder 0 Blütenglieder  
Blütenglieder zyklisch  
Blütenglieder verwachsen  
Blüten mit Nektarien  
Schließfrüchte  
ein Samen je Fruchtblatt  
Samen mit großem Embryo  
und wenig Endosperm

Je näher zwei Sippen miteinander verwandt sind, um so ähnlicher sind sie oder um so zahlreicher sind die ihnen gemeinsamen Merkmale. Mit Hilfe der dargestellten Beispiele von relativ ursprünglichen und mehr oder weniger abgeleiteten Merkmalen und vielen anderen kann man in Gattungen, Familien, Ordnungen und höheren systematischen Kategorien Evolutionstendenzen erkennen, die ohne diese begründete Wertung der Merkmale verborgen bleiben.

Sippen sind umweltabhängige, dynamische, sich entwickelnde Abstammungsgemeinschaften. Sie werden mit zahlreichen Methoden biologischer und nichtbiologischer Fachgebiete vergleichend und experimentell untersucht (s. Merkmalskomplex). Jede einzelne Methode besitzt einen bedeutenden Erkenntniswert, aber mit keiner von ihnen allein wäre man in der Lage, eine umfassende Aussage über Verwandtschaft, Struktur und Funktion einer Sippe zu machen.

In der Systematik werden auf Grund weitgehender Arbeitsteilung viele Einzelheiten über Sippen erforscht, es werden auch Erkenntnisse nichtbiologischer Disziplinen (z. B. Chemie, Pharmazie) verarbeitet, wenn sie nachprüfbar auf bestimmte Sippen bezogen sind. So arbeitet die Systematik mit Hilfe ihrer theoretischen Grundlagen analysierend und synthetisierend an dem natürlichen System.

Während des achtzehnten Jahrhunderts hat man sich in der Systematik vorwiegend mit leicht feststellbaren Merkmalen der äußeren Gestalt und der Anzahl von generativen Organen begnügt (z. B. das künstliche System von Linné). In der folgenden Zeit drang man infolge der wissenschaftlichen und technischen Entwicklung immer tiefer in den Bereich struktureller und funktioneller Feinheiten vor. So sind beispielsweise mit Hilfe elektronenoptischer und chemischer Untersuchungen bedeutende Ergebnisse erzielt worden, die über die Verwandtschaft bestimmter Organismen Auskunft geben. Viele Pflanzensippen wurden bereits chemisch gut untersucht, so daß Aussagen über ihre Inhaltsstoffe gemacht werden konnten. Mit manchen Inhaltsstoffen lassen sich ganze Familien charakterisieren. Bestimmte Alkaloide sind beispielsweise kennzeichnend für die Nachtschattengewächse (*Solanaceae*), zu denen bedeutende Kulturpflanzen (z. B. Kartoffel, Tomate, Paprika, Tabak) gehören. Bitterstoffe kommen auch in den Enziangewächsen (*Gentianaceae*) und in den Sumpfkleegevächen (*Menyanthaceae*) vor. Beide Familien sind sehr nahe verwandt, so daß viele Taxonomen sie lange nicht als zwei getrennte Familien anerkannten, bis die chemische Untersuchung der Bitterstoffe eine Entscheidung herbeiführte. In der chemischen Struktur der Bitterstoffe beider Sippen kam deren nahe Verwandtschaft ebenso wie auch ihre relativ selbständige stammesgeschichtliche Entwicklung zum Ausdruck. Heute werden diese Abstammungsgemeinschaften als selbständige Familien anerkannt. Ihre Bitterstoffe können als Differenzierungsmerkmale genutzt werden.

Pflanzliche Inhaltsstoffe sind homolog, wenn sie in ihrer Struktur und in ihren Biosynthesewegen übereinstimmen. Ihre Homologie ist für die Einordnung der entsprechenden Organismen ins System ebenso bedeutend wie die im morphologischen Bereich.

Für die Abgrenzung von Sippen und die Feststellung des Verwandtschaftsgrades sind unterschiedliche Merkmale wesentlich. Bei den Kreuzblütengewächsen sind es unter anderem Struktureigentümlichkeiten der Samen und Früchte, während es bei den Schmetterlingsblütengewächsen daneben noch jene der Blüten und Blätter sind. Oft aber sind stoffliche Komponenten für Arten, Gattungen oder Familien charakteristisch.

In vielen Fällen lassen sich Gattungen und Familien der Pflanzen mit Hilfe der Pollen charakterisieren und abgrenzen. Besonders die äußere Schicht der Pollen ist sehr mannigfaltig strukturiert und widerstandsfähig gegen stark wirkende Agenzien. Deshalb finden sie sich in vielen Sedimenten der Erdrinde, wo sie oft die einzigen Zeugen einer längst vergangenen Flora sind.

Von großer Bedeutung für die Verwandtschaftsforschung sind die Chromosomen. Ihr Verhalten während der Reduktionsteilung ist außerordentlich aufschlußreich. Besonders hohe Erwartungen lassen sich aber an solche Organismen knüpfen, an denen Kreuzungsexperimente durchgeführt werden können und deren Nachkommen umfassend analysierbar sind.



Die Erkenntnis, daß Sippen umweltabhängige, dynamische, sich entwickelnde Abstammungsgemeinschaften sind, fordert vor allem in Industriestaaten mit hoher Besiedlungsdichte, wie beispielsweise bei uns in der DDR, eine ständige Erforschung der Veränderungen an unserer Pflanzen- und Tierwelt. Sie ist nicht nur von hohem theoretischem Interesse, sondern Grundlage sowohl für einen wirksamen Natur- und Landschaftsschutz als auch für die Erschließung natürlicher, organischer Ressourcen und den Auf- oder Ausbau von Erholungsgebieten (s. S. 149ff. u. 347f.).

Die Systematik ist eine Wissenschaft mit jahrhundertealter Tradition. Sie wird wie jede Wissenschaft ständig weiterentwickelt. War sie in der Vergangenheit rein beschreibend, so arbeiten ihre Vertreter in den letzten Jahrzehnten mehr und mehr experimentell. Damit ist aber die alte bewährte systematische Methode der Beschreibung nicht überholt, sondern sie ist auch heute noch im Zusammenhang mit der richtigen und eindeutigen wissenschaftlichen Benennung der Organismen eine Grundlage für alle anderen Arbeiten. Der Rahmen für die Beschreibung und Benennung wird nach international gültigen Regeln (z. B. Kode der botanischen Nomenklatur) festgelegt, an denen ständig Verbesserungen vorgenommen werden. Danach gibt es für jede Art, wie für alle anderen systematischen Kategorien, nur eine gültige wissenschaftliche Bezeichnung. Die hier heimische Winterlinde wird als *Tilia cordata* MILLER bezeichnet. *Tilia* bezeichnet die Gattung, *cordata* eine Art dieser Gattung und MILLER ist der Autor, der die Winterlinde erstmalig gültig mit diesem Doppelnamen benannt und sie beschrieben hat. Höhere Kategorien erkennt man an ihren Endungen, z. B. -aceae für die Familie (*Tiliaceae*), -ales für die Ordnung (*Malvales*).

In ähnlicher Weise wird auch in der Systematik der Tiere verfahren.

Trotz dieser prinzipiellen Einheitlichkeit in der Ordnung der Organismen gibt es noch nicht das System der Pflanzen oder Tiere. Innerhalb der großen Kategorien werden manche Organismen von verschiedenen Wissenschaftlern unterschiedlich angeordnet, stets jedoch unter Berücksichtigung der Kenntnisse über die stammesgeschichtliche Verwandtschaft. Mit der weiteren Entwicklung der biologischen Wissenschaften wird auch das System der Pflanzen und Tiere immer weiter verbessert werden.

Im folgenden werden einige Beispiele für die systematische Ordnung von Lebewesen dargestellt. Es ist hier weder möglich noch notwendig, einen vollständigen Überblick über das System der Organismen zu geben. Es kommt vor allem darauf an, das Prinzip dieser Ordnung zu erkennen.

## Aus der Systematik der Pflanzen

### Viren

Als Viren werden Partikel von verschiedener Form und Struktur bezeichnet, die auf Grund ihrer Eigentümlichkeiten eine Mittelstellung zwischen den lebenden Organismen und der nichtlebenden Natur einnehmen. Sie bestehen aus Nukleoproteiden, besitzen die Fähigkeit der Vererbung, weisen aber keinen eigenen Stoffwechsel auf und vermögen sich nur in lebenden pflanzlichen, tierischen oder menschlichen Zellen und in Bakterien zu vermehren. Zu ihnen gehören die Erreger vieler bedeutender Krankheiten des Menschen, der Tiere und der Pflanzen.

Durch ihre geringe Größe (etwa 10 nm bis etwa 400 nm), die unterhalb der Sichtbarkeitsgrenze des Lichtmikroskops liegt, blieben die Viren dem Menschen lange Zeit

als strukturelle Einheit unbekannt. Erst nach der Entwicklung technisch ausgereifter Elektronenmikroskope und dazugehöriger geeigneter Präparationsmethoden konnte man Viren sichtbar machen, ihre Größen, Formen und inneren Strukturen erkennen (im wesentlichen erst nach 1945). Mitte der dreißiger Jahre unseres Jahrhunderts gelang es erstmalig, die stoffliche Natur von Viren nachzuweisen und die Viren der Mosaikkrankheit des Tabaks zu isolieren. Mit der weiteren Vervollkommnung der biochemischen Analysenmethodik ergab sich dann die Möglichkeit, die chemische Struktur noch näher zu untersuchen und auch experimentell die Funktion der einzelnen chemischen Bestandteile der Viren genau zu erforschen.

### Bau und chemische Zusammensetzung

Alle bisher untersuchten Viren lassen zwei Grundkomponenten in ihrem Aufbau erkennen, nämlich Nukleinsäure und Eiweiß. An Nukleinsäure ist entweder DNS oder RNS vorhanden (s. S. 221). Um die Nukleinsäure herum sind die für jeden Virus-Stamm jeweils spezifischen Eiweißmoleküle in Form bestimmter Struktureinheiten angeordnet. Das Eiweiß umhüllt die Nukleinsäure gewissermaßen als Mantel und schützt sie offenbar vor äußeren Einwirkungen.

Die Bakterien befallenden Viren, die Bakteriophagen, weichen in ihrem strukturellen Aufbau von den genannten Typen ab. Im Prinzip umhüllt zwar auch bei ihnen ein Mantel aus Eiweißmolekülen die Nukleinsäure, aber dieser Eiweißmantel ist morphologisch in anderer Weise ausgeprägt als bei den Viren, die sich in pflanzlichen, tierischen und menschlichen Zellen vermehren. Bei einem Phagen (Abb. 272/1) läßt sich meist deutlich ein Kopfteil und ein Schwanzteil unterscheiden. Die Eiweißhülle des Phagen besteht aus Proteinen. Im Innern des Kopfteiles befindet sich die Nukleinsäure (meist DNS). Die untere Region des Schwanzteils dient der Anheftung an die Wand der Bakterienzelle.

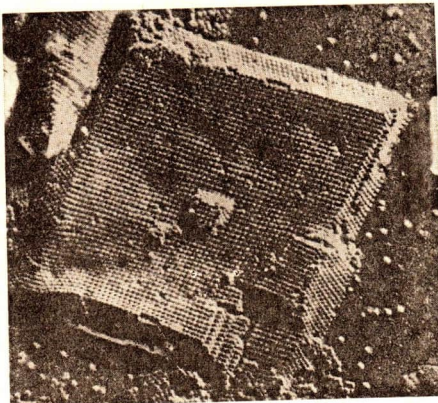


Abb. 13/1  
Tabak-Nekrose-Virus

Manche Viren können noch eine zusätzliche Hüllmembran aus Lipoproteiden besitzen. Ist diese sekundäre Membran nicht vorhanden, so bilden die Proteinstruktureinheiten die äußere Oberfläche des Virus (nackte Viren).

Viele, meist einfach gebaute nackte Viren können sich infolge der exakten Übereinstimmung ihres strukturellen Baues und ihrer Größe zu Kristallverbänden zusammenlagern. Kugelförmige Viren, wie beispielsweise die des Tabak-Nekrose-Virus, bilden vielfach Gitterkristalle, während sich stäbchenförmige Viren (Tabak-Mosaik-Virus) mitunter zu parakristallinen Nadeln zusammenlagern, die in den entsprechenden Zellen der Tabakpflanze sogar lichtoptisch sichtbar sind (s. a. Tafel V unten).

Bei anderen Virusstämmen konnten noch zahlreiche weitere Kristallformen beobachtet werden.

### Existenzbedingungen, Vermehrung, Vererbung

Viren können sich nur in lebenden Zellen vermehren. Außerhalb dieser Zellen verhalten sie sich wie tote organische Materie. Das Eindringen der Viren in die Wirtszellen erfolgt auf verschiedene Weise. So kann das Virus zum Beispiel nach Adsorption an der Zellmembran von dieser umschlossen und in das Zytoplasma überführt werden. Bei diesem Vorgang spielen charakteristische molekulare Strukturen der Zellmembran und der Virusoberfläche – vor allem der sekundären Hülle – eine große Rolle. Innerhalb des Zytoplasmas werden dann, meist durch zelleigene Enzyme, die sekundäre Hüllmembran sowie die Eiweißhülle (Kapsel) des Virus aufgelöst und die Nukleinsäure freigesetzt. Bakteriophagen dagegen dringen nicht als Ganzes in die Wirtszelle ein. Sie heften sich mit den fadenförmigen Fortsätzen ihres Schwanzendes an die Zellwand, zerstören danach mit einem am Schwanzende lokalisierten Enzym örtlich die Zellmembran und entleeren dann durch den Stift die Nukleinsäure in das Zytoplasma (Abb. 272/2).

In der Wirtszelle kann die Virusnukleinsäure eine Umstellung des normalen Stoffwechsels bewirken. Anstelle der spezifischen Nukleinsäure und des Proteins des Wirtes werden Virusnukleinsäure und Virusprotein produziert. Das heißt, es erfolgt eine identische Reproduktion der Virusbestandteile mit Hilfe der Enzymsysteme der Wirtszelle. Nach einer bestimmten Zeit fügen sich die neu gebildeten Virusbestandteile zu Viruspartikeln entsprechender Struktur zusammen. Diese, meist in großer Anzahl (50 bis 200 und mehr) neu gebildeten Viren werden dann freigesetzt. Sie führen mitunter zum Absterben der Zelle, so beispielsweise bei Bakterien (Abb. 286/1). Nach den bisherigen Beobachtungen erfolgt die Vermehrung der DNS enthaltenden Viren vor allem im Zellkern, die der RNS-haltigen Viren im Zytoplasma. Die Reproduktion der entsprechenden Nukleinsäuren erfolgt wahrscheinlich nach den bekannten biochemischen Prozessen (s. S. 278 ff.). Die Neubildung der Virusproteine wird durch die Virusnukleinsäure geregelt. Sie enthält die entsprechende genetische Information dafür (Kode). Im Vermehrungszyklus DNS-haltiger Viren konnte die Übertragung der Erbinformation der DNS durch eine virusspezifische Boten-RNS an die Orte der Eiweißsynthese (Ribosomen) eindeutig nachgewiesen werden (s. S. 271 ff.). Bei den RNS-haltigen Viren ist gegenwärtig noch nicht genau bekannt, wie die Information zum Proteinaufbau und zur Neubildung von der Virus-RNS realisiert wird.

Bei den einzelnen Virus-Sippen (Vakzinevirus, Tabak-Mosaik-Virus, Phagen der Koli-bakterien usw.) existieren einzelne Stämme, die sich durch bestimmte Merkmale voneinander unterscheiden. Im normalen Vermehrungszyklus wird die Gesamtheit der Merkmale unverändert von einer Generation zur anderen übertragen. Mitunter treten bei einzelnen Individuen aber sprunghaft Merkmalsänderungen auf (Mutationen).



Solche Mutationen konnten auch künstlich erzeugt werden. Im Experiment gelang auch schon die Rekombination von Erbanlagen bei Bakteriophagen.

## Viren als Objekte genetischer Forschung

Wesentliche Aufschlüsse über die Rolle von DNS und RNS als Erbsubstanz, aber auch der RNS als Informationsüberträger wurden durch Experimente mit Viren gewonnen. Bevorzugte Objekte waren dabei Bakteriophagen und das Tabak-Mosaik-Virus. Beim Befall von Bakterien mit Phagen, deren DNS mit radioaktivem Phosphor und deren Eiweiß mit radioaktivem Schwefel markiert worden war, ließ sich eindeutig feststellen, daß nur die DNS in das Bakterium eintritt, dort aber die Synthese von Phagen-DNS und Phagen-Eiweiß bewirkte, die sich in der Folge wieder zu vollständigen Phagenpartikeln formierten. Damit war ein Beweis erbracht, daß die DNS Träger der Erbinformation (der Gene) ist. Bei Tabak-Mosaik-Viren wurde die RNS durch Abbau der Proteinhülle mittels Phenol isoliert. Die isolierte RNS vermochte, in Wirtszellen eingebracht, ebenfalls die Bildung vollständiger Tabak-Mosaik-Viren zu induzieren. Da das genetische Material der Viren, gegenüber dem der höheren Organismen, der Analyse und Beeinflussung relativ leichter zugänglich ist, besitzen sie auch zukünftig eine große Bedeutung für die Erforschung prinzipieller Fragen des komplizierten Erbgeschehens (s. S. 265).

## Herkunft der Viren und ihre Einordnung

Die Frage, ob die Viren als Lebewesen anzusehen sind und zum Reich der Organismen gerechnet werden sollen oder nicht, wird dadurch bestimmt, was unter „Leben“ verstanden wird, beziehungsweise welche wesentlichen Eigenschaften ein Lebewesen auszeichnen. Als solche grundlegenden Eigenschaften werden Stoffwechsel, Individualität, Reizbarkeit, Wachstum, Entwicklung und Fortpflanzung sowie Vererbung und Anpassung an die Umwelt angesehen. Stoffwechsel und Reizbarkeit fehlen den Viren jedoch. Wachstum – sofern hier überhaupt davon gesprochen werden kann – und Fortpflanzung (Vermehrung) vollziehen sich gänzlich anders als bei den Organismen. Zwar gibt es unter den Organismen ebenfalls Formen, die zu ihrer Fortpflanzung auf lebende Zellen angewiesen sind (intrazelluläre Parasiten), doch erfolgt bei ihnen die Vermehrung durch Teilung des gesamten Organismus, während für die Vermehrung der Viren allein die Anwesenheit ihrer Nukleinsäure in einer entsprechenden Wirtszelle notwendig ist, sie also ihre abgegrenzte Individualität aufgeben. Ferner benutzen die organismischen intrazellulären Parasiten ihren Wirt vor allem als Nahrungsquelle, während die Viren zu ihrer Vermehrung unbedingt auf den intakten Enzymapparat der Wirtszelle angewiesen sind. Aus diesen Gründen können die Viren nicht zu den Lebewesen zählen. Sie bilden einen eigenen Bereich zwischen den Organismen und der nichtlebenden Natur.

Die Frage nach der Herkunft der Viren läßt sich heute noch nicht exakt beantworten. Manche Wissenschaftler sehen in ihnen Vorstufen des Lebens, die sich bis in die Gegenwart hinein erhalten hätten. Die Vermehrung der Viren ist aber nur in Wirtszellen möglich und setzt daher bereits Leben voraus. Eine andere Hypothese sieht in den Viren Nachkommen von ursprünglich zellulär organisierten Parasiten, die sich im Verlaufe der Entwicklung schrittweise, etwa auf dem Wege von Verlustmutationen, strukturell vereinfacht haben. Als dritte Möglichkeit wird schließlich angenommen, daß sich die Viren aus selbständig gewordenen DNS oder RNS enthaltenden Zellbestandteilen (z. B. Ribosomen) entwickelt hätten. Diese Auffassung wird durch Experimente unterstützt,



bei denen es gelang, freie DNS zwischen Bakterien zu übertragen und deren Einbau in die entsprechenden Genome nachzuweisen.

- ① Es ist denkbar, daß Viren nicht nur auf einem Wege entstanden sind. Die Vielfalt der Organisationstypen und die unterschiedliche chemische Zusammensetzung sprechen sogar dafür, sie als polyphyletisch entstandene Gruppe anzusehen, die sich durch den gleichen Organisationsgrad auszeichnet. Es ist unwahrscheinlich, daß die Viren in ihrer Gesamtheit Vorstufen des Lebens repräsentieren.
- ②

## Viruskrankheiten

Beim Menschen sind die Viruskrankheiten heute die verbreitetsten Infektionskrankheiten. Auch die landwirtschaftliche Produktion wird jährlich in erheblichem Maße durch Viren beeinträchtigt. Die genaue Kenntnis der Viren und die Suche nach Möglichkeiten zu ihrer Bekämpfung sind deshalb von großer Bedeutung für die Volkswirtschaft.

Viruskrankheiten der Menschen sind beispielsweise Pocken, Masern, Grippe, Schnupfen, Kinderlähmung, Mumps, Gelbfieber, ansteckende Gelbsucht.

Viruskrankheiten der Tiere sind zum Beispiel Maul- und Klauenseuche, Rinderpest, Geflügelpest, Schweinepest, Ferkelgrippe, Tollwut, Staupe, Gelbsucht der Seidenraupen.

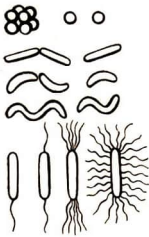
Auch viele Kulturpflanzen werden durch Viren geschädigt, zum Beispiel werden die Erträge bei Kartoffeln durch die Blattroll-, die Strichel- und die Mosaikkrankheit wesentlich herabgesetzt. Auch Zuckerrüben, Gurken, Tomaten, Bohnen und andere Gemüsepflanzen weisen bei Virusbefall erhebliche Ertragsminderungen auf.

In vielen Ländern der Welt bemüht man sich um Eindämmung und Bekämpfung der Viruserkrankungen. Die größten Erfolge wurden bisher durch die aktive Immunisierung erzielt (Pocken). Das Gesundheitswesen der DDR weist dabei vorbildliche Leistungen auf. Nach Einführung der vorbeugenden Impfung gegen Kinderlähmung sind seit 1961 in der DDR keine Erkrankungen an Kinderlähmung mehr zu verzeichnen. Die breite Anwendung der Masernschutzimpfung in der DDR seit 1967 führte zu einem rapiden Absinken dieser Erkrankung. Auch in der Landwirtschaft wurden durch großzügig angelegte Impfaktionen die Verluste infolge seuchenhafter Viruserkrankungen bei Tieren wesentlich eingeschränkt. Auf Grund der Vielzahl von pathogenen Viren lassen sich allerdings nicht alle Viruskrankheiten mit Schutzimpfungen zügeln. In der Bekämpfung versucht man auf der Grundlage genauer Kenntnisse über die bei der Vermehrung ablaufenden biochemischen Reaktionen Antibiotika und chemische Substanzen einzusetzen, die die Vermehrung der Viren hemmen. Auch in der Krebsforschung sind Viren von aktueller Bedeutung, da festgestellt wurde, daß einige Sippen bei Säugtieren bösartige Tumore erzeugen.

## Bakterien

Die Bakterien (Stamm: *Schizophyta*. Klasse: *Schizomycetes*) sind einzellige Lebewesen. Die Zellgröße der meisten Sippen liegt zwischen 1  $\mu\text{m}$  und 5  $\mu\text{m}$ . Es gibt auch sehr kleine Formen von 0,2  $\mu\text{m}$  und extrem lange Typen von etwa 100  $\mu\text{m}$  Größe. Verschiedene Arten bilden lose zusammenhängende Fäden, wobei aber jede Einzelzelle den Wert eines ganzen Organismus behält.

An morphologischen Formen kommen vor: Kokken, Stäbchen, Vibrionen, Spirillen (Abb. 17/1). Einige Sippen vermögen auch weitverzweigte querwandlose Zellfäden zu bilden, die jedoch nur aus einer einzigen Zelle bestehen (Strahlenpilze – Aktinomyzeten).



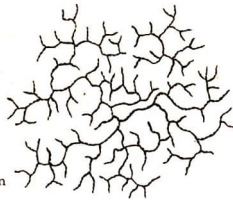
Kokken

Stäbchen

Vibrio

Spirillum

verschiedene  
Begeißelungstypen  
von Bakterien



Strahlenpilzmyzel



Abb. 17/1 Formtypen von Bakterien

Teil aus einem Strahlenpilzmyzel

## Bau und Vermehrung

In der Feinstruktur ihrer Zelle unterscheiden sich die Bakterien wesentlich von den anderen Organismen. Die Kenntnisse hierüber wurden vor allem durch die Anwendung elektronenmikroskopischer und biochemischer Untersuchungsmethoden gewonnen. Die Zellwand ist aus 2 bis 3 Schichten aufgebaut, deren innerste (Stützmembran) ihr die notwendige Stabilität verleiht und die Form der Bakterien bedingt. Die chemische

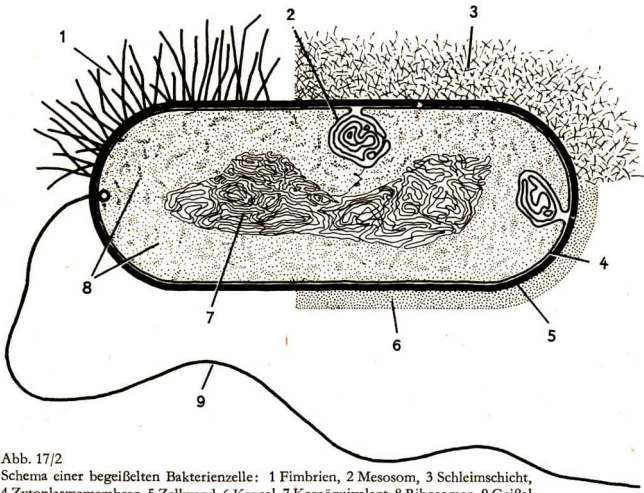


Abb. 17/2

Schema einer begeißelten Bakterienzelle: 1 Fimbrien, 2 Mesosom, 3 Schleimschicht, 4 Zytoplasmamembran, 5 Zellwand, 6 Kapsel, 7 Kernäquivalent, 8 Ribosomen, 9 Geißel

Zusammensetzung der Zellwand ist für die Bakterien charakteristisch. Sie besteht aus Eiweißen sowie aus Lipoiden und Polysacchariden. Vielfach sind den Zellwänden außen noch Schleimhüllen aufgelagert. Der Zellwand schließt sich nach innen eine besonders strukturierte Grenzschicht des Zytoplasmas an (zytoplasmatische Membran), die den Stoffein- und -austritt kontrolliert. Im Zytoplasma lagern dann unter anderem nach innen eingestülpte Teile der zytoplasmatischen Membran (den Mitochondrien vergleichbar), Ribosomen, Reservestoffe und zum Teil auch diffus verteilte Farbstoffe. Der bei einigen autotroph lebenden Bakterien vorhandene Assimilationsfarbstoff (Bakteriochlorophyll, Bakterioerythrin) liegt jedoch nicht diffus im Plasma, sondern ist zwischen besonderen Trägerlamellen angeordnet. Durch Übereinanderlagerung solcher Lamellen und Farbstoffschichten entstehen Gebilde, die den Plastiden der Pflanzen ähneln. Ein echter, durch eine Membran abgegrenzter Zellkern existiert bei Bakterien nicht, wohl aber ein stark DNS-haltiges Zentrum (Nukleoid). Das Nukleoid ist zweifellos ein dem Zellkern äquivalentes Gebilde.

Viele Bakterien können sich vermittels ihrer Geißeln fortbewegen. Diese Geißeln sind mit einer verdickten Basis im Plasma verankert. Sie sind entweder als Einzelgeißel endständig angeordnet oder zu mehreren polar oder über die gesamte Oberfläche verteilt (Abb. 17/1 und 17/2).

Die Vermehrung der Bakterien erfolgt durch einfache Zweiteilung (Spaltpflanzen!). Die Anzahl der aufeinanderfolgenden Teilungen ist bei den einzelnen Sippen sehr unterschiedlich (z. T. mehrmals je Stunde, z. T. einmal je Tag), sie hängt auch wesentlich von den zur Verfügung stehenden Nährstoffen und der Temperatur ab.

- ③ Unter ungünstigen Lebensbedingungen vermögen viele Bakterien sogenannte Dauersporen zu bilden, in denen der stark mit Reservestoffen angereicherte Zellinhalt in einen inaktiven Zustand übergeht. Die Dauersporen sind sehr widerstandsfähig, sowohl gegen Kälte als auch gegen Hitze und Trockenheit, und können mitunter viele Jahre überdauern. Treten günstige Bedingungen ein, so keimt die Spore wieder zu einem Bakterium aus.

## Lebensweise

Die meisten Bakterien leben heterotroph als Parasiten oder Saprophyten. Einige Parasiten vermögen ausschließlich in lebenden Zellen oder in dauerndem Kontakt mit lebenden Zellen zu wachsen (obligate Parasiten). Andere Parasiten können sich zwischenzeitlich auch außerhalb ihrer Wirte vermehren und teilweise als Saprophyten leben. Viele Saprophyten sind auf spezifische organische Stoffe spezialisiert, während andere wieder viele verschiedene Kohlenstoffverbindungen abbauen. Nur wenige Bakteriensippen leben autotroph. Sie gewinnen die für den Stoffwechsel notwendige Energie durch Photosynthese (Purpurbakterien) oder Chemosynthese (Schwefelbakterien, Wasserstoffbakterien, Nitritbakterien, Nitratbakterien, s. a. S. 221 ff.).

## Vorkommen

Die Bakterien sind über die ganze Erde verbreitet. Sie kommen im Wasser, im Boden und auch in der Luft vor. Sie sind an jedem Gegenstand zu finden und besiedeln jeden tierischen und pflanzlichen Organismus. Lebende Bakterien kommen überall dort vor, wo genügend Feuchtigkeit und Nährstoffe vorhanden sind. An trockenen Orten finden sich Dauersporen, die von manchen Bakteriensippen gebildet werden. Sie werden sehr leicht durch Luftbewegungen verbreitet.

## Systematik und Evolution

Die gegenwärtige Einteilung der Klasse in Ordnungen, Familien usw. faßt nur zum Teil natürliche Abstammungsgemeinschaften zusammen, da über viele Sippen noch nicht genügend Kenntnisse vorliegen. Wichtige Merkmale, die einen Aufschluß über die natürliche Verwandtschaft geben können, sind die Feinstruktur der Zellen, die chemische Zusammensetzung ihrer einzelnen Bestandteile und die Aufeinanderfolge von biochemischen Reaktionen, die zur Bildung bestimmter Inhaltsstoffe führt. Daneben sind natürlich auch die äußere Form und die Lebensweise der Sippen wesentlich. Als Organismengruppe sind die Bakterien sehr alt. Neuere Fossilfunde zeigen, daß sie bereits seit 3 Milliarden Jahren existieren. Die Funde aus den verschiedenen erdgeschichtlichen Perioden lassen erkennen, daß sich die Morphologie der Bakterien kaum verändert hat. Ihre Evolution verlief offensichtlich mehr als eine Entwicklung der Funktionen, das heißt ihrer Fähigkeit, sich immer wieder an neue Lebensbedingungen anzupassen und ganz unterschiedliche chemische Verbindungen zum Energiegewinn auszunutzen.

## Bedeutung

Im Stoffkreislauf der Natur sind die Bakterien neben den Pilzen ein äußerst wichtiges Glied. Die Saprophyten unter ihnen bauen die tote organische Substanz zu Wasser, Kohlendioxid, Ammoniak und Mineralsalzen ab (sogenannte Fäulnisbakterien). Dieser Vorgang, die Mineralisation, ist eine wesentliche Grundlage für die Fruchtbarkeit der Böden und die biologische Selbstreinigung von Gewässern. Der Bodenfruchtbarkeit dienen auch die chemosynthetisch lebenden nitrifizierenden Bakterien (s. S. 221 ff).

Die als Symbionten in den Wurzelknöllchen der Schmetterlingsblütengewächse lebenden Knöllchenbakterien sind in der Lage, Luftstickstoff zu binden. Sie tragen damit, wenn auch nur mittelbar, ebenfalls zur Bodenfruchtbarkeit bei (s. S. 198 f.).

Eine Reihe von Bakteriensippen besitzt für den Menschen unmittelbare wirtschaftliche Bedeutung. Sie werden teilweise, wenn auch unbewußt, schon seit langen Zeiten zur Herstellung bestimmter Produkte und zur Konservierung von Gemüse benutzt. In der Molkereiwirtschaft spielen Milchsäurebakterien bei der Zubereitung von Käse und Sauermilchgetränken eine große Rolle. Zur Konservierung von Gurken und zur Herstellung von Sauerkraut werden diese Bakteriengruppen ebenfalls benutzt. Sie wandeln im Verlaufe ihrer Lebenstätigkeit Kohlenhydrate in Milchsäure um, die bereits in geringen Konzentrationen (0,5 bis 2 Prozent) die Entwicklung von Fäulnisbakterien hemmt. Auf diesem Prozeß beruht auch die Konservierung von Grünfutter in Silos (Silage). Milchsäurebakterien gedeihen auch unter Luftabschluß gut (anaerobe Gärung), während viele Sippen der Fäulnisbakterien dagegen Sauerstoff zum Leben benötigen. Da am Erntegut neben Milchsäurebakterien noch erhebliche Mengen Fäulnisbakterien haften, ist es wichtig, die Silagemasse fest zusammenzupressen, um damit den Luft-sauerstoff möglichst fernzuhalten. Weitere Verarbeitungsprozesse, bei denen die Lebenstätigkeit der Bakterien ausgenutzt wird, sind beispielsweise die Essigherstellung (aerobe Gärung), die Fermentation des Tabaks und die Aufbereitung von Lein-, Hanf- und Jutepflanzen für die Fasergewinnung. In den letzten Jahrzehnten wurden die spezifischen Stoffwechselleistungen von Bakterien zunehmend im großtechnischen Maßstab eingesetzt. So werden heute in der Industrie zum Beispiel Butanol, Milchsäure, Ascorbinsäure\* (Vitamin C) und verschiedene andere organische Säuren, gewisse Antibiotika (Streptomycin), Vitamine und Enzyme durch Bakterien oder unter ihrer Mitwirkung in bestimmten Phasen des Produktionsprozesses hergestellt. Viele Bakteriensippen üben aber auch eine schädigende Wirkung aus. Neben den schon erwähnten Fäulnisbakterien, die Lebensmittel- und Futtervorräte verderben können, sind in



diesem Zusammenhang vor allem die bei Mensch, Tier und Pflanze pathogen wirkenden Bakterien zu nennen. Ihre schädliche Wirkung beruht zum Teil auf Giftstoffen (Toxinen), die sie ausscheiden und die dann im Körper des Wirtes die jeweiligen charakteristischen Krankheitsbilder hervorrufen (z. B. Diphtherie). Zum Teil schädigen sie die inneren Organe direkt durch ihre enzymatische Wirkung (z. B. Cholera). Bedeutende, von Bakterien verursachte Krankheiten des Menschen sind: Cholera, Diphtherie, Gonorrhoe, Keuchhusten, Pest, Syphilis, Tuberkulose, Typhus, Wundstarrkrampf. Durch umfangreiche Hygienemaßnahmen und Schutzimpfungen (Diphtherie, Keuchhusten, Tuberkulose, Wundstarrkrampf) haben in der DDR die bakteriellen Infektionskrankheiten ihre frühere Bedeutung verloren. Fachleute bezeichnen unsere Republik als das derzeit bestimmunisierte Land der Welt.

- ④ Deutsche und japanische Faschisten entwickelten bereits im 2. Weltkrieg mit pathogenen Bakterien sogenannte „biologische Kampfmittel“. Die USA gingen diesen Weg weiter und testeten während des Koreakrieges die Wirkung von bakterienverseuchten Tieren (Pest, Milzbrand, Cholera) in Korea und Nordost-China. Auch in der Gegenwart wird in verschiedenen imperialistischen Staaten, auch in Westdeutschland, intensiv an der Entwicklung biologischer Waffen gearbeitet. Das ist eine antihumane Anwendung wissenschaftlicher Kenntnisse, die von allen friedliebenden Menschen scharf verurteilt wird.
- ⑤

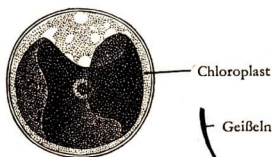
## Algen

Zu den Algen werden verschiedene Stämme des Pflanzenreiches gerechnet. Die bekanntesten sind die Grünalgen, die Braunalgen und die Rotalgen. Gegenüber den Bakterien zeichnen sie sich dadurch aus, daß sie einen echten Zellkern besitzen, autotroph leben und daß die der Photosynthese dienenden Farbstoffe in charakteristisch strukturierte Zellorganelle (Chloroplasten) eingelagert sind. Ferner sind sie fast ausschließlich Wasserpflanzen (der Weltmeere und des Süßwassers); nur wenige Sippen können außerhalb der Gewässer leben, diese sind aber dann auf ausreichende Feuchtigkeit angewiesen. Die Algen sind demnach durch ihren Organisationsgrad von anderen Gruppen der Pflanzen unterschieden. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Algenstämmen beruhen vor allem auf kennzeichnenden Merkmalskombinationen, in denen die Assimilationspigmente und ihre Begleitfarbstoffe, die Reservestoffe und die Zellwandbaustoffe eine große Rolle spielen. Nach der morphologischen Differenzierung allein lassen sich zahlreiche Sippen der Algen nur schwer richtig einordnen.

## Grünalgen

Die Grünalgen (*Chlorophyta*) sind im Hinblick auf ihre Sippenzahl der umfangreichste unter den Algenstämmen. Die meisten Arten leben im Bereich des Süßwassers, nur relativ wenige besiedeln die Weltmeere (deren Randzonen). Unter den gegenwärtig vorkommenden Vertretern des Stammes befinden sich sowohl freilebende Einzeller, Kolonien und einfache Zellfäden bildende Formen als auch Sippen, deren komplizierter gebauter Vegetationskörper bereits in Gewebeschichten differenziert ist.

Einen sehr ursprünglichen Typ stellen die sich durch Geißeln aktiv bewegenden Einzeller dar (Flagellaten – *Chlamydomonas* – Abb. 21/1). Arten dieser Gattung kommen in allen Gewässern vor, die mit organischen Stoffen verunreinigt sind. Neben der ungeschlechtlichen Vermehrung, die sich durch die Bildung von 2 bis 16 Tochterzellen



Chloroplast

Bildung von Tochterzellen



Geißelalgen

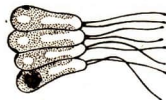
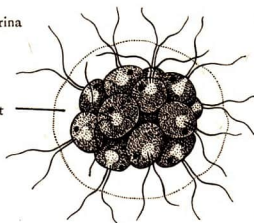


Chloroplast

Kern

Pandorina

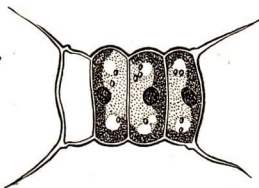
Gallert



Oltmannsiella



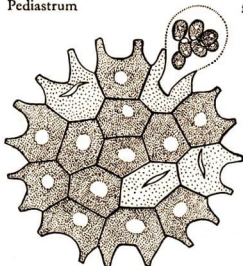
Scenedesmus-Arten



Ulothrix



Pediastrum



frei werdende Zoosporen



Zoospore

Rhizoidzelle



Abb. 21/1 Verschiedene Grünalgen



innerhalb der Mutterzelle vollzieht, gibt es auf dieser Entwicklungsstufe auch schon geschlechtliche Fortpflanzung. Dabei vereinigen sich zwei Flagellaten vollständig miteinander. Nach einer Ruhepause erfolgt dann die Bildung von Tochterzellen.

Ebenfalls freilebende einzellige Grünalgen umfaßt die Gattung *Chlorella* (Abb. 21/1). Diese Algen sind rund und tragen keine Geißeln. Während der Vermehrung (die ähnlich wie bei *Chlamydomonas* erfolgt) treten aber in einigen Arten Tochterzellen auf, die vorübergehend mit Geißeln ausgestattet sind. Beim Heranwachsen verlieren sie diese wieder. Das Auftreten von geißeltragenden Stadien im Vermehrungszyklus zeigt, daß sich die kugligen Chlorellen offenbar von Grünalgen des Flagellatentyps abgeleitet haben. *Chlorella*-Arten besiedeln in großen Mengen die Binnengewässer (Plankton). Sie gedeihen aber auch an genügend feuchten Standorten außerhalb der Gewässer, so beispielsweise an der Rinde auf der Wetterseite der Bäume, auf Mauern und auf dem Boden. Einige Arten sind Bestandteile der Flechten (Symbiose). Eine weitere Entwicklungsstufe stellen die koloniebildenden Grünalgen dar (Abb. 21/1). Unter ihnen lassen sich Kolonien aus Flagellaten und solche aus geißellosen Einzellern unterscheiden. Eine Flagellatenkolonie besteht im einfachsten Falle aus 4 aneinandergereihten, ständig zusammenbleibenden Zellen. Einen höheren Typ verkörpert die Gattung *Pandorina*; hier sind 8 bis 16 Zellen zusammengelagert und von einer Gallertmasse umgeben. Jede dieser Zellen kann sich selbständig vermehren und eine neue Kolonie gleichen Typs bilden. Die höchste Ausbildungsform wird in der Gattung *Volvox* erreicht, die in Seen und Teichen vorkommt. Mehrere hundert bis mehrere tausend Zellen sind hier zu einer mitunter Stecknadelkopfgröße erreichenden Hohlkugel vereinigt (Abb. 22/1). Die Wand der Kugel besteht nur aus einer Schicht von Flagellatenzellen, die durch Plasmabrücken

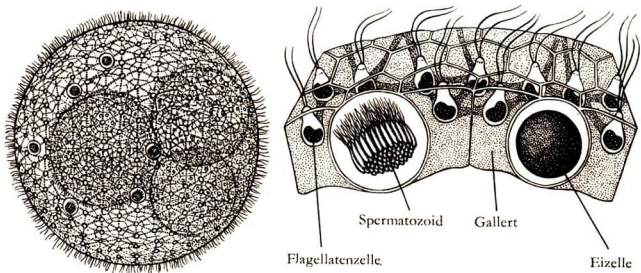


Abb. 22/1  
Volvoxkugel mit Tochterkolonien, rechts Ausschnitt (vergr.)

miteinander in Verbindung stehen und deren Geißeln nach außen gerichtet sind. Der größte Teil dieser Zellen dient der Assimilation und der Fortbewegung, nur einige wenige haben die Funktion der Vermehrung übernommen. Bei der ungeschlechtlichen Vermehrung teilen sich einige Zellen der Länge nach und werden schließlich ins Innere der Kugel abgeschnürt. Dort wachsen sie zu Tochterkugeln heran. Nach Zerfall der Mutterkugel werden sie freigesetzt. Zur geschlechtlichen Vermehrung entstehen in besonderen Zellen Spermatozoiden (bis zu 100 je Zelle). In anderen bildet sich je eine

unbewegliche große Eizelle. Nur ein Spermatozoid kann sich mit der Eizelle vereinigen. Nach der Befruchtung wächst aus der Zygote eine neue Tochterkugel heran. Die nicht der Vermehrung dienenden Zellen der Volvoxkugel gehen allmählich zugrunde. Im Gegensatz zu den einfachen Zellkolonien sind die Zellen der *Volvox* nicht gleichwertig, sondern haben im Sinne einer Funktionsteilung jeweils verschiedene Aufgaben. Die einzelnen Individuen stellen somit bereits einfache vielzellige Organismen dar.

Von den geißellosen Einzellern bilden die in Binnengewässern weit verbreiteten Arten der Gattung *Scenedesmus* einfach aneinandergereihte 4- oder 8zellige Kolonien, in der Gattung *Pediastrum* fügen sich die Zellen zu scheibenförmigen Kolonien zusammen (Abb. 21/1). Ein relativ großer Zellverband (bis 20 cm lang) wird von Arten der Gattung *Hydrodictyon* ausgebildet. Hier werden die zylindrischen Zellen zu einem grobmaschigen, schlauchförmigen Netz vereinigt. Alle diese Sippen vermehren sich in der Regel ungeschlechtlich, wobei jede Zelle der Kolonie die Potenz zur Vermehrung besitzt. Wie bei *Chlorella* treten bei der Vermehrung stets begeißelte Zellen (sogenannte Zoosporen) auf, die dann bei der Vereinigung zu neuen Kolonien ihre Geißeln verlieren. Die Stufe der fadenförmigen Algen wird zum Beispiel durch die Gattung *Ulothrix* verkörpert (Kraushaaralge, Abb. 21/1). Diese Algen sind einfache mehrzellige Organismen. Ihre einreihigen, unverzweigten Zellfäden sind mit einer besonders gestalteten Basiszelle fest an Bodenbestandteile der Gewässer angeheftet. Außer der Basiszelle unterscheidet sich auch die Spitzenzelle von den übrigen Zellen des Fadens. Die Anheftung an eine Unterlage übernimmt aber stets die Basiszelle; die Kraushaaralge ist also bereits polar differenziert. Einen höher entwickelten Typ der fadenförmigen Algen stellt die Gattung *Cladophora* dar (Flußalge, Abb. 23/1). Ihre

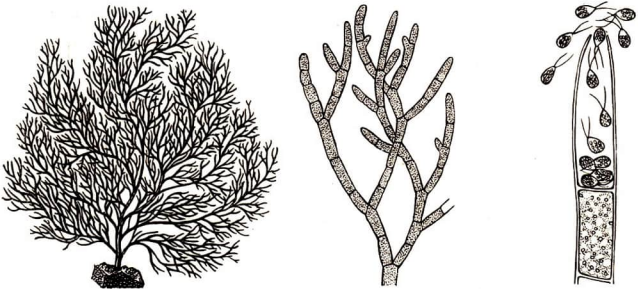


Abb. 23/1

*Cladophora*, mehrzellige Grünalge; von links: Habitus, Teilstück, Zellfadenspitze mit Zoosporen

ebenfalls einreihigen Zellfäden sind relativ lang und reich verzweigt. Die etwa 10 bis 20 cm langen zarten Büschel haften ebenfalls mit einer Basiszelle fest am Untergrund an. *Ulothrix* und *Cladophora*-Arten kommen hauptsächlich in schnellfließenden Gewässern vor. Ein Vertreter der Grünalgen mit größerem Vegetationskörper ist der an der Ostseeküste recht häufig anzutreffende Meersalat (*Ulva lactuca*, Abb. 24/1). Die breite lap-pige Fläche besteht allerdings nur aus zwei Zellschichten, wobei noch jede dieser Zellen sowohl der Ernährung als auch der Vermehrung dienen kann. Eine wesentlich kom-

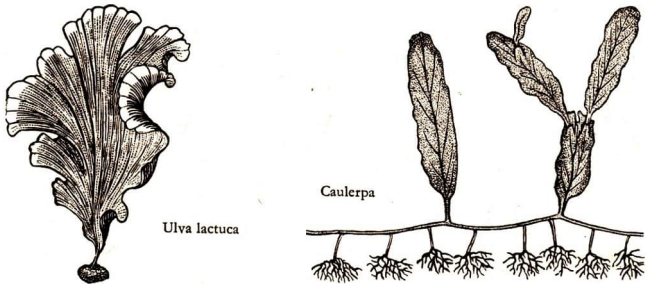


Abb. 24/1 Beispiele für fortschreitende Differenzierung bei Grünalgen

pliziertere morphologische Gestaltung weisen die Arten der meist in tropischen Meeren verbreiteten Gattung *Caulerpa* auf (Abb. 24/1). Bei ihnen lassen sich deutlich funktionsbedingte Pflanzenteile unterscheiden, die von der Hauptachse aus abgegliedert werden. Die fädigen Büschel (Rhizoiden) befestigen die Pflanze im Boden, die blattartigen Teile dienen der Assimilation. Auch die Fortpflanzungszellen werden hier nur an bestimmten Stellen gebildet. Die Funktionsteilung ist also bereits relativ weit fortgeschritten. Bei einigen hochentwickelten vielzelligen Braunalgen (*Phaeophyta*) sind diese Differenzierungen noch ausgeprägter. Sie verfügen außer den schon genannten besonderen Pflanzenteilen für Assimilation, Befestigung und Vermehrung noch über Zellschichten, die die Assimilate transportieren, und solche, die Reservestoffe speichern.

### Vermehrung

Die Mehrzahl der Grünalgensippen vermehrt sich sowohl ungeschlechtlich als auch geschlechtlich. Bei der ungeschlechtlichen Vermehrung bilden sich, je nach der Entwicklungshöhe, in allen Zellen des Organismus oder nur in bestimmten (Sporangien) die Fortpflanzungszellen (Sporen) in unterschiedlicher Anzahl. Diese Fortpflanzungszellen sind meist begeißelt. Sie wachsen direkt zu einem Organismus heran. Die zur geschlechtlichen Fortpflanzung gebildeten Vermehrungszellen (Gameten) gleichen äußerlich oft den Sporen, sind jedoch physiologisch von ihnen unterschieden. Sie können nicht allein zu einem Organismus heranwachsen. Erst die Zygote kann einen neuen Organismus hervorbringen. Auch bei der geschlechtlichen Vermehrung unterscheiden wir verschiedene Entwicklungsstufen, nämlich die Isogamie (Vereinigung gleich großer Gameten) – z.B. *Chlamydomonas*, die Anisogamie (Vereinigung ungleich großer Gameten) und die Oogamie (Befruchtung eines größeren unbeweglichen Gameten – Ei – durch einen kleineren beweglichen Gameten – Spermatozoid – z.B. *Volvox*).

### Evolution

Die Grünalgen sind eine sehr alte Pflanzengruppe. Fossilien bestimmter Sippen wurden schon in über 400 Millionen Jahre alten Gesteinen gefunden. Auch die Spuren anderer Algenstämme lassen sich in den Ablagerungen früher erdgeschichtlicher Perioden nachweisen. Dabei ist interessant, daß die Algen im

Paläozoikum und Mesozoikum in weitaus größerer Formenmannigfaltigkeit verbreitet waren als in der Gegenwart. Die Evolution der einzelnen Algenstämme verlief seit früher Zeit isoliert voneinander. Innerhalb der einzelnen Stämme traten jedoch deutliche Parallelentwicklungen auf, die sich unter anderem in der morphologischen Stufenfolge vom Einzeller bis zum kompliziert gebauten vielzelligen Organismus zeigen. Bei den Grünalgen können wir mit den Gestaltstypen der in unserer Zeit vorkommenden Sippen die wahrscheinlichen Etappen der Evolution vom Einzeller zum komplizierteren Organismus rekonstruieren und damit eine Vorstellung vermitteln, wie die Phylogenie verlief (Abb. 25/1). Dabei ist aber zu beachten, daß nicht die heute lebenden Generationen voneinander abstammen, sondern daß Vorfahren der heutigen Sippen diese Entwicklung vollzogen. Unter den Algenstämmen nehmen die Grünalgen eine besondere Stellung ein. Ihre Chloroplasten enthalten Assimilationspigmente (Chlorophyll) und andere Farbstoffe (z. B. Karotin, Xanthophyll) in gleicher Struktur und Menge wie die autotrophen Landpflanzen. Wie diese bilden auch die Grünalgen Stärke als Reservestoff. Ferner bestehen die Zellwände der Grünalgen wie die der Landpflanzen aus Zellulose. Dazu kommen noch weitere übereinstimmende Merkmale. Kein anderer Algenstamm hat so viele Merkmale mit den Landpflanzen gemeinsam. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, daß sich die ersten Landpflanzen aus Grünalgen entwickelt haben; vermutlich aus solchen Sippen, die in der Gezeitenzone der Meere lebten.

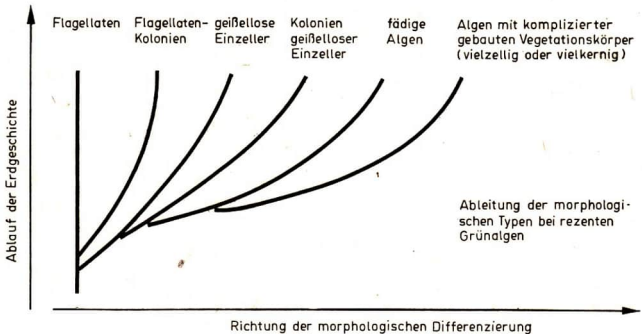


Abb. 25/1 Schematische Darstellung der morphologischen Differenzierung bei Grünalgen

## Bedeutung

Die dem Plankton zugehörigen Arten der verschiedenen Algenstämme bilden eine wichtige Nahrungsquelle für viele andere Organismen der Meere und Binnengewässer. Der Mensch nutzt eine Reihe Arten, besonders der Braun- und Rotalgen, als Rohstoff zur Herstellung bestimmter Produkte, die hauptsächlich in der Lebensmittel-, Textil- und pharmazeutischen Industrie gebraucht werden (z. B. Alginsäure und Agar-Agar). Auch als Futtermittel und Dünger finden Algen Verwendung. Ferner werden in vielen ost- und südostasiatischen Ländern verschiedene Algensippen für die menschliche Ernährung eingesetzt. Insgesamt wird jedoch erst weniger als ein Prozent der in den Weltmeeren vorhandenen Algenmasse genutzt.



Von den Grünalgen sind in wirtschaftlicher Hinsicht vor allem die geißellosen Sippen von Bedeutung. Die biologische Selbstreinigung von Gewässern wird durch sie nachhaltig beeinflußt (s. S. 160), da der bei der Photosynthese entstehende Sauerstoff die Tätigkeit der aeroben Bakterien fördert. *Chlorella*, *Scenedesmus* und einige andere Sippen eignen sich auch vorzüglich zur künstlichen Massenkultur in anorganischen Nährlösungen. Diese Sippen enthalten hochwertiges Eiweiß (mit allen lebensnotwendigen Aminosäuren) und viele Vitamine. In Zukunft, wenn genügend billige Energiequellen zur Verfügung stehen, wird die Großkultur von Grünalgen für Futterzwecke und eventuell auch für die Ernährung der Menschen sicherlich einmal eine Rolle spielen. Möglicherweise werden Grünalgenkulturen sogar bei längeren Raumfahrten von Kosmonauten Verwendung finden. Gegenwärtig wird unter anderem untersucht, ob man in Raumschiffen einen biologischen Kreislauf schaffen kann; die Algen sollen einerseits Nahrungs- und Sauerstoffquelle sein und andererseits das Kohlendioxid der Atemluft und organische Abfälle verwerten.

## Moose

Die Moose (*Bryophyta*) sind autotroph lebende Landpflanzen. Ihr Vegetationskörper zeigt eine einfache Struktur und ist noch nicht vollendet an das Landleben angepaßt. Die Gewebedifferenzierung beschränkt sich meist auf die Epidermis, auf assimilierendes und speicherndes Gewebe. Bei einigen Arten sind auch Leitstränge vorhanden; sie enthalten aber keine echten Gefäße und Siebröhren. Verschiedene Arten entwickeln sogar ein Durchlüftungssystem, das durch Luftspalten oder schließbare Spaltöffnungen mit der Außenluft in Verbindung steht. Der Epidermis ist zwar eine Kutikula aufgelagert, doch ist diese sehr dünn und schützt die Pflanze wenig vor Austrocknung. Die Moose bilden nur aus wenigen Zellen bestehende Rhizoiden, jedoch noch keine echten Wurzeln aus, mit denen sie im Boden verankert sind. Die Wasseraufnahme erfolgt durch die gesamte Oberfläche der Pflanzen. Auch in der äußeren Gestaltung lassen sich eine Reihe urtümlicher Züge erkennen. Viele Moose besitzen einen ungegliederten gelappten Vegetationskörper. Die höher entwickelten Sippen sind in Stämmchen und Blättchen gegliedert (Abb. 27/1), ihr Aufbau entspricht aber nicht dem Sproß (Stamm und Blätter) der Farne und Samenpflanzen.

## Systematik, Verbreitung, Bedeutung

Die Moose werden in zwei Klassen unterteilt, die Lebermoose (*Hepaticae*) und die Laubmoose (*Musi*). Die **Lebermoose** sind morphologisch einfacher gebaut. Viele Arten zeichnen sich durch einen breitflächigen, gelappten Vegetationskörper aus, der sich eng der jeweiligen Unterlage anschmiegt (Abb. 27/1), sie besitzen einzellige Rhizoiden. Die **Laubmoose** sind stets in Stämmchen und Blättchen gegliedert (Abb. 27/1), ihre Rhizoiden sind größer und bestehen aus mehreren Zellen. Zu den Laubmoosen zählen viele bekannte Sippen, wie zum Beispiel das Torfmoos (*Sphagnum*), das Sternmoos (*Mnium*) und das Widertonmoos (*Polytrichum*).

Nur wenige Moose sind weltweit verbreitet, viele Arten besiedeln nur relativ kleine Gebiete oder sind an bestimmte, vorwiegend feuchte Standorte gebunden (z. B. Moor, Waldboden, Baumrinden). Eine besonders reiche Moosflora entwickelt sich in regenfeuchten Gebirgswäldern. Auch in den arktischen Tundren bilden Moose oft ausgedehnte Bestände. In der Zone des gemäßigten Klimas haben die Moose eine große

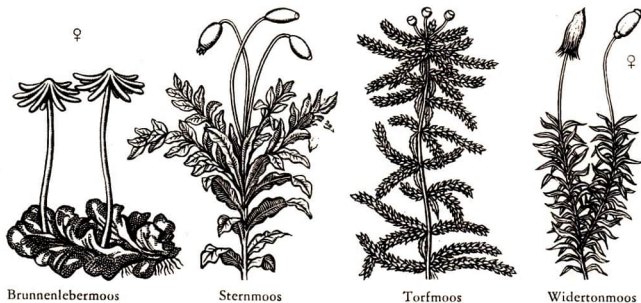


Abb. 27/1 Verschiedene Arten einheimischer Moose

Bedeutung für den Wasserhaushalt der Waldböden. Einerseits speichern sie das Regenwasser und geben es allmählich an den Boden ab, andererseits schützen dichte Moospolster den Boden vor Austrocknung. An Hanglagen wird durch Moose ein rasches Abspülen oder Verwehen der Bodenkrume verhindert. Einige Arten gehören auch zu den Erstbesiedlern rohen Bodens, zum Beispiel von Felsen. Von Tieren werden Moose nur selten gefressen. Für den Menschen haben besonders die Torfmoose Bedeutung, die in den Mooren oft Lager von großer Mächtigkeit bilden.

Nach Trockenlegung der Moore wird der **Torf** gewonnen und findet als Bodenverbesserungsmittel in Gärtnereien Verwendung, mitunter wird er auch als Brennstoff genutzt.

## Evolution

Die Moose haben sich zweifellos aus dem Bereich der Grünalgen heraus entwickelt, und zwar aus einer Formengruppe, die morphologisch schon differenziert war und einen Generationswechsel besaß. Zu welchem Zeitpunkt die Entwicklung von Moosen aus Algen vor sich ging, läßt sich gegenwärtig nicht nachweisen, da bisher noch keine derartigen Fossilien gefunden wurden. Die ältesten fossilen Moose stammen aus dem Karbon. Sie ähneln gestaltlich aber schon sehr den heute lebenden Sippen. Die ursprünglichsten Formen dieser Pflanzengruppe müssen deshalb weit früher gelebt haben. Für die Abstammung der Moose von den Algen sprechen ihr Bau, der viele Gemeinsamkeiten mit dem der Algen aufweist (z. B. Rhizoiden, geringe Gewebedifferenzierung) und die noch nicht vollständige Anpassung an das Landleben (z. B. Abhängigkeit der Befruchtung vom Wasser, Fehlen spezieller Einrichtungen für Wasseraufnahme und -leitung).

## Pilze

Pilze (*Mycophyta*) sind heterotroph lebende Parasiten oder Saprophyten. Zellen kernhaltig, ohne Plastiden und Chlorophyll, Zellwandbaustoff meist Chitin, bei einigen Sippen auch Zellulose oder andere Verbindungen. Vermehrung geschlechtlich und ungeschlechtlich, Kernphasenwechsel und Generationswechsel (oft kompliziert). Iso-, Aniso-, Oogamie.



Morphologische Typen: Einzeller, fädige Formen mit einfachem oder verzweigtem Zellfaden, Thallus aus Fadengeflecht (Abb. 30/1).

Bedeutung: Saprophytische Pilze sind ein wichtiges Glied im Stoffkreislauf der Natur. Viele parasitisch lebende Sippen verursachen Krankheiten an Kulturpflanzen (z. B. Knollenfäule der Kartoffel, Mehltau auf Weinreben und Getreide, Rost- und Brandkrankheiten der Getreide) und schädigen Vorräte (Schimmelbildung). Einige Sippen sind von unmittelbarer wirtschaftlicher Bedeutung für den Menschen (z. B. Hefen – Herstellung von Brot und alkoholischen Getränken, Futtereiereiweiß; Verwendung von Pilzen zur Produktion von Antibiotika – Penicillin).

Die Pilze entwickelten sich parallel zu den Algenstämmen. Auch bei ihnen läßt sich die morphologische Stufenfolge Einzeller – einfache Zellfäden – verzweigte Zellfäden, Fadengeflecht beobachten. Dem Auftreten von vielzelligen Fäden ging im Verlaufe der Phylogenese wahrscheinlich stets das Stadium des einzelligen, aber vielkernigen Fadens voraus. In der morphologischen Entwicklung haben die Pilze nie die Stufe des Fadengeflechts überschritten, selbst der massiv erscheinende Fruchtkörper höherer Pilze besteht nicht aus echtem Gewebe, sondern nur aus solchem Geflecht (Abb. 30/1). Die Evolution wird u. a. auch durch die eigentümliche Entwicklung des Fortpflanzungsgeschehens charakterisiert (Gametangioogamie, Somatogamie). Ein wesentlicher Grundzug der phylogenetischen Entwicklung zeigt sich ebenfalls in dem allmählichen Übergang vom Wasser- zum Landleben (Entstehung heterotropher Landpflanzen!).

## Flechten

Die Vegetationskörper der Flechten (*Lichenes*) sind aus einer Symbiose von (meist einzelligen) Grün- oder Blaualgen mit Pilzen zustande gekommen. Die spezifische Gestalt des Thallus (krustenförmig, laubartig oder an verkleinerte Sträucher erinnernd) wird im wesentlichen durch den Pilz bestimmt, aber nur im symbiontischen Verband mit den Algen ausgebildet. Eine getrennte künstliche Kultur der beteiligten Pilze und Algen ist wohl möglich, dabei tritt jedoch nie die charakteristische Gestalt des Flechtenthallus in Erscheinung. Die Vermehrung erfolgt meist vegetativ, indem sich Teile des Thallus abtrennen. Durch den Algenanteil der Symbiose vermögen Flechten teilweise autotroph zu leben (z. B. auf Gestein), vielfach nimmt aber auch der Pilz Nährstoffe auf. Als eigenständige Produkte des Stoffwechsels werden bestimmte Farbstoffe und Flechtensäuren gebildet. Die eigentümlichen, nur im Symbioseverband auftretenden Lebenserscheinungen gestatten es, die Flechten als selbständige systematische Gruppe zu betrachten. Sie werden ebenso wie die anderen Stämme in Klassen, Ordnungen, Familien usw. eingeteilt. Wahrscheinlich sind aber Flechtensymbiosen zu verschiedenen Zeiten entstanden, so daß der Stamm eine polyphyletische Einheit darstellt. Innerhalb bestimmter Sippen lassen sich deutliche Entwicklungsrichtungen von lockeren Verbänden zu klar abgegrenzten Vegetationskörpern erkennen.

## Zusammenfassende Übersicht über den Verlauf der Evolution im Bereich der niederen Pflanzen

Der Einschätzung des Evolutionsverlaufes einer Organismengruppe können nicht nur die Ergebnisse fossiler Funde sowie morphologischer und anatomischer Forschungen zugrunde liegen, sondern in gleicher Weise müssen physiologische, biochemische, genetische, geographische, ökologische und viele andere Eigenheiten der jeweiligen Sippen berücksichtigt werden. Auf der Basis solcher umfassenden Aussagen läßt sich heute mit großer Wahrscheinlichkeit folgern, daß sich die einzelnen Stämme der niederen Pflanzen schon seit dem Präkambrium sehr eigenständig entwickelt haben

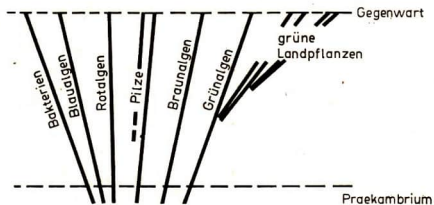


Abb. 29/1  
Schematische Darstellung  
der phylogenetischen Entwicklung  
der niederen Pflanzen

(Abb 29/1). Rekombination und Mutation von Erbanlagen sowie die Wirkung von Selektion und Isolation waren aber überall die Grundlagen der in den einzelnen Stämmen getrennt voneinander verlaufenden Entwicklung. Eine gleiche Umwelt beziehungsweise gleichsinnig wirkende äußere Faktoren führten dabei in verschiedenen Stämmen zu ähnlichen morphologischen (und auch physiologischen) Erscheinungen, zum Beispiel zu den sich vielfach ähnelnden morphologischen Gestaltungen bei Grün-, Braun- und Rotalgen.

Unabhängig von der getrennten Entwicklung der einzelnen Stämme ist aus dem Ablauf der Evolution jedoch deutlich zu erkennen, daß sich aus relativ einfachen Strukturen allmählich kompliziertere entwickeln. Das betrifft nicht nur die äußere Gestalt der Organismen, sondern auch die Feinstruktur der Zelle und die Stoffwechselprozesse. Bei der Entwicklung der vielzelligen Organismen bildete sich im Verlaufe der Zeit eine Funktionsverteilung zwischen einzelnen Zellgruppen heraus (Arbeitsteilung). Das gleichzeitige Auftreten von Organismen verschiedener Entwicklungshöhe (Einzeller, Zellkolonien, fädige Typen usw.) zeigt jedoch, daß nicht jeder Evolutionsprozeß mit Struktur- und Formwandel verbunden ist. Eine Anpassung an neue Umweltbedingungen, die zum Beispiel durch Änderung bestimmter Stoffwechselprozesse erfolgen kann und den entsprechenden Organismen so die weitere Existenz ermöglicht, ist ebenfalls ein Entwicklungsvorgang. Auf diese Weise haben sich einerseits relativ einfach organisierte Lebewesen über viele hundert Millionen Jahre hinweg bis zur Gegenwart erhalten können, während andererseits ihre in früherer Zeit lebenden Vorfahren gleichzeitig Ausgangspunkte von Evolutionsprozessen gewesen sind, die zu vielfältigen Formen- und Funktionsdifferenzierungen führten. Ein Beispiel dafür sind die Flagellatenformen der Grünalgen, die auch heute noch vorkommen, deren Vorfahren aber sicherlich einmal Ausgangspunkt der Entwicklungslinie zu den vielzelligen Grünalgen und damit auch zu den höher entwickelten Sippen waren.

## Entwicklungsstufen

Im Bereich der niederen Pflanzen lassen sich folgende wichtige Entwicklungsstufen unterscheiden:

**Einzellige Organismen ohne Kern**, heterotroph oder autotroph lebend. Die Kernsubstanz ist noch nicht durch eine Membran vom Plasma getrennt; die Assimilationspigmente sind, sofern vorhanden, noch nicht in besonderen Zellorganellen (Plastiden) geordnet, sie besitzen noch keine Mitochondrien. Kernäquivalent (Bakterienchromosom), Plastidenäquivalent (Einlagerung der Pigmente zwischen Membranen) und Mitochondrienäquivalent (in das Zytoplasma eingesenkte Teile der zytoplasmatischen Membran) sind vorhanden. Diese Organismen werden im System als besonderer Bereich

zusammengefaßt – *Prokaryonta*, mit den Stämmen *Schizophyta* (Bakterien) und *Cyano-  
phyta* (Blaualgcn). In beiden Stämmen sind Sippen mit polarer Differenzierung der Zelle  
vorhanden. Bestimmte Sippen neigen zur Koloniebildung. Einige Blaualgcn haben  
auch fädige Formen entwickelt, der Zusammenhalt der Zellen ist jedoch sehr lose.  
Zellen mit und ohne Geißeln (Blaualgcn stets geißellos), Vermehrung durch Zellteilung,  
geschlechtliche Fortpflanzung noch nicht voll herausgebildet.

**Einzellige Organismen mit Kern**, autotroph lebend. Echter Kern, Plastiden und  
Mitochondrien vorhanden. Zellen mit Geißel oder geißellos. Der Flagellat ist die ur-  
sprünglichere Form. In den meisten Algenstämmen sind beide Formen vertreten.

**Zellkolonien**. Aus Flagellaten oder aus geißellosen Typen. Bandförmige, flächige,  
kugelige Kolonien. Höchstentwickelte Form (*Volvox*) erreicht Stufe des vielzelligen  
Organismus mit beginnender Funktionsteilung zwischen Zellgruppen.

Aus dieser Stufe führt eine Entwicklung über bandförmige Kolonien zu Zellfäden.

**Zellfäden**. Zellen fest miteinander verwachsen. Polare Differenzierung (Basiszelle und  
Spitzenzelle unterscheiden sich gestaltlich von den übrigen Zellen), einsetzende Funk-  
tionsteilung. Von Organismen, die aus einfachen Zellfäden bestehen, leiten sich die  
Sippen mit weit verzweigten Zellfäden ab (z. B. *Cladophora*).

**Vegetationskörper aus Fadengeflechten** (Abb. 30/1). Diese über den Weg enger Ver-  
flechtung von verzweigten und unverzweigten Fäden zustande gekommenen Formtypen  
finden sich gegenwärtig vor allem im Bereich der Rotalgen und höheren Pilze. Aus Sip-  
pen mit ähnlich gebautem Vegetationskörper haben sich möglicherweise die Organismen  
mit echtem Gewebeaufbau entwickelt.

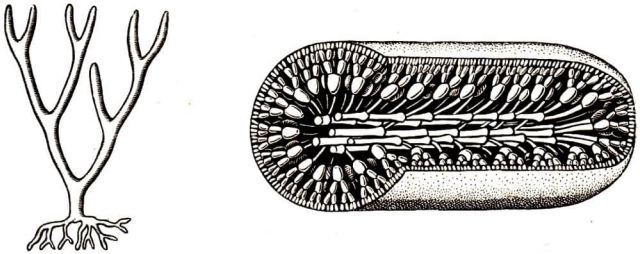


Abb. 30/1 Vegetationskörper aus Fadengeflechten,  
links Habitus einer Rotalge, rechts Schnitt durch deren Vegetationskörper

**Flächige Vegetationskörper**. Aus der Zellfadenstufe heraus entwickelten sich eben-  
falls in verschiedenen Algenstämmen einmal Organismen mit flächigem Vegetations-  
körper ohne sonderliche morphologische Differenzierung (z. B. *Ulva lactuca*), zum  
anderen auch solche, die eine weitergehende gestaltliche Gliederung aufweisen, ohne  
dabei aber schon verschiedene Gewebetypen auszubilden (z. B. *Caulerpa*).

**Vegetationskörper mit Gewebedifferenzierung und fortschreitender morpholo-  
gischer Gliederung**. Mehrschichtige, übereinander angeordnete und fest verwachsene  
Zellagen (dreidimensionales Gewebe). Weitergehende Funktionsteilung, das Wachstum  
erfolgt nur noch von einer Zelle aus (Scheitelzelle), Herausbildung von Abschluß-,

Assimilations- und Speichergewebe, Sporen und Gameten werden in besonderen Organen gebildet. Funktionsbedingte morphologische Gliederung in blattähnliche, stammähnliche und wurzelähnliche Organe. Diese Entwicklungsstufe ist besonders charakteristisch für die Moose; sie wurde nur von einigen Algen erreicht (unter den rezenten Algensippen vor allem im Bereich der Braunalgen).

Von dieser Stufe ausgehend führte die Entwicklung dann zu einer noch weitergehenden Differenzierung der Zellen und Gewebe, die schließlich in einer vielfältigen morphologischen Gestaltung und inneren Struktur der Samenpflanzen ihren höchsten Ausdruck findet.

## Thallus – Kormus

Ein wesentliches Merkmal der fortschreitenden anatomisch-morphologischen Differenzierung in Anpassung an das Landleben ist die Herausbildung eines in Wurzel und Sproß (Sproßachse – Blätter) gegliederten Vegetationskörpers. Ein derartig gestalteter Vegetationskörper wird **Kormus** genannt. Er ist den Farnen (*Pteridophyta*) und Samenpflanzen (*Spermatophyta*) eigen, die auf Grund dessen als Kormophyten bezeichnet werden. Alle nicht in Wurzel und Sproß gegliederten mehrzelligen Vegetationskörper werden als **Thallus** bezeichnet. Der Thallus ist kennzeichnende Organisationsform im Bereich der Algen, Pilze, Flechten und Moose; deshalb werden diese Sippen in ihrer Gesamtheit oft als Thallophyten zusammengefaßt. Thallus und Kormus sind morphologische Begriffe. Eine Unterscheidung des Pflanzenreiches in Thallophyten und Kormophyten vermittelt daher nur einen Überblick über die jeweilige Organisationshöhe, nicht aber über die nähere und fernere Verwandtschaft der Sippen.

9

## Die Entwicklung der geschlechtlichen Vermehrung, Kernphasenwechsel und Generationswechsel

Ebenso wie die innere Zellstruktur und die Gestalt der Pflanze hat sich auch die Geschlechtlichkeit erst im Verlaufe der Evolution herausgebildet. Die meisten Sippen der Prokaryonten und eine Reihe einzelliger Algen und Pilze vermehren sich noch ungeschlechtlich. Bei den kernhaltigen Einzellern geht jeder Zellteilung eine Mitose voran. Viele einzellige Algen zeigen aber bereits eine geschlechtliche Vermehrung, die sich vollzieht, indem zwei Individuen miteinander verschmelzen und sich so eine Zygote bildet. Im Gegensatz zum Kern der Einzelindividuen ist der Kern der Zygote diploid, er weist also eine andere Kernphase auf als die Kerne der haploiden Einzelindividuen. Bei den meisten einzelligen Sippen kommt es dann in der Zygote zu einer Reduktionsteilung, in deren Folge wieder haploide Einzelindividuen entstehen. Diese Einzelindividuen vermehren sich meist lange Zeit ungeschlechtlich (wobei stets eine Mitose abläuft), ehe sie wieder zur Zygotenbildung kommen. Da in der Entwicklungsfolge Individuen – Zygote – Individuen das diploide Kernstadium nur auf die Zygote beschränkt ist (sie also keine diploiden Individuen erzeugt), wird in diesem Falle nicht von einem Generationswechsel, sondern nur von einem **Kernphasenwechsel** gesprochen. Auf der Stufe der mehrzelligen Pflanzen entstand dann der Generationswechsel. Hierbei entwickelt sich aus der Zygote ein mehrzelliger diploider Organismus (Sporophyt), der unter Einschaltung einer Reduktionsteilung haploide Sporen erzeugt, die nun ihrerseits zu mehrzelligen, Gameten bildenden Organismen (Gametophyten) heranwachsen (z. B. *Cladophora*, Abb. 23/1). Die Sporen und die Gameten werden also von jeweils verschiedenen, längere Zeit existierenden Individuen gebildet. Dieser ontogenetische Ent-



wicklungszyklus wird als **Generationswechsel** bezeichnet und ist stets mit einem Kernphasenwechsel verbunden. Das erläuterte Grundschema des Generationswechsels hat (z. B. in einigen Algenstämmen) vielfache Abwandlungen erfahren, die sich auch darin äußern, daß Gametophyt und Sporophyt morphologisch unterschiedlich gebaut sind.

10 Im Verlaufe der Evolution ist es auch zu einer Differenzierung der Gameten gekommen, wobei der ♀ Gamet an Größe zunahm, mehr Reservestoffe speicherte und schließlich gar keine Bewegungsorganellen (Geißeln) mehr ausbildete. Diese Entwicklung findet in der Stufenfolge Iso-, Aniso- und Oogamie ihren Ausdruck.

## Farnpflanzen

Farnpflanzen (*Pteridophyta*) haben einen Generationswechsel, der mit einem Kernphasenwechsel verbunden ist. Gametophyt und Sporophyt folgen als unauffälliges haploides (n) Prothallium und auffällige diploide (2n) Farnpflanze aufeinander. Die Prothallien sind thallöse Gebilde, die mit Rhizoiden am Boden befestigt sind. Sie tragen die ♀ und ♂ Geschlechtsorgane (Archegonien und Antheridien). Die Befruchtung kann nur bei Anwesenheit von Wasser erfolgen. Aus der Vereinigung einer haploiden Eizelle (♀) mit einem haploiden Spermatozoid (♂) gehen die diploide Zygote und in der weiteren Entwicklung der Sporophyt hervor. Nach der Differenzierung eines Sporophyten hat das Prothallium seine Funktion erfüllt und geht zugrunde. Der junge Sporophyt wird zur Farnpflanze mit Wurzeln und Sproß. Bei der Sporenbildung erfolgt die Reduktionsteilung. Die haploiden Sporen keimen unter günstigen Bedingungen zu Prothallien aus.

Zu Farnpflanzen (*Pteridophyta*) gehören die echten Farne, die Bärlappe, die Schachtelhalme und zahlreiche ausgestorbene Sippen.

## Farne

Die meisten Farne (*Pteridopsida*) sind Landpflanzen. Die Besiedlung des Festlandes wurde unter anderem von den veränderten Bedingungen des Wasserhaushaltes und der Biegefestigkeit der oberirdischen Sproßachsen bestimmt. Das Landleben erforderte einen besonderen Transpirationsschutz der oberirdischen Organe in Form eines Abschlußgewebes: die Epidermis mit einer Kutikula. Das Wasserleitungsgewebe bestand aus verholzten Tracheiden, die Leit- und Stützfunktion ausübten. Ihre Anordnung in einem zentralen Strang war noch keine ideale Lösung im Hinblick auf die bei Landpflanzen notwendige Biegefestigkeit. Im Verlaufe der Höherentwicklung ist die Tendenz zur peripheren Verlagerung der Wasserleitungsgewebe festzustellen.

11 Beim Adlerfarn sind bereits Tracheiden als Wasserleitungselemente ausgebildet, sie üben nur eine Leitfunktion aus. Es ist ein besonderes Festigungsgewebe entstanden (Sklerenchymplatten).

**Generationswechsel.** Der Tüpfelfarn (*Polypodium vulgare*) gehört zu unserer heimischen Flora. Er ist ein ausdauernder Erdfarn, dessen länglich lanzettliche Blattspreiten bis zu einem halben Meter lang werden können. Auf der Unterseite der Blattspreiten sind die gestielten Sporangien in kleinen runden Häufchen (Sori) angeordnet. In den Sporangien entstehen aus zahlreichen diploiden Sporenmutterzellen unter Reduktionsteilung die Isosporen (haploid). Ein in der Längsachse verlaufender Ring aus einseitig verdickten Zellen öffnet mit Hilfe eines Kohäsionsmechanismus ruckartig das Sporangium, wobei die Sporen ausgeschleudert werden. Die grüne diploide Farnpflanze mit den runden





Abb. 33/1 Verschiedene Arten der Farne. Obere Reihe von links: Gemeiner Wurmfarne, Königsfarne, Rautenfarne; untere Reihe: Hirschkraut, Baumfarne, Schwimmfarne

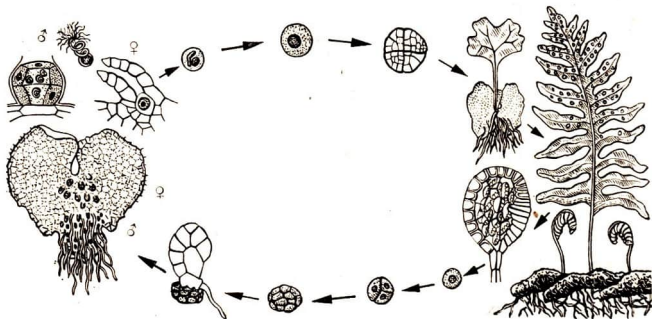


Abb. 34/1 Generationswechsel beim Tüpfelfarn

Sporangienhäufchen auf der Blattunterseite wird als Sporophyt bezeichnet. Mit der auskeimenden haploiden Spore beginnt die Entwicklung des Gametophyten. Es entsteht ein im Umriss etwa herzförmiges grünes Prothallium (Gametophyt). Auf dessen Unterseite entwickeln sich ♀ und ♂ Gametangien. Rhizoiden verankern den Gametophyten im Boden. (Abb. 34/1)

Bei den heterosporen Farnen treten im Generationswechsel Veränderungen auf, die für das Verständnis der Entwicklung zu den Samenpflanzen bedeutungsvoll sind. Beim Gemeinen Schwimmfarn (*Salvinia natans*) werden diese Veränderungen besonders deutlich. Die kurze Sproßachse trägt an jedem Knoten 3 Blätter. Nur die beiden oberen, die eigentlichen Schwimmblätter, sind mit zahlreichen großen Interzellularen versehen, das dritte dagegen ist in Anpassung an das Wasserleben noch stärker umgebildet und erscheint wurzelähnlich, es besteht aus vielen behaarten federförmigen Organen und

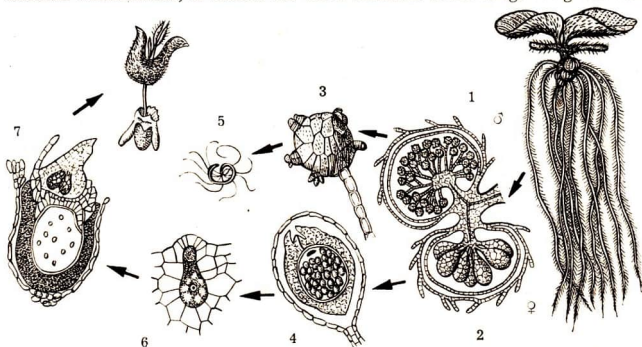


Abb. 34/2 Generationswechsel beim Gemeinen Schwimmfarn

dient mit seiner großen Oberfläche der Stoffaufnahme aus dem Wasser. An der Basis dieser Wasserblätter sitzen die kugeligen Sporangienbehälter. Jeder Behälter hüllt je ein Sporangienhäufchen mit einer geringeren Anzahl von Megasporen oder einer etwas größeren Anzahl von Mikrosporen ein. Beide Sporangienarten haben einschichtige Wände. Bei der Sporenbildung in den Mega- bzw. Mikrosporangien findet die Reduktionsteilung statt. Die Prothallien sind sehr stark reduziert (Abb. 34/2).

Jedes Mikrosporangium enthält 64 Mikrosporen, deren weitere Entwicklung innerhalb des Sporangiums verläuft. Es wird je Spore ein aus wenigen Zellen bestehendes männliches Prothallium mit zwei Antheridien gebildet, aus denen vier Spermatozoiden entstehen.

Die größeren Megasporen schließen je nur eine Megaspore ein. Die Megaspore ist sehr gut mit Reservestoffen (Stärke- und Eiweißkörner, Öltröpfchen) versehen. Das Megasporangium mit der Megaspore löst sich von der Mutterpflanze ab und treibt an der Wasseroberfläche. Bei der Keimung der Megaspore bildet sich ein kleines Prothallium, das ständig mit der Megaspore verbunden bleibt, es durchbricht Sporenhaut und Sporangienwand. Wenige Archegonien werden ausgebildet, aber nur eine befruchtete Eizelle entwickelt sich zu einem Embryo.

Mit der Entwicklung von der Isosporie zur Heterosporie geht eine starke Reduktion des männlichen und weiblichen Gametophyten einher. Die haploiden Gametophyten sind beim Wasserfarn nicht mehr selbständig, sondern bleiben mit dem diploiden Sporophyten verbunden.

## Übersicht über die Farnpflanzen

**Urfarne** (*Psilophytopsida*). Hierzu gehört die Ordnung der Nacktfarne (*Psilophytales*). Sie erschienen im obersten Silur an der Grenze des Devon und starben im Oberdevon bereits wieder aus. Es sind die primitivsten Farnpflanzen. Zu ihnen gehören zwei Arten der Gattung *Rhynia* (Urlandpflanze), die durch günstige Fossilierungsbedingungen erhalten geblieben und bekannt geworden sind. Die größere von ihnen (Abb. 35/1)

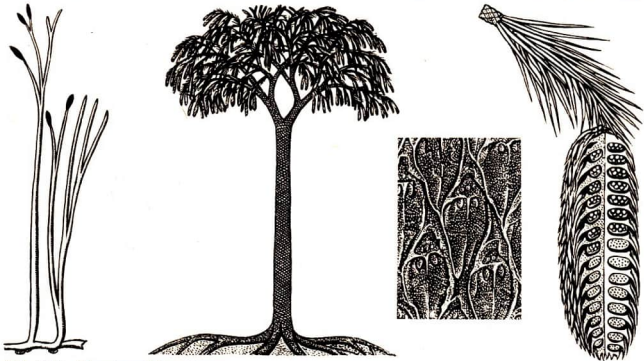


Abb. 35/1 Rhynia und Siegelbaum

erreichte eine Höhe von 50 cm. Sie hatte glatte, blattlose, gabelige Sprosse mit einer Kutikula. Die Sporangien standen endständig an den Sprossen. *Rhynia* wuchs im Boden flacher Gewässer.

**Bärlappgewächse** (*Lycopodiopsida*). Eine der wenigen heimischen Arten dieser krautigen, immergrünen Gattung ist der Keulen-Bärlapp – (*Lycopodium clavatum*, Abb. 36/1). Der Sporophyt hat einen kriechenden, verzweigten Sproß, der mit gabeligen Wurzeln im Boden verankert ist. Auf jedem der zahlreichen Sporophylle sitzt ein nierenförmiges Sporangium mit Isosporen. Aus jeder Isospore können sich nach mehreren Jahren Gametophyten entwickeln. Es sind saprophytische, unterirdisch lebende gelappte Prothallien mit ♀ und ♂ Geschlechtsorganen. Geschlechtsreife tritt erst nach 12 bis 15 Jahren ein. Bärlappgewächse stehen unter Naturschutz!

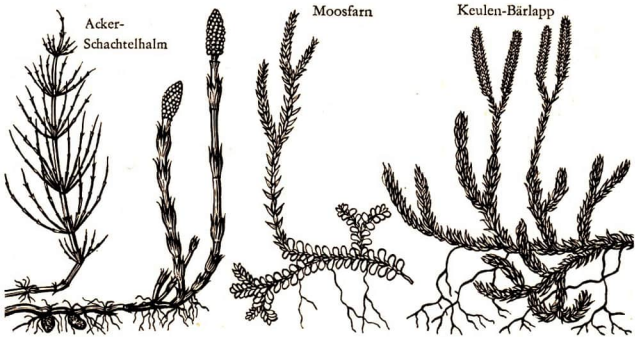


Abb. 36/1 Verschiedene Farnpflanzen

**Moosfarne** (*Selaginellales*). Es gibt etwa 700 *Selaginella*-Arten, sie sind überwiegend in den Tropen und Subtropen verbreitet. Die dünnen Sproßachsen sind spiralig oder gegenständig vierzeilig mit kleinen Blättchen besetzt. Wie bei den Bärlappgewächsen befinden sich auch bei den Moosfarne die Sporophyllstände am Ende der Sprosse. Jedes Sporophyll trägt nur ein Sporangium (Abb. 36/1). Im oberen Teil des Sporophyllstandes findet man in Mikrosporangien kleine Mikrosporen, im unteren dagegen in Megasporangien große Megasporen. Die Moosfarne sind heterospor.

**Bärlappbäume.** Die Bärlappbäume (*Lepidodendrales*, Abb. 35/1) sind ausgestorben. Ihre Hauptentwicklung erfolgte im Karbon. Die Bärlappbäume erreichten Höhen bis zu 40 m, ihre Stämme wurden bis zu 5 m dick. Sie hatten einen beträchtlichen Anteil an der Bildung der Steinkohle. Sehr auffällig und charakteristisch waren die Oberflächenstrukturen der Blattoberfläche an der Stammoberfläche (Abb. 35/1). Die Bärlappbäume werden auch „Rindenbäume“ genannt, weil die Rinde bis zu 99 % des Stammes einnahm. Die Sporophylle standen in zapfenförmigen gemischten Sporophyllständen (Abb. 35/1). Die Bärlappbäume waren meist heterospor.

**Schachtelhalmgewächse** (*Equisetopsida*). Die Schachtelhalmgewächse hatten während des Paläozoikums ihre stärkste Entfaltung. Baumförmige Vertreter mit einer Höhe von mehr als 20 m und einem Stammdurchmesser bis zu 1 m hatten einen beträcht-



lichen Anteil an der Bildung von Kohlenlagern während der Karbonzeit. Sie waren bereits ähnlich gegliedert wie die heute lebenden Schachtelhalme. Von der großen Mannigfaltigkeit und dem teilweise gigantischen Wuchs lassen die heute lebenden Schachtelhalme kaum noch etwas ahnen. Alle lebenden Vertreter sind in 32 Arten der Gattung *Equisetum* zugeordnet worden. Eine davon ist der Acker-Schachtelhalm (Abb. 36/1). Die sehr kleinen Blätter sitzen wirtelig am Sproß und sind an ihrer Basis zu einer die Sproßachse umschließenden Scheide verwachsen. Seitenzweige stehen ebenfalls wirtelig, aber jeweils zwischen den Blättern. Bei manchen Schachtelhalmmarten (z. B. *Equisetum arvense*) findet man reich verzweigte sterile Sprosse neben solchen mit endständigen Sporophyllständen und zunächst nicht oder kaum verzweigten Pflanzen. Die meisten Schachtelhalmmarten besiedeln feuchte Biotope. Unsere größte einheimische Art, der Riesenschachtelhalm (*E. telmateja*), kann bis zu 2 m hoch werden. Eine südamerikanische tropische Art erreicht eine Sproßlänge von nahezu 12 m. Die Schachtelhalme sind isospore Pflanzen, manche von ihnen bilden aber ♀ und ♂ Prothallien aus.

### Beziehungen zwischen Moosen und Farnen

Die Geschlechtsorgane der Farne stimmen, zumindest in ihrem Grundbauplan, mit denen der Moose überein. In beiden Stämmen werden die gametenerzeugenden Zellen von einer einschichtigen Hülle steriler Zellen umgeben; in den Archegonien der Farne wandelt sich ebenfalls nur eine Zelle zum Ei, um und in den Antheridien entstehen zahlreiche Spermatozoiden. Man nimmt deshalb an, daß sich beide Sippen aus der gleichen Gruppe urzeitlicher Grünalgen entwickelt haben. Die Evolution verlief aber in beiden Stämmen verschieden. Während sich bei den Moosen der Gametophyt zur grünen assimilierenden Pflanze entwickelt und der Sporophyt in seiner Gestalt reduziert wurde, verhält es sich bei den Farnen umgekehrt. Bei ihnen dominiert der Sporophyt (als die große assimilierende Farnpflanze), und der Gametophyt bleibt nur ein kleines, wenig differenziertes, allerdings selbständiges Gebilde (das Prothallium), das meist nur wenige Wochen lebt.

### Samenpflanzen

Samenpflanzen (*Spermatophyta*) sind hochentwickelte Kormophyten, die mit Hilfe von Blüten Samen hervorbringen. Samen enthalten je einen Keimling und Nährstoffe und sind außen von einer Samenschale umgeben. Es sind relativ wasserarme Organe, die sich nach einer Ruheperiode unter günstigen Bedingungen zu jungen Tochterpflanzen entwickeln können. Samenpflanzen werden auch als Blütenpflanzen bezeichnet. Blüten sind Sprosse oder Sproßteile, die der geschlechtlichen Fortpflanzung dienen und in fast allen Fällen im Wachstum begrenzt sind. Die Samenanlagen entstehen frei an den Fruchtblättern (Nacktsamer) oder sind bis zu ihrer Reife von Fruchtblättern eingeschlossen (Bedecktsamer), während die Pollen in den Pollensäcken der Staubblätter entstehen. Diese generativen Teile der Blüte sind in vielen Fällen von einer Blütenhülle umgeben, die besonders bei insektenbestäubenden Pflanzen sehr auffällig sein kann.

Die Samenpflanzen haben ebenso wie die Farnpflanzen einen Generationswechsel. Gegenüber den heterosporen Farnpflanzen sind aber bei den Samenpflanzen die Gametophyten noch stärker reduziert. Sie bleiben dauernd von dem sie ernährenden Sporophyten eingeschlossen.





Abb. 38/1 Urtümliche Nacktsamer, Ginkgo

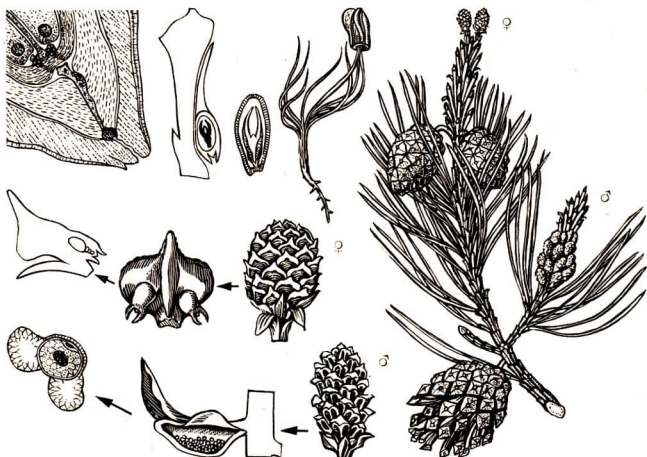


Abb. 38/2 Entwicklungszyklus bei der Gemeinen Kiefer

## Nacktsamige Pflanzen

Die Nacktsamer (*Gymnospermytina*) tragen ihre Samenanlagen frei an den Fruchtblättern. Es sind ausnahmslos Holzgewächse mit vielgestaltigem Kormus. Sekundäres Dickenwachstum, bei den Farnen sehr selten (z. B. Baumfarne), ist hier allgemein verbreitet. Mit Hilfe eines hohlzylinderförmigen Kambiums können mächtige Holzstämme von teilweise mehr als 100 m Höhe und 10 m Dicke aufgebaut werden (Mammutbaum *Sequoia gigantea*). Solche Bäume erreichen manchmal ein sehr hohes Alter, aber nur einzelne Individuen (z. B. *Pinus aristata*) werden 4000 bis 5000 Jahre alt.

14



Abb. 39/1 Verschiedene Arten von Nadelgehölzen

Als wasserleitende Elemente sind Tracheiden ausgebildet, Siebröhren sind noch ohne Geleitzellen. Fast alle Nacktsamer haben sehr vielgestaltige derbe immergrüne Blätter (z. B. Kiefer, Fichte, Eibe). Zu den wenigen sommergrünen Arten gehören zum Beispiel Lärche und Ginkgo. Die Blüten der lebenden Gymnospermen sind eingeschlechtig und werden vom Wind bestäubt. Kronblätter sind nicht entwickelt. Staub- und Fruchtblätter stehen in vielen Fällen in großer Anzahl an gestreckten Achsen-Zapfenblättern. Die Samenanlagen sind unbedeckt und für Pollen frei zugänglich. Der ♀ Gametophyt entsteht in der Samenanlage, im Nuzellus. Dort bringt eine einzige Mutterzelle unter Reduktionsteilung vier haploide Megasporen hervor. Von diesen vier Megasporen überlebt nur die unterste, aus ihr entwickelt sich der Embryosack. Beim Heranwachsen entsteht in ihm ein Megaprothallium. Darin ist eine bestimmte Anzahl von Archegonien eingesenkt. Jedes Archegonium enthält eine sehr große Eizelle (bis 6 mm im Durchmesser). Zwischen Bestäubung und Befruchtung können einige Monate vergehen, so daß die Ausbildung des Keimlings erst nach dem Abfallen der Samen erfolgt.

Ausgestorbene und rezente (mehr als 600 Arten) Gymnospermen lassen sich in sieben Klassen anordnen. Sie spiegeln eine beträchtliche Mannigfaltigkeit wider. Ihre Hauptentfaltung lag aber vor dem Auftreten der Angiospermen.

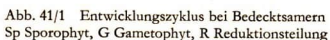
Bei den meisten rezenten Gymnospermen bringen die ♂ Gametophyten Spermazellen hervor, diese werden mit Hilfe des Pollenschlauchs bis zur Eizelle gebracht.

## Bedecktsamige Pflanzen

Die Samen der Bedecktsamer (*Angiospermophytina*) bleiben bis zur Samenreife, manchmal bis zur Keimung, in Fruchtblättern (Fruchtknoten) eingeschlossen. Damit ist den Pollen der unmittelbare Zugang zu den Samenanlagen versperrt. Am oberen Teil des Fruchtknotens hat sich die Narbe als „Empfangsorgan“ entwickelt. Die Entfernung zwischen Narbe und Samenanlage ist je nach Größe und Struktur des Fruchtknotens verschieden. Entsprechend dieser Entfernung muß der auf der Narbe auskeimende Pollen teilweise einen sehr langen Pollenschlauch entwickeln, um die beiden Spermazellen zur doppelten Befruchtung in den Embryosack zu bringen. Die Gametophyten sind noch stärker als bei den Nacktsamern zurückgebildet. Im Pollenkorn, dem Träger des ♂ Gametophyten, gibt es keine Prothalliumzellen mehr, auch Spermatozoiden sind nicht vorhanden. Im ♀ Gametophyten werden kein vielzelliges Megaprothallium und keine Archegonien mehr entwickelt. In der Samenanlage entwickelt sich in mehreren Teilungsschritten der Embryosack. In vielen Fällen ist er achtzellig, eine Zelle davon ist die Eizelle.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen Gymnospermen und Angiospermen ist die doppelte Befruchtung. Im Gegensatz zu den Gymnospermen sind bei den Angiospermen beide Spermazellen funktionstüchtig. Während die eine sich mit der Eizelle vereinigt und damit die Entwicklung des Embryos einleitet, verschmilzt die zweite Spermazelle mit dem aus zwei Embryosackzellen entstandenen „sekundären Embryosackkern“ und leitet die Bildung des Endosperms ein. Demzufolge besteht das Endosperm der Angiospermen aus triploiden Zellen. Seine Entwicklung wird erst mit der Befruchtung der Eizelle eingeleitet.

Gibt es bei den lebenden Gymnospermen nur Holzgewächse, so finden wir bei den Angiospermen daneben viele krautige: mehrjährige, zweijährige, einjährige mit einer Fülle von Wuchsformen. Die Angiospermen sind mit etwa 250000 Arten die auf der Erde vorherrschende Pflanzengruppe. Sie sind von größter Bedeutung für unser Leben. 160 m hoch wird die größte von ihnen, ein Vertreter der Gattung Eukalyptus (*Myr-*



18  
19  
20  
21





Abb. 42/1 Blüten und Früchte verschiedener Arten bedecktsamiger Pflanzen.  
 Obere Reihe: Gemeine Haselnuß, Ästiger Igelkolben, Stiel-Eiche,  
 Mitte: Gemeine Hundsrose, Magnolie,  
 untere Reihe: Echte Kamille, Blütenschema und Blütendiagramm, Frauenschuh



## Gemüse- und Futterpflanzen

Kohlrabi	( <i>Brassica oleracea</i> , <i>Brassicaceae</i> )	verdickte Sproßachsen
Markstammkohl		verdickte Sproßachsen
Grünkohl		Blätter
Rotkohl		Blätter in Knospenlage
Weißkohl		
Wirsingkohl		
Rosenkohl		
Blumenkohl		
Meerrettich	( <i>Armoracia lapathifolia</i> , <i>Brassicaceae</i> )	verdickte Blütenstandachsen
Rettich	( <i>Raphanus sativus</i> , <i>Brassicaceae</i> )	verdickte Wurzeln
Radishes		verdickte Hypokotyle
Kohlrübe	( <i>Brassica napus</i> , <i>Brassicaceae</i> )	verdickte Hypokotyle
Wasserrübe	( <i>Brassica rapa</i> , <i>Brassicaceae</i> )	verdickte Wurzeln
Speiserübe		bzw. Hypokotyle
Kartoffel	( <i>Solanum tuberosum</i> , <i>Solanaceae</i> )	Sproßknollen
Tomate	( <i>Lycopersicon esculentum</i> , <i>Solanaceae</i> )	Früchte
Paprika	( <i>Capsicum annum</i> , <i>Solanaceae</i> )	Früchte
Möhre	( <i>Daucus carota</i> , <i>Apiaceae</i> )	Wurzeln
Sellerie	( <i>Apium graveolens</i> , <i>Apiaceae</i> )	verdickte basale Sprosse, Hypokotyle und Wurzelbasen
Kopfsalat	( <i>Lactuca sativa</i> , <i>Asteraceae</i> )	Sprosse
Winter-Endivie	( <i>Cichorium endivia</i> , <i>Asteraceae</i> )	Blätter
Spinat	( <i>Spinacia oleracea</i> , <i>Chenopodiaceae</i> )	Blätter
Runkeloder Futterrübe	( <i>Beta vulgaris</i> , <i>Chenopodiaceae</i> )	verdickte Hypokotyle und wenig Wurzeln
Zuckerrübe		verdickte Hypokotyle und Wurzeln
Rote Rübe		verdickte Hypokotyle
oder Salatrübe		Blätter
Mangold		Samen
Garten-Erbse	( <i>Pisum sativum</i> , <i>Fabaceae</i> )	Früchte
Garten-Bohne	( <i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Fabaceae</i> )	Früchte
Feuer-Bohne	( <i>Phaseolus coccineus</i> , <i>Fabaceae</i> )	Samen
Speise-Linse	( <i>Lens culinaris</i> , <i>Fabaceae</i> )	Samen, ganze Pflanze
Sojabohne	( <i>Soja hispida</i> , <i>Fabaceae</i> )	Samen
Puffbohne	( <i>Vicia faba</i> , <i>Fabaceae</i> )	Samen
Gelbe Lupine	( <i>Lupinus luteus</i> , <i>Fabaceae</i> )	ganze Pflanze
Spargel	( <i>Asparagus officinalis</i> , <i>Liliaceae</i> )	junge Sprosse
Küchenzwiebel	( <i>Allium cepa</i> , <i>Liliaceae</i> )	Zwiebel
Porree	( <i>Allium porrum</i> , <i>Liliaceae</i> )	ganze Pflanze
Gurke	( <i>Cucumis sativus</i> , <i>Cucurbitaceae</i> )	Früchte
Kürbis	( <i>Cucurbita pepo</i> , <i>Cucurbitaceae</i> )	Früchte
<b>Ölpflanzen</b>		
Ölpalme	( <i>Elaeis guineensis</i> , <i>Arecaceae</i> )	Fruchtfleisch, Samen
Ölbaum	( <i>Olea europaea</i> , <i>Oleaceae</i> )	Fruchtfleisch
Raps	( <i>Brassica napus</i> , <i>Brassicaceae</i> )	Samen

Hederich	( <i>Raphanus raphanistrum</i> , Brassicaceae)	Samen
Rübsen	( <i>Brassica rapa</i> , Brassicaceae)	Samen
Sonnenblume	( <i>Helianthus annuus</i> , Asteraceae)	Früchte
Schlafmohn	( <i>Papaver somniferum</i> , Papaveraceae)	Samen
Lein	( <i>Linum usitatissimum</i> , Linaceae)	Samen
Wunderbaum	( <i>Ricinus communis</i> , Euphorbiaceae)	Samen
Erdnuß	( <i>Arachis hispida</i> , Fabaceae)	Samen
Sojabohne	( <i>Soja hispida</i> , Fabaceae)	Samen

### Getreidepflanzen

Saat-Weizen	( <i>Triticum aestivum</i> , Poaceae)	Früchte
Reis	( <i>Oryza sativa</i> , Poaceae)	Früchte
Mais	( <i>Zea mays</i> , Poaceae)	Früchte
Saat-Hafer	( <i>Avena sativa</i> , Poaceae)	Früchte
Echte Hirse	( <i>Panicum miliaceum</i> , Poaceae)	Früchte
Mehrzeilige Gerste	( <i>Hordeum vulgare</i> , Poaceae)	Früchte
Roggen	( <i>Secale cereale</i> , Poaceae)	Früchte

### Nutzhölzer

Gemeine Kiefer	( <i>Pinus silvestris</i> , Pinaceae)
Gemeine Fichte	( <i>Picea abies</i> , Pinaceae)
Weiß-Tanne	( <i>Abies alba</i> , Pinaceae)
Europäische Lärche	( <i>Larix decidua</i> , Pinaceae)
Eibe	( <i>Taxus baccata</i> , Taxaceae)
Gemeiner Wacholder	( <i>Juniperus communis</i> , Cupressaceae)
Weide	( <i>Salix alba</i> u. a. Arten, Salicaceae)
Pappel	( <i>Populus alba</i> u. a. Arten, Salicaceae)
Erle	( <i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i> , Betulaceae)
Birke	( <i>Betula pendula</i> , <i>Betula pubescens</i> , Betulaceae)
Hainbuche	( <i>Carpinus betulus</i> , Corylaceae)
Gemeine Haselnuß	( <i>Corylus avellana</i> , Corylaceae)
Echte Walnuß	( <i>Juglans regia</i> , Juglandaceae)
Rot-Buche	( <i>Fagus silvatica</i> , Fagaceae)
Eiche	( <i>Quercus robur</i> , <i>Quercus petraea</i> , Fagaceae)
Ulme	( <i>Ulmus laevis</i> u. a. Arten, Ulmaceae)
Linde	( <i>Tilia cordata</i> u. a. Arten, Tiliaceae)
Ahorn	( <i>Acer pseudoplatanus</i> u. a. Arten, Aceraceae)
Gemeine Esche	( <i>Fraxinus excelsior</i> , Oleaceae)
Robinie	( <i>Robinia pseudo-acacia</i> , Fabaceae)
Apfelbaum	( <i>Malus domestica</i> , Rosaceae)
Birnbaum	( <i>Pyrus communis</i> , Rosaceae)
Platane	( <i>Platanus occidentalis</i> , <i>P. orientalis</i> , Platanaceae)
Spindelbaum	( <i>Euonymus europaea</i> , Celastraceae)
Buchsbaum	( <i>Buxus sempervirens</i> , Buxaceae)
Faulbaum	( <i>Frangula alnus</i> , Rhamnaceae)
Kornelkirsche	( <i>Cornus mas</i> , Cornaceae)
Roter Hartriegel	( <i>Cornus sanguinea</i> , Cornaceae)
Elsbeere	( <i>Sorbus torminalis</i> , Rosaceae)
Traubenkirsche	( <i>Padus avium</i> , <i>P. serotina</i> , Rosaceae)

## Obstpflanzen

Apfelsine	( <i>Citrus sinensis</i> , Rutaceae)	Früchte
Pampelmuse	( <i>Citrus maxima</i> , Rutaceae)	Früchte
Mandarine	( <i>Citrus reticulata</i> , Rutaceae)	Früchte
Zitrone	( <i>Citrus limon</i> , Rutaceae)	Früchte
Apfel	( <i>Malus domestica</i> , Rosaceae)	Früchte
Birne	( <i>Pyrus communis</i> , Rosaceae)	Früchte
Pflaume	( <i>Prunus domestica</i> , Rosaceae)	Früchte
Kirsche	( <i>Cerasus avium</i> , <i>C. vulgaris</i> , Rosaceae)	Früchte
Rote Johannisbeere	( <i>Ribes rubrum</i> , Saxifragaceae)	Früchte
Schwarze Johannisbeere	( <i>Ribes nigrum</i> , Saxifragaceae)	Früchte
Stachelbeere	( <i>Ribes uva-crispa</i> , Saxifragaceae)	Früchte
Weinrebe	( <i>Vitis vinifera</i> , Vitaceae)	Früchte
Aprikose	( <i>Armeniaca vulgaris</i> , Rosaceae)	Früchte
Pfirsich	( <i>Persica vulgaris</i> , Rosaceae)	Früchte
Erdbeere	( <i>Fragaria ananassa</i> , Rosaceae)	Früchte
Himbeere	( <i>Rubus idaeus</i> , Rosaceae)	Früchte
Brombeere	( <i>Rubus fruticosus</i> , Rosaceae)	Früchte
Heidelbeere	( <i>Vaccinium myrtillus</i> , Ericaceae)	Früchte
Preiselbeere	( <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , Ericaceae)	Früchte
Ananas	( <i>Ananas comosus</i> , Bromeliaceae)	Fruchtstände
Feige	( <i>Ficus carica</i> , Moraceae)	Fruchtstände
Dattel	( <i>Phoenix dactylifera</i> , Arecaceae)	Früchte
Banane	( <i>Musa paradisiaca</i> , Musaceae)	Früchte
Walnuß	( <i>Juglans regia</i> , Juglandaceae)	Samen
Haselnuß	( <i>Corylus avellana</i> , Corylaceae)	Früchte
Erdnuß	( <i>Arachis hypogaea</i> , Fabaceae)	Früchte
Mango	( <i>Mangifera indica</i> , Anacardiaceae)	Früchte
Guave	( <i>Psidium guajava</i> , Myrtaceae)	Früchte
Kaschunuß	( <i>Anacardium occidentale</i> , Anacardiaceae)	Samen

## Pflanzliche Genußmittel

Tabak	( <i>Nicotiana tabacum</i> , Solanaceae)	Blätter
Tee, schwarzer	( <i>Thea sinensis</i> , Theaceae)	Blätter
Kaffee	( <i>Coffea arabica</i> , Rubiaceae)	Samen
Kolanuß	( <i>Cola acuminata</i> , Sterculiaceae)	Samen
Kakao	( <i>Theobroma cacao</i> , Sterculiaceae)	Samen
Haschisch	( <i>Cannabis sativa</i> var. <i>indica</i> , Cannabaceae)	harzreiche Blütenstände der weiblichen Pflanzen
Opium	( <i>Papaver somniferum</i> , Papaveraceae)	geronnener Milchsaft aus unreifen Früchten
Kokain	( <i>Erythroxylon coca</i> , Erythroxylaceae)	Blätter

## Faserpflanzen

Baumwolle	( <i>Gossypium herbaceum</i> , Malvaceae)	Samenhaare
Flachs	( <i>Linum usitatissimum</i> , Linaceae)	Basalfaserbündel

Hanf (*Cannabis sativa*, *Cannabiaceae*)

Ramie (*Boehmeria nivea*, *Urticaceae*)

Jute (*Corchorus capsularis*, *Tiliaceae*)

Sisalhanf (*Agave sisalana*, *Agavaceae*)

Kokosfaser (*Cocos nucifera*, *Arecaceae*)

### Zierpflanzen

Garten-Petunie (*Petunia × atkinsiana*, *Solanaceae*)

Garten-Löwenmaul (*Antirrhinum majus*, *Scrophulariaceae*)

Gladiole (*Gladiolus*-Arten, *Iridaceae*)

Schwertlilie (*Iris*-Arten, *Iridaceae*)

Krokus (*Crocus*-Arten, *Iridaceae*)

Narzisse (*Narcissus*-Arten, *Amaryllidaceae*)

Frühlings- (*Leucojum vernum*, *Amaryllidaceae*)

Knotenblume

Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis*, *Amaryllidaceae*)

Maiglöckchen (*Convallaria majalis*, *Liliaceae*)

Garten-Hyazinthe (*Hyacinthus orientalis*, *Liliaceae*)

Blaustern (*Scilla*-Arten, *Liliaceae*)

Tulpe (*Tulipa*-Arten, *Liliaceae*)

Flammenblume (*Phlox*-Arten, *Polemoniaceae*)

Weißer Lilie (*Lilium candidum*, *Liliaceae*)

Verschieden- (*Dahlia pinnata*, *Asteraceae*)

farbige Dahlie

Studentenblume (*Tagetes patula*, *Asteraceae*)

Garten-Strohblume (*Helicrysum bracteatum*, *Asteraceae*)

Wucherblume (*Chrysanthemum*-Arten, *Asteraceae*)

Sonnenhut (*Rudbeckia*-Arten, *Asteraceae*)

Große Telekie (*Telekia speciosa*, *Asteraceae*)

Garten-Zinnie (*Zinnia elegans*, *Asteraceae*)

Aster (*Aster*-Arten, *Asteraceae*)

Riesen-Goldrute (*Solidago gigantea*, *Asteraceae*)

Fuchsschwanz (*Amaranthus caudatus*, *Amaranthaceae*)

Nelke (*Dianthus*-Arten, *Caryophyllaceae*)

Lichtnelke (*Lychnis coronaria*, *Caryophyllaceae*)

Rose (*Rosa*-Arten, *Rosaceae*)

Orchideen (zahlreiche Arten der *Orchidaceae*)

### Arznei- und Giftpflanzen

Echte Kamille (*Matricaria chamomilla*, *Asteraceae*)

Berg-Wohlverleih (*Arnica montana*, *Asteraceae*)

Wermut (*Artemisia absinthium*, *Asteraceae*)

Pfeffer-Minze (*Mentha × piperita*, *Lamiaceae*)

Echter Salbei (*Salvia officinalis*, *Lamiaceae*)

Baldrian (*Valeriana officinalis*, *Valerianaceae*)

Schafgarbe (*Achillea millefolium*, *Asteraceae*)

Roter Fingerhut (*Digitalis purpurea*, *Scrophulariaceae*)

Bastfaserbündel  
(besonders von  
♂ Pflanzen)

Bastfaserbündel

Bastfaserbündel

Glattfasern

Gefäßbündel der  
Fruchtwand

Blütenstände

Blütenstände

blühende Sprosse

Blätter

Blätter

Wurzeln

blühende Sprosse

Blätter

Schwarze Tollkirsche	( <i>Atropa bella-donna</i> , <i>Solanaceae</i> )	Blätter
Schwarzes Bilsenkraut	( <i>Hyoscyamus niger</i> , <i>Solanaceae</i> )	Blätter
Weißer Stechapfel	( <i>Datura stramonium</i> , <i>Solanaceae</i> )	Blätter
Tabak	( <i>Nicotiana tabacum</i> , <i>Solanaceae</i> )	Blätter
Kümmel	( <i>Carum carvi</i> , <i>Apiaceae</i> )	Früchte
Anis	( <i>Pimpinella anisum</i> , <i>Apiaceae</i> )	Früchte
Fenchel	( <i>Foeniculum vulgare</i> , <i>Apiaceae</i> )	Früchte
Gefleckter Schierling	( <i>Conium maculatum</i> , <i>Apiaceae</i> )	Sprosse
Liebstockel	( <i>Levisticum officinale</i> , <i>Apiaceae</i> )	Wurzeln
Engelwurz	( <i>Angelica archangelica</i> , <i>Apiaceae</i> )	Wurzeln
Faulbaum	( <i>Frangula alnus</i> , <i>Rhamnaceae</i> )	Rinde
Hundsrose	( <i>Rosa canina</i> , <i>Rosaceae</i> )	Früchte
Lein	( <i>Linum usitatissimum</i> , <i>Linaceae</i> )	Samen
Schwarzer Senf	( <i>Brassica nigra</i> , <i>Brassicaceae</i> )	Samen
Hopfen	( <i>Humulus lupulus</i> , <i>Cannabaceae</i> )	Drüsen
Hänge-Birke	( <i>Betula pendula</i> , <i>Betulaceae</i> )	Blätter
Kalmus	( <i>Acorus calamus</i> , <i>Araceae</i> )	Wurzelstöcke
<b>Gewürzpflanzen</b>		
Weißer Senf	( <i>Sinapis alba</i> , <i>Brassicaceae</i> )	Samen
Schwarzer Senf	( <i>Brassica nigra</i> , <i>Brassicaceae</i> )	Samen
Paprika	( <i>Capiscum annuum</i> , <i>Solanaceae</i> )	Früchte
Schwarzer Pfeffer	( <i>Piper nigrum</i> , <i>Piperaceae</i> )	Früchte
Weißer Pfeffer		
Petersilie	( <i>Petroselinum crispum</i> , <i>Apiaceae</i> )	Blätter
Kümmel	( <i>Carum carvi</i> , <i>Apiaceae</i> )	
Anis	( <i>Pimpinella anisum</i> , <i>Apiaceae</i> )	Früchte
Fenchel	( <i>Foeniculum vulgare</i> , <i>Apiaceae</i> )	Früchte
Dill	( <i>Anethum graveolens</i> , <i>Apiaceae</i> )	Blätter
Liebstockel	( <i>Levisticum officinale</i> , <i>Apiaceae</i> )	Wurzeln
Wermut	( <i>Artemisia absinthium</i> , <i>Asteraceae</i> )	blühende Sprosse
Beifuß	( <i>Artemisia vulgaris</i> , <i>Asteraceae</i> )	blühende Sprosse
Vanille	( <i>Vanilla planifolia</i> , <i>Orchidaceae</i> )	Früchte
Küchenzwiebel	( <i>Allium cepa</i> , <i>Liliaceae</i> )	Zwiebel
Porree	( <i>Allium porrum</i> , <i>Liliaceae</i> )	ganze Pflanze
Schnitt-Lauch	( <i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Liliaceae</i> )	Blätter
Knob-Lauch	( <i>Allium sativum</i> , <i>Liliaceae</i> )	Zwiebel
Zitronat-Zitrone	( <i>Citrus medica</i> , <i>Rutaceae</i> )	kandierte unreife Fruchtschalen
Zimt	( <i>Cinnamomum ceylanicum</i> , <i>Lauraceae</i> )	Rinde
Muskatnuß	( <i>Myristica fragrans</i> , <i>Myristicaceae</i> )	Samen
Ingwer	( <i>Zingiber officinale</i> , <i>Zingiberaceae</i> )	Wurzelstock
Gewürznelken	( <i>Syzygium aromaticum</i> , <i>Myrtaceae</i> )	Blütenknospen
Lorbeerblätter	( <i>Laurus nobilis</i> , <i>Lauraceae</i> )	Blätter
Thymian	( <i>Thymus vulgaris</i> , <i>Lamiaceae</i> )	Blätter
Majoran	( <i>Majorana hortensis</i> , <i>Lamiaceae</i> )	Blätter
Bohnenkraut	( <i>Satureja hortensis</i> , <i>Lamiaceae</i> )	Sprosse
Kapern	( <i>Capparis spinosa</i> , <i>Capparidaceae</i> )	Blütenknospen



Deutsche Bezeichnung	Wissenschaftliche Bezeichnung	Familie	Herkunft	Seit wann kultiviert ?	Anbaubereiche
Kartoffel	<i>Solanum tuberosum</i>	<i>Solanaceae</i>	Andenhochflächen S-Amerikas	mehr als 2 000 Jahre, in Europa bes. seit 18. Jh.	in allen Ländern der gemäßigten und subtrop. Breiten
Ölpalme	<i>Elaeis guineensis</i>	<i>Arecaceae</i>	trop. W-Afrika	mehr als 2 000 Jahre	trop. W-Afrika, Kongo-gebiet
Kakao	<i>Theobroma cacao</i>	<i>Sterculiaceae</i>	Mittelamerika	vor dem 15. Jh.	trop. W-Afrika, Brasilien
Kaffee	<i>Coffea arabica</i>	<i>Rubiaceae</i>	Afrika (Äthiopien)	15. Jh.	Brasilien, NO-Südamerika, Mittelamerika, Afrika, Indien, Indonesien
Baumwolle	<i>Gossypium herbaceum</i>	<i>Malvaceae</i>	S- und O-Asien, Mittelamerika	mehr als 3 000 Jahre	USA, UdSSR, China, Indien, Brasilien, Mexiko, VAR
Pfeffer	<i>Piper nigrum</i>	<i>Piperaceae</i>	S-Indien, Malaisische Inselwelt	vor Beginn u. Z. (trop. Asien)	SW-Indien, Malaysia, Indonesien
Reis	<i>Oryza sativa</i>	<i>Poaceae</i>	China	etwa 3 000 Jahre v. u. Z.	China, Indien, Staaten Hinterindiens, Japan, Pakistan, N- und S-Amerika, Afrika, S-Europa
Weizen	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Poaceae</i>	Vorderasien	Weizenarten mehr als 10 000 Jahre	fast in allen Gebieten der Erde; Haupterzeugerländer: UdSSR, USA, China, Kanada, Australien
Mais	<i>Zea mays</i>	<i>Poaceae</i>	Mittel- und S-Amerika	etwa 4 000 Jahre v. u. Z.	Körnermais in fast allen subtropischen und warmgemäßigten Gebieten, in den Tropen vor allem auf Hochflächen, Haupterzeugerländer: USA, Brasilien, Mexiko, UdSSR
Kohl	<i>Brassica oleracea</i>	<i>Brassicaceae</i>	Iran	etwa 400 Jahre v. u. Z.	Europa, N-Amerika

Tiere und Pflanzen unterscheiden sich meist durch zahlreiche charakteristische Merkmale voneinander. Die Verschiedenheiten zwischen Tier und Pflanze sind um so deutlicher, je höher organisiert die Lebewesen sind. Deshalb ist es beispielsweise einfach, ein Säugetier von einer Kulturpflanze zu unterscheiden. Größere Schwierigkeiten bereitet es jedoch, die niederen Lebewesen, insbesondere die Einzeller, einem der beiden Reiche zuzuordnen.

Als wesentlichstes Einteilungsprinzip im Bereich der Lebewesen gilt die Form des Stoffwechsels. Pflanzliche Organismen sind autotroph, tierische Organismen dagegen sind heterotroph. Die Pflanzen sind demnach Produzenten organischer Substanzen, die Tiere dagegen Konsumenten (Verbraucher) dieser Stoffe. Die hohe Reizbarkeit, die Eigenbewegung mit Ortswechsel, die innere Organgliederung und das Fehlen der für die Pflanzen typischen Zellulose in der Wand der einzelnen Zellen sind weitere charakteristische Merkmale der Tiere.

Unter den einzelligen Organismen gibt es einige Gruppen, die sowohl zu den „Urtierchen“ als auch zu den „Algen“ gerechnet werden können. Eine dieser Zwischenformen ist das zu den Geißelträgern (*Flagellata*) gehörende Augentierchen (*Euglena* sp., Abb. 21/1), welches mit Hilfe von Chlorophyll assimiliert (s. S. 25). Werden diese Flagellaten allerdings in völliger Dunkelheit gehalten, verlieren sie ihre Farbstoffe und ernähren sich von gelösten organischen Substanzen. Dieses Verhalten stellt einen Modellfall für die Umwandlung autotropher Lebewesen in Organismen mit heterotropher Ernährungsweise dar.

### Stammurtierchen (*Protozoa*)

Jedes Urtierchen besteht aus einer einzigen Zelle und ist demzufolge von winziger Körpergröße. Ausnahmen bilden lediglich die ausgestorbenen, bis zu 19 Zentimeter Durchmesser erreichenden Nummuliten. Im Normalfall ist es nur mit Hilfe eines Mikroskops möglich, Einzelheiten des Zellkörpers der Protozoen zu erkennen. Trotz ihrer mikroskopischen Kleinheit sind die Protozoen von größter volkswirtschaftlicher Bedeutung, beispielsweise bei der biologischen Reinigung der Gewässer (s. S. 160), als Futterorganismen oder Krankheitserreger. Der Körper der Urtierchen setzt sich aus

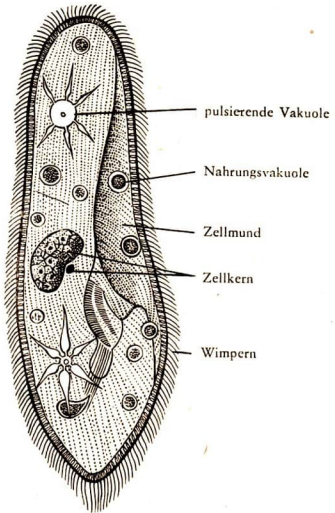


Abb. 49/1 Pantoffeltierchen (*Paramecium*)

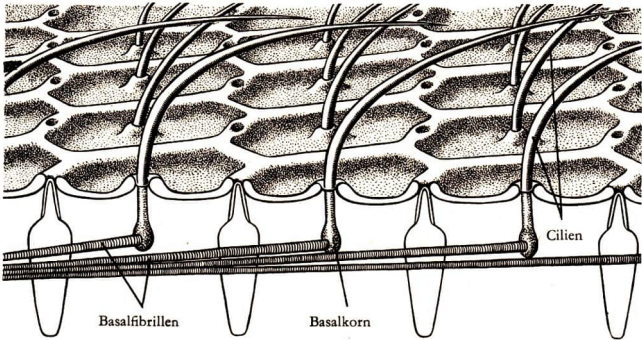


Abb. 50/1 Ziliarapparat eines Pantoffeltierchens (stark vergr.)

dem Plasmaleib und einem oder mehreren Zellkernen zusammen (Abb. 49/1). Dennoch verfügt ein solches einzelliges Individuum über viele der Eigenschaften, die ein mehrzelliger Organismus aufweist. Differenzierungen des Protoplasmas, die den Organen höherer Tiere funktionell entsprechen und die allgemein als Organellen bezeichnet werden, befähigen die Protozoen, eine Vielzahl von Tätigkeiten auszuführen. Diese mannigfachen Bildungen können nach ihren Funktionen unterteilt werden:

### Zellorganellen

Funktion	Ausbildungsform	Kennzeichnung
Bewegungsorganellen	Scheinfüßchen (Pseudopodien)	Durch Quellung und Entquellung des Zellplasmas vorübergehend gebildete Körperfortsätze. Zungenförmig = Lobopodien; fadenförmig = Filopodien; netzartig = Rhizopodien; mit Achsenstab = Axopodien.
	Geißeln (Flagellen)	Mindestens körperlange Plasmafäden, die in 1-, 2- oder 4-Zahl vorkommen. Nach vorn gerichtet = Zuggeißeln; nach hinten gerichtet = Schleppgeißeln.
	Wimpern (Zilien)	Kurze fadenartige Plasmafortsätze, meist in Reihen angeordnet.
	Kontraktile Fasern (Myoneme)	Innerhalb des Zellkörpers befindliche kontraktile Plasmastränge.

Funktion	Ausbildungsform	Kennzeichnung
Ernährungsorganellen	Zellmund (Zytostom)	Einsenkung der Zelloberfläche, an welcher Nahrung aufgenommen wird.
	Zellschlund (Zytopharynx)	Röhrenförmige Einstülpung.
	Zellafter (Zytophyge)	Öffnung in der Pellikula (Zellhaut) zur Abgabe der Nahrungsreste.
	Nahrungsvakuolen	Hohlräume innerhalb der Zelle, in denen Nahrung aufbereitet und verdaut wird.
	Pseudopodien	Plasmafortsätze, die Nahrungsteile umschließen und in die Zelle befördern.
Osmoregulations- bzw. Exkretionsorganellen	Pulsierende (kontraktile) Vakuole	Flüssigkeitsbläschen, welches der Entfernung von überflüssigem Wasser und Exkretstoffen dient.
Organellen der Reizaufnahme und Erregungsleitung	Augenflecke (Stigmen)	Pigmente besitzende, lichtempfindliche Organellen.
	Tastzilien	Plasmafortsätze, die der mechanischen Reizaufnahme dienen.
Kernteilungsorganellen	Zentralkörperchen (Zentrosoma)	In Kernnähe befindliches, kugeliges Organell, welches die Teilungsspindel für die nachfolgende Zellteilung bildet.
Schutzorganellen	Pellikula	Verfestigte, den Zellkörper umschließende Ektoplasmaschicht.
	Zystenhüllen	Aus verschiedenen Substanzen (Plasma, Gallerte, Chitin, Zellulose) bestehende Schutzhülle.
Stützorganellen	Gehäuse, Schalen	Abgeschiedene Zellprodukte (Chitin, Kieselsäure, Kalziumkarbonat), die den Plasmakörper umschließen; z. T. mit aufgelagerten Fremdkörpern.
	Skelette	Anorganische Stützelemente (z. B. Kieselsäure) innerhalb des Plasmaleibes.

Die Formenmannigfaltigkeit der Protozoen läßt sich nur andeuten. Ausgehend von den gestaltlosen Plasmaklumpchen der Wurzelfüßer bis zu den Strahlentierchen, die von Ernst HAECKEL als Kunstformen der Natur bezeichnet wurden, von den ovalen Sporentierchen bis zu den Glockentierchen oder baumförmig verzweigten Wimper-





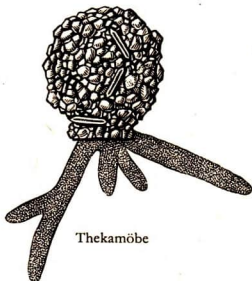
Foraminifere



Trompetentierchen



Flagellat



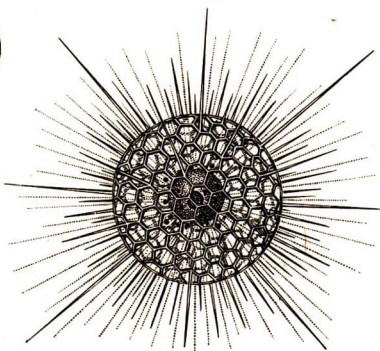
Thekamöbe



Wimpertierchenkolonie



Gregarine



Radiolarie



Pansenciliat

tierchenkolonien gibt es die verschiedenartigsten Bildungen. Einen kleinen Überblick vermitteln die auf der Abbildung 52/1 abgebildeten Formen.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Protozoen sind noch nicht restlos geklärt, da über viele Gruppen recht wenig bekannt ist. Sie werden systematisch in 4 Klassen unterteilt.

**Geißeltierchen (*Flagellata*).** Die Geißeltierchen bilden die ursprünglichste Gruppe der Protozoen und scheinen die Ausgangsgruppe für die vielzelligen Pflanzen und Tiere zu sein. Ihr auffälligstes Merkmal ist das Vorhandensein einer oder mehrerer Geißeln. Die Fortpflanzung erfolgt durch einfache Längsteilung. Viele Geißeltierchen leben als Parasiten in anderen Tieren und im Menschen. Besonders gefährlich sind die im tropischen Afrika vorkommenden Trypanosomenarten, die beim Menschen die Schlafkrankheit und bei Tieren die Naganaseuche hervorrufen.

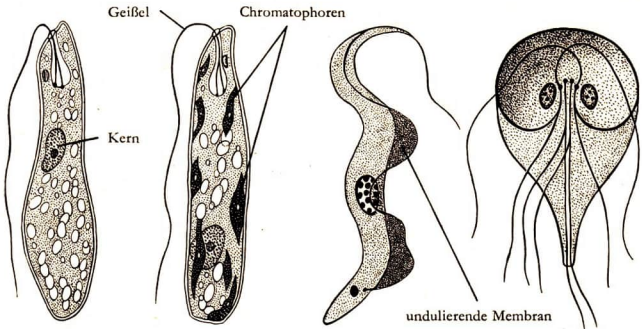


Abb. 53/1 Verschiedene geißeltragende Einzeller

**Wurzelfüßer (*Rhizopoda*).** Einige Gruppen der Wurzelfüßer sind ebenfalls sehr einfach gebaut. Mit Hilfe von Pseudopodien, die gleichzeitig der Nahrungsaufnahme dienen, bewegen sie sich langsam vorwärts. Wegen ihrer veränderlichen Körpergestalt werden diese Organismen als Wechseltierchen bezeichnet. Von ihnen leiten sich Formen mit



Abb. 53/2 Nahrungsaufnahme bei Amöben

Abb. 52/1 (gegenüberliegende Seite) Verschiedene Arten von Urtierchen.

einer einfachen Schale (Thekamöben) ab. Gehäusebildungen finden sich in verschiedenster Form bei den Foraminiferen, plasmatische Stützorganellen bei den Sonnentierchen und anorganische Skelettbildungen bei den Strahlentierchen (Abb. 52/1).

**Sporentierchen (*Sporozoa*).** Wegen ihrer ausschließlich parasitischen Lebensweise gehören die Sporentierchen zu den wichtigsten Protozoen. Sie sind verhältnismäßig klein, fast unbeweglich und nehmen ihre Nahrung durch Osmose auf. Im Verlauf ihrer komplizierten Vermehrungszyklen, die in vielen Fällen sowohl Generationswechsel als auch Wirtswechsel beinhalten, entstehen Formen, die in feste Hüllen eingeschlossen sind und der Verbreitung dienen. Diese Gebilde werden als Sporen bezeichnet. Die medizinisch wichtigsten Sporentierchen sind die Plasmodien (Erreger der Malaria), die durch Fiebertücken (*Anopheles*) übertragen werden.

**Wimpertierchen (*Ciliata*).** Wimperkleid, kräftige Zellmembran (Pellicula) und geschlechtliche Fortpflanzung (Konjugation) zeichnen die Wimpertierchen aus. Nach Art der Bewimperung lassen sie sich in verschiedene Gruppen unterteilen. Bekannteste Form unter den Ziliaten ist das in jedem Heuauflauf zu findende Pantoffeltierchen (*Paramecium* sp.). An diesem Einzeller lassen sich die typischen Merkmale (Groß- und Kleinkern, Zilien, Nahrungs- und Exkretionsorganellen, s. Abb. 49/1) sehr leicht erkennen.

## Vielzeller (*Metazoa*)

Die Frage nach dem Entwicklungsgang vom einzelligen zum mehrzelligen Organismus kann auch heute noch nicht eindeutig beantwortet werden. Im wesentlichen versuchen zwei Theorien diesen bedeutungsvollen Schritt zu erklären. Die eine besagt, daß vielkernige Wimpertierchen die Ausgangsformen dieser Entwicklung darstellen. Nach dieser Theorie haben sich um jeden einzelnen Kern des Zellkörpers Zellwände gebildet, bis schließlich ein mehrzelliger Organismus entstand, der eine gewisse Ähnlichkeit mit darmlosen, primitiven Strudelwürmern hatte. Die andere, weitaus begründetere Theorie geht davon aus, daß sich die Metazoen aus Flagellatenkolonien mit hochgradiger Arbeitsteilung, wie sie beispielsweise bei Kugelalgen (s. S. 22) vorkommen, entwickelt haben. Eine solche Kolonie entspricht in ihrem Bauplan weitgehend dem Blasenkeim (Blastula), einem Stadium in der Keimesentwicklung der Metazoen. Im weiteren Verlauf der ontogenetischen Entwicklung der Vielzeller folgt der Becherkeim (Gastrula), dessen Körper aus zwei aneinanderliegenden Zellschichten besteht. Die innere Zellschicht (Entoderm) bildet einen zentralen Hohlraum, den Urdarm, der durch eine einzige Öffnung (Urmund) mit der Außenwelt in Verbindung steht. Innerhalb der Metazoen finden sich auch heute noch solche ursprünglichen Formen, deren Körperbau sich nicht wesentlich vom Bauplan einer Gastrula unterscheidet. In der überwältigenden Mehrzahl haben sich die Vielzeller jedoch zu Formen entwickelt, die über kompliziert gebaute Gewebe und Organe verfügen.

## Stamm: Hohltiere (*Coelenterata*)

Die *Coelenterata* sind radiär-symmetrische Tiere, die bis auf einige abgeleitete Gruppen dem Bauplan einer Gastrula entsprechen (Abb. 55/1). Ihr Körper besteht aus zwei Epithelschichten, die durch eine meist zellenlose Stützlamelle voneinander getrennt sind. Das innere Epithel (Entoderm) umgibt einen Hohlraum, welcher entsprechend seiner Funktion als Magen bezeichnet wird. Die Zugangsöffnung dient gleichermaßen als Mund und After. Um diese Öffnung sind bei fast allen Hohltieren Fangarme oder

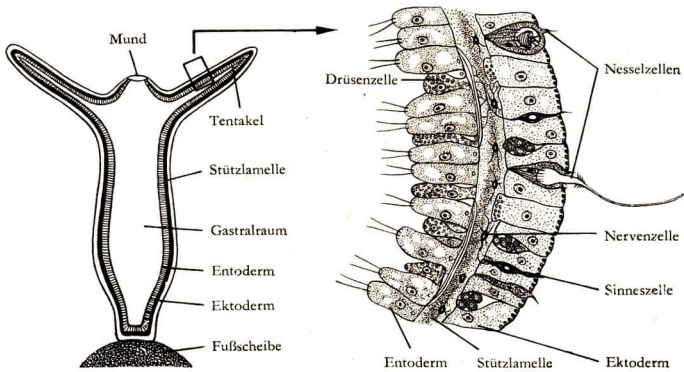


Abb. 55/1 Süßwasserpollyp  
links Schemadarstellung, rechts Ausschnitt aus der Körperwand (stark vergr.)

Tentakel angeordnet. Die Coelenteraten besitzen bereits einfache Gewebe (Epithelien, Muskel- und Nervengewebe).

Muskel- und Nervensystem sind noch sehr primitiv und werden von Zellen der Epithelien gebildet. Beispielsweise verbreitern sich die Ektodermzellen an der Basis und entwickeln kontraktile Fasern, die in der Längsrichtung des Tieres verlaufen. Die Zellen haben also eine Doppelfunktion (Epithel- und Muskelzelle) und werden Epithelmuskelzellen genannt (Abb. 55/1). Das Ektoderm bildet dabei die Längsmuskeln, das Entoderm die Ringmuskeln. Die Leistung dieser primitiv gebauten Epithelmuskelzellen ist beträchtlich, vermögen sie doch Tentakel um  $\frac{1}{8}$ , in anderen Fällen sogar den ganzen Körper um  $\frac{1}{10}$  seiner Länge zu verkürzen.

Neben den Epithelmuskelzellen finden sich in den Epithelien Sinneszellen, die mit einem nach außen ragenden Fortsatz Reize aufnehmen und Impulse über eine spezifische Faser zu einem weitmaschigen und diffusen Nervennetz leiten. Dieses Nervensystem wird von beiden Epithelien gebildet und besteht aus Nervenzellen, die durch Ausläufer miteinander in Verbindung stehen.

Charakteristisch für den Unterstamm Nesseltiere, der 99 % der Coelenteratenarten umfaßt, sind die Nesselkapseln (Abb. 56/1), die als komplizierteste Zellbildungen des gesamten Tierreiches angesehen werden können. Sie enthalten einen inneren Hohlraum, in welchem sich ein aufgerollter Nesselfaden befindet. Mit Hilfe der ausgeschleuderten Kapseln, die als ganze Nesselbatterien in den Tentakeln angehäuft sind, vermögen die Nesseltiere ihre Beute zu überwältigen; zugleich dienen sie dem Schutz der Tiere. Gebildet werden die Nesselkapseln von undifferenzierten Ersatzzellen, die sich auch zu verschiedenen anderen Zellarten entwickeln können. Im Zusammenwirken mit Epithelzellen vermögen diese Bildungszellen aus kleinsten Körperfragmenten ein neues Tier aufzubauen. Das Regenerationsvermögen steht weitgehend mit der Differenzierungshöhe der einzelnen Tiergruppen in Zusammenhang und ist bei den Hydrozoen besonders stark ausgeprägt.



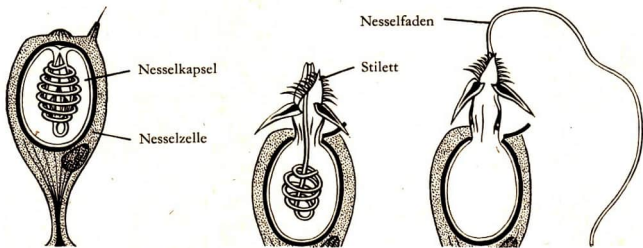


Abb. 56/1 Funktionsweise einer Nesselkapsel

Die Nesseltiere kommen in zwei morphologischen Typen vor: als festsitzender **Polyp** und als freischwimmende **Meduse**. Trotz ihres unterschiedlichen Aussehens lassen sich Polypen und Medusen auf die gleiche Grundgestalt zurückführen (Abb. 56/1). Während die Polypen eine mehr zylindrische Gestalt haben, ist die Körperlängsachse der Medusen gestaucht und ihr Körperdurchmesser vergrößert. Außerdem verdickt sich die Stützlamelle zu einer mächtigen Gallertschicht.

Meist wechseln Polypen- und Medusengenerationen in der Weise ab, daß aus Polypen durch Knospung Medusen entstehen, die ihrerseits wiederum aus befruchteten Eiern Polypen hervorbringen. Bei einigen Gruppen der Hohltiere ist allerdings die Medusengeneration rückgebildet, bei anderen fehlt die Polypengeneration. Lösen sich die durch Knospen erzeugten Tochterpolypen nicht vom Muttertier, entstehen Kolonien, die sich aus einer großen Anzahl von Einzelpolypen zusammensetzen. Vielfach kommt es in derartigen Tierstöcken (z. B. Staatsquallen) zu Arbeitsteilungen, indem beispielsweise manche Individuen als Freßpolypen fungieren, andere wiederum der Fortpflanzung oder dem Schutz der Kolonie dienen.

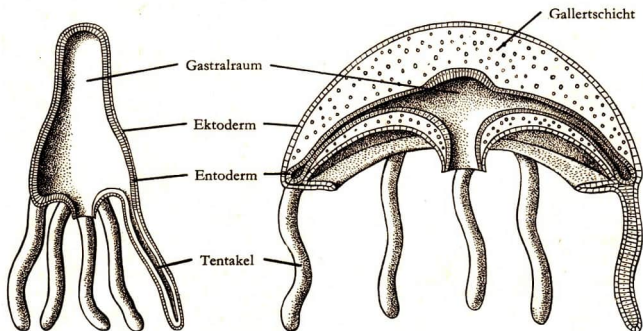


Abb. 56/2 Hohltiere, links Polyp, rechts Meduse

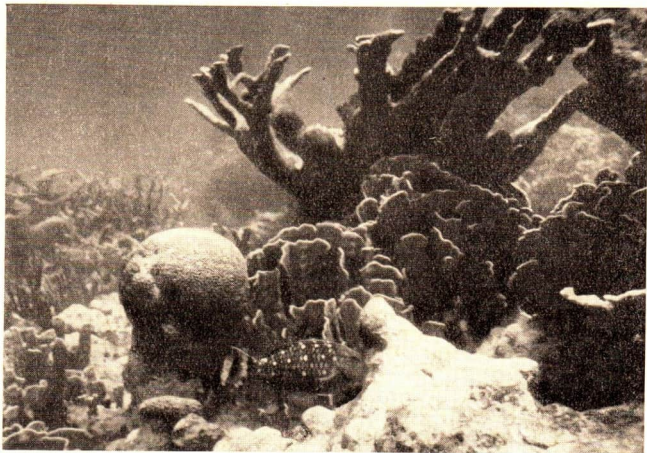


Abb. 57/1 Korallenriffe in tropischen Meeren

Die koloniebildenden Formen scheiden vielfach Chitin-, Horn- oder Kalkskelette ab. Bei den Korallentieren können diese abgeschiedenen Stützsubstanzen gewaltige Ausmaße annehmen. Riesige Barriere- riffen und unzählige Atole in den tropischen Meeren künden von der massenhaften Entwicklung der Anthozoen (Abb. 57/1).

Die Coelenteraten untergliedern sich in die Nesseltiere (*Cnidaria*) und die nesselkapselfreien Rippenquallen (*Ctenophora*). Zu den Nesseltieren gehören 3 Klassen: Polypentiere (*Hydrozoa*), Schirmquallen (*Scyphozoa*) und Korallen- oder Blumentiere (*Anthozoa*).

**Hydrozoen:** Einige Vertreter der Hydrozoen kommen auch im Süßwasser vor. Bekannteste Vertreter sind die Süßwasserpolyphen.

**Scyphozoen:** Bei den Schirmquallen sind die Medusen größer und auffälliger als die Polypen. Hierhin gehören beispielsweise die in der Ostsee sehr häufig vorkommenden, bis zu 40 cm Schirmdurchmesser erreichenden Ohrenquallen (*Aurelia aurita*). Andere Quallen dieser Klasse sind stark nesselnd (Feuerquallen) und können beim Menschen heftige Hautreaktionen hervorrufen.

**Anthozoen:** Die Korallentiere sind nur als festsitzende Polypen bekannt. Es sind einzeln lebende oder koloniebildende Tiere, die oft prächtig gefärbt sind und früher vielfach für Pflanzen gehalten wurden (Seerose, Seenelke, See- und Krustenanemonen). Als Riffbildner spielen insbesondere die Steinkorallen (*Madreporaria*) eine große Rolle. Bekannte Formen sind auch die Edelkorallen, die weitgehend als Schmuck Verwendung finden.

## Stamm: Ringelwürmer (*Annelida*)

Einen ganz anderen Bauplan als die Hohltiere besitzen die Ringelwürmer. Sie gehören wie alle höher entwickelten Metazoen den Bilateria an. Sie sind zweiseitig symmetrisch, das heißt, man kann an ihnen eine Bauch- und eine Rückenseite, ein Vorder- und ein Hinterende sowie eine rechte und eine linke Körperhälfte unterscheiden. Ein durch den Körper geführter Längsschnitt würde ihn im Idealfall in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegen.

Weitere charakteristische Merkmale der Bilateria sind das Vorhandensein eines Nervenzentrums in der vorderen Körperhälfte und das Auftreten eines dritten Keimblattes, des Mesoderms. Dieses entsteht zwischen Ekto- und Entoderm und wird deshalb auch als mittleres Keimblatt bezeichnet. Aus dem Mesoderm entstehen Muskulatur, Bindegewebe sowie Geschlechts- und Exkretionsorgane. Nach der Bildung der Mundöffnung lassen sich bei den Bilateria Urmundtiere (*Protostomia*) und Neumundtiere (*Deuterostomia*) unterscheiden.

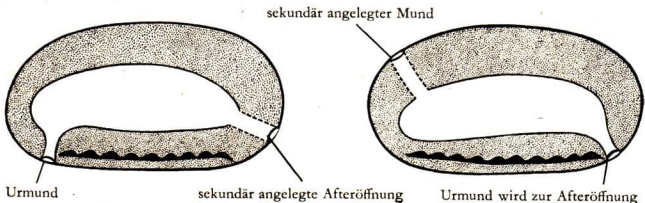


Abb. 58/1 Unterschiedliche Entwicklung der Mund- und Afteröffnung bei Protostomia (links) und Deuterostomia (rechts)

Bei den Urmundtieren, zu denen beispielsweise die Anneliden gehören, wird der Urmund des Gastrulastadiums zur bleibenden Mundöffnung, während der After neu gebildet ist. Das Nervensystem liegt auf der Bauchseite des Körpers (Bauchmarktiere). Ferner besitzen die Urmundtiere in der Regel ein Außenskelett (Abb. 58/1).

Der Urmund der Neumundtiere wird dagegen zur Afteröffnung; die eigentliche Mundöffnung bildet sich am entgegengesetzten Ende aus. Das Nervensystem liegt auf der Rückenseite des Körpers (Rückenmarktiere). Das Skelett ist ein Innenskelett.

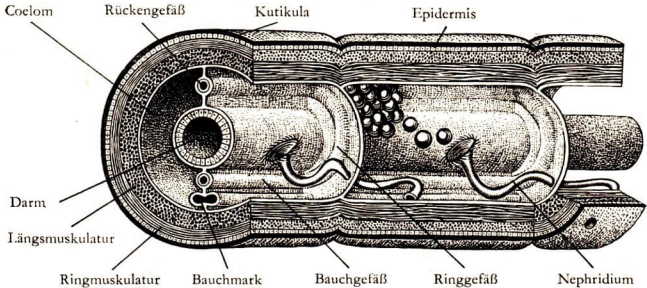


Abb. 59/1 Körperbau eines Anneliden (schematisch)

Die Anneliden (Abb. 59/1) sind durch eine auch äußerlich deutlich sichtbare Körpergliederung gekennzeichnet. Da sich die wichtigsten Organe in jedem Segment wiederholen, sind die einzelnen Rumpfsegmente in ihrem Aufbau einander gleichwertig (homonome Gliederung). Die Körperwand besteht aus einer drüsenreichen Epithelschicht und einer von ihr abgeschiedenen eiweißhaltigen Kutikula sowie einer äußeren Ring- und einer inneren Längsmuskelschicht. Zwischen diesem Hautmuskelschlauch und dem das ganze Tier durchziehenden Darm befindet sich die Leibeshöhle. Sie besteht aus einzelnen segmentalen Kammern und ist mit einer eiweißfreien Flüssigkeit angefüllt. Die Begrenzung der in jedem Segment paarig angeordneten Zölmsäckchen bildet ein einschichtiges Epithel, welches sowohl dem Hautmuskelschlauch als auch dem Darm eng anliegt. Über und unter dem Darm verschmelzen die beiden Zölomblätter miteinander und bilden ein Aufhängeband (Mesenterium). Innerhalb dieser Mesenterien verlaufen Darm, Rücken- und Bauchgefäß sowie Bauchmark. Die segmentalen Querschnitte des Zöloms (Dissepimente) werden lediglich von den Ausscheidungsorganen durchbrochen. Die Lage der Scheidewände entspricht den äußerlich sichtbaren Ringfurchen (Abb. 59/1 u. 60/1).

Das Zölom ist eine sekundäre Leibeshöhle, deren Ausbildung immer vom Vorhandensein des mittleren Keimblattes abhängig ist.

Die Anneliden haben wie alle anderen Tiere mit sekundärer Leibeshöhle ein geschlossenes Blutgefäßsystem. Es besteht aus einem Rückengefäß, welches die rot, gelb oder grün gefärbte Blutflüssigkeit von hinten nach vorn führt, und aus einem Bauchgefäß, in welchem das Blut von vorn nach hinten fließt. Beide Längsgefäße sind durch Ringgefäße miteinander verbunden. An verschiedenen Stellen des Blutgefäßsystems sind kontraktile Abschnitte ausgebildet, die das Blut durch das Gefäßsystem pumpen. Als



Ausscheidungsorgane dienen Nierenkörperchen (Nephridien). Diese paarig angelegten Organe beginnen in jedem Segment als offener Wimpertrichter im Zölom, durchbrechen mit einem geschlängelten Kanal die Hinterwand des Zölomsäckchens und münden schließlich im nachfolgenden Segment durch den Hautmuskelschlauch nach außen. Die Nierenkanälchen sind mit einem feinen Flimmerepithel ausgekleidet. Neben den Exkreten werden durch sie auch die Geschlechtszellen nach außen befördert. Die Geschlechtsorgane sind ursprünglich segmental angeordnet, bei höher differenzierten Formen kommen sie nur noch in bestimmten Körperpartien vor. Das Nervensystem besteht aus einem über dem Vorderdarm liegenden Oberschlundganglion (Gehirn) und dem Bauchmark, welches sich aus zwei Längsreihen paarig angeordneter und miteinander verbundener Ganglienknotten zusammensetzt (Abb. 60/1). Zu den am Vorderende des

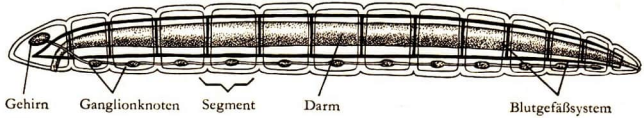


Abb. 60/1 Bauplan eines Ringelwurms

Körpers besonders zahlreichen Sinnesorganen führen Nervenstränge vom Gehirn. Außerdem gehen von ihm zwei den Schlund umgreifende Nervenlängsstämme (Schlundringe) ab, die sich mit dem Bauchmark verbinden. Die segmental angeordneten Ganglienknotten stehen miteinander durch Längsstämme (Konnektive) und Querstränge in Verbindung (Strickleiternnervensystem). Der Grundbauplan der Anneliden gilt mehr oder weniger für alle Klassen dieses Stammes.

**Polychaeta:** Die fast ausschließlich im Meer lebenden Borstenwürmer (Polychaeta) sind durch segmental ausgebildete Stummelfüßchen (Parapodien) charakterisiert (Abb. 60/2). Andere Borstenwürmer leben in Röhren und Gängen des Meeresbodens, wie beispielsweise der Sandpier oder Köderwurm unserer Ostseeküste.

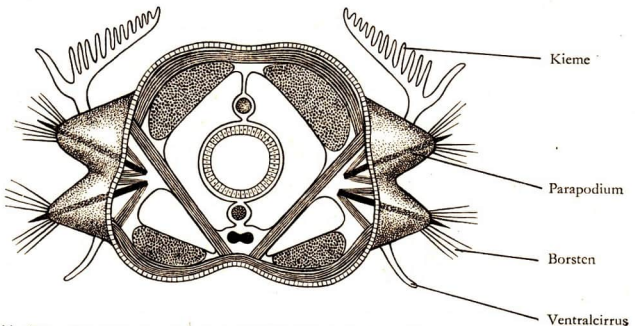


Abb. 60/2 Körperbau eines Polychaeten (schematischer Querschnitt)



**Clitellata:** Die Gürtelwürmer (Clitellata), die zur Fortpflanzungszeit eine ringförmige, aus Drüsengewebe bestehende Anschwellung am Körper zeigen, sind vorwiegend Süßwasser- und Bodenbewohner. Bekannteste Vertreter dieser Klasse sind Regenwürmer und Blutegel.

### Stamm: Gliederfüßer (*Arthropoda*)

Mit etwa 900 000 Arten bilden die Arthropoden nicht nur den artenreichsten Tierstamm, sondern sie stellen auch die höchstentwickelten Protostomier dar, deren Leistungen sich in vielen Fällen nur mit denen der Wirbeltiere vergleichen lassen. In ihrem Grundbauplan zeigen die Arthropoden große Ähnlichkeit mit den Ringelwürmern. Dennoch unterscheiden sie sich in mehreren Merkmalen voneinander. Beispielsweise ist die Segmentierung des Arthropodenkörpers ungleichmäßig (heteronom, Abb. 61/1).

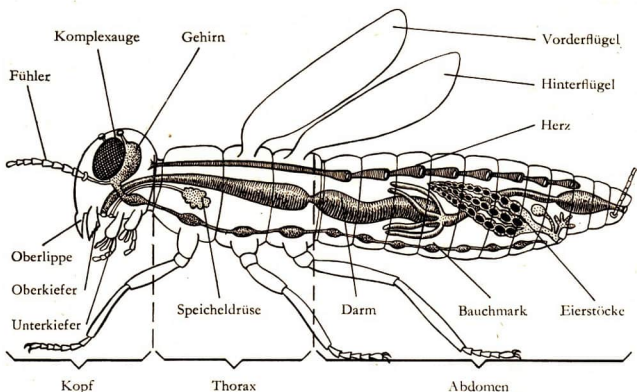
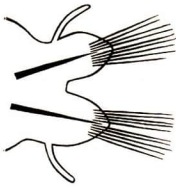


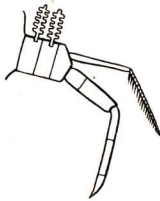
Abb. 61/1 Körpergliederung bei Insekten

Die Bezeichnung der Arthropoden ist von den gegliederten Extremitäten hergeleitet, die nicht nur als Bewegungsorgane, sondern auch als Greif- und Mundwerkzeuge dienen. Sie lassen sich von den ungegliederten segmentalen Körperanhängen (Parapodien) der Anneliden ableiten, die in ihrer ursprünglichen Form zweiästig sind und eine Vielzahl von Borsten tragen (Abb. 60/2). Wie der gesamte Arthropodenkörper sind auch die Gliedmaßen von einem festen Außenskelett umgeben.

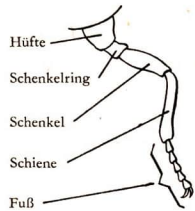
Ein anderes wichtiges Merkmal der Arthropoden ist das den ganzen Körper bedeckende Außenskelett (Abb. 62/2). Es wird von der Epidermis abgeschieden und besteht im wesentlichen aus Chitin. Das Chitin, ein stickstoffhaltiges Polysaccharid, ist eine sehr leichte Substanz, die an Härte, Zähigkeit, Flexibilität und Widerstandsfähigkeit gegenüber Chemikalien bisher noch von keinem synthetischen Stoff erreicht wird. Erst das Vorhandensein dieses Chitinpanzers ermöglichte es den Arthropoden, vom



Parapodium eines Anneliden



Bein eines Krebses



Bein eines Insekts

Abb. 62/1 Entwicklung der Extremitäten bei Gliedertieren

Wasser- zum Landleben überzugehen, den Luftraum zu erobern und dabei eine sehr große Formenmannigfaltigkeit und Entwicklungshöhe zu erlangen.

Die Körperdecke der Arthropoden ist im Interesse der Beweglichkeit von unterschiedlicher Stärke. Sie besteht aus plattenförmig verstärkten Abschnitten, die durch dünne Membranen miteinander verbunden sind und die Gliedertiere vor äußeren Einwirkungen und gegen Austrocknung schützen. Gleichzeitig dient sie aber auch als

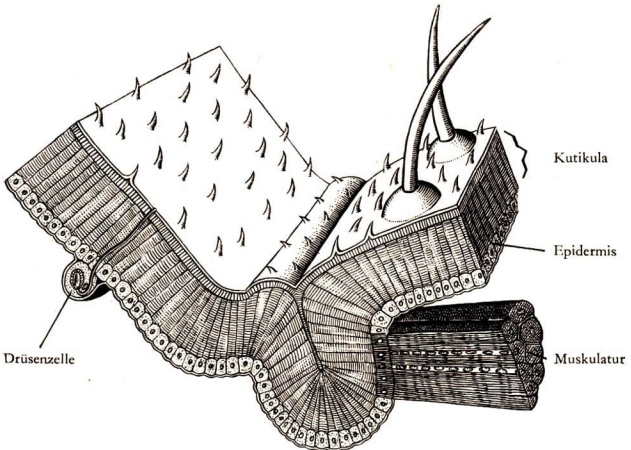


Abb. 62/2 Körperbedeckung der Arthropoden (Querschnitt, stark vergr.)

Skelett, sie dient der Muskulatur als Ansatzpunkt und gibt dem Körper Halt. Einlagerung von Kalk und anderen Fremdstoffen kann die Chitinkutikula zu einem panzerähnlichen Gebilde verfestigen. Die Starrheit des Außenskeletts begrenzt allerdings auch die Größenzunahme des Arthropodenkörpers. Diese Tiere müssen sich von Zeit zu Zeit häuten, also die alte, zu klein gewordene Chitinhülle abwerfen und sie durch ein neues und größeres Außenskelett ersetzen. Zahlreiche Arthropoden beenden das Wachstum mit dem Erreichen des fortpflanzungsfähigen Stadiums (z. B. Insekten).

Das Blutgefäßsystem weicht im Bau wesentlich von dem der Anneliden ab. Durch seitliche Öffnungen gelangt die Körperflüssigkeit aus der Leibeshöhle in ein auf der Rückenseite liegendes, langgestrecktes Gefäß („Herz“). Von dort wird das aus Blutzellen und Gewebeflüssigkeit bestehende Blut durch eine Aorta in die Leibeshöhle zurückgepumpt. Durch Spalten, Lücken und Kanäle des Körperinnern gelangt das Blut schließlich zu den Eingeweiden und allen anderen Organen. Da der Blutstrom aber nicht in miteinander verbundenen Gefäßen verläuft, bezeichnet man das Kreislaufsystem als offen.

Die eigentliche Ursache für die Entstehung des offenen Blutgefäßsystems ist das Fehlen des Zöloms. Die Wände der Zölomsäckchen werden bei Gewebs- und Organbildung aufgebraucht und finden sich höchstens noch als Reste in den Geschlechts- und Exkretionsorganen. Infolgedessen verschmelzen die Reste der primären mit der sekundären Leibeshöhle und bilden eine tertiäre Leibeshöhle (Mixozöl).

Der Gasaustausch erfolgt bei den Arthropoden im wesentlichen über das Tracheensystem. Nur die im Wasser lebenden Arten atmen meist durch Kiemen. Ganz zarthäutige und kleine Individuen vermögen ihren Gasaustausch sogar durch die gesamte dünnwandige Hautoberfläche zu führen. Die Kiemen sind als blatt- oder büschelförmige Körperausstülpungen ausgebildet, die ein reiches Kapillarnetz besitzen oder mindestens stark von Blut durchströmt werden. Meist befinden sie sich an den basalen Gliedern der Extremitäten oder an den Rumpfseiten. Bei manchen Arten (Krebse) liegen sie auch in einer grubenartigen Körpervertiefung, der sogenannten Kiemenhöhle.

Die landbewohnenden Arthropoden besitzen dagegen ein luftegefülltes Röhrensystem, welches in zwei Erscheinungsformen, nämlich als Tracheen oder Fächerlungen, auftritt.

Die Fächerlungen der Spinnentiere – teilweise auch Fächertracheen genannt – bestehen aus hohlen Tracheenblättern, die in einen bluterfüllten Hohlraum des Körpers ragen.

Das Zentralnervensystem ist, wie das der Anneliden, ein Strickleiternnervensystem, das bei vielen Vertretern stärker abgewandelt ist. So verschmelzen beispielsweise bei langgestreckten Arthropoden die paarigen Ganglien zu unpaaren Nervenknoten, und bei höher entwickelten Arten kommt es durch Zusammenrücken und Verschmelzen der Ganglienknoten zu einer Konzentration der Nervenzellen im Unterschlundganglion, von dem aus der ganze Körper mit Nerven durchzogen wird. Die hochentwickelten Sinnesorgane im Bereich des Kopfes (z. B. Komplexaugen, Antennen, chemische Sinnesorgane) tragen wesentlich zur Konzentration des Nervensystems bei.

Die systematische Gliederung der Arthropoden ist noch recht uneinheitlich und hängt weitgehend von den angewandten Einteilungskriterien ab, die von den Zoologen unterschiedlich bewertet werden. Zu den Arthropoden gehören die Klassen Spinnentiere, Krebstiere, Vielfüßer und Insekten.

**Spinnentiere** (*Chelicerata*). In der Körpergliederung, der Anzahl der Extremitäten und im Bau der Mundwerkzeuge unterscheiden sich die etwa 35 000 Spinnentierarten deut-

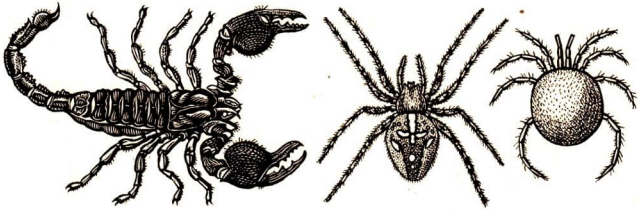


Abb. 64/1 Verschiedene Spinnentiere, von links Skorpion, Spinne, Milbe

lich von den anderen Gliederfüßern (Abb. 64/1). Der Hinterleib besitzt keine Extremitäten, jedoch in manchen Gruppen Spinnwarzen (Webspinnen) oder Giftstachel (Skorpione).

Als Mundwerkzeuge besitzen die Spinnentiere ein Paar Kieferfühler (Cheliceren) und ein Paar Kiefertaster (Pedipalpen). Sie können als Beiß-, Stech- und Saugorgane ausgebildet sein. Häufig finden sich an ihnen scherenartige Gebilde oder klauenförmige Fortsätze. Auch Giftdrüsen münden nicht selten an ihnen aus. Fühler fehlen den Spinnentieren.

Als Atemorgane dienen den primitiven Spinnentieren Fächertracheen; höher entwickelte Formen besitzen Röhrentracheen. Milben vermögen auch durch die Haut zu atmen.

Zu den Spinnentieren gehören die noch sehr ursprünglichen Pfeilschwanzkrebse, die als Übergangsformen zu den Krebstieren gelten. Weitere Spinnentiere sind die mit einem Giftstachel ausgerüsteten und lebendgebärenden Skorpione, die eigentlichen Spinnen, die blutsaugenden Zecken und das Heer der unscheinbaren, aber medizinisch und wirtschaftlich bedeutsamen Milben.

**Krebstiere** (*Crustacea*). Die vorwiegend das Wasser bewohnenden Krebse atmen durch Kiemen. Bisher sind etwa 25 000 Arten bekannt, von denen die größten eine Gesamtlänge (einschließlich der Extremitäten) von 3 m erreichen. Ein wichtiges Merkmal der Krebstiere sind zwei Paar Antennen, die mit Tast- und chemischen Sinnesorganen versehen sind. Am Kopf der Krebse befinden sich außerdem drei Paar kauladentragende Mundgliedmaßen.

Extremitäten sind bei ursprünglichen Formen an allen Segmenten vorhanden, bei höher differenzierten finden sie sich nur noch am Kopf-Brust-Abschnitt. Sie dienen als Bewegungsorgane, können aber auch zur Nahrungsaufnahme benutzt werden. In ihrem Grundbauplan sind die Extremitäten Spaltfüße. Der oberste Ast entwickelt sich normalerweise zum Schwimmbein, der untere zum Laufbein. Vielfach verschmelzen bei den Krebsen einzelne Segmente miteinander, insbesondere kommt es zur Ausbildung eines Kopf-Brust-Stückes (Zephalothorax), die durch eine häufig auftretende Schale besonders deutlich hervorgehoben wird. Durch Kalkeinlagerung ist die Chitinkutikula bei höheren Krebsen sehr hart und widerstandsfähig und bekommt eine panzerähnliche Struktur.

Auffallende Krebstiere sind die verhältnismäßig großen Zehnfußkrebse (*Decapoda*), zu denen Flußkrebse, Hummer, Languste, Krabben und Garnelen gehören. Vertreter der niederen Krebse sind Wasserflöhe, Hüpferlinge, Asseln und die festsitzenden Seepocken (Abb. 65/1).



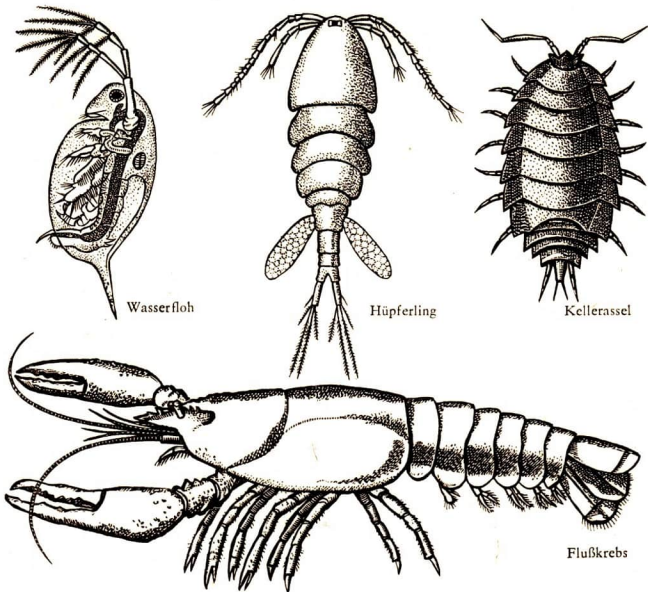


Abb. 65/1 Verschiedene Krebstiere

**Vielfüßer** (*Myriapoda*). Die Vielfüßer sind eine relativ kleine Tiergruppe, deren Vertreter sich durch einen langgestreckten, aus gleichartigen Segmenten bestehenden Körper auszeichnen. Der Kopf trägt außer den Fühlern zwei Paar Mundgliedmaßen, zu denen noch ein mit Giftdrüsen ausgestattetes Beinpaar kommen kann. Nach der Anzahl der an jedem Segment befindlichen Beinpaare unterscheiden wir zwei Unterklassen: Die Tausendfüßer (*Diplopoda*) tragen je Körperabschnitt 2 Beinpaare, die Hundertfüßer (*Chilopoda*) nur ein Beinpaar (Abb. 66/1).

Als gemeinsame Merkmale besitzen Insekten und Vielfüßer Tracheen und nur ein Paar Antennen, welches zugleich als Geruchs- und Tastorgan dient.

**Insekten** (*Insecta*). Mit der Klasse der Insekten (*Hexapoda*) erreichen die Arthropoden ihre höchste Entwicklung. Mit über 800 000 Arten sind sie die formenreichste Tierklasse überhaupt. Der Insektenkörper ist heteronom gegliedert (Abb. 61/1 u. 67/1). Die inneren Körperorgane sind im Gegensatz zu der Formenmannigfaltigkeit des äußeren Insektenkörpers von relativ gleichförmigem Bau. In der Kopfkapsel befindet sich außer dem Gehirn, welches schon eine sehr komplizierte Struktur aufweisen kann,



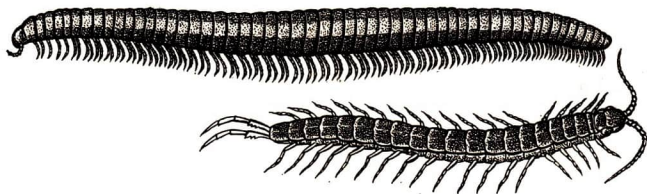


Abb. 66/1 Tausendfüßer und Hundertfüßer

- 22 das Unterschlundganglion. Das im Rumpf liegende Bauchmark zeigt in vielen Fällen deutlich die Form des Strickleiternnervensystems, kann aber auch sehr stark zentralisiert sein.

Wie alle anderen Arthropoden haben die Insekten ein offenes Blutgefäßsystem. Die Atmung erfolgt über Tracheen (s. S. 75).

Die nachfolgende Tabelle der wichtigsten rezenten Insektenordnungen soll einen Überblick über die systematische Reihenfolge und den Umfang dieser wirtschaftlich bedeutsamen Tierklasse geben.

### Übersicht der Insektenordnungen

Unterklasse: Urinsekten (*Apterygota*): primär flügellos.

1. Springschwänze (*Collembola*)  
Sehr kleine, massenhaft im Erdboden lebende Insekten, die an der Zersetzung organischer Substanzen wesentlichen Anteil haben
2. Borstenschwänze (*Thysanura*)  
Zu ihnen gehören die in Wohnungen vorkommenden Silberfischchen
3. Doppelschwänze (*Diplura*)
4. Beintastler (*Protura*)

Unterklasse: Geflügelte Insekten (*Pterygota*)

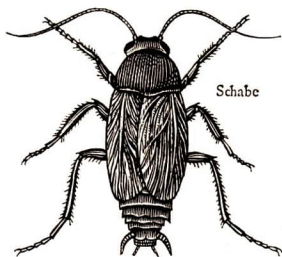
Insekten mit unvollkommener Verwandlung;

fehlendes Puppenstadium (*Hemimetabola*)

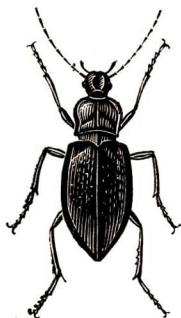
5. Eintagsfliegen (*Ephemeroptera*)  
Kurzlebige, keine Nahrung aufnehmende Imagines; 4 Flügel und lange Schwanzfäden
6. Libellen (*Odonata*)  
Räuberisch lebende, außerordentlich gewandte Flieger
7. Steinfliegen (*Plecoptera*)
8. Embien (*Embioptera*)
9. Heuschrecken (*Saltatoria*)  
Besitzen Sprungbeine und Organe zur Lautäußerung; wichtige Pflanzenschädlinge: Wanderheuschrecken, Maulwurfsgrille
10. Gespenstheuschrecken (*Phasmida*)  
Meist tropische Pflanzenfresser; bekannte Arten: Stabheuschrecken, Wandelndes Blatt



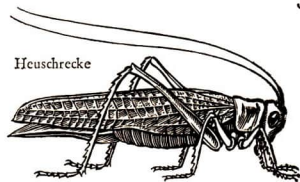
Urinsekt



Schabe



Laufkäfer



Heuschrecke



Feuerwanze



Schmetterling



Wespe



Fliege



Libelle



Abb. 67/1 Vertreter verschiedener Insektenordnungen

11. Ohrwürmer (*Dermaptera*)
12. Fangheuschrecken (*Mantodea*)
13. Schaben (*Blattaria*)  
Vorrats- und Hygieneschädlinge
14. Termiten (*Isoptera*)
15. Staubläuse (*Psocoptera*)
16. Tierläuse (*Phthiraptera*)  
Auf Warmblütern lebende Außenparasiten
17. Blasenfüße (*Thysanoptera*)  
Kleinere Insekten mit Fransenflügeln
18. Wanzen (*Heteroptera*)  
Meist abgeplattete, Stinkdrüsen besitzende Pflanzensauger, Räuber oder Außenparasiten, deren Flügel teils häutig, teils lederartig sind. Wichtige Formen: Bettwanzen, Raubwanzen, Beerenwanzen, Feuerwanzen, Rübenwanze
19. Pflanzensauger (*Homoptera*)  
Hierhin gehören die wirtschaftlich bedeutenden Blattläuse, Blattläuse, Schildläuse, Rebläuse, Blattflöhe und Zikaden

Insekten mit vollkommener Verwandlung;  
mit Puppenstadium (*Holometabola*)

20. Hautflügler (*Hymenoptera*)  
Formenreiche Insektengruppe mit 4 häutigen Flügeln. Vielfach staatenbildend. Einen Giftstachel besitzen die Faltenwespen, Grab- und Wegwespen, Bienen, Hummeln und Ameisen. Wichtige Gruppen sind auch Schlupf-, Gall- und Pflanzenwespen
21. Käfer (*Coleoptera*)  
Umfangreichste Insektenordnung. Charakterisiert durch kräftige Chitinisierung und Deckflügel. Wirtschaftlich wichtige Familien sind die Schnellkäfer (Larven als „Drahtwürmer“ bekannt), Mehlkäfer, Blattkäfer (Kartoffelkäfer), Bockkäfer (Hausbock), Rüsselkäfer (Apfelblütenstecher, Kornkäfer), Borkenkäfer, Blatthornkäfer (Maikäfer), Laufkäfer und die nützlichen Marienkäfer
22. Fächerflügler (*Strepsiptera*)
23. Netzflügler (*Neuroptera*)  
Mit 4 netzartig geaderten Flügeln, zum Beispiel Florfliege
24. Schnabelhafte (*Mecoptera*)
25. Köcherfliegen (*Trichoptera*)  
Larven leben in selbstverfertigten Köchern im Wasser
26. Schmetterlinge (*Lepidoptera*)  
Die bunten Farben der Schmetterlinge werden durch Schuppen hervorgerufen. Sehr viele wirtschaftlich bedeutende Arten: Kleidermotte, Traubenwickler, Apfelwickler, Mehlmotte, Kiefernspinner, Prozessionsspinner, Forleule, Schwammspinner, Nonne, Goldafter, Frostspanner, Kohlweißling, Seidenspinner
27. Zweiflügler (*Diptera*)  
Nur Vorderflügel ausgebildet; Hinterflügel zu Halteren umgewandelt. Blutsaugende Formen sind Stechmücken, Kriebelmücken, Gnitten, Bremsen, Stechfliegen, Tsetsefliegen und Lausfliegen. Dasselffliegen leben als Larven innenparasitisch. Nützlich sind die Raupenfliegen, Raubfliegen und die Larven der Schwebfliegen
28. Flöhe (*Siphonaptera*)

Stamm: Chordatiere (*Chordata*)

Die Chordatiere gehören zu den als *Deuterostomia* bezeichneten bilateralen Metazoen. Die *Deuterostomia* besitzen eine sekundäre Leibeshöhle (Zölon), ein Innenskelett, welches aus dem Mesoderm entstanden ist, und ein rückenwärts gelegenes zentrales Nervensystem.

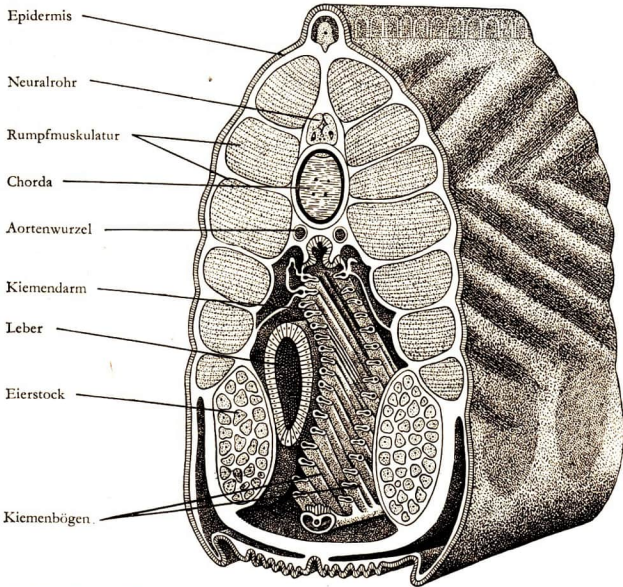


Abb. 69/1 Bau des Wirbeltierkörpers (Ausschnitt aus dem Vorderrumpf eines Lanzettfischchens)

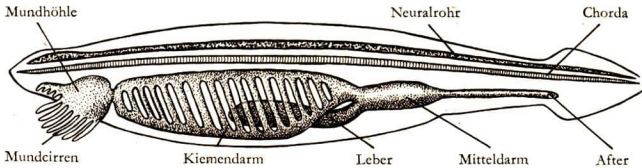


Abb. 69/2 Längsschnitt durch ein Lanzettfischchen

**Chorda:** Typisch für die Chordatiere ist ein Achsenskelett, das sich aus einem über dem Darm gelegenen elastischen Stützstab, der Chorda dorsalis, entwickelt. Diese Rücken-saite bildet sich aus dem Dach des Urdarmes.

**Neuralrohr:** Über der Chorda dorsalis befindet sich das Zentralnervensystem. Es besteht aus einem aus dem Ektoderm hervorgegangenen Nervenrohr, welches einen Zentralkanal umschließt. Durch Konzentration der Nervensubstanz am Vorderende des röhrenförmigen Nervenstranges entwickelt sich das Gehirn.

**Kiemendarm:** Der Vorderdarm ist bei den primitiven Formen von zahlreichen, seitlich liegenden Spalten durchbrochen und zu einem Kiemendarm umgebildet. Das durch die Mundöffnung in diesen Darmabschnitt aufgenommene Atemwasser gelangt durch die Kiemenspalten über den Kiemerraum nach außen. Dabei wird der im Wasser gelöste Sauerstoff von den Kiemen aufgenommen. Gleichzeitig dient der Kiemendarm der Nahrungsaufnahme. Das eingestrudelte Wasser wird gefiltert, die zurückgebliebenen Nahrungsteilchen gelangen über eine Flimmerrinne in den Mitteldarm. Bei den höherentwickelten Chordatiern erscheint der Kiemendarm nur noch während der Embryonalentwicklung.

**Blutkreislauf:** Das Blutgefäßsystem der Chordatiere ist geschlossen. Bei sehr ursprünglichen Formen, wie dem Lanzettierchen (*Branchiostoma lanceolatum*), wird das Blut durch Kontraktionen bestimmter Gefäßabschnitte in den Arterien und Venen bewegt. Ein Herz fehlt noch. Erst bei den Wirbeltieren ist ein solches Zentralorgan ausgebildet.

Die etwa 70 000 Arten umfassenden Chordaten werden in die drei Unterstämme Manteltiere (*Tunicata*), Schädellose (*Acrania*) und Wirbeltiere (*Vertebrata*) eingeteilt.

Die im Meer lebenden Manteltiere (*Tunicata*) zeichnen sich durch eine mantelförmige Hautbildung aus, die eine zelluloseähnliche Substanz enthält. Auch die Schädellosen leben im Meer. Bekanntester Vertreter ist das Lanzettierchen, welches wegen seiner primitiven Wirbeltiermerkmale verschiedentlich als Urtyp der Wirbeltiere bezeichnet wird.

## Wirbeltiere (*Vertebrata*)

Der im allgemeinen gestreckte Wirbeltierkörper gliedert sich in Kopf-, Rumpf- und Schwanzregion. Diese einzelnen Körperabschnitte können allerdings vielfach abgewandelt sein.

**Wirbelsäule:** Charakteristisch für die Vertebraten ist die Ausbildung einer Wirbelsäule. Sie setzt sich aus einzelnen Wirbeln zusammen (Abb. 70/1), die jeweils zwischen zwei

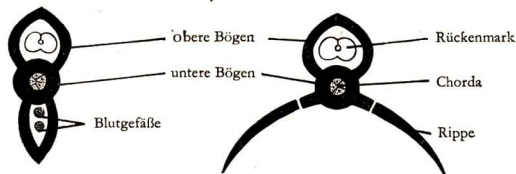


Abb. 70/1 Bau eines Wirbels (schematisch), links Schwanzwirbel, rechts Brustwirbel

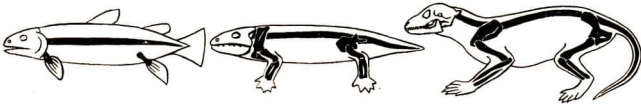


Muskelsegmenten an der Chorda entstehen. Die zunächst knorpeligen, später meist verknöcherten Wirbel umschließen die Chorda und können sie schließlich bis auf geringe Reste verdrängen.

**Schädel:** In der Kopfregion entwickelt sich bei den Wirbeltieren ein kapselähnliches Knorpel- oder Knochenskelett, der Schädel. Er umschließt das Gehirn, wichtige Sinnesorgane und die Organe der Nahrungsaufnahme. Neunaugen und Knorpelfische (z. B. Haie und Rochen) haben zeitlebens einen Knorpelschädel. Bei den übrigen Wirbeltieren tritt ein solches Knorpelskelett nur in der Embryonalentwicklung auf. Später verknöchert es und kann sich außerdem durch Auflagerung zusätzlich gebildeter Hautknochen verfestigen. Das Kopfskelett setzt sich aus dem das Gehirn umschließenden Hirnschädel und den im wesentlichen aus dem Kieferapparat bestehenden Gesichtsschädel zusammen. Beide Schädelteile verwachsen immer stärker miteinander, bis schließlich der Oberkiefer fest mit dem Hirnschädel verbunden ist und nur der Unterkiefer frei bewegbar bleibt.

**Extremitäten:** Ein weiteres wichtiges Merkmal der Wirbeltiere ist das Vorhandensein zweier Gliedmaßenpaare. Sie stehen über den Schulter- bzw. Beckengürtel mit der Wirbelsäule in Verbindung (Abb. 71/1). Der Schultergürtel ist bei den Fischen eng mit den Kiemenbögen und damit mit dem Kopfskelett verbunden. Bei den übrigen Wirbeltieren ist der Zusammenhang mit der Wirbelsäule relativ lose, im wesentlichen erfolgt er durch die Muskulatur. In seinem Grundaufbau setzt sich der Schultergürtel aus drei Knochenpaaren zusammen, von denen mindestens die Schulterblätter regelmäßig vorkommen.

Auch der Beckengürtel besteht aus drei Paar Skelettelementen. Nur bei den Fischen ist er unvollständig und wird von einem einzigen Knochenstab gebildet. Die Ver-



Fisch

fossiler Lurch

Säuger

Abb. 71/1 Gliedmaßenskelett mit Schulter- und Beckengürtel

bindung zwischen Beckengürtel und Wirbelsäule erfolgt in der Kreuzbeinregion: es können bis zu 23 Wirbel mit dem Darmbein zum Kreuzbein verschmelzen. Auch Schambein und Sitzbein gehen in die Bildung des Beckens ein. Bei Fischen treten die Extremitäten als paarige Brust- und Bauchflossen in Erscheinung. Gestützt werden sie durch fächerförmig angeordnete Flossenstrahlen. Die paarigen Flossen dienen schwimmenden Fischen zur Steuerung. Am Boden lebende Fische benutzen sie zum Abstützen oder sogar zur Fortbewegung. Charakteristisch für die Landwirbeltiere ist die Vierfüßigkeit und die Fünfstrahligkeit der Extremitäten (s. Abb. 71/1).

Die einzelnen Knochen sind gelenkig miteinander verbunden und erhöhen dadurch die Beweglichkeit der Gliedmaßen. Vielfach ist der Grundbauplan der Extremitäten je nach Funktion (Laufen, Klettern, Schwimmen, Fliegen) stark abgewandelt. Es kommt zur Verschmelzung von Knochen, zu Reduktionserscheinungen, aber auch zur Vergrößerung und Umbildung einzelner Gliedmaßenabschnitte (Abb. 72/1).

**Atmungsorgane:** Die Wirbeltiere besitzen zwei Typen von Atmungsorganen: Kiemen oder Lungen. Daneben spielt auch der Gasaustausch über die Haut eine nicht zu unter-

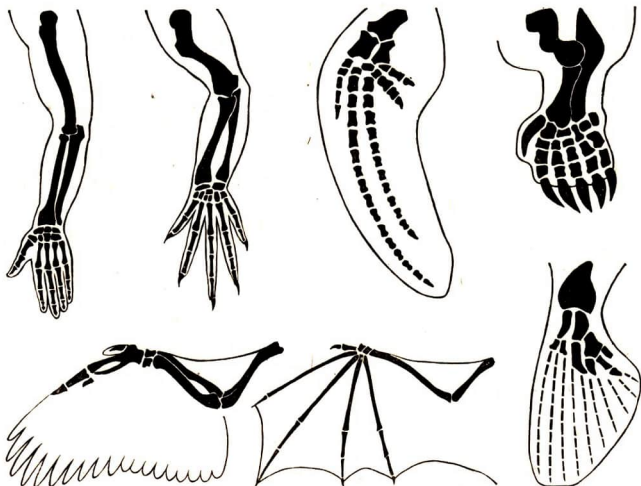


Abb. 72/1 Beispiele für die Umbildung der Extremitäten bei Wirbeltieren

schätzende Rolle. Während wasserlebende Tiere meist durch Kiemen atmen, kommen Lungen vorwiegend bei landlebenden Tieren vor. Beide Organe entstehen als Ausstülpungen des Vorderdarms (s. S. 76).

Die **Kiemen** der Wirbeltiere sind meist blattartige, reich durchblutete Hautfalten, die von den Kiemenbögen ausgehen. Außen werden diese Kiemenblätter oft von einem Kiemendeckel überragt, der die Kiemenhöhle abdeckt und sie gleichzeitig schützt. Das durch die Mundöffnung eingesaugte Wasser strömt an den Kiemenblättchen vorbei und durch einen Spalt am Hinterrand des Kiemendeckels nach außen. Bei den Larven der Lurche kommt es häufig vor, daß die Kiemen über die Körperoberfläche hinausragen (äußere Kiemen).

Die **Lungen** sind im Körperinneren liegende Atmungsorgane, die über die Luftröhre mit dem Rachenraum in Verbindung stehen (s. S. 75).

Die **Außenhaut** (Abb. 73/1) der Wirbeltiere besteht aus einer relativ dünnen Oberhaut (Epidermis) und der dickeren Unter- oder Lederhaut (Korium). Den Abschluß der Haut nach dem Körperinneren bildet das vielfach mit Fetteinlagerungen durchsetzte Unterhautbindegewebe (Subkutis).

Fische besitzen eine sehr drüsenreiche Haut. Die Oberhaut der landlebenden Wirbeltiere dagegen weist eine aus verhornten Zellen bestehende Schicht auf, die den Körper weitgehend vor Austrocknung schützt. Diese **Hornhaut** wird in Form kleiner Schüppchen (z. B. Kopfschuppen) oder in Fetzen (bei den Reptilien) oder sogar als Ganzes (z. B. Natternhemd der Schlangen) abgestoßen.

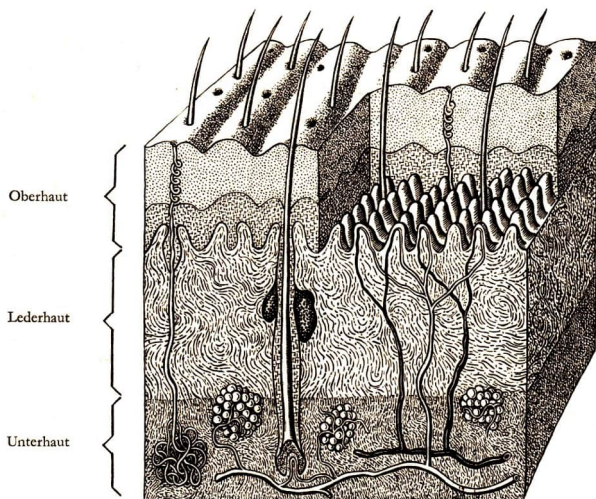


Abb. 73/1 Bau der Haut

Die **Lederhaut** (Korium) zeichnet sich durch den Besitz zahlreicher elastischer Fasern und Bindegewebsfibrillen aus. Dadurch erhält sie eine große Elastizität und Festigkeit. Außerdem sind in ihr Blutgefäße, Sinnesknospen und Hautdrüsen eingelagert. Mit einer Vielzahl von Papillen ragt sie in die Oberhaut hinein, so daß eine außerordentlich enge Verbindung mit dieser entsteht. Die Haut bildet oft Anhangsorgane aus (z. B. Schuppen, Krallen, Nägel, Hufe, Hornschnabel, Gehörn, Federn, Haare).

**Zentralnervensystem:** Das Zentralnervensystem der Wirbeltiere setzt sich aus Gehirn und Rückenmark zusammen.

Das **Rückenmark** liegt im Wirbelkanal, es erreicht bei niederen Wirbeltieren fast die Länge der Wirbelsäule und übertrifft dadurch an Masse das relativ kleine Gehirn. Bei den höher entwickelten Wirbeltieren ist die Hirnmasse oft wesentlich größer als die des Rückenmarks.

Vom Rückenmark gehen in jedes Körpersegment Nervenstränge ab, die sich meist schon innerhalb des Wirbelkanals zu zwei Spinalnerven zusammenschließen. Die Hauptfunktion des Rückenmarks besteht in der Leitung von Erregungen zwischen Peripherie und Gehirn sowie der Reflexfähigkeit.

Je höher die Entwicklungsstufe der Wirbeltiere ist, um so stärker erfolgt die Konzentration des Nervengewebes im Vorderabschnitt des Zentralnervensystems. Es bildet sich ein übergeordnetes nervöses Zentrum – das **Gehirn** – aus, welches als Steuerorgan für den gesamten Organismus dient.

Wie das Rückenmark ist auch das Gehirn von bindegewebigen Hüllen umgeben.

Innerhalb des Gehirns erweitert sich der Zentralkanal zu blasenartigen Hohlräumen, den Ventrikeln.

Vom Gehirn gehen ebenfalls Nervenstränge zu bestimmten Sinnesorganen, der Kopfmuskulatur und den Eingeweiden ab. Im Unterschied zum Rückenmark liegt die graue Substanz des Gehirns außen. Das Gehirn besteht aus fünf Abschnitten, die bei den einzelnen Wirbeltierklassen unterschiedlich entwickelt sind.

#### Die wichtigsten Stämme des Tierreiches

1. Stamm	Urtiere ( <i>Protozoa</i> )	20 000 Arten
2. Stamm	Schwämme ( <i>Spongia</i> )	5 000 Arten
3. Stamm	Hohltiere ( <i>Coelenterata</i> )	9 000 Arten
4. Stamm	Plattwürmer ( <i>Plathelminthes</i> )	6 000 Arten
5. Stamm	Rundwürmer ( <i>Nemathelminthes</i> )	11 000 Arten
6. Stamm	Ringelwürmer ( <i>Annelida</i> )	7 000 Arten
7. Stamm	Gliederfüßer ( <i>Arthropoda</i> )	900 000 Arten
8. Stamm	Weichtiere ( <i>Mollusca</i> )	120 000 Arten
9. Stamm	Stachelhäuter ( <i>Echinodermata</i> )	5 000 Arten
10. Stamm	Chordatiere ( <i>Chordata</i> )	70 000 Arten

### Vergleichende Betrachtung einzelner Organsysteme

#### Atmungsorgane

Bei der Atmung der Tiere erfolgt der Gasaustausch im wesentlichen an dünnhäutigen Körperstellen, die teilweise zu spezifischen Atmungsorganen umgebildet worden sind.

**Hautatmung:** Ein Austausch der Atemgase durch die Körperoberfläche findet sich insbesondere bei kleinen wirbellosen Tieren, wie Coelenteraten, Anneliden und Larven von Arthropoden. Hier ist die Haut meist so dünn und zartwandig, daß eine Diffusion der Atemgase gewährleistet ist. Aber auch bei Wirbeltieren kann die Hautatmung noch einen beträchtlichen Prozentsatz der Gesamtatmung betragen. Lurche beispielsweise vermögen nach Ausschaltung der Lungen weiterzuleben, wenn sie über die Außenhaut atmen können, und selbst beim Menschen beträgt der Anteil der Hautatmung an dem Gesamtgasaustausch noch 1,5 %.

Die meisten Tiere besitzen jedoch besondere Atemorgane.

Die **Kiem**en stellen dünnwandige und besonders reich durchblutete Hautausstülpungen dar, die an den verschiedensten Stellen des Körpers vorkommen. Im einfachsten Falle handelt es sich um Hautfalten, die in Form von blattartigen Gebilden auf der Körperoberfläche angeordnet sind (z. B. Hautkiemen bei Anneliden und Kleinkrebsen).

Bei vielen Tieren haben die Kiemen eine starke Vergrößerung der Oberfläche erfahren, und sie sind zu kompliziert gebauten Atmungsorganen geworden. Als Fadenkiemen sind sie fädig aufgezweigt (Büschelkiemen der Krebse), als Blattkiemen (z. B. bei Fischen) setzen sie sich aus mehreren Einzelblättern zusammen. Bei Amphibienlarven sind die Kiemen reich verästelt, bei Muscheln netzartig durchbrochen. Häufig liegen die Kiemen geschützt innerhalb einer grubenartigen Vertiefung der Körperoberfläche (Kiemendeckel). Durch Bewegungen des Körpers oder bestimmter Körperabschnitte leiten die Tiere frisches, sauerstoffreiches Wasser an die Atmungsorgane heran. Diese Ventilation wird im wesentlichen durch Ortsbewegung, Bewegung der Gliedmaßen, Flimmerbewegung und aktives Einsaugen von Wasser hervorgerufen.



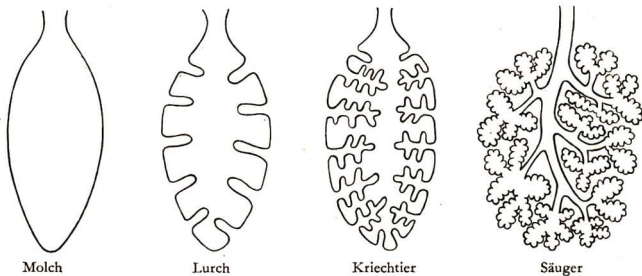


Abb. 75/1 Unterschiedliche Ausbildung der Lungen bei verschiedenen Wirbeltieren

Einen anderen Typ von Atmungsorganen bilden die **Lungen** der landbewohnenden Wirbeltiere. Ontogenetisch sind die Lungen Ausstülpungen der Vorderdarms. In ihrer einfachsten Form stellen sie sackähnliche Gebilde dar, wie sie auch heute noch bei manchen Lurchen anzutreffen sind. Durch das Einwachsen von Scheidewänden vergrößerte sich in der weiteren phylogenetischen Entwicklung die Lungenoberfläche immer mehr; schließlich kommt es zu den stark gekammerten Lungen der Säugetiere (Abb. 75/1).

Die Lungen bestehen aus zwei Abschnitten, der luftzuführenden bzw. luftableitenden Region und dem eigentlichen atmenden Abschnitt. Die eingeatmete Luft gelangt über die Luftröhre, die Bronchien und deren Verzweigungen zu kleinen, blind endenden Säckchen, deren Begrenzung halbkugelige Ausstülpungen (Lungenalveolen) bilden. An der Wandung dieser Lungenbläschen findet der Gasaustausch statt. Die Vögel besitzen die leistungsfähigsten Lungen.

Das Atmungssystem der landbewohnenden Arthropoden besteht aus röhrenförmigen Kanälen, den **Tracheen**, die den gesamten Organismus durchziehen und vielfach mit-

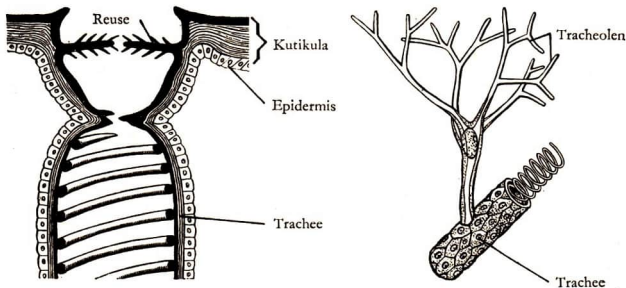


Abb. 75/2 Bau der Atmungsorgane bei Insekten, links Atemöffnung, rechts Endverzweigung der Tracheen



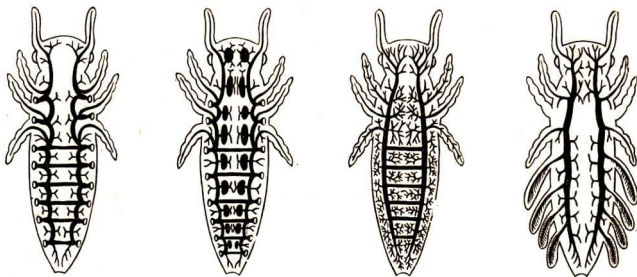


Abb. 76/1 Verschiedene Tracheensysteme bei Insekten

einander in Verbindung stehen. Sie sind mit einer Chitinmembran ausgekleidet und beginnen an der Körperwand mit Öffnungen (Stigmen) und zweigen sich innen in feinste Kapillaren auf. Bei einigen Arten sind bestimmte Tracheenabschnitte zu Luftsäcken erweitert (Abb. 76/1). Im Gegensatz zu den lungen- und kiemenatmenden Tieren, bei denen der Gastransport durch das Blut erfolgt, gelangt die Luft bei den Tracheaten über die Tracheen direkt an die sauerstoffverbrauchenden Organe heran. An den Endverzweigungen diffundiert der Sauerstoff in die anliegenden Gewebe, während Kohlendioxid von diesen abgegeben wird. Pumpbewegungen des gesamten Körpers fördern die Erneuerung der Atemluft im Tracheensystem.

Kleine Abweichungen von diesem Bau zeigen die Tracheenkiemen der wasserbewohnenden Insekten. Sie bestehen aus dünnwandigen Körperanhängen, die reichlich mit Tracheen durchzogen sind. Im Wasser gelöster Sauerstoff diffundiert durch Haut und Tracheenwand in das Innere der Tracheen, die stets mit Luft gefüllt sind.

Ein Vergleich bestimmter morphologischer Strukturen bei Vertretern verschiedener Tiergruppen zeigt oft deutlich, daß gewisse Merkmalsübereinstimmungen vorhanden sind. Organe, die entwicklungsgeschichtlich den gleichen Grundbauplan besitzen, werden als homolog bezeichnet, auch wenn sie sich funktionsmäßig voneinander unterscheiden.

Organe, die gleiche Funktion besitzen, sich aber unabhängig von stammesgeschichtlicher Verwandtschaft herausgebildet haben und deshalb auch einen unterschiedlichen Grundbauplan besitzen, sind analoge Organe.

Die vielfach auftretende Formenähnlichkeit ist durch gleiche Lebensweise, gleiche Umweltbedingungen und gleiche Funktion bedingt (Konvergenz).

Auch unter den Atmungsorganen finden wir Homologien und Analogien. Homologe Organe sind beispielsweise die Lungen der landlebenden Wirbeltiere und die Schwimmblasen der Fische (Abb. 77/1). Beide Organe entstehen durch Ausstülpungen des Vorderdarmes. Die Annahme, daß sich die Lungen von Schwimmblasen der Fische herleiten lassen, hat sich nicht bestätigt. Viele Befunde deuten darauf hin, daß die Lunge das ursprünglichere Organ war, aus dem sich bei ständig im Wasser lebenden Fischen die Schwimmblase entwickelte. Diese Theorie wird vor allem auch durch die Baueigentümlichkeiten der erstmals 1938 gefundenen *Latimeria*, eines Quastenflossers, gestützt.

Die Quastenflosser, die man seit der Kreidezeit für ausgestorben hielt, zeigen durch den Besitz von Lungen und anderen Merkmalen Ähnlichkeit mit primitiven Vierfüßern, so daß sie als Vorfahren der Landwirbeltiere gelten können.

Die Schwimmblase kann durch einen Gang mit dem Darm in Verbindung bleiben (z. B. Hecht, Karpfenfische), sie kann aber auch völlig isoliert sein (z. B. Barsch). Sie hat eine hydrostatische Funktion, indem durch Ablassen bzw. Zufügen von Gas in den verschiedenen Wassertiefen der Wasserdruck kompensiert wird und sie sozusagen als Schwebeorgan dient.

Analoge Atmungsorgane sind die Tracheen der Arthropoden und die Lungen der Wirbeltiere. Gemeinsam ist ihnen nur die Atmungsfunktion. Sie unterscheiden sich sowohl in ihrem Bauplan als in ihrer Lage, und auch Zwischenformen fehlen völlig. Auch die Kiemen stellen vielfach analoge Bildungen dar. Sie können an den verschiedensten Körperstellen auftreten und von unterschiedlichem Bau sein.

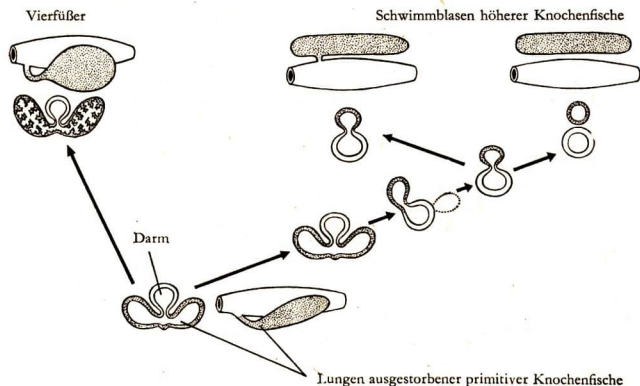


Abb. 77/1 Entwicklung von Lunge und Schwimmblase

## Kreislaufsystem

Der Transport der Nährstoffe, des Sauerstoffes und der Produkte des Stoffwechsels innerhalb des tierischen Organismus erfolgt in der Regel durch die Körperflüssigkeit. Viele Tiergruppen haben ein Hohlraumssystem entwickelt, in welchem diese Flüssigkeit zirkuliert. Stehen diese Kanäle mit den Hohlräumen der Leibeshöhle in Verbindung, sprechen wir von einem offenen Blutgefäßsystem (z. B. Insekten).

Bilden die Gefäße dagegen ein geschlossenes System von Bahnen, nennen wir es geschlossenes Blutgefäßsystem (z. B. Ringelwürmer, Säuger). Ein sehr ursprüngliches geschlossenes Blutgefäßsystem besitzen die Ringelwürmer (Abb. 78/1). Es besteht aus je einem längsverlaufenden Rücken- sowie Bauchgefäß, die durch segmental angeordnete, paarige Ringgefäße miteinander verbunden sind. Das in diesem Gefäßsystem zirkulierende

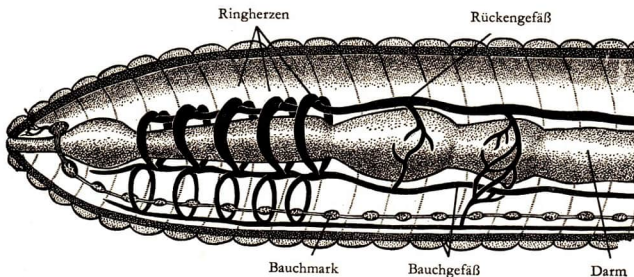


Abb. 78/1 Blutgefäßsystem eines Ringelwurms

lierende Blut wird durch das kontraktile Rückengefäß sowie durch mehrere im vorderen Körperabschnitt gelegene, zu pulsierenden Ringherzen umgewandelte Ringkanäle angetrieben. Der wesentlichste Bestandteil des offenen Blutgefäßsystems der Arthropoden ist das Röhrenherz (Abb. 78/2). Es besteht aus einem segmental gekammerten Rückengefäß, welches bei den Insekten hinten blind geschlossen ist. Durch seitliche Öffnungen der Herzwand (Ostien) gelangt das Blut in das Herz. Von hinten nach vorn verlaufende Kontraktionswellen pumpen das Blut durch eine vorn offene Aorta in die Leibeshöhle.

Arthropoden ohne Tracheensystem (z. B. einige Krebse) besitzen zusätzliche Gefäße, die sich in den Kiemen zu einem Kapillarnetz aufzweigen und dadurch den Gasaustausch ermöglichen.

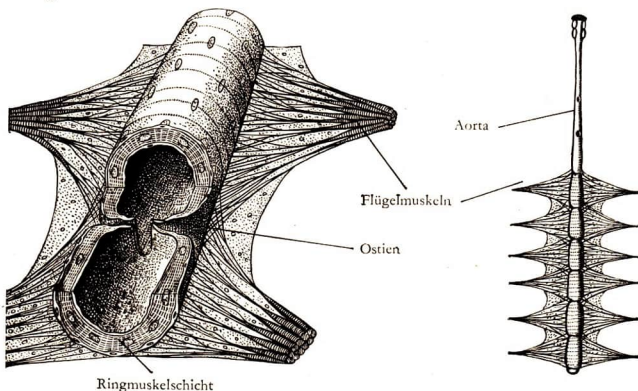


Abb. 78/2 Insektenherz, links stark vergrößerter Ausschnitt

Bei den Tracheaten dient das Blut nur dem Transport von Nährstoffen, Stoffwechselprodukten und Hormonen.

Der Grundbauplan des Kreislaufsystems der Chordatiere soll am Blutgefäßsystem des Lanzettierchens erläutert werden (Abb. 79/1). Es besteht aus einem in der vorderen Körperhälfte gelegenen Bauchgefäß, der Kiemenarterie, von welchem die paarig angeordneten Kiemengefäße abgehen. Diese Kiemenbogenarterien besitzen kontraktile Anschwellungen, die Kiemenherzen, die zusammen mit anderen pulsatorischen Gefäßabschnitten das Blut vorwärts bewegen. Es durchfließt das Kapillarnetz der Kiemen und gelangt als nunmehr sauerstoffreiches Blut in zwei Aortenwurzeln, die sich schließlich zu einer unpaaren, auf der Rückenseite nach hinten ziehenden Aorta vereinigen. Von ihr gehen Gefäße zum Darm, zur Muskulatur und den anderen Organen ab. Das aus dem Körper kommende venöse Blut wird durch zwei Paar Venen gesammelt und über einen rechts und links gelegenen kurzen Gefäßabschnitt in den erweiterten hinteren Abschnitt der Kiemenarterie geleitet.

Bei den Fischen tritt erstmals ein echtes Herz auf, welches aus einer Vorkammer und einer Herzkammer besteht (Abb. 80/1). Alle zum Herzen führenden Blutgefäße werden

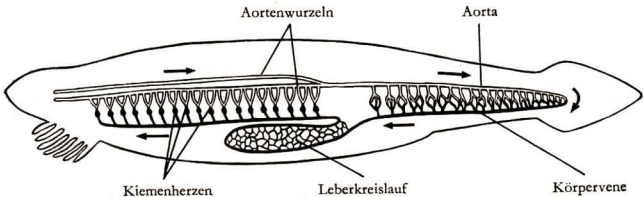
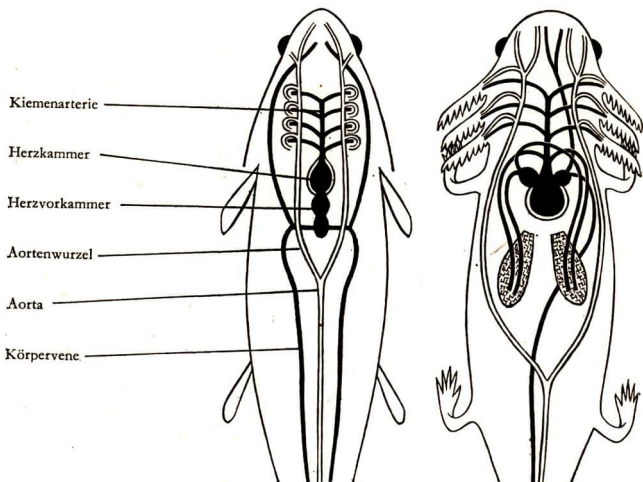


Abb. 79/1 Blutgefäßsystem des Lanzettierchens

als Venen, alle vom Herzen kommenden Gefäße als Arterien bezeichnet. Aus der Herzkammer tritt ein Arterienstamm aus, von dem vier Paar Kiemenarterien abgehen. Durch diese Arterien gelangt das Blut zu den Kiemenkapillaren und sammelt sich dann als mit Sauerstoff angereichertes Blut in den beiden Aortenwurzeln, die sich zur Aorta vereinigen. Diese versorgt die Mehrzahl der Körperorgane mit sauerstoffreichem Blut. Das aus dem Körpergewebe kommende sauerstoffarme Blut fließt über Venen zum Herzen zurück.

Beim Übergang vom Wasser- zum Landleben kommt es in den anderen Wirbeltierklassen zu einer Umgestaltung des Blutkreislaufes. Die Anreicherung des Blutes mit Sauerstoff erfolgt nunmehr in den Lungen. Es bildet sich ein kleiner (Lungenkreislauf) und ein großer Blutkreislauf (Körperkreislauf) aus (Abb. 80/1). Diese Entwicklung ist bei den Lurchen noch zu beobachten.

Das Herz dieser Tiere ist im Unterschied zu dem der Fische mit zwei Herzvorkammern ausgestattet. Die im Wasser lebenden und über Kiemen atmenden Amphibienlarven besitzen wie die Fische noch vier Kiemenarterien. Die drei vorderen führen das Blut zu den Kiemen, die hintere bildet sich zur Lungenarterie um. Nach dem Übergang zum Landleben und der daraufhin eintretenden Lungenatmung versorgt die erste Kiemenarterie den Kopfabschnitt, die zweite und dritte münden unmittelbar in die Aortenwurzel ein. Das aus der Lunge zum Herzen zurückströmende sauerstoffreiche Blut gelangt in die linke



Fisch

Amphibienlarve

Abb. 80/1 Blutkreislauf

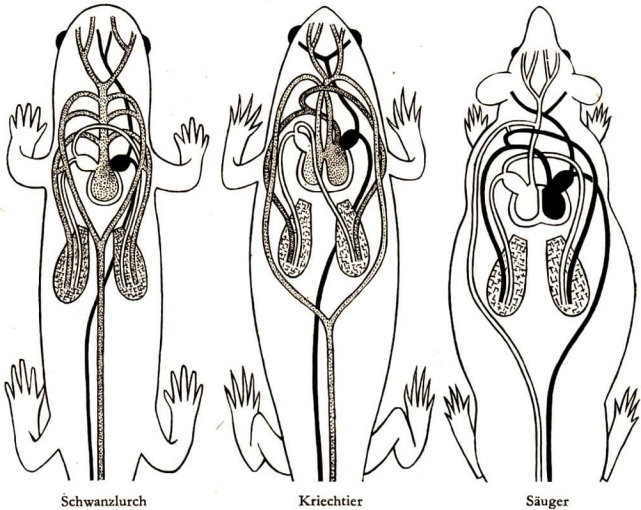
Herzvorkammer, das aus dem Körperkreislauf stammende venöse Blut in die rechte Herzvorkammer. In der Herzkammer mischt sich dann das Blut aus den beiden Vorkammern.

Bei den Reptilien bildet sich in der Herzkammer eine Scheidewand aus, die allerdings noch unvollkommen ist. In der rechten Kammer entspringt die Lungenarterie sowie ein Aortenbogen. Aus der linken Kammer tritt ein weiterer Aortenbogen aus, der sich mit dem rechten Bogen zur Aorta vereinigt. Die nicht vollständige Trennung beider Herzkammern läßt noch immer eine Durchmischung sauerstoffreichen und sauerstoffarmen Blutes zu.

Vögel und Säugetiere zeigen dagegen eine völlige Trennung des sauerstoffreichen und des sauerstoffarmen Blutes. Aus der linken Kammer gelangt das Blut über die Aorta (Körperschlagader) in den Körperkreislauf. Das zurückströmende venöse Blut wird zur rechten Herzvorkammer geleitet, gelangt in die rechte Herzkammer und wird von hier durch die Lungenarterie in die Lungen gepumpt. Von dort fließt es, mit Sauerstoff angereichert, über die linke Herzvorkammer in die linke Herzkammer zurück.

- 23 Vögel und Säugetiere werden als Warmblüter oder gleichwarme Tiere bezeichnet, weil ihre Körpertemperatur annähernd konstant ist. Sie übersteigt meist die Außentemperatur.
- 24 Diese Wärmeproduktion wird einmal durch Intensivierung des Stoffwechsels und zum anderen durch Einrichtungen zum Schutz gegen Wärmeverluste (z. B. Verdickung und geringe Durchblutung der Haut) erreicht. Diese größere Unabhängigkeit von der Temperatur befähigt die Tiere auch in Gebieten zu leben, deren
- 25





bei verschiedenen Wirbeltieren (Rückenansicht)

klimatische Bedingungen ungünstig sind. Auch die niederen Temperaturen im Winter-  
 halbja h enge die Aktivität der Warmblüter kaum ein. Dagegen sind die Kaltblüter oder  
 wechselwarmen Tiere, die alle Wirbellosen, Fische, Lurche und Kriechtiere umfassen,  
 von der Umgebungstemperatur stärker abhängig, weil Stoffwechsel, Lebensdauer und  
 Aktivität weitgehend durch die Außentemperatur beeinflusst werden (s. S. 92 ff.).

26

27

## Nervensystem

Das Nervengewebe setzt sich im wesentlichen aus Nervenzellen und ihren Fortsätzen  
 zusammen. Durch das Vorhandensein von Sinneszellen und einem Nervensystem werden  
 die tierischen Organismen in die Lage versetzt, äußere Reize wie auch Reize innerhalb des  
 Körpers aufzunehmen und Erregungen an die Erfolgsorgane weiterzuleiten, um diese zu  
 einer entsprechenden Reaktion zu veranlassen. Nach Aufbau und Funktion lassen sich  
 ein netzförmiges (diffuses) Nervensystem und ein zentralisiertes Nervensystem unter-  
 scheiden.

Ein diffuses Nervensystem ist das Nervenetz der Hohltiere (Abb. 82/1). Es besteht  
 aus Ganglienzellen, die über den gesamten Körper verteilt sind und durch Fortsätze  
 miteinander in Verbindung stehen. Ein von Sinneszellen aufgenommener Reiz wird in

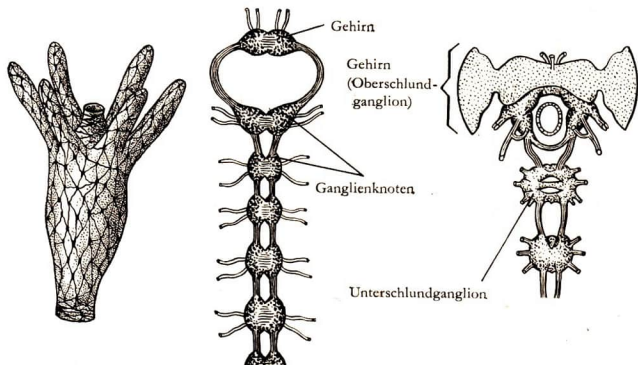


Abb. 82/1 Entwicklung des Nervensystems, links Hydra (diffuses Nervensystem), Mitte Annelid, rechts Insekt

eine Erregung umgewandelt, die sich in diesem Nervennetz nach allen Seiten gleichmäßig ausbreitet. Die Erregung nimmt dabei bis zu ihrem völligen Erlöschen stetig an Intensität ab.

Die zentralisierten Nervensysteme zeichnen sich durch eine Anhäufung von Nervenzellen in Zentralorganen aus. Mit langen Fortsätzen der Zellen, den Nervenfasern, stehen sie sowohl mit den Sinneszellen (sensible Nerven) als auch mit den Erfolgsorganen (motorische Nerven) in Verbindung. In den Nervenfasern verläuft die Erregung nur in einer Richtung und verliert nicht an Intensität.

Eine besonders charakteristische Ausbildung hat das Zentralnervensystem bei den Anneliden und Arthropoden gefunden (Abb. 82/1).

Es besteht aus dem Oberschlundganglion (Gehirn), den Unterschlundganglien und zwei längs verlaufenden Bauchmarksträngen. In jedem Körpersegment liegen zwei Ganglienknotten, die durch Längsstämme (Konnektive) und Querverbindungen (Kommissuren) miteinander verbunden sind (Strickleiternnervensystem).

Über die paarigen Ganglien verlaufen segmentale Reflexbögen, das heißt, eine von der Sinneszelle aufgenommene Erregung wird über Schaltzellen und Nervenfasern der Ganglien unmittelbar an das Erfolgsorgan weitergeleitet. Die aus den Ganglienknotten austretenden und zu den Sinnesorganen, zur Muskulatur und anderen Organen verlaufenden Nerven werden zum peripheren Nervensystem gerechnet.

Gegenüber dem der Anneliden ist das Nervensystem der Arthropoden stärker zentralisiert. Das Gehirn weist drei Abschnitte auf (Abb. 82/1); das Unterschlundganglion setzt sich aus mehreren Ganglienpaaren zusammen. Vielfach sind auch die Bauchganglien zusammengedrückt und miteinander verschmolzen.

Den höchsten Grad der Zentralisierung hat das Nervensystem bei den Chordatiern erreicht. Bei den primitiven Formen, wie beispielsweise dem Lanzettierchen, besteht es aus einem auf der Rückenseite des Körpers gelegenen Nervenrohr. Mit der Ausbildung des Kopfes entwickelt sich am Vorderende des Nervenrohrs durch Konzentration des

Nervengewebes und Bildung von Nervenzentren das Gehirn. Es übernimmt in zunehmendem Maße die Koordination und Verarbeitung der aufgenommenen Reize.

Das **Rückenmark** läßt noch am ehesten den segmentalen Grundbauplan des Nervensystems erkennen. In jedem Segment gehen von ihm ein Paar sensible und ein Paar motorische Nerven ab. Die Zellkörper der sensiblen Nervenfasern befinden sich in einer Anschwellung des Nerven vor dessen Eintritt in das Rückenmark, dem Spinalganglion. Die Zellkörper der motorischen Nervenfasern befinden sich in der grauen Substanz des Rückenmarks. Über das Rückenmark verlaufen ohne Einschaltung des Gehirns einfache oder unbedingte Reflexe (Abb. 83/1). Das Rückenmark ist insbesondere bei niederen Wirbeltieren Zentrum von Bewegungsvorgängen (Laufen, Schwimmen) und einfacher Abwehrreaktionen. Weiterhin verlaufen in der weißen Substanz des Rückenmarks Leitungsbahnen, die einerseits Erregungen zum Gehirn leiten und andererseits in umgekehrter Richtung von dort Impulse auf die Erfolgsorgane (z. B. Muskulatur) übertragen.

Das **Gehirn** dient als Steuerzentrum des Gesamtorganismus. Es ist durch die Konzentration nervöser Zentren, durch Anhäufung von Nervenzellen und den Zusammenschluß von Nervenfasern, entstanden. Es entwickelte sich ontogenetisch aus einem erweiterten Bläschen am Vorderende des Rückenmarkrohres, wie es bei dem Lanzettierchen noch heute vorhanden ist. Im Verlauf der Evolution bildete sich zunächst ein aus zwei und später aus drei Abschnitten bestehendes Organ heraus. Diese Abschnitte werden ihrer Lage entsprechend als Vorder-, Mittel- und Hinterhirn bezeichnet. Die Entstehung dieses dreiteiligen Gehirns verläuft parallel mit der Entwicklung der drei wichtigen Sinnesorgane: Nase, Auge, Ohr. Jedes dieser drei Sinnesorgane hat sein Zentrum in einem der drei Hirnabschnitte (Abb. 84/1).

Durch Differenzierung des vorderen Abschnittes in Groß- und Zwischenhirn und des hinteren Abschnittes in Hinter- und Nachhirn bilden sich zwei weitere Abschnitte

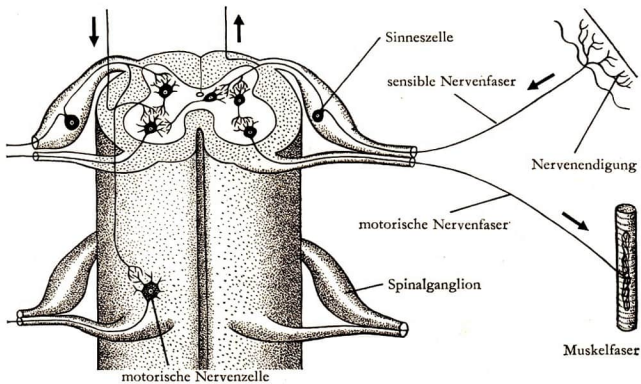


Abb. 83/1 Schema des Reflexbogens eines Wirbeltiers

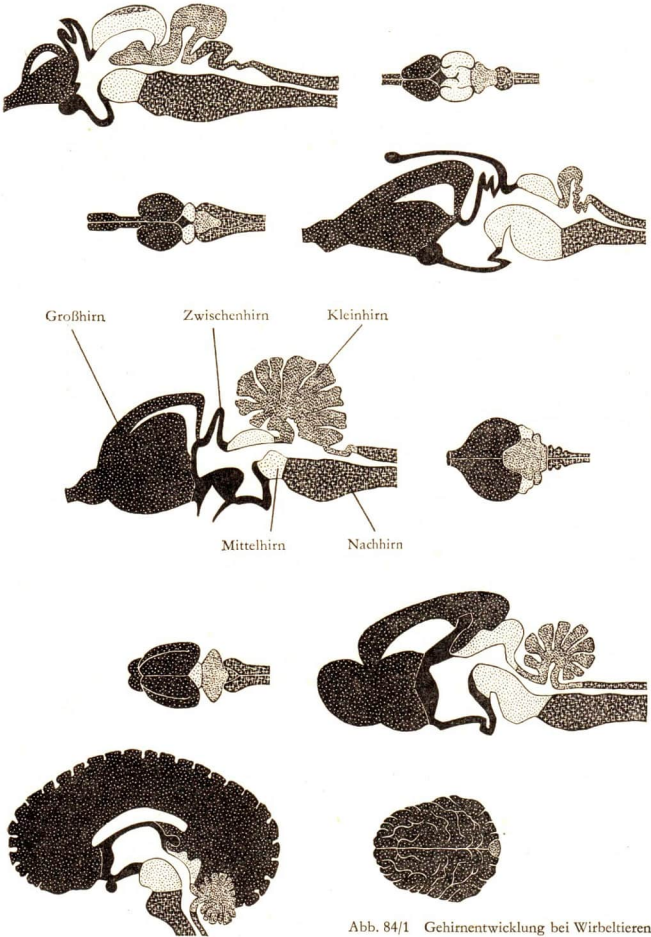
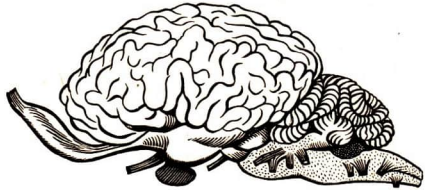


Abb. 84/1 Gehirnentwicklung bei Wirbeltieren

Abb. 85/1  
Gehirn eines Säugers  
(Seitenansicht)



heraus, so daß das Gehirn der Wirbeltiere in seiner Endform aus fünf Abschnitten besteht (Abb. 84/1):

Großhirn (Telencephalon; auch Vorder- oder Endhirn)

Zwischenhirn (Diencephalon)

Mittelhirn (Mesencephalon)

Hinterhirn (Metencephalon; auch Kleinhirn)

Nachhirn (Myelencephalon; auch verlängertes Mark)

Innerhalb des Gehirns erweitert sich der mit einer serösen Flüssigkeit gefüllte Zentralkanal zu vier Gehirnventrikeln.

**Großhirn:** Das Groß- oder Vorderhirn hat im Verlauf der Wirbeltierevolution seine größte Entfaltung erfahren. Ursprünglich nur Zentrum der Geruchsempfindung (Riechhirn), wird es zu dem beherrschenden Hirnteil, der beim Menschen seine höchste Ausbildung erfahren hat. Noch bei den Fischen besteht das Vorderhirn nur aus zwei blasenförmigen Anschwellungen, die im Vergleich zu den übrigen Hirnteilen recht klein sind. Diese auch als Hemisphären bezeichneten Hirnteile nehmen von den Lurchen an in steigendem Maße an Mächtigkeit zu und werden bei den Säugetieren und dem Menschen zum dominierenden Teil des Gehirns.

Die Ausbildung von Windungen und Furchen vergrößert die Oberfläche des Großhirns um ein Mehrfaches. In der Hirnrinde ist die graue Substanz, die überwiegend aus Ganglienzellen besteht, gelagert. Beim Menschen beträgt die Dicke der Großhirnrinde etwa 3 mm. Beide Hemisphären werden durch Nervenfasern, die Kommissuren, miteinander verbunden.

**Zwischenhirn:** Das Zwischenhirn liegt dicht hinter beziehungsweise unter dem Großhirn. Es ist eine Schalt- und Kontrollstation, die zwischen Großhirn und den nachfolgenden Hirnabschnitten einschließlich Rückenmark vermittelt. Außerdem ist es Zentrum vegetativer Funktionen. Es reguliert beispielsweise den Blutdruck, die Körpertemperatur, den Wasserhaushalt, den Stoffwechsel und die Sexualfunktionen. Die Steuerung der Instinkthandlungen und der Hormonproduktion bilden eine wesentliche Funktion des Zwischenhirns. Am Zwischenhirn befinden sich die innersekretorischen Drüsen Hypophyse und Epiphyse. Die Hypophyse als zentrales innersekretorisches Organ regelt unter anderem die Tätigkeit der übrigen innersekretorischen Drüsen.

**Mittelhirn:** Im Dach des Mittelhirns enden ursprünglich die Sehnerven, so daß es bei den niederen Wirbeltieren ein optisches Zentrum darstellt. Bei den höheren Wirbeltieren, insbesondere den Säugetieren, tritt eine Verlagerung der Sehnerven zur Großhirnrinde ein. Tiere mit gutem Sehvermögen, wie Fische und Vögel, besitzen ein besonders stark entwickeltes Mittelhirndach. Außerdem münden im Mittelhirn, zumin-



destens teilweise, die Nervenfasern des akustischen Sinnesorgans. Als Umschaltstation spielt das Mittelhirn insbesondere bei den niederen Wirbeltieren eine beträchtliche Rolle. Bei den Säugetieren wird diese Funktion größtenteils vom Zwischenhirn übernommen. **Hinterhirn:** Aus dem Dach des Hinterhirns geht das Kleinhirn (Zerebellum) hervor, welches das Zentralorgan für Bewegungskoordination, Gleichgewichtsregulation und Muskeltonus darstellt. Außerdem verarbeitet es auch die akustischen Reize. Tiere, die besonders schnelle und komplizierte Körperbewegungen ausführen (z. B. Fische, Vögel und Säugetiere), besitzen ein stark entwickeltes Kleinhirn. Bei Lurchen, Kriechtieren und manchen Fischen mit gering entwickelter Ortsbewegung ist es dagegen verhältnismäßig klein.

**Nachhirn:** Das Nachhirn oder verlängerte Mark zeigt als einziger Gehirnabschnitt mit dem Rückenmark eine verhältnismäßig große morphologische Übereinstimmung. Eine besondere Bedeutung kommt dem Nachhirn als Steuerungszentrum der Atmung, des Blutkreislaufes und der allgemeinen Stoffwechseltätigkeit zu. Es ist also ein ausgesprochen lebensnotwendiger Hirnabschnitt. Außerdem stellt es eine Schaltstation zwischen Rückenmark und Großhirn dar. Am Nachhirn entspringen und münden auch die meisten Gehirnnerven, so beispielsweise der Vagusnerv, der zu Lunge, Herz, Darmkanal und Organen mit innerer Sekretion führt. Zentren übergeordneter geistiger Funktionen fehlen dem Nachhirn.

**Peripheres Nervensystem:** Neben dem Zentralnervensystem (Rückenmark und Gehirn), unterscheiden wir noch ein peripheres und ein vegetatives Nervensystem. Das periphere Nervensystem wird von den Nerven gebildet, die das Gehirn und Rückenmark mit den übrigen Teilen des Körpers verbinden. Entweder leiten diese Nervenfasern die Erregungen von den reizaufnehmenden Organen zum Zentralnervensystem, oder sie übermitteln die Impulse vom Zentralnervensystem zu den Erfolgsorganen (z. B. Muskeln und Drüsen). Morphologisch lassen sich die sensiblen und motorischen Nervenfasern nicht unterscheiden.

Rückenmarksnerven finden sich normalerweise in jedem Körpersegment. Sie bestehen aus beiderseitig angeordneten oberen und unteren Nervenwurzeln, die sich bei den Fischen außerhalb, bei den übrigen Wirbeltieren innerhalb des Wirbelkanals zu je einem rechten und einem linken Spinalnerven zusammenschließen (Abb. 83/1).

Die Gehirnnerven versorgen die unsegmentierten Teile des Körpers. Fische und Lurche besitzen zehn, die höheren Wirbeltiere zwölf Paar Hirnnerven. Das erste und zweite zum Groß- und Zwischenhirn ziehende Nervenpaar besteht aus den Riech- und Sehnerven. Bis auf die vom Mittelhirn ausgehenden zwei Paar Augenmuskelnerven entspringen alle übrigen Nerven am Nachhirn. Zu den wichtigsten Nerven gehören der Gesichtsnerv, der Gleichgewichts- und Hörnerv, der Geschmacksnerv sowie der Vagusnerv.

**Vegetatives Nervensystem:** Das vegetative Nervensystem kann durch den menschlichen Willen nicht beeinflusst werden. Man bezeichnet es auch als autonomes Nervensystem.

Es regelt zum Beispiel die Tätigkeit der Eingeweide, Geschlechtsorgane, Nieren, Blutgefäße und des Herzens. Bei den Wirbeltieren setzt es sich aus zwei Teilen, dem sympathischen und dem parasympathischen System zusammen. Vom Sympathikus übermittelte Impulse steigern die Körperaktivität, erhöhen die Herzleistung und beschleunigen die Blutzirkulation. Das parasympathische System, zu welchem der Vagusnerv gehört, wirkt als Gegenspieler des Sympathikus, es verringert die Herzleistung und die Blutzirkulation, regt die Verdauungsprozesse an und dämpft die Körperaktivität.

# Aus der Ökologie

Die Organismen stehen in einer engen Wechselbeziehung, in einem ständigen Stoff- und Energieaustausch mit ihrer Umwelt. Die ständige Auseinandersetzung der Tiere und Pflanzen mit ihrer lebenden und nichtlebenden Umwelt führte zu morphologischen, anatomischen und physiologischen Anpassungen der Organismen. Sie beeinflusst das Auftreten der Tiere und Pflanzen in der Natur, das Zusammenleben in Pflanzen- und Tiergemeinschaften und ihre Verbreitung auf der Erde.

Die Ökologie untersucht den Einfluß der Umweltfaktoren auf Pflanzen (Pflanzenökologie) und Tiere (Tierökologie) und bemüht sich dabei, die kausalen Zusammenhänge zu erfassen. Die Umweltfaktoren wirken nicht isoliert auf die Organismen. Sie stehen in einem innigen, schwer zu analysierenden Wirkzusammenhang und modifizieren sich gegenseitig in ihrer Wirkung auf Pflanzen und Tiere. Arbeitsobjekt des Ökologen sind also vornehmlich die Komplexe der Umweltfaktoren der Organismen oder Organismengemeinschaften am Standort in der Natur. Eine wesentliche Schwierigkeit der ökologischen Forschung besteht darin, daß die Wirkung einzelner Faktoren auf Pflanzen und Tiere nicht isoliert untersucht wird und nicht wie beim Experiment im Labor bei Variabilität eines Faktors alle übrigen wesentlichen Umweltfaktoren konstant gehalten werden können. Die Ökologie beachtet vor allem die Faktoren der Umwelt, die unmittelbar auf Tier und Pflanze einwirken: der **Temperaturfaktor**, der **Wasserfaktor**, der **Lichtfaktor**, **chemische Faktoren**, **mechanische Faktoren** und **biotische Faktoren** (Abb. 88/1).

Durch die Untersuchung der Umweltabhängigkeit von Lebensprozessen am natürlichen Standort ergeben sich enge Beziehungen zur Physiologie. Voraussetzung einer erfolgreichen ökologischen Untersuchung ist eine intensive Beobachtung der Tiere und Pflanzen in ihrer Umwelt sowie die Analyse und vergleichende Betrachtung der Bionosen.

## *Organismus und Temperatur*

Wärme ist eine wesentliche Vorbedingung für alle Lebensprozesse. Sie wird den Lebensräumen der Organismen durch die Sonnenstrahlung zugeführt. Diese beträgt an der oberen Grenze der Atmosphäre  $2 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{min}$  (Solarkonstante). Nur 43 % davon erreichen durch direkte Strahlung oder diffuse Himmelsstrahlung die Erdoberfläche. Wolkenloser Himmel, schwache oder fehlende Dunstschichten und steiler Einfall der Sonnenstrahlen erhöhen die der Erdoberfläche zugeführte Strahlungsenergie (Abb. 89/1).

Ein Teil der Strahlung wird von der Erdoberfläche reflektiert, der übrige vom Boden als Wärme absorbiert. Helle Oberflächen reflektieren einen wesentlich höheren Anteil

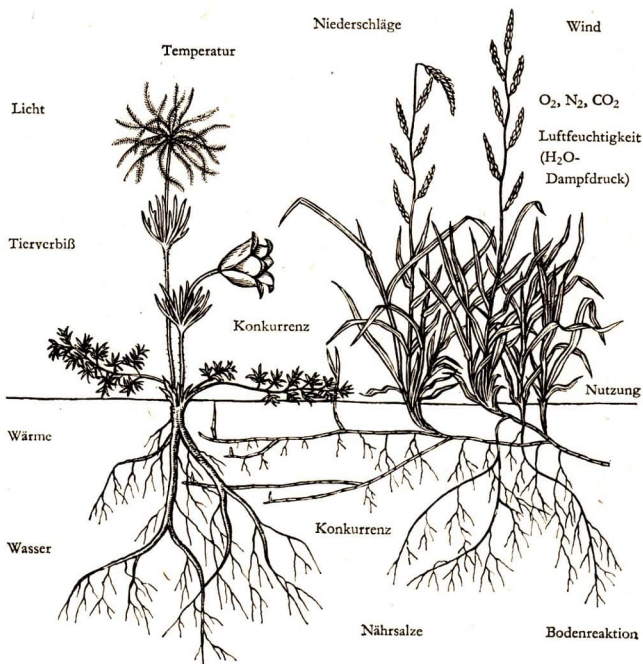


Abb. 88/1 Auf die Pflanzen einwirkende wichtige Umweltfaktoren

der erhaltenen Strahlung (Schnee 75 bis 97%) als dunkle Ackerböden (7 bis 10%), Wald und Wasserflächen (3 bis 10%).

Folgende Vorgänge bestimmen den Umsatz der an der Bodenoberfläche entstehenden Wärme:

- Ein Teil der Wärme wird in tiefere Bodenschichten abgeleitet. Bodensubstrate mit einer hohen Wärmeleitfähigkeit, einer geringen Dichte und einer geringen spezifischen Wärme leiten die Temperatur besonders gut. Wasser besitzt eine hohe spezifische Wärme. Deshalb erhitzen sich feuchte Böden bei gleicher Sonnenstrahlung nicht so stark wie trockene.

- Die Verdunstung entzieht dem Boden Wasser. Für die Verdunstung von 1 g Wasser werden 580 bis 600 cal benötigt. Durch die auftretende Verdunstungskälte bleiben feuchte Böden ebenfalls kühler als trockene.

	Temperaturen an der Bodenoberfläche (Wüstenboden)					
	8 <sup>00</sup>	9 <sup>45</sup>	12 <sup>00</sup>	13 <sup>00</sup>	14 <sup>00</sup>	15 <sup>00</sup>
trocken	23,8	45,9	64,0	65,7	65,3	63,0
feucht	21,5	33,3	40,0	41,0	41,0	38,5

– Der Boden gibt ständig Wärme an die bodennahe Luftschicht ab. Diese wird dadurch spezifisch leichter und steigt auf, während kühlere Luftmassen auf die Erdoberfläche absinken. Es kommt so zur Turbulenz und zu einem ständigen Massenaustausch der Luft, der häufig durch Schlierenbildung optisch sichtbar wird.

– In der Nacht erfolgt eine Ausstrahlung der Wärme in die Atmosphäre. Diese führt zu einer starken nächtlichen Abkühlung der Bodenoberfläche und der bodennahen Luftschicht. Besonders stark ist diese Abkühlung auf Unterlagen mit geringer Wärmespeicherung während der Sonnenstrahlung am Tage. Dazu gehören vor allem lockere, trockene Böden und meliorierte Moorböden, auf denen deshalb sehr früh Bodenfröste auftreten, welche die Obst- und Gemüsekulturen, aber auch Kartoffeln schädigen können.

Die Ausstrahlung ist dagegen auf feuchten Böden und über offenen Wasserflächen wesentlich geringer. Aufgelockerte Äcker und trockene Stellen tragen oft wegen ihrer geringeren Wärmespeicherung länger eine Schneedecke als festgefahrene Feldwege und feuchte Partien. Auch Reifbildung ist besonders an Holzzäunen, Pappdächern und Rasenflächen mit einer geringen Wärmeleitung zu beobachten.

Die Folgen der Ausstrahlung an der Bodenoberfläche werden gemildert durch die Wärmezuleitung aus tieferen Bodenschichten, durch die Rückstrahlung der Wärme aus der Atmosphäre und durch die Wärme, die bei der nächtlichen Taubildung anfällt.

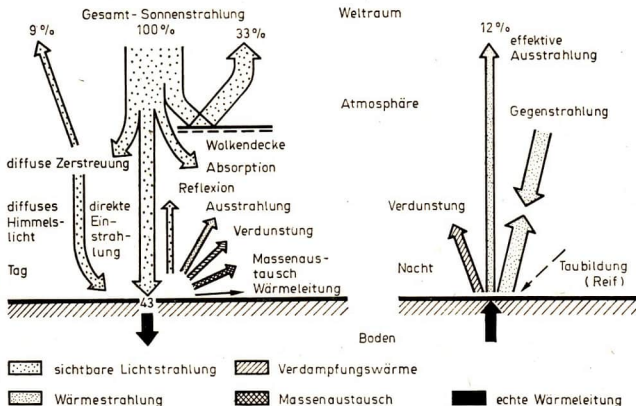


Abb. 89/1 Einstrahlung (links) und Ausstrahlung (rechts)

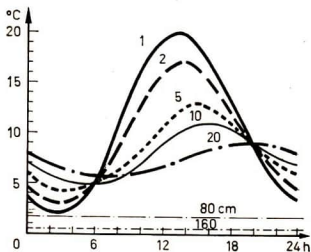


Abb. 90/1

Das Eindringen der Wärme in den Boden  
(Tagesgänge in 1, 2, 5, 10, 20, 80 und 160 cm Tiefe)

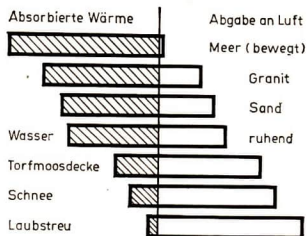


Abb. 90/2

Unterschiedliche Wärmeabsorption  
an der Erdoberfläche

Wolkenbildung und das Kronendach der Wälder setzen die nächtliche Ausstrahlung stark herab.

- ① Nimmt am Tage die Wärme von der Bodenfläche gegen die Atmosphäre hin ab, so erfolgt bei nächtlicher Ausstrahlung eine Umkehr (Inversion) der Temperaturschichtung. Die kältesten Luftmassen lagern stabil unmittelbar über der Erdoberfläche und füllen vor allem tiefegelegene Partien, wie abflußlose Mulden und Täler, aus. Es bilden sich in diesen regelrechte Kaltluftseen.
- ②

## Der Einfluß der Temperatur auf Bau und Leistung der Pflanzen

Eine jede Pflanzenart besitzt ein spezifisches **Temperaturoptimum** im Hinblick auf die **Keimung**.

Das Temperaturminimum liegt für die meisten Arten zwischen 1 und 5 °C und das Temperaturmaximum zwischen 30 und 40 °C. Jenseits dieser Grenzwerte erfolgt keine Keimung. Gleichmäßige und höhere Temperaturen führen zu einem schnellen Keimen, während niedrige Temperaturen oder auch Wechseltemperaturen eine geringere Keimschnelligkeit, dafür aber eine höhere Keimkraft bewirken. Wechselnde Temperaturen sind aber gerade für die Biotope der Pflanzen im Freien charakteristisch.

Das **Stoffwechselgeschehen**, das Zusammenwirken von Photosynthese und Atmung und damit die Stoffproduktion, sind ebenfalls stark temperaturabhängig. Im Hinblick auf die Assimilation besitzen die Pflanzen beim Gleichbleiben der übrigen Wachstumsfaktoren ebenfalls eine arteigene Optimumskurve (s. auch S. 139). Da die Atmung mit zunehmender Temperatur bis 50 °C ansteigt und dann plötzlich abbricht, ist die Kohlendioxid-Absorption und damit die Stoffproduktion nicht bei höchsten Tagestemperaturen, sondern bei geringerer Wärme am größten, wenn man die Zufuhr der gleichen Lichtenergie voraussetzt. Nach kühlen Nächten erreicht sie bei optimalen Lichtverhältnissen für die Photosynthese in den Morgenstunden das 30fache gegenüber den frühen Nachmittagsstunden mit den höchsten Tagestemperaturen. Lichtholzarten können bei Höchsttemperaturen von 25° bis zu 50 % der erzeugten Assimilate sofort wieder veratmen. Die Bilanz heißer Sommertage wird noch wesentlich ungünstiger, wenn wir daneben die Atmungsverluste in warmen Sommernächten berücksichtigen.



Besonders hoch ist deshalb die Kohlenhydratspeicherung an warmen Strahlungstagen mit kühlen Nächten, wie sie in unserer Republik vor allem im Frühsommer und Spätsommer bis in den Herbst (Kartoffel und Rübe) hinein auftreten.

Extrem niedrige und extrem hohe Temperaturen beeinflussen nicht nur die verschiedenen Leistungen, sie schädigen den pflanzlichen Organismus und führen schließlich zum Absterben.

Manche Pflanzen erleiden bei Minustemperaturen Frostschäden und schließlich den Eistod. Die sich in den Zellen bildenden Eiskristalle zerstören deren Struktur. Die Widerstandsfähigkeit der Pflanzen gegenüber tiefen Temperaturen ist artspezifisch verschieden. Junge und saftige Triebe erfrieren leichter als ältere. Gesunde, kräftig entwickelte Pflanzen sind widerstandsfähiger als schwache.

Die Frosthärte der einzelnen Arten ändert sich mit der Jahreszeit. Diese Pflanzenarten durchlaufen im Herbst einen Frosthärtungsprozeß. Kühle Herbsttemperaturen reduzieren den Atmungsprozeß, so daß bei guten Lichtverhältnissen ein beträchtlicher Assimilationsüberschuß entsteht, der zur Erhöhung der Zuckerkonzentration im Zellsaft führt. Dadurch wird dem Plasma Wasser entzogen, aber auch das Ausfrieren des Wassers und die Eiskristallbildung in der Zelle werden gehemmt (Gefrierpunktniedrigung). Beide Prozesse erhöhen die Frosthärte. Besonders groß ist deshalb die Frostgefahr im Herbst (Frühfröste), wenn der Frosthärtungsprozeß noch nicht abgeschlossen ist und im Frühjahr (Spätfröste), wenn nach vorübergehenden wärmeren Temperaturen bereits eine „Verwöhnung“ eingesetzt hat.

Da die Pflanzen auch bei Frost transpirieren, der gefrorene Boden aber eine Wasseraufnahme verhindert und gefrorenes Wasser in den Leitungsbahnen den Wassertransport blockiert, kann es im Winter zu echten Trockenschäden kommen (Frosttrocknis). Der Laubfall unserer Bäume ist vor allem ein Schutz gegen die Frosttrocknis.

Früh-, vor allem aber Spätfröste richten große Schäden im Obst- und Gemüsebau an, zu deren Vermeidung folgende Maßnahmen beitragen:

- Meidung ausgesprochener Frostlagen, wie abflußlose Mulden und Talsohlen,
- Anbau frostresistenterer Arten und Sorten in kühleren Gebieten,
- Abdeckung der Kulturen. Kunststoffhauben und Folienzelte setzen die nächtliche Ausstrahlung herab und verhindern den die Bodenoberfläche abkühlenden Luftmassenaustausch am Tage (Vorsicht vor Überhitzung an wärmeren Frühlingstagen).
- Frostberegnung. Bei Gefriertemperaturen bildet sich durch die Beregnung auf dem Vegetationskörper der Pflanze eine Eisschicht, die außen naß ist. Die Temperatur sinkt dadurch an der Pflanze nicht unter 0 °C. Beim Gefrieren von 1 g Wasser werden 80 cal Schmelzwärme frei.
- Frosträuchern. Durch Verbrennen stark rauchender Substanzen (Abfallprodukte der Erdölverarbeitung) bildet sich eine dichte Rauchsicht, die die nächtliche Ausstrahlung herabsetzt.
- Heizung. Durch Kohle- und Ölöfen werden die Obst- und Gemüseanlagen bei Frostgefahr künstlich erwärmt. Diese Maßnahme ist wirksam, aber sehr teuer (500 bis 1000 M je Hektar in einer Nacht).
- Luftumwälzung. Große Ventilatoren durchmischen die Luft und verhindern einen Kaltluftstau in Bodennähe.

③

④

⑤

## Der Einfluß der Temperatur auf wichtige Lebensprozesse der Tiere

Tiere besitzen in sehr unterschiedlichem Ausmaß die Fähigkeit zu einer hohen Eigenproduktion an Wärme. Ihre Quellen sind dissimilatorische Stoffwechselvorgänge (s. S. 206 ff.). Die Höhe der Produktion an Eigenwärme sowie die Leichtigkeit der Wärmeübertragung zwischen Organismus und Umwelt bestimmen zwei thermobiologische

Typen, die Wechselwarmen und die Gleichwarmen. Vögel und Säuger sind Gleichwarme, alle übrigen Tiere sind Wechselwarme. Die Bereiche lebensfördernder Außentemperaturen können bei den einzelnen Arten und Entwicklungsstadien sehr unterschiedlich sein. Innerhalb erträglicher Temperaturgrenzen werden alle im Körper ablaufenden physiologisch-chemischen Vorgänge vom jeweiligen Temperaturzustand beeinflusst. Auch im biologischen Bereich hat sich die van't Hoffsche Regel bestätigt, wonach eine Erhöhung der Temperatur um  $10^{\circ}\text{C}$  die Geschwindigkeit der Stoffwechselvorgänge auf das Doppelte bis Dreifache steigert.

Diese Tatsache besitzt für wechselwarme Tiere Bedeutung, da sie in hohem Maße von der Umgebungstemperatur abhängig sind. Die Temperaturabhängigkeit kann als Kurve dargestellt werden. Der Verlauf dieser Gedeihkurven ist bei den einzelnen Arten entsprechend der unterschiedlichen Zusammensetzung ihrer Eiweiße und ihrer Anpassung an die verschiedenen Lebensräume verschieden (Abb. 92/1).

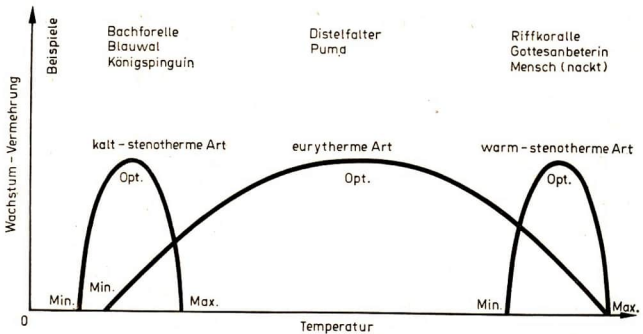


Abb. 92/1 Gedeihkurve von Tieren mit unterschiedlicher Temperaturabhängigkeit

Relativ einheitlich verläuft die obere Grenze der Körpertemperatur. Bei den meisten Vielzellern liegt sie bei etwa  $+50^{\circ}\text{C}$ , da je nach Tierart bei  $40$  bis  $60^{\circ}\text{C}$  die ersten Eiweiße ausfallen und der Stoffwechsel gestört wird. Dies führt zu einer Wärmestarre und stets zum Tod des betroffenen Individuums, da die Gerinnung der Eiweiße ein irreversibler Vorgang ist.

Die untere Grenze liegt für Wechselwarme um  $0^{\circ}\text{C}$ , kann aber auch extrem tiefe Werte erreichen. Manche Wechselwarme, vor allem tropische Arten, sterben bereits bei über dem Gefrierpunkt liegenden Temperaturen; Honigbiene zwischen  $-1$  und  $-8^{\circ}\text{C}$ , Stubenfliegen  $-10^{\circ}\text{C}$ , amerikanische Schabe bei  $-15^{\circ}\text{C}$ .

Bei  $0^{\circ}\text{C}$  ist der Stoffwechsel weitgehend stillgelegt. Kälteschäden hängen vor allem vom Wassergehalt, der Salzkonzentration, dem Entwicklungsstadium und der Einwirkungsdauer tiefer Temperaturen ab. Sie sind eine Folge von Gewebszerreißungen, die bei der Eisbildung im Körper entstehen. Warmblütige werden bereits geschädigt, wenn die Körpertemperatur auf  $15$  bis  $20^{\circ}\text{C}$  absinkt.

**Untere Grenze der Außentemperaturen, die mindestens eine Stunde ohne gefährliches Absinken der Körpertemperatur ausgehalten wird**

Art	Außentemperatur °C	Differenz zwischen Außen- und Rektaltemperatur, °C
Mensch, nackt	— 1	38
Meerschweinchen	— 15	55
Ratte	— 25	65
Sperling	— 30	70
Kaninchen	— 45	80
Huhn	— 50	90
Eisfuchs	— 80	120
Gans	— 90	130
Ente	— 100	140

**Formen der Wärmeregulation**

Art der Regulation	Mechanismus der Regulation	individuelle Regulation	soziale Regulation
ethologisch	Ausnutzung der Umwelt Nestbau	Ortsveränderung Körpereinstellung (Helioregulation)	Zusammenrücken Nestbau Isolierung
morphologisch- physiologisch	Änderung von Körperform und -farbe	Körperhaltung Aufplustern Farbänderungen	Kompaßnest
physikalisch	Lüftung Verdunstung	Fächeln Atmen Schwitzen	Fächeln
chemisch	Stoffwechsel (Chemoregulation)	Verbrennung	Verbrennung

Verschiedene Möglichkeiten zur Wärmeregulation äußern sich auch in speziellen Anpassungen. So kann zum Beispiel eine Beziehung zwischen Körperoberfläche und Körpermasse in Abhängigkeit von der Außentemperatur beobachtet werden. Größenregel: Innerhalb einer Art verfügen die Bewohner der kälteren Klimaregionen über durchschnittlich höhere Körpergröße als die Populationen wärmerer Bereiche. Bei geometrisch ähnlichen Körpern weist der mit dem größeren Volumen die relativ kleinere Oberfläche und damit geringere Wärmeabgabe auf (Rotwild, Bären, Wildschwein). Proportionsregel: Die Körperanhänge (Extremitäten, Schwänze, Ohren, Schnäbel) werden innerhalb einer Art und bei nahe verwandten Arten in wärmeren Bereichen relativ beziehungsweise absolut länger.

Besonders die Beschaffenheit der Körperdecke (Dicke, Fettdepots, Schweißdrüsen, Haar- und Federkleid) als Organ der Wärmefang und -abgabe beeinflusst die Leistungen der Wärmeregulation. So zeigen alle in den gemäßigten Zonen lebenden

Warmblütigen einen regelmäßigen Wechsel ihres Haar- oder Federkleides, das sich in Dichte und Färbung als Sommer- und Winterkleid unterscheidet.

Die Ausbildung des Winterkleides wird dabei nicht durch die direkte Einwirkung niedriger Temperaturen herbeigeführt, sondern schon vor Eintritt der zu erwartenden Temperaturerniedrigung im Winter durch Reize ausgelöst, die von der Tageslichtlänge (Photoperiode) ausgehen.

In der periodisch wechselnden Tageslichtlänge im Verlaufe der Jahreszeiten besitzen Tiere und Pflanzen einen exakten Zeitgeber, der wichtige physiologische Funktionen des Organismus mit der Außenwelt in Einklang bringt. Auch der Winterschlaf mancher Säugetiere (Igel, Haselmaus, Hamster, Murmeltier) wird durch die jahreszeitlich veränderte Tageslichtlänge ausgelöst, wobei die Temperatur nur als sekundärer Faktor wirkt. Er ist durch eine drastische Senkung des Stoffwechsels, der Atemfrequenz, der Herztätigkeit und der Reaktion auf äußere Reize gekennzeichnet. Die verringerte Wärmeproduktion führt zu einem starken Absinken der Körpertemperatur, die auf  $+ 4^{\circ}\text{C}$  einreguliert wird. Drohender Unterkühlung durch zu niedrige Außentemperaturen wird mit Beschleunigung des Stoffwechsels, Erwachen und Nahrungsaufnahme entgegengewirkt.

Eichhörnchen, Dachs und Bär verfallen in einen Zustand der Winterruhe. Darunter versteht man einen Ruhezustand, der öfters von Aktivitätsphasen unterbrochen wird und bei dem die Körpertemperatur nicht wesentlich herabgesetzt ist.

Wechselwarme Wirbeltiere suchen vor dem Eintritt der Kälteperiode Biotope auf, die vor Frostschäden schützen, und verfallen dort in Kältestarre. Viele Insekten überdauern ungünstige Temperaturen und Außenbedingungen in einem Zustand der Entwicklungsruhe, der ebenfalls lange Zeit vor Eintritt ungünstiger Temperaturbedingungen durch die Photoperiode ausgelöst wird (Überwinterung als Ei, Larve, Puppe, Imago).

## Jahreszeiten und Phänologie

Wachstum und Entwicklung der Pflanzen sind stark von der Witterung, vor allem vom Temperaturverlauf der einzelnen Jahre abhängig. Deshalb eignen sich die Kalendertermine der Jahreszeiten nicht für die Kennzeichnung der Entwicklungsphasen der Pflanzen. Temperaturwerte werden zur Charakterisierung und Bestimmung wichtiger Phasen und Stadien der pflanzlichen Entwicklung benutzt. So umfaßt die Vegetationsperiode eines Ortes alle Tage mit einer Tagesmitteltemperatur von mehr als  $10^{\circ}\text{C}$ . Im Obst- und Gemüsebau werden mit Hilfe der Temperatursummen der Blühbeginn oder die Erntereife von Kulturpflanzen bestimmt. Die Temperatursumme ergibt sich aus der Addition aller Tagesmitteltemperaturen während eines bestimmten Zeitabschnittes (Vegetationsperiode) oder von einem Startpunkt (1. Januar) bis zum Eintritt einer Entwicklungsphase.

Mit der Erforschung der Beziehungen zwischen der Witterung und der pflanzlichen Entwicklung beschäftigt sich die Phänologie.

Mehr als 1200 ehrenamtliche Mitarbeiter des Hauptamtes für Klimatologie der DDR beobachten alljährlich an ausgewählten Wild- und Kulturpflanzen den Eintritt wichtiger Entwicklungsstadien, wie Auftreten der ersten Blüten, Vollblüte, Auftreten der ersten Blätter, volle Belaubung, Auftreten der ersten reifen Früchte, Laubfärbung und Laubfall.

Das umfangreiche Beobachtungsmaterial wird im Hauptamt in mannigfaltiger Weise verarbeitet. Zwanzigjährige Mittelwerte des Eintrittsdatums der Entwicklungsstadien



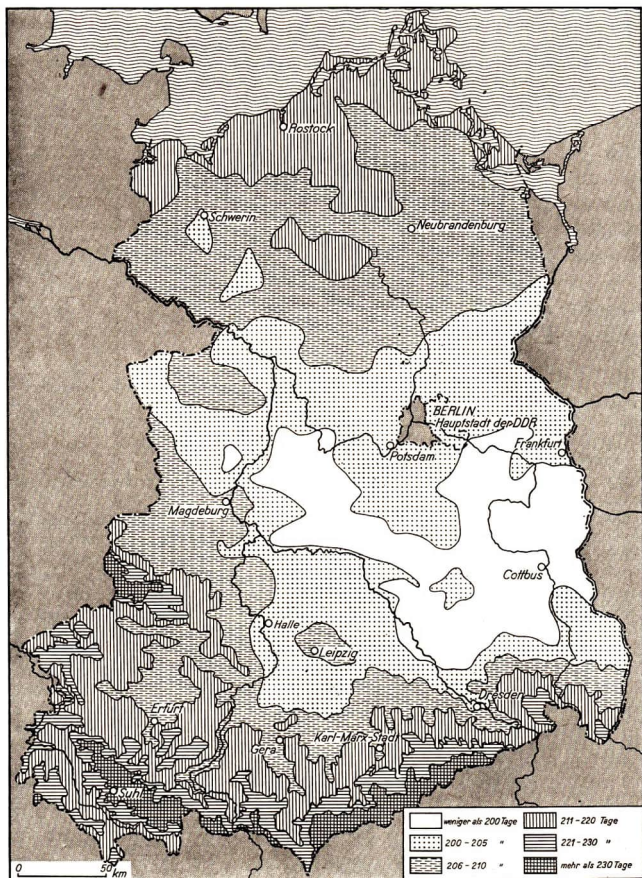


Abb. 95/1

Beginn der Winterernte in der DDR (Jahresmittel 1947 bis 1956)



für alle Beobachtungsstationen ermöglichen die Entwicklung phänologischer Karten für das Gebiet der DDR, die die Klimadifferenzierung in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben recht objektiv widerspiegeln.

Mit Hilfe der phänologischen Stadien kann man in folgender Weise phänologische Jahreszeiten unterscheiden:

Vorfrühling	— Erste Blüten des Schneeglöckchens
Erstfrühling	— Erste Blüten der Sal-Weide
Vollfrühling	— Erste Blüten des Apfels
Frühsommer	— Vollblüte des Winterroggens
Hochsommer	— Erste Blüten der Sommer-Linde
Spätsommer	— Ernte des Winterroggens
Frühherbst	— Erste reife Früchte der frühreifen Pflaume
Vollherbst	— Erste reife Früchte der Roßkastanie
Spätherbst	— Laubfärbung der Stiel-Eiche
	— Aufgang des Winterweizens

Die Phänologie besitzt für die Landwirtschaft eine große Bedeutung. Sie erarbeitet Grundlagen zur Erforschung der natürlichen Anbaubedingungen der Kulturpflanzen und besserer Nutzungsmöglichkeiten der Anbaugebiete. Das allgemeine Ziel ist, jede Kulturpflanze in die für sie am besten geeignete Gegend zur Erzielung eines Höchst-ertrages zu bringen.

Einige Beispiele sollen uns die vielfältigen Anwendungsmöglichkeiten der Phänologie in der Landwirtschaft vor Augen führen:

Die langjährigen Mittelwerte der Zeitdauer von der Vollblüte bis zur Ernte des Winterroggens ermöglichen zum Beispiel bereits zur Blütezeit dieser Pflanze eine vorsichtige Bestimmung des Erntetermines (Bezirk Frankfurt/O 42 bis 48 Tage, Bezirk Potsdam 50 bis 52 Tage nach der Vollblüte), so daß der Einsatz der Arbeitskräfte und der Erntemaschinen rechtzeitig vorgeplant werden kann. Die Phänologie hat für alle Landschaften der DDR die für den Zwischenfruchtanbau zur Verfügung stehende Zeitdauer von der Winterraps- bzw. Winterroggenernte bis zum Ende der Vegetationsperiode herausgearbeitet (z. B. Insel Rügen 90 bzw. 70 Tage, Bezirke Leipzig und Potsdam 110 bzw. 95 Tage). Zwischenfrüchte mit geringer Vegetationszeit (Sonnenblumen, Lupinen, Weißer Senf) eignen sich besonders für die Gebiete mit kurzer Zeitdauer, während in den Gebieten mit langer Dauer von der Hauptfruchternte bis zum Spätherbst noch Feldgemüse (Blumenkohl, Erbsen und Mohrrüben) als Zwischenfrüchte angebaut werden können.

Die Hauptbekämpfung des Kartoffelkäfers ist während der Löwenzahnblüte durchzuführen; zu dieser Zeit kommen die Käfer ausgehungert aus dem Boden und fressen die Blattrippen der Kartoffeln kahl. Das langjährige Mittel dieses Blühtermins gibt der Landwirtschaft in den einzelnen Landschaften die zeitliche Orientierung für die Vorbereitung der Bekämpfungsmaßnahmen. Wenn die ersten Blüten des Spitzahorns erscheinen, ist der Rapsglanzkäfer zu bekämpfen. Er sticht dann die Blütenknospen des Rapses an und legt seine Eier ab. Eine Bekämpfung zur Blütezeit des Rapses ist verboten, um die Bienen nicht zu schädigen. Der richtige Zeitpunkt zur Bekämpfung der Rübenfliege ist gekommen, wenn die Roßkastanie erblüht.

⑦

⑧

Das Wasser besitzt für alle Lebensprozesse, vor allem für den Stoffwechsel der Organismen als Bestandteil biochemischer Vorgänge, als Lösungs- und Quellungsmittel und als Transportmittel eine große Bedeutung. Der Wasserfaktor bestimmt deshalb im Zusammenwirken mit anderen Standortfaktoren wesentlich die Leistungen der Tier- und Pflanzenkörper, ihren Bau und die Verbreitung der Lebewesen auf der Erde. Eine ausgeglichene Wasserbilanz ist eine wichtige Voraussetzung für eine hohe Stoffproduktion.

### Evaporation und Transpiration

Feuchte Körper geben durch Verdunstung ständig Wasser an die Atmosphäre ab. Bei starkem Sättigungsdefizit der Luft ist dieser Verdunstungssog stark. Mit zunehmender Wasserdampfsättigung verringert sich die Verdunstung, bis sie schließlich bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 100 % völlig unterbleibt. Diese Verdunstungskraft der Atmosphäre besitzt großen Einfluß auf den Wasserhaushalt der Pflanzen. Sie bewirkt auf rein physikalischem Wege ohne nennenswerten Energieaufwand durch die Pflanze den Wasser- und Stofftransport von den Wurzeln durch den Sproß bis in die Blätter.

Während bei den Thallophyten die Wasserabgabe und -aufnahme durch den wechselseitigen Ausgleich des Sättigungsdefizits der Luft und der Saugkraft des Pflanzenkörpers zustande kommt, besitzen die höheren Pflanzen in ihrem Abschlußgewebe (Kutikula, Borke) und im Spaltöffnungsapparat einen Schutz gegen Wasserabgabe bzw. ein Regulationssystem für die Verdunstung.

Die Verdunstung an der Oberfläche der Pflanzen ist durch die Ausbildung einer Kutikula und verstärkter Epidermisaußenwände äußerst gering. Wesentlicher für den Stoffwechsel der Pflanzen ist die Wasserabgabe durch die Spaltöffnungen der Blätter. Auf den Blattunterseiten kommen auf einen Quadratmillimeter 100 bis 1000 Spaltöffnungen, die etwa 1 bis 3 % der Fläche ausmachen. Die Transpiration durch die Spaltöffnungen ist abhängig von der Wasserversorgung der Pflanze und dem Sättigungsdefizit der Luft. Im trockenen, heißen Wüstenklima bleiben die Spaltöffnungen der Pflanzen, die mit ihren Wurzeln Anschluß an das Grundwasser erlangen (Oasen), weit geöffnet, und die Transpiration erreicht hier die höchsten Werte überhaupt. In der wasserdampfgesättigten Atmosphäre des tropischen Regenwaldes ist dagegen bei geöffneten Spaltöffnungen die Transpiration relativ gering.

Je nach der Wasserversorgung lassen sich an den Pflanzen verschiedene Tagesgänge der Transpiration beobachten. Steht den ganzen Tag über genügend Wasser zur Verfügung, so verläuft die Transpiration proportional zur Evaporation. Erhöht das starke Sättigungsdefizit der Luft in den Mittagsstunden die Verdunstung, ohne daß diese durch den Wassernachschub aus den Wurzeln voll ausgeglichen werden kann, so kommt es zu einem teilweisen Schluß der Spaltöffnungen und damit zu einer Verminderung der Transpiration. Auf stärkeren Wassermangel reagieren die Spaltöffnungen mit Spaltenschluß, so daß es oft zu einem starken Rückgang der Transpiration um die Mittagszeit kommt. Bei extremer Trockenheit öffnen sich die Spaltöffnungen auch in den Morgen- und Abendstunden nicht.

Die Transpiration ist artspezifisch, so daß die Arten eines Standortes ein recht unterschiedliches Transpirationsverhalten besitzen. Auch die einzelnen Pflanzengemeinschaften weisen eine recht unterschiedliche Transpiration auf (s. Tab. S. 98 o.). Waldbestände zeichnen sich durch eine recht hohe Verdunstung aus. Sie geben durch die Transpira-

tion einen relativ hohen Anteil der Niederschläge an die Atmosphäre zurück. In Trocken- gebieten kann der Grundwasserspiegel und der Pegelstand der Flüsse bei Aufforstun- gen merklich absinken, während eine Entwaldung zum Anstieg der Bodenfeuchtigkeit führt.

#### Jährlicher Wasserverbrauch einiger Pflanzenbestände (mm/Niederschlag je Hektar)

15jähriger Jungwald	etwa 220–350
30- bis 50jähriger Wald	etwa 240–600
100jähriger Altbestand	etwa 100–450
Krautschicht auf feuchtschattigem Waldboden	etwa 60
Trespen-Trockenwiese	etwa 190
Glatthafer-Frischwiese	etwa 320
Naßwiese	etwa 1 160

Deutliche Beziehungen bestehen auch zwischen dem Wasserentzug und der Stoff- produktion. Eine Erhöhung der Stoffproduktion, etwa durch Düngung, führt zu einem stärkeren Wasserverbrauch am Standort. Auf nährstoffarmen Feuchtwiesen erzielt man deshalb durch gute Nährstoffversorgung bis zu einem gewissen Grade eine boden- entwässernde, meliorierende Wirkung.

#### Wasserverbrauch (in g) zur Erzeugung von 1 g Trockensubstanz

Flachs	905	Weizen	435	Eiche	344	Fichte	231
Kartoffel	636	Rübe	397	Birke	317	Buche	169
Sonnenblume	569	Mais	368	Kiefer	300		

#### Die Wasserbilanz

Die Wasseraufnahme, die Wasserleitung und die Transpiration der Pflanze sind Teil- vorgänge ihres Wasserhaushaltes. Sie müssen aufeinander abgestimmt sein und ergeben in ihrem Zusammenwirken die Wasserbilanz. Ist die Wasseraufnahme stärker als die Transpiration, kommt es zur Wasserspeicherung oder zur Guttation. Überwiegt ständig die Verdunstung, so welken die Pflanzen und sterben ab.

Bei Sonnenschein steigt im allgemeinen der osmotische Wert der Zellen durch die stärkere Verdunstung gegen Mittag an, während er am Nachmittag wieder abfällt. Bei bedecktem Wetter läßt sich dieser Tagesgang kaum feststellen. Schwankungen in der Wasserbilanz während der Vegetationsperiode, hervorgerufen durch Trockenperioden oder niederschlagsreiche Zeiten, erkennt man ebenfalls an der entsprechenden Verände- rung des osmotischen Wertes (s. S. 175 ff).

#### Die Anpassung der Pflanzen an unterschiedliche Feuchtigkeitsbedingungen

**Trockene Standorte.** Etwa die Hälfte der Landoberfläche sind niederschlagsarme Gebiete, und auch in den anderen Landschaften sind trockene Standorte häufig. Die Pflanzen haben sich in mannigfaltiger Weise an Wassermangel angepaßt.

**Einhährige** (Therophyten) und Geophyten weichen Trockenperioden an ihren Stand-

orten aus. Sie assimilieren bei Niederschlägen recht stark und speichern Reservestoffe. Die Trockenzeiten überstehen sie in Samenform oder in Form ihrer im Erdboden liegenden, vor starker Verdunstung geschützten Knollen, Zwiebeln oder Rhizome.

**Tiefwurzler** können sich in Trockengebieten behaupten, weil ihr Wurzelwerk Anschluß an das Grundwasser erhält (Wurzeltiefgang bis zu 30 m). Diese Arten besitzen meist keine ausgesprochenen morphologischen Anpassungen an die Trockenheit. Sie transpirieren und assimilieren in der Regel sehr stark und weisen eine hohe Stoffproduktion auf (Oasenvegetation). Sie sind im eigentlichen Sinne keine Trockenpflanzen.

**Sukkulente** entwickeln ein spezielles Wassergewebe, in dem sie Feuchtigkeit speichern. Riesenkakteen, die eine Höhe von 12 bis 20 m erreichen, enthalten über 3000 Liter Wasser. Mehr als 90 % ihrer Frischmasse besteht dabei aus Wasser. Sie sind in der Lage, ein bis zwei Jahre und noch länger ohne Wasseraufnahme auszukommen und können 60 bis 70 % ihres Wassergehaltes ohne Schaden verlieren. Die starke Reduzierung der transpirierenden Oberfläche (Kugel- und Säulenform), eine mehrschichtige, derbwandige Epidermis mit mächtiger Kutikula und einer sehr geringen Anzahl von Spaltöffnungen, die häufig eingesenkt sind, setzen die Verdunstung stark herab. Ein weit ausladendes, flach unter der Bodenoberfläche verlaufendes Wurzelsystem ermöglicht eine intensive Ausnutzung auch spärlich fallender Niederschläge. Sukkulente bewohnen Gebiete mit starken Trockenzeiten und zeitweiligen, teilweise reichlichen Niederschlägen. Bekannt sind die Kakteenwüsten in Mittelamerika und die Sukkulentenwüste in Südafrika.

Eine stark morphologische und anatomische Anpassung an Trockenstandorte besitzen auch die **dürreharten Pflanzen**. Sie zeichnen sich durch ein mächtig entwickeltes

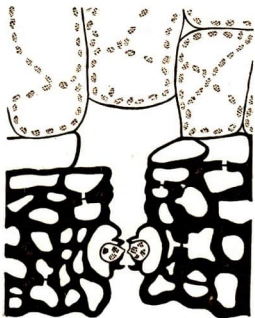


Abb. 99/1  
Querschnitt durch die Epidermis einer Kaktsee

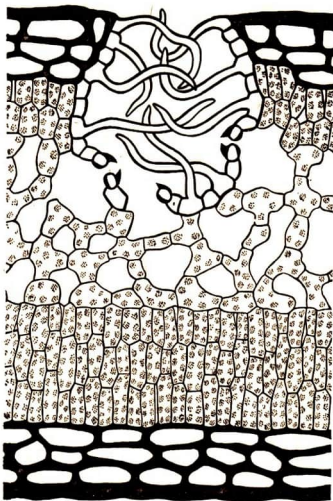


Abb. 99/2  
Querschnitt durch das Blatt einer Hartlaubpflanze (Oleander)



Wurzelsystem aus, um dem Boden auch geringe Mengen pflanzenverfügbaren Wassers zu entziehen. Die Wurzelmasse ist bei den **Xerophyten**, verglichen mit den oberirdischen Organen, wesentlich größer als bei den **Mesophyten** und **Hygrophyten**. Die Gräser der Steppengebiete entwickeln ein intensives Wurzelsystem, das den Boden durchzieht.

Besonders ausgeprägt sind Einrichtungen zur Herabsetzung und Regulation der Verdunstung. Dürreharte Xerophyten besitzen oft stark reduzierte verdunstende Oberflächen (kleine nadelförmige, schuppenartige, schmale, borstliche oder zu Dornen umgewandelte Blätter). Das Assimilationsgewebe wird durch eine dickwandige, zuweilen mehrschichtige Epidermis mit einer starken Kutikula abgeschlossen und kann zusätzlich noch eine Wachs-, Harz- oder Kalkschicht tragen.

Dichter Besatz mit abgestorbenen Haaren schafft auf den filzigen Blättern ein Luftpolster, das die Transpiration ebenfalls stark herabsetzt. Die Anzahl der Spaltöffnungen dürrerharder Xerophyten ist wesentlich größer als bei Mesophyten und Hygrophyten. Sie liegen aber meist einzeln oder zu mehreren in Gruben eingesenkt, so daß die Wasserdampfabgabe an die Außenluft auch bei geöffneten Stomata relativ gering ist. Hinzu kommt, daß vor allem die Steppengräser ihre Blattspreiten zusammenrollen oder falten können, wodurch sie nicht nur die Transpiration noch stärker einschränken, sondern bei Niederschlägen auch recht schnell eine intensive Assimilation aufnehmen können. Recht charakteristisch ist für die dürrerharten Xerophyten die Bildung von Sklerenchym im Blattgewebe, das die Blätter versteift und äußere Welkungserscheinungen bei stärkerer Austrocknung verhindert.

#### Anzahl der Spaltöffnungen je mm<sup>2</sup> bei verschiedenen ökologischen Pflanzengruppen

Dürreharte Wüstenpflanzen	129	Wasser- und Sumpfpflanzen	61
Hochmoorpflanzen	114	Waldschattenpflanzen	46
Waldrandpflanzen	83	Sukkulente Wüstenpflanzen	45

**Feuchte und nasse Standorte.** Pflanzen dieser Standorte, vor allem solche, die in einer sehr wasserdampfgesättigten Atmosphäre leben (Unterwuchs des tropischen Regenwaldes), werden **Hygrophyten** genannt. Sie besitzen Strukturen, die eine Transpiration erleichtern, damit bei dem relativ geringen Sättigungsdefizit der Luft der Stofftransport im Pflanzenkörper aufrechterhalten bleibt. Die Blätter erreichen eine beträchtliche Größe, und zuweilen vergrößern geflügelte Sprosse (Blut-Weiderich, Geflügelte Braun-

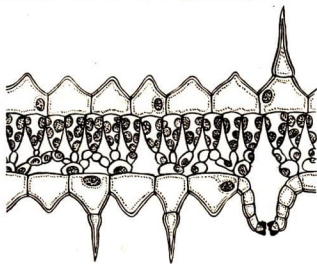


Abb. 100/1

Querschnitt durch das Blatt einer tropischen Schattenpflanze mit Epidermis, Palisadenzellen Schwammparenchym und Spaltöffnung



wurz) die transpirierende Oberfläche. Die Kutikula ist stark reduziert, und es kann zur papillenartigen Ausstülpung der dünnwandigen Epidermiszellen und damit zur Vergrößerung der transpirierenden Fläche kommen. Die Spaltöffnungen liegen frei oder sind sogar nach außen vorgewölbt (Abb. 100/1). Das Wurzelsystem der Hygrophyten ist nicht so stark entwickelt wie bei den Meso- und Xerophyten.

Es gibt in der Natur alle Übergänge zwischen den beiden extremen Formen und den Mesophyten. Sogar im gleichen Baum zeigen die ständig dem Sonnenlicht ausgesetzten Blätter xeromorphe Strukturen, während die beschatteten Blätter im Inneren der Krone oder des Waldes stärker hygromorph gebaut sind. Häufig unterscheiden sich die Blätter des Stockausschlages an einem Baumstumpf in Größe und Aussehen beträchtlich von den Blättern der Baumkrone des ehemaligen Altbaumes. Sie sind stärker hygromorph, weil das beträchtliche Wurzelwerk des Stumpfes große Wassermengen zur Verfügung stellt. Man kann experimentell durch Aufzucht von Pflanzen gleicher Arten unter extrem trockenen bzw. feuchten Bedingungen die Ausbildung der Blätter und Wurzeln beeinflussen und xero- bzw. hygromorphe Strukturen erzielen.

**Verhältnis von Wurzel- und Sproßproduktion bei Anzucht von Inkarnatkiele auf Böden mit 40 % und 80 % Wassergehalt in der Zeit vom 1. 8. bis 4. 9.**

	Gesamtzuwachs	Blatt (%)	Stengel (%)	Wurzel (%)
Trockenpflanzen	83,60 mg	30,7	27,7	41,7
Feuchtpflanzen	128,70 mg	49,8	21,3	28,9

(12)

(13)

## Der Einfluß des Faktors Wasser auf die Tiere

Abgesehen von Tieren, deren Lebensraum Wasser ist und dem sie sich durch vielfältige Körperformen und physiologische Funktionen angepaßt haben (Fortbewegung, Fortpflanzung, Atmung), sind alle Tiere gezwungen, ständig Wasser aufzunehmen, um ihre Stoffwechselvorgänge aufrechtzuerhalten. Es genügt bereits für viele Tiere, das in der Nahrung enthaltene Wasser zu verwerten. Die Größe des Wasserbedarfs wird unter anderem durch den Wasserverlust des Tieres bestimmt. Eine ständige Wasserabgabe erfolgt durch Exkretion, Defäkation, Verdunstung und Atmung. Der Wasserverlust wird wesentlich beeinflusst durch die Umgebungstemperatur, die relative Luftfeuchte und durch das physiologische Vermögen, die Wasserbilanz im Körper zu regulieren. Dabei spielt die Beschaffenheit der Körperoberfläche eine besondere Rolle. Entsprechend ihrer Biotopbindung kann zwischen Feucht- und Trockenlufttieren unterschieden werden. **Feuchtlufttiere** können nur in dampfgesättigter Luft leben oder höchstens vorübergehend in trockener Luft existieren (hygrophile Tiere). Ihnen fehlt ein Verdunstungsschutz völlig, oder er ist nur schwach entwickelt (fast alle Bodentiere, manche Insekten, einige Wirbeltiere). **Trockenlufttiere** halten trotz des starken Feuchtigkeitsgefälles zwischen innerem und äußerem Milieu ihren Wasserhaushalt durch die Wirksamkeit ihres Verdunstungsschutzes und die Drosselung der Wasserverluste durch Darm und Exkretionsorgane aufrecht. Besonders wirksame Einrichtungen zum Verdunstungsschutz sind Hautverhornung, Chitinpanzer, Gehäusebildungen. Manche Trockenlufttiere sind sogar völlig unabhängig von der Zufuhr flüssigen Wassers. Sie gewinnen es durch Verbrennung organischer Stoffe im Organismus.

(14)

## Abfolge von Rasengemeinschaften

	Seggen- Naßwiesen	Kohldistel- Feuchtwiesen
Pflanzen- arten	Schlanke Segge, Sumpf-Segge, Braun- Segge, Gilb-Weiderich, Sumpf-Labkraut	Kohl-Kratzdistel, Brustwurz, Bach- Nelkenwurz, Sumpf- Dotterblume
Wasser- versorgung der Böden	Grundwasser oft bis zur Erdoberfläche	die oberen Dezimeter meist grundwasserfrei, aber Bodenkapillaren stark mit Wasser gefüllt
Wurzel- ausbildung in Abhängig- keit von der der Wasser- versorgung	geringe Entwicklung des Wurzelsystems, oft Rhizombildung, Wurzeln und Kriech- sprosse mit Luft- gewebe, geringe Wur- zelmassebildung	Vorherrschen von Seitenwurzeltypen, Fehlen von Pfahl- wurzeln, Ausbildung von Luftgewebe, rela- tiv geringe Wurzel- massebildung
Sproß- ausbildung in Abhängig- keit von der Wasser- versorgung	Kräuter hygromor- phe Strukturen (wei- che Blätter mit dünn- wandiger Epidermis und großen Inter- zellularen)	Vorherrschen hygro- morpher Struktur, große weiche Blätter, Sproßflügelung (Bein- well, Blut-Weiderich), wenig Behaarung, dünnwandige Epider- mis
Landwirt- schaftlicher Wert in Abhängigkeit von der Wasser- versorgung	stark meliorations- bedürftig, Weidevieh, Bearbeitungs- und Erntegeräte versinken, schlechte Futter- qualität	meliorationsbedürftig, Beweidung führt zu Narbenschäden, Mäh- nutzung möglich, mittlere bis hohe Erträge, mittlere bis gute Futterqualität

Glatthafer-Frischwiesen	Fieder-Zwenken-Halbtrockenrasen	Schwingel- und Federgras-Trockenrasen
<p>Glatthafer, Wiesen-Storchnabel, Pastinak, Wiesen-Bocksbart</p> <p>Grundwasser etwa einen Meter tief, pflanzenverfügbares Wasser im Kapillarraum und in der Haftwasserzone gewährleistet eine befriedigende Feuchtigkeitsaufnahme</p> <p>Vorherrschen von Pfahlwurzeln bei den Kräutern. Anschluß an das Grundwasser meist gewährleistet. Gräser entwickeln in den oberen 20 cm dichten Wurzelfilz zur Ausnutzung des Haftwassers, daneben Senkwurzeln bis ins Grundwasser, höhere Wurzelmassebildung</p> <p>Vorherrschen von Mesophyten</p> <p>optimales Grünland, unbeschränkt weidefähig, genügend pflanzenverfügbares Bodenwasser, gut für Schnittnutzung</p>	<p>Knolliger Hahnenfuß, Mittlerer Wegerich, Wiesen-Salbei, Fieder-Zwenke, Distel</p> <p>Tiefer Grundwasserstand, pflanzenverfügbares Wasser in der Haftwasserzone reicht für das Gedeihen vieler Wiesenpflanzen nicht mehr aus</p> <p>Tiefgehende Pfahlwurzeln bei den Kräutern, intensives Wurzelsystem und weit-ausladende Kriechsprosse bei den Gräsern zur Ausnutzung des spärlichen Haftwassers, relativ hohe Wurzelmassebildung</p> <p>Neben Mesophyten xeromorphe Strukturen; Arten relativ kleinwüchsig, Behaarung, Blätter relativ klein</p> <p>Bewässerungsbedürftig, besser Acker-nutzung (keine starke Hangneigung und tiefgründiger Boden vorausgesetzt)</p>	<p>Federgras, Pfiemen-gras, Zottige Fahn-enwicke</p> <p>Extrem tiefer Grundwasserstand (mehrere Meter), starke Austrocknung der Haftwasserzone</p> <p>Intensives Wurzelsystem der Gräser und Pfahlwurzeln bei den Kräutern, recht hohe Wurzelmassebildung</p> <p>stark xeromorpher Bau, kleinwüchsige Arten, Reduktion der Blattflächen, hoher Sklerenchymanteil, Faltblätter, starke Epidermisaußenwände und Kutikula, Behaarung</p> <p>stark bewässerungsbedürftig, ökonomisch kaum vertretbar, da oft extreme Hangstandorte und flachgründige Gesteinsböden, Vegetation meist guter Schutz gegen Bodenerosion, Hutung</p>

15

16

## Der Wasserfaktor und die Vegetationsdifferenzierung

Der Wasserfaktor beeinflusst das Vorkommen der Pflanzen in der Vegetation stark und damit die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaften. So steht auf nassen und feuchten Standorten, dem Verlandungsröhricht der Teiche und Seen unmittelbar benachbart, Erlenwald, Eichen-Hainbuchenwald und Buchenwald besiedeln frische



Abb. 104/1 Zonierung von den Naßwiesen bis zu den Trockenwiesen (von links Schwengel- und Federgras-Trockenrasen, Fieder-Zwenken-Halbtrockenrasen, Glatthafer-Frischwiesen, Kohldistel-Feuchtwiesen, Seggen-Naßwiesen)

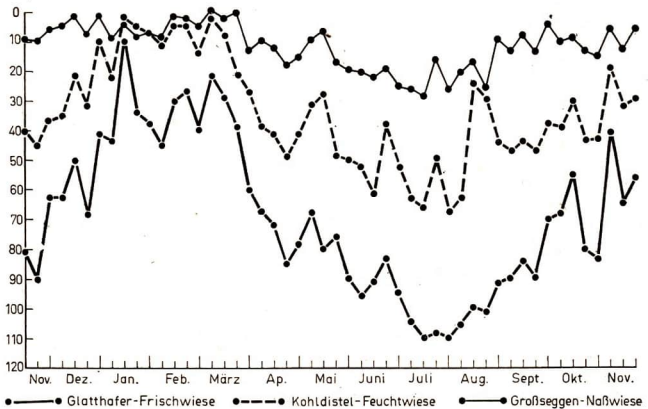


Abb. 104/2 Grundwasserganglinien in einer Glatthafer-Frischwiese, Kohldistel-Feuchtwiese und Großseggen-Naßwiese

Böden, und trockene Standorte (nährstoffarme Sandböden) tragen lichte, niedrigwüchsige Kiefernwälder bzw. Eichenmischwälder mit trockenholden, oft kontinental verbreiteten Pflanzen im Unterwuchs.

Besonders starken Einfluß nimmt der Wasserfaktor auf die Ausbildung der Rasenvegetation. Die gut zu beobachtenden und mitunter recht scharf begrenzten farbenfrohen Blühaspekte auf Wiesenflächen gehen oft auf eine unterschiedliche Wasserversorgung zurück. Vom Bach- oder Teichrand bis zu den benachbarten Hängen tritt, feuchtemäßig bedingt, eine Abfolge von Rasengemeinschaften auf (Abb. 104/1 u. Tab. S. 102f.).

## *Chemische Faktoren*

### Der Boden als Träger chemisch wirkender Faktoren

Für das Leben der Organismen haben auch chemische Faktoren eine große Bedeutung. Hierzu gehören das Kohlendioxid, der Sauerstoff, die verschiedenartigen Nährstoffe des Bodens, aber auch schädlich wirkende chemische Verbindungen, wie Natriumchlorid-Lösungen im Boden und die schädlichen Abgase der Industrie. Die chemischen Faktoren wirken also über die Atmosphäre und den Boden auf die Organismen ein.

Der Boden trägt und ernährt die Pflanzen, ist aber selber kein unmittelbarer Standortfaktor. Er beeinflußt mittelbar über das Wasser (s. S. 97ff.), die Wärme (s. S. 88ff.) und die chemischen Komponenten das Pflanzen- und Tierleben.

Als Boden bezeichnet man die oberste Verwitterungsschicht der Erdrinde, die im Einflußbereich der Organismen liegt. Der Boden entstand durch Verwitterung aus den Gesteinen, deren wichtigste Mineralien Quarz (12%), Feldspate (60%), Augite und Hornblenden (17%) sowie Glimmer (4%) sind.

Es lassen sich zwei große Gesteinsgruppen unterscheiden, aus denen die Böden entstanden sind.

- Die Eruptiv- oder Erstarrungsgesteine und die metamorphen Schiefer. Sie bauen vor allem unsere Mittelgebirge auf. Viele von ihnen, wie Granite, Gneise und Glimmerschiefer (70%  $\text{SiO}_2$ , 2%  $\text{CaO}$ ), besitzen einen sauren Charakter. Basalt und Diabas dagegen sind basische Gesteine (50%  $\text{SiO}_2$ , 10%  $\text{CaO}$ ).

- Die Sedimentgesteine bestehen bereits aus Zersatzprodukten der Eruptivgesteine und der metamorphen Schiefer. Durch Wasser, Gletscher oder Wind wurden diese verfrachtet und an bestimmten Stellen abgesetzt. Je nachdem, ob diese Gesteinsteilchen durch Kieselsäure, Kalk, Ton oder Eisenhydroxid fest miteinander verkittet wurden oder nicht, unterscheidet man feste und lockere Sedimentgesteine.

- Gleichzeitig mit der physikalisch bedingten Verwitterung vollzieht sich die chemische Verwitterung. Sie führt zur chemischen Veränderung und schließlich zum Abbau der primär im Gestein vorhandenen Mineralien. Besonders intensiv ist die chemische Verwitterung in warmen humiden Gebieten. In den trocken-heißen Gebieten fehlt die notwendige Feuchtigkeit, in der Arktis die notwendige Wärme für den schnellen Ablauf der chemischen Prozesse.

Die einfachste Form der chemischen Verwitterung ist die Herauslösung des Kalkes aus den Gesteinen.

Voraussetzung dafür ist das Vorhandensein von Kohlendioxid, das nicht zuletzt durch die Atmung von Tieren und Pflanzenorganen im Boden angereichert wird.





Eisenhaltige Gesteinsminerale werden durch Oxydation angegriffen. Verbindungen des zweiwertigen Eisens, wie Eisenkarbonat (Siderit), Eisensulfid (Schwefeleisen, Pyrit) und Eisensilikat werden im feuchten Milieu bei Luftzutritt in Eisenhydroxid (Rost) überführt. Diesem chemischen Prozeß verdanken die Böden ihre Braunfärbung.

## Der Abbau der organischen Substanzen im Boden und die Humusbildung

Im Boden gehen ständig mannigfaltige Abbauprozesse, Umsetzungsvorgänge und die Bildung neuer Stoffe vor sich. Diese sind Bestandteil des Stoffwechsels der sich heterotroph ernährenden Organismen. Sie führen zur Humusbildung, setzen die in den Organismenrückständen enthaltenen Mineralstoffe frei und reichern den Boden durch die Atmung dieser Bodenorganismen stark mit Kohlendioxid an.

Als **Humus** bezeichnet man alle organischen Rückstände im Boden, die infolge der Zersetzung durch tierische und pflanzliche Organismen sowie Bakterien keine Gewebestrukturen mehr besitzen. Die Humusbildung ist ein komplizierter Prozeß und verläuft in mehreren Etappen.

- Beginnender Abbau der toten pflanzlichen und tierischen Substanzen durch Bakterien und Pilze (ein Vorgang, der bei der meist vorhandenen Feuchtigkeit schnell einsetzt).
- Aufnahme dieser aufgeschlossenen organischen Substanz durch Erstzersetzer (Schnecken, Asseln, Hornmilben, Tausendfüßer u. a.).
- Im Darm der Bodentiere entwickeln sich die Bakterien weiter, so daß der Kot bakterienreicher ist als die aufgenommene Nahrung (z. B. enthält 1 g Trockenmasse aufgenommener Regenwurmdarminhalt 10 Millionen und 1 g Regenwurmkot 52 Millionen Bakterien).
- Die relativ groben Lösungspartikelchen der meisten größeren Erstzersetzer werden von kleineren und kleinsten Bodentieren (Uninsekten u. a.) erneut und wiederholt gefressen, so daß die Humuskrümel immer feinkörniger werden.
- Schließlich fressen die Regenwürmer und die ihnen verwandten Enchyträen die mehr oder minder weit zersetzten organischen Bodenteile zusammen mit mineralischen nochmals und bilden so in ihrem Darm eine besonders innige Vermengung und Verbindung beider. Sie wird als Ton-Humus-Komplex bezeichnet und besitzt für das Pflanzenwachstum größte Bedeutung.

In einem Jahr wird in einem Ackerboden durch Regenwurmtätigkeit eine Schicht von etwa 1 cm auf die Oberfläche aufgetragen, so daß im Verlaufe eines Jahrhunderts die gesamte Ackerkrume den Darm von Regenwürmern passiert. Die Masse der Regenwürmer, die auf einem km<sup>2</sup> leben, übersteigt die Masse der Menschen in dicht besiedelten Gebieten der gleichen Fläche.

### Anzahl und Masse der Regenwürmer im Boden

	Anzahl (m <sup>2</sup> )	Masse (g/m <sup>2</sup> )
Gartenland	390	72
Grünland	8 bis 293	20 bis 580
Ackerland	70 bis 112	19 bis 33
Wälder	44 bis 74	16 bis 28
Ödland	11 bis 17	0,3 bis 0,4

Humus entsteht vor allem aus dem Lignin der verholzten Zellwände, die von Mikroorganismen nicht abgebaut werden. Es gibt zwei sich in ihrer Wirkung auf den

Boden und das Pflanzenleben stark unterscheidende Humusformen. Der saure Rohhumus entsteht bevorzugt in kühl-feuchten Klimagebieten mit basenarmen Gesteinen (saure Eruptivgesteine, saure Sandsteine, nährstoffarme Sande) bei der Zersetzung von Rückständen der Kiefer, Fichte, Heidelbeere, Preiselbeere, des Heidekrautes und Borstengrases (Rohhumusbildner).

Da in diesen Böden nicht genügend Basen zur Verfügung stehen, werden die entstehenden Huminsäuren nicht neutralisiert. Es bilden sich Huminsäurevorstufen, die leicht beweglich sind und den Boden durchsickern. Dabei entziehen sie den noch unverwitterten Gesteinspartikelchen und den Tonkolloiden Kationen, was zur weiteren Entbasung und Versauerung des schon von Natur aus basenarmen Bodens beiträgt.

Milder Humus oder Mull besteht aus Huminsäuren (organische Säuren noch nicht bekannter Zusammensetzung), die sich in basen- und ammoniakhaltigen sowie gut durchlüfteten Böden durch die intensive Tätigkeit der Bodenorganismen entwickeln. Die Humussäuren werden durch Ca-Ionen unter Bildung von wasserunlöslichen, von den Mikroorganismen kaum angegriffenen Kalzium-Humaten ausgefällt. Diese verkleben mit mineralischen Bestandteilen und bilden stabile Bodenkrümel. Die kolloidal auftretenden Huminsäuren besitzen wie die Tonkolloide die Eigenschaft, Kationen zu binden, die für die Pflanzenernährung wichtig sind.

## Die Bodenreaktion

Die Bodenreaktion ist ein wesentlicher chemischer Standortfaktor, der unmittelbar und mittelbar auf das pflanzliche Leben einwirkt. Sie ist das Ergebnis des Zusammenspiels vieler chemischer, physikalischer und biologischer Prozesse im Boden. Basenreiche, kalkhaltige Gesteine verwittern im Gegensatz zu Silikatgesteinen leicht und bilden tiefgründige neutrale bis basische Böden. Kalkhaltige, basische Böden besitzen ein relativ großes Porenvolumen und im Zusammenhang damit eine gute Durchlüftung und Wasserführung. In kalkhaltigen neutralen bis basischen Böden bilden sich milder Humus und eine Krümelstruktur. Neutrale bis alkalische Bodenreaktion fördert die Bildung löslicher Phosphate und die Anreicherung von Nitrat im Boden. Schließlich ist eine neutrale bis basische Reaktion die Voraussetzung für ein reges Tier- und Bakterienleben im Boden mit all seinen mannigfaltigen positiven Wirkungen für die Pflanzenernährung.

Die Bodenreaktion beeinflusst das Vorkommen vieler Pflanzen in der Vegetation. Man kann deshalb die Pflanzen nach ihrem Verbreitungsschwerpunkt im Hinblick auf die Bodenreaktion in folgende Reaktionsgruppen (R) einteilen:

- R<sub>1</sub> vorwiegend auf stark sauren Böden,
- R<sub>2</sub> vorwiegend auf sauren Böden,
- R<sub>3</sub> vorwiegend auf schwach sauren Böden,
- R<sub>4</sub> vorwiegend auf schwach sauren bis neutralen Böden,
- R<sub>5</sub> vorwiegend auf neutralen bis schwach alkalischen Böden,
- R<sub>6</sub> gegenüber Bodenreaktion indifferent.

Die nachfolgende Übersicht enthält als Beispiel einige Arten aus der Wald-, Rasen- und Ackerunkrautvegetation, die bevorzugt auf stark sauren bzw. neutral bis alkalischen Böden auftreten.

In der Forstwirtschaft, in der Grünlandwirtschaft und im Ackerbau benutzt man die Arten mit Bindung an stark saure, neutrale oder alkalische Böden als Zeigerpflanzen für die Bodenreaktion. Die Aussage wird dann recht objektiv, wenn man nicht nur

**Pflanzen mit bevorzugtem Auftreten auf stark sauren  
bzw. neutralen bis alkalischen Böden**

Waldvegetation	Rasenvegetation	Ackerunkrautvegetation
R <sub>1</sub> Preiselbeere	Borstgras	Einjähriger Knäuel
Heidelbeere	Arnika	Acker-Spark
Schlängel-Schmiele	Bärwurz	Kleiner Ampfer
Heidekraut	Harz-Labkraut	Kleiner Lammersalat
R <sub>5</sub> Rotes Waldvöglein	Kleiner Wiesenknopf	Feld-Rittersporn
Weißer Schwalbenwurz	Wiesen-Salbei	Sommer-Adonisröschen
Leberblümchen	Sichel-Luzerne	Möhren-Haftdolde
Gelbes Windröschen	Karhäuser- Nelke	Echter Venuskamm

einzelne Zeigerpflanzen, sondern die gesamte Pflanzengesellschaft eines Standortes in Betracht zieht. Jede einzelne Zeigerpflanze spiegelt nur die Bodenreaktion ihres Wurzelraumes wider. Auf tiefgründigem, oberflächlich stark versauertem Kalkverwitterungsboden können deshalb flachwurzelnende „Säurezeiger“ und tiefwurzelnende „Kalkzeiger“ unmittelbar nebeneinander wachsen.

Eine Standortbeurteilung mit Hilfe der Vegetation sollte deshalb möglichst anhand des gesamten Artenbestandes vorgenommen werden.

Auch die Bindung der Pflanzenarten an andere Standortfaktoren, wie den Stickstoffgehalt des Bodens und die Bodenfeuchtigkeit, wurde erkannt, so daß das Vorkommen der Pflanzen nicht nur Schlüsse auf Einzelfaktoren, sondern auch auf Faktorenkomplexe zuläßt.

17

### Einige Sonderstandorte und ihre Vegetation

**Salzboden.** Die Böden an den Spülsäumen der Küsten und an salzhaltigen Quellen des Binnenlandes zeichnen sich durch einen Salzgehalt aus, den viele Pflanzenarten nicht vertragen.

Die im Bodenwasser löslichen Karbonate (z. B. Natriumhydrogenkarbonat), Chloride (z. B. Natriumchlorid) und Sulfate wirken auf die meisten Pflanzen giftig. Manche Pflanzen sind an salzhaltige Standorte angepaßt. Diese Pflanzen (Halophyten) sind beispielsweise in der Lage, Natriumchloridlösung in den Zellsaft aufzunehmen. Das führt unter anderem zu einer Erhöhung der Wurzelsaugkraft und damit der Wasseraufnahme aus dem salzhaltigen Boden. Dieser Prozeß führt aber auch zu einer ständigen Anreicherung von Natriumchlorid in den Pflanzenzellen.

Um eine Übersalzung zu verhindern, regulieren viele Halophyten ihren Salzgehalt. Einige von ihnen sind in der Lage, Salz durch Drüsen auszuschcheiden (Salz-Milchkraut), andere nehmen zusätzlich Wasser auf und entwickeln sukkulente Sprosse oder Blätter (Gemeiner Queller, Strand-Wegerich, Strand-Aster, Salzmelde). Einige Pflanzenarten, wie die weit verbreitete Salzbinse, sind nicht in der Lage, ihren Salzgehalt zu regulieren. Nach Überschreiten eines maximalen Salzgehaltes gehen sie deshalb zugrunde.

Die Sukkulenz der Halophyten ist eine Anpassung an den Salzgehalt der Standorte, nicht an eine physiologische Trockenheit (erschwerter Wasseraufnahme). Der sukkulente Queller besitzt, ähnlich wie Kakteen, ein Wasserspeichergewebe, aber im Gegen-

Abb. 109/1

Querschnitt durch die Epidermis  
des Quellers



satz zu diesen eine große Anzahl von Spaltöffnungen, eine schwache Kutikula, keine eingesenkten Spaltöffnungen und eine lebhafte Transpiration.

Da die Halophyten eine artspezifische Anpassung an den Salzfaktor besitzen, bilden sich recht charakteristische Zonen innerhalb der Salzvegetation von den Standorten mit höchster Salzkonzentration bis zu den nur noch schwach versalzten Böden am Rande der Salzstellen.

**Moore.** Der Wurzelraum der Moorvegetation ist völlig von Wasser durchtränkt und darum sehr sauerstoffarm. Die organische Substanzen abbauenden Organismen finden deshalb im Moorboden ungünstige Lebensbedingungen, so daß es zu einer starken Anreicherung von Humussubstanzen und nur teilweise oder wenig zersetzten Pflanzenrückständen kommt. Diese bezeichnet man insgesamt als Torf. Moorboden besteht deshalb vorwiegend aus organischen Substanzen und ist arm an Mineralstoffen.

Flachmoore oder Niedermoore entstehen vor allem bei der Verlandung von Teichen und Seen. Abgestorbene Tier- und Pflanzenreste sinken auf den Grund der Gewässer und bilden hier eine Schlammschicht. Allmählich erhöht sich dadurch der Teichgrund, so daß im Boden wurzelnde Schwimmblattpflanzen (Teichrose, Tausendblatt) gedeihen. Besonders stark ist die Stoffproduktion und damit die Aufhöhung des Bodens am Rande der Gewässer. Hier entstehen breite Schilfröhrichte (Schilftorf) und schließlich Seggenrieder (Seggentorf). Eine weitere Torfanreicherung ermöglicht schließlich die Entwicklung eines Erlenbruchwaldes (Bruchwaldtorf). Die ebenen, an den Rändern leicht erhöhten Flächen aus der verlandeten Gewässern hervorgegangenen Moore gaben diesem Typ den Namen.

Die Pflanzen der Flachmoore sind in der Regel Hygrophyten mit einem ausgeprägten Luftgewebe in den Wurzeln und Rhizomen.

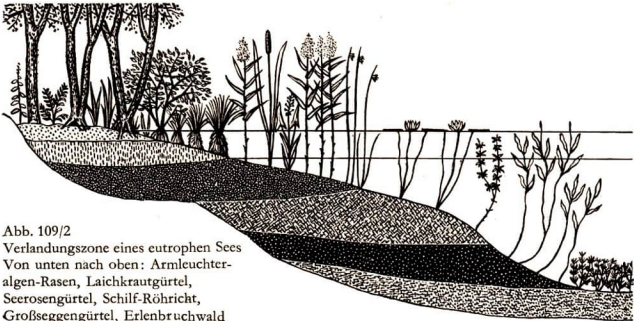


Abb. 109/2

Verlandungszone eines eutrophen Sees  
Von unten nach oben: Armeleuchter-  
algen-Rasen, Laichkrautgürtel,  
Seerosengürtel, Schilf-Röhricht,  
Großseggengürtel, Erlenbruchwald



Hochmoore bilden sich an nassen, sehr nährstoffarmen Standorten in einem kühlgemäßigten, feuchten Klima. Die wichtigsten Hochmoorpflanzen, die Torfmoose, sind völlig unabhängig vom Boden. Sie erhalten die notwendige Feuchtigkeit direkt durch die Niederschläge und sind in der Lage, das 10- bis 20fache ihrer Masse an Wasser aufzunehmen. Der Staub und die Pollenkörper in der Luft bilden die alleinige Nährstoffquelle.

Die Torfmoose wachsen an ihren Spitzen jährlich einige Zentimeter und sterben basalwärts ab, ohne zersetzt zu werden, weil die meisten substanzabbauenden Mikroorganismen in dem äußerst nährstoffarmen, sauren Substrat nicht gedeihen. Dadurch bilden sich gewaltige, teilweise bis über 10 m mächtige Schichten von wenig zersetztem Hochmoortorf.

Das Wachstum des Torfmooses geht im feuchten Zentrum der Hochmoore am stärksten vonstatten, so daß es im Gegensatz zu den Flachmooren zu einer Aufwölbung der zentralen Teile und einem Abfall der Oberfläche zum Rand hin kommt.

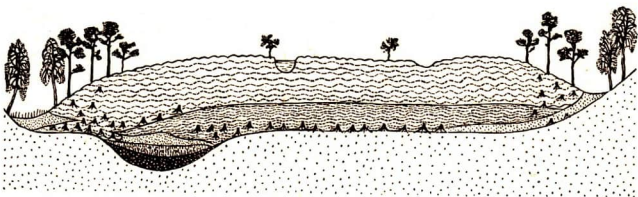


Abb. 110/1 Querschnitt durch ein Hochmoor (von unten mineralischer Untergrund, Mudde, Schilftorf, Seggentorf, Bruchwaldtorf, älterer Torfmoos-Torf, jüngerer Torfmoos-Torf)

Viele Hochmoorpflanzen sind den Xeromorphen ähnlich (s. S. 99 f.). Es konnte nachgewiesen werden, daß die Xeromorphie auf Stickstoffmangel zurückgeht. Im Experiment lassen sich xeromorphe Formen durch Stickstoffmangel erzeugen. Die durch ihre Beutetiere Stickstoff aufnehmenden Sonnentauarten sind nicht xeromorph gebaut (s. S. 115).



Abb. 110/2 Schlenke und Bult im Hochmoor (von links Schlenke mit Torfmoos, Bult mit Heidekraut und Scheidigem Wollgras)



**Dünen.** Trocknet der durch das Wasser an den Strand geworfene Seesand oberflächlich aus, so kann starker Wind die 0,5 bis 1 mm großen Sandkörner am Boden vor sich her-treiben. Hindernisse, wie Strandgut oder Strandpflanzen, können den Wind so weit ab-bremsen, daß sich der Sand wieder ablagert. Diese Sandanlagerungen nennt man Dünen. Nicht weit vom feuchten Spülsaum der Küsten entfernt, bilden sich meist an einzeln stehenden salzbodenertragenden Pflanzen (Salzmiere und Meerstrand-Quecke) kleine Sandanhäufungen (Primärdünen). Diese Pflanzen entwickeln ein intensives, den Sand befestigendes Wurzelwerk und durchwachsen ständig die aufgewehten Sanddecken, so daß die kleinen Dünen allmählich höher werden.

Bilden sich in den auf mehr als 1 m angewachsenen Primärdünen Süßwasserkissen, so siedeln sich der Gemeine Strandroggen und der Gemeine Strandhafer an. Da sie mit meterlangen Rhizomen den Boden durchziehen und ein ständiges Überwehen mit Sand zum Leben benötigen, wachsen die Dünen zu regelrechten weißen Strandwällen auf (Weißdünen). Diese Dünenpflanzen bilden die Voraussetzung für das Festlegen des Sandes für die Dünenbildung an der Küste. Sie dürfen deshalb nicht geschädigt oder entfernt werden.

Der Sand der Primär- und Weißdünen ist nährstoffreich (zerriebene Muschelschalen, Nährsalze des Meeres). Niederschläge und nur noch geringe Sandüberwehung führen in Jahrzehnten zur Verarmung und Versauerung der Sandböden. Strandroggen und Strandhafer werden von Kleingräsern (z. B. Rot-schwengel, Schillergras und Silbergras) verdrängt. Es kommt zur Festlegung des Sandes und zur Humus-anreicherung (Graudüne). Die Pflanzen der Graudünen ertragen weder ein Übersanden noch ein Los-wehen. Schreitet die Versauerung weiter fort, so besiedeln Zwergsträucher, vor allem das Heidekraut, die Dünen. Der entstehende saure Humus färbt dann die oberste Schicht des Bodens braun (Braun-düne).

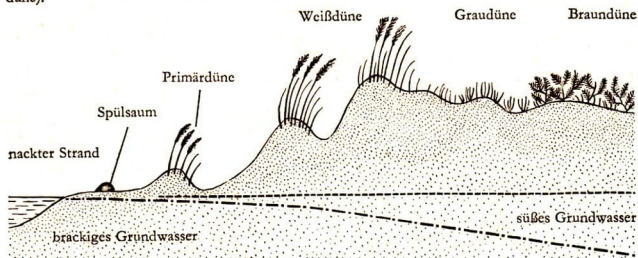


Abb. 111/1 Dünenbildung

**Schutthalden.** Im Hochgebirge bilden sich durch Eisgletscher (Moränen) und Spalten-frost großflächige Schutthalden aus Gesteinschotter. Diese Schutthalden sind anfangs recht beweglich, sie erhalten durch Steinschlag ständig neues Material und geraten durch rieselndes Schmelzwasser, Frosterhebungen und Fußtritte sehr leicht ins Rutschen. Beträgt der Böschungswinkel weniger als 37° bei Grobschutt und weniger als 27° bei Feinschutt, so kommt die Schutthalde zur Ruhe.

Obwohl diese Halden einen recht vegetationsfeindlichen Anblick bieten, setzt die Be-siedlung durch höhere Pflanzen auf den rutschenden, vor allem aber auf den ruhenden Halden sehr bald ein. Den Pflanzenwurzeln steht in dem sich in den Lücken zwischen

- ⑮ Gesteinsstücken ansammelnden Grus- und Feinerdematerial genügend Nährstoff und auch Feuchtigkeit zur Verfügung.
- ⑰ Unter den Pflanzen der Schutthalden gibt es passiv mitwandernde, die durch ruhendes Gesteinsmaterial verfrachtet werden; außerdem Schuttstauer und Schuttüberkriecher. Die zuletzt genannten besiedeln ausschließlich ruhende Schutthalden und bilden Humusdecken aus. Sie bereiten die Besiedlung durch Rasengesellschaften vor.

## Der Boden als Lebensraum für Organismen

Der Boden hat als Lebensstätte für die in ihm wohnenden Organismen (Edaphon) Biotopcharakter. Mit Ausnahme der Schwämme, Hohltiere, Muscheln, Tintenschnecken, Stachelhäuter, Fische und Vögel haben alle übrigen großen Tiergruppen bodenbewohnende Vertreter hervorgebracht. In besonders hohem Maße sind Bakterien und von den Pflanzen Pilze und Algen im Boden vertreten. Entsprechend ihrer unterschiedlichen Größe werden die Bodenorganismen unterteilt: Mikroflora, Mikrofauna, Mesofauna, Makrofauna und Megafauna.

**Annähernde Anzahl und Masse der wichtigsten Gruppen der Bodenorganismen, berechnet auf einen Bodenblock von 1 m<sup>2</sup> Oberfläche und 30 cm Tiefe**

Gruppe	Anzahl der Individuen (Durchschnitt)	Gewicht in Gramm (Durchschnitt)	Gruppe	Anzahl der Individuen (Durchschnitt)	Gewicht in Gramm (Durchschnitt)
<b>Mikroflora</b>			<b>Makrofauna</b>		
Bakterien	1 Bill.	50	Enchytraeiden	10 000	2
Strahlenpilze	10 000 Mill.	50	Schnecken	50	1
Pilze	1 000 Mill.	100	Spinnen	50	0,2
Algen	1 Mill.	1	Asseln	50	0,5
<b>Mikrofauna</b>			Doppelfüßer	150	4
Geißeltierchen	0,5 Bill.	10	Hundertfüßer	50	0,4
Wurzelfüßer	0,1 Bill.		Übrige Vielfüßer	100	0,05
Wimpertierchen	1 Mill.		Käfer mit Larven	100	1,5
<b>Mesofauna</b>			Zweiflüglerlarven	100	1
Rädertiere	25 000	0,01	Übrige Insekten	150	1
Fadenwürmer	1 Mill.	1	<b>Megafauna</b>		
Milben	100 000	1	Regenwürmer	80	40
Springschwänze	50 000	0,6	Wirbeltiere	0,001	0,1

Zwischen den Lebensformen der Bodentiere und den Lebensbedingungen im Boden bestehen enge Beziehungen. Sie drücken sich in speziellen Anpassungserscheinungen aus. Besonders wirksame Faktoren sind die hohe Bodenfeuchte, die relativ niedrige und konstante Bodentemperatur, die ständige Dunkelheit, die Bodenstruktur und die sich daraus ergebenden Hohlraumssysteme.

Die Anpassungsformen sind vielgestaltig und drücken sich nicht nur in einer besonderen Lebensweise, sondern auch in morphologisch-anatomischen und physiologischen

Abwandlungen aus, die bei systematisch ganz verschiedenen Tiergruppen konvergente Erscheinungen hervorgerufen haben. Im allgemeinen kann man folgende ökologische Gruppen unterscheiden:

**Bodenhafter** (an den Wänden der Bodenhohlräume festsitzende pflanzliche Mikroben, nur wenige tierische Organismen);

**Bodenschwimmer** (sehr kleine Organismen im Kapillarwasser des Bodens; Einzeller);

**Bodenkriecher** (in den Bodenhohlräumen langsam kriechende, aber sehr wendige Tiere; Gliederfüßer, Ringelwürmer);

**Bodenwühler** (bewegen sich im Boden wühlend fort, schaffen sich ihren Wohnraum im Boden selbst; Ringelwürmer, grabende Insekten, verschiedene Wirbeltiere).

## *Beziehungen zwischen den Organismen*

### Beziehungen zwischen Tieren

Seit sich Organismen auf unserer Erde entwickelt haben, bildeten sich auf den verschiedensten Organisationsstufen des Lebendigen neue biologische Gesetzmäßigkeiten aus, die auch im Zusammenleben der Organismen wirksam werden.

Jeder Organismus tritt im Verlaufe seines individuellen Lebens, und sei es auch nur sehr kurzfristig und locker, in Beziehung zu anderen Organismen. Hierbei können verschiedene Beziehungsformen unterschieden werden.

### Beziehungen zwischen Organismen derselben Art

Bei allen Tieren, die sich geschlechtlich fortpflanzen, kommt es zu Beziehungen zwischen beiden Geschlechtern, und sei es nur, daß sich, wie bei vielen festsitzenden Meerestieren (Aktinien und manche Muscheln, z. B. Auster) frei in das Wasser abgegebene Eier und Spermien vereinen. Intensiver sind die Beziehungen bei Tieren, die sich wenigstens zur Paarung direkt treffen.

Bei einer Reihe von Tierarten bleiben nach der Paarung die Geschlechtspartner zusammen und können in Saisonehe (Störche) oder in Dauerehe (Graugans, Tauben) leben und mit ihren Nachkommen Elternfamilien bilden. Aus den Beziehungen der Elterntiere zu ihren Nachkommen ergeben sich verschiedene Formen der Brutfürsorge und Brutpflege.

Gliedern sich nach ungeschlechtlicher Fortpflanzung die Abkömmlinge eines Individuums nicht voneinander ab, kommt es zur Stockbildung, wie bei vielen Coelenteraten (Staatsquallen, Korallen). Viele Tierarten schließen sich zeitweilig zu Gruppen zusammen.

So gibt es Überwinterungsgesellschaften bei Marienkäfern und bei Fledermäusen. Saatkrähen, aber auch ungesellige Vögel wie der Zaunkönig, bilden im Winter Schlafgemeinschaften.

Die Bildung von **Tiergemeinschaften** (z. B. Schwärme, Herden) erfolgt vielfach auf Grund gerichteter Reaktion der einzelnen Individuen. Die Springböcke Südafrikas sammeln sich auf der Suche nach Wasser. Die Zugvögel, aber auch die Rentiere der Tundra ziehen zu Beginn des Winters nach Süden. Die Suche nach Nahrung kann weite Wanderungen von mehreren 100 km veranlassen (Huftierherden, Wolfsrudel). Manche Fische legen weite Entfernungen zu ihren Laichplätzen zurück (Lachse, Aale). In Herden

von Wirbeltieren kommt es häufig zur Ausbildung sehr differenzierter Verhaltensweisen (Führung durch einzelne Individuen – ein weibliches Tier, das Leittier, führt z. B. das Rotwildrudel an. In Affenherden ist eine streng festgelegte Rangordnung ausgeprägt). Am kompliziertesten sind Struktur und Leistung der Tierstaaten, deren Entstehung aus dem Brutpflegeverhalten erklärt werden kann.

Bienen, Ameisen und Termiten bilden Dauerstaaten. Unter den Individuen solcher Dauerstaaten ist eine erstaunlich vielfältige Arbeitsteilung ausgeprägt. Bei Ameisen, Bienen und besonders bei Termiten ist sie noch mit der Ausbildung vorgestalteter Körperformen (Polymorphismus) verbunden.

## Beziehungen zwischen zwei verschiedenen Arten

Das räumliche und zeitliche Zusammentreffen von Individuen zweier verschiedener Arten kann sehr vielfältig sein. Es reicht von nahezu neutralem Verhalten über stärkste Förderung oder gegenseitige Schädigung bis zu gegenseitigem Ausschuß.

**Parasitismus.** Parasitismus ist das gegenseitige Verhältnis von Organismen, bei welchem der eine (Parasit) sich auf Kosten des anderen (Wirt) ernährt und ihn mehr oder weniger schädigt. Parasiten können nur eine begrenzte Zeit, nur in einem bestimmten Entwicklungsstadium oder dauernd mit ihrem Wirt zusammenleben.

Parasiten, die außen am Wirt leben, werden als Ektoparasiten (Läuse, Wanzen), solche, die innen im Wirtskörper leben, als Entoparasiten bezeichnet (Bandwürmer, Leberegel).

Wie von frei lebenden Individuen verschiedenste Übergänge zur parasitischen Lebensweise vorkommen, so ist bei parasitischen Formen eine immer festere Bindung an den Wirt zu beobachten.

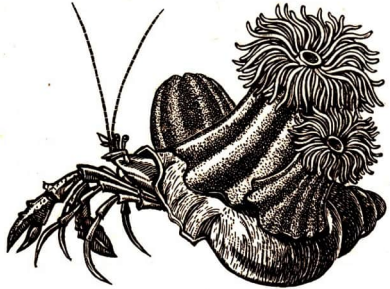
Die parasitische Lebensweise brachte eine Vielfalt von Anpassungserscheinungen hervor, wie beispielsweise Verlust der Flügel und Ausbildung von Klammerorganen (bei Ektoparasiten: Läuse, Lausfliegen). Während räuberische Arten gut entwickelte Bewegungs- und Fernsinnesorgane besitzen, sind diese bei Parasiten stark reduziert. Bei Räubern ist die Anzahl der Nachkommen meist gering und die Brutpflege gut ausgebildet. Bei Parasiten ist allgemein die Anzahl der Nachkommen sehr hoch. Ein Bandwurmglied des Rinderfinnenbandwurmes enthält zum Beispiel 80000 schlupfreife Eier, und der Bandwurm kann täglich 8 bis 9 solcher Glieder bilden. Dadurch werden die hohen Verluste bis zum Zusammentreffen mit dem Wirt ausgeglichen (Wirtswechsel).

**Symbiose.** Eine große Anzahl von Organismenarten lebt regelmäßig mehr oder weniger eng mit anderen zusammen. Dabei kommt es zu einer gegenseitigen Förderung. Diese Vergesellschaftungen sind oft so eng, daß der eine Partner bei Abwesenheit des anderen nicht mehr lebensfähig ist. Viele Wassertiere (Protozoen, Schwämme, Nesseltiere) enthalten in ihren Zellen grüne Algen. Sie entfernen stickstoffhaltige Stoffwechselendprodukte.

Sehr verbreitet sind die Symbionten im Darm und seinen Anhängen bei Tieren mit speziellen Ernährungsweisen (Pansenbakterien der Wiederkäuer, viele Insekten – vor allem Zellulosefresser).

Interessante Beispiele für symbiotische Lebensweise zeigen Einsiedlerkrebse und Seeanemonen. Einsiedlerkrebse sind relativ schwach gepanzerte Tiere. Sie suchen zum Schutz ihres weichen Körpers leere Schneckengehäuse, in die sie ihren Hinterleib stecken. Sie leben regelmäßig in Symbiose mit einer Seeanemone, die sich auf dem Gehäuse ansiedelt und sich von den Beutetieren des Krebses mit ernährt. Als „Gegenleistung“ wehrt die Seeanemone mit ihren Fangarmen Angreifer ab. Wenn der Einsiedlerkrebs





durch sein eigenes Wachstum zum Umzug in eine größere Schneckenschale veranlaßt wird, nimmt er die Aktinie auf das neue Gehäuse mit (Abb. 115/1).

(20)

Bei einer anderen Art gehen die Beziehungen noch weiter. Hier ist der Krebs nicht mehr gezwungen, wegen seines Wachstums umzuziehen, da die Seeanemone eine kutikuläre Platte abscheidet, die das Gehäuse erweitert.

## Beziehungen zwischen Tieren und Pflanzen

**Nahrungsquellen und Nahrungsketten.** Im Gesamtgefüge der Natur steht jedes Tier mit zahlreichen Organismen in mannigfaltiger Wechselwirkung. Eine grundlegende Erscheinung ist die Abhängigkeit von der Nahrung. Jedes Tier ist in einem bestimmten Verhältnis an Nahrung gebunden, das weit oder eng sein und sogar nur auf eine bestimmte Art oder manchmal nur ein Organ derselben gerichtet sein kann.

Das Tier nimmt damit teil am Stoffumsatz und stellt mit seinem speziellen Nahrungsgeschehen (z. B. Pflanze – Pflanzenfresser, Beute – Räuber, Wirt – Parasit) ein Einzelglied in der vielstufigen Nahrungskette dar.

Die Verbindung von Organismen in einer direkten Reihe auf Grund von Nahrungsbeziehungen wird als Nahrungskette bezeichnet. Sie stellt im ungestörten Zustand ein ausgewogenes Gefüge dar. Die Vielzahl ausgeglichener Nahrungsketten ist ein wesentlicher Faktor des biologischen Gleichgewichtes. Wird zum Beispiel durch den Menschen das Nahrungsangebot für Pflanzenfresser einseitig erhöht (Monokulturen unserer land- und forstwirtschaftlichen Pflanzen), so kann dieses Überangebot an Nahrung unter bestimmten Umständen zur Massenvermehrung jener Tierarten führen, die sich von diesen Pflanzen ernähren. Da dies meist zu erheblichen Ertragsminderungen führt, sind diese Arten Schädlinge.

(21)

**Tierfressende Pflanzen.** Nahezu 400 Pflanzenarten mit eigener Photosynthese sind in der Lage, durch den Fang und die Verdauung von Tieren zusätzlich Nährstoffe, vor allem Eiweiße, aufzunehmen. Ihre Blätter sind in mannigfaltiger Weise zu Fangeinrichtungen umgewandelt.

Die unscheinbaren, zwischen Torfmoospolstern der Hochmoore wachsenden Sonnentauarten (*Drosera*), besitzen auf der Oberseite und am Rand ihrer Blätter eine Vielzahl fadenförmiger Auswüchse, die verschiedene Funktionen ausführen.



Das in Portugal, Spanien und Marokko vorkommende Taublatt, ein Verwandter unseres Sonnentaus, besitzt lange, schmale Blätter mit zahlreichen Schleimdrüsen (Leimruten). Es wird seit alters von den portugiesischen Bauern als Fliegenfänger benutzt. Im Gewächshaus konnten an einer Jungpflanze des Taublattes an einem Tage mehr als 230 gefangene Fliegen festgestellt werden. Die Blattspreiten der in den tropischen Regenwäldern wachsenden Kannenpflanzen (*Nepenthes*) haben sich zu krugartigen, prächtig gelblichgrün und purpurrot geäderten, blütenähnlichen Behältern (Anlockung von Insekten) umgewandelt, die bei manchen Arten 50 cm hoch werden können. Gelangen Ameisen oder andere Tiere, angelockt durch die Farbe und die Nektardrüsen, auf den wulstartigen Rand der Kanne, so gleiten sie auf dem glatten Wachsüberzug der Öffnung aus, fallen in die Kanne und ertrinken in der wäbrigen Flüssigkeit, die Verdauungsenzyme und Ameisensäure (Fäulnisschutz) enthält. Nach 5 bis 8 Stunden ist das Tier aufgezehrt. Es gibt einige Tiere (Ameisen, Fliegen, Mücken, Milben und Fadenwürmer), die an das Milieu in der Kanne angepasst sind und hier ihre Entwicklung oder Teile ihres Entwicklungszyklus durchlaufen.

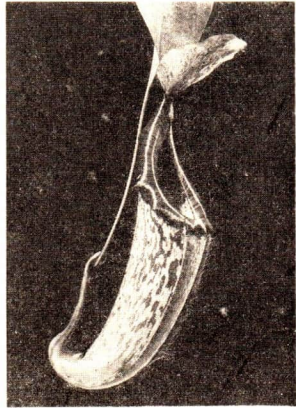
So verschiedenartig auch das Prinzip des Tierfanges bei den insektenfressenden Pflanzen (Insektivoren) gestaltet ist, es tritt uns hier eine hochspezialisierte Verbindung pflanzlicher und tierischer Organismen entgegen, die der Pflanze eine zusätzliche Stickstoffquelle erschließt. Die fleischfressenden Pflanzen können auch ohne tierische Nah-



Abb. 116/1 Blätter des Rundblättrigen Sonnentaus mit Tentakeln, Schleimtröpfchen und gefangenen Insekten

Abb. 117/1

Blatt einer Kannenpflanze mit Kanne, Kannendeckel, rankenartigem Stiel und spreitenartig entwickeltem Blattgrund



rung leben, ihre Ernährungsweise ist für sie aber ökologisch von Bedeutung, weil sie sich dadurch in ständiger Auseinandersetzung mit der Umwelt äußerst nährstoffarme Biotope, wie Hochmoore, oligotrophe Gewässer und arme Sandflächen erschlossen haben (s. S. 109 f.).

**Bestäubung von Blüten.** Durch den Bestäubungsvorgang sind manche Pflanzen zu gegenseitigem Nutzen mit den sie bestäubenden Tieren verbunden. Viele Insekten, vor allem Hautflügler, Zweiflügler und Schmetterlinge suchen die Blüten auf, um den zuckerhaltigen Nektar (bis zu 76 %) und den öl- und eiweißhaltigen Pollen (jeweils etwa 24 %) als Nahrung zu sammeln. Auch bei der Eiablage kann es zur Bestäubung der Pflanze kommen. So setzen Aasfliegen zuweilen ihre Eier in Aasgeruch ausströmende Blüten ab.

Der Anlockung der Insekten dienen optische und chemische Reize. Neben Arten mit lebhaft gefärbten Kronblättern gibt es auch Arten mit leuchtenden Kelchblättern (Busch-Windröschen, Kuhschelle, Trollblume, Eisenhut, Sumpf-Blutauge, Teichrose), Hochblättern (Wolfsmilch, Hain- und Acker-Wachtelweizen) oder Staubblättern (Weidenarten, Wiesenrautenarten). Häufig besitzen die Kronblätter am Blüteneingang Saftmale in Form abweichend gefärbter Flecke (Primelarten, Hohlzahnarten, Kapuzinerkresse, Gemeines Labkraut), Striche (Radiessen, Schwertlilien, Blut-Weiderich) oder Punkte (Gold-Taubnessel, Roter Fingerhut), oder sie zeichnen sich durch einen lackartigen, seidigen oder samtartigen Glanz (Hahnenfußarten, Alpenveilchen, Stiefmütterchen, Löwenmaul, Primeln) aus.

Die Lage der Nektarien, Staubblätter und Narben zueinander führt beim Insektenbesuch und der Nektaraufnahme in vielen Fällen zwangsläufig zur Bestäubung. Es entwickelten sich bei vielen Blüten spezifische Anpassungserscheinungen, um die Bestäubung zu sichern (Abb. 118/1).

In den Tropen und Subtropen führen häufig auch Vögel die Bestäubung der Blüten durch. Am bekanntesten sind die Honigsauger der Alten Welt und die Kolibris der Neuen Welt. So weisen beispielsweise 35 % der in Brasilien vorkommenden Pflanzenfamilien Pflanzenarten auf, die durch Vögel bestäubt werden. Auf Hawai sind es 25 %, und 61 % der dort einheimischen Sperlingsvögel sind Blumenbesucher.

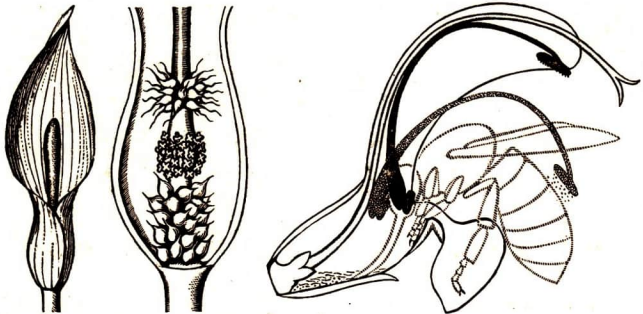


Abb. 118/1 Bestäubungsmechanismus beim Wiesen-Salbei (*Salvia pratensis*) und Aronstab (*Arum maculatum*)

Vögel und Blüten besitzen deutliche Anpassungserscheinungen. Die kleinen, farbenprächtigen Kolibris sind schnelle, gewandte Flieger, die nicht nur plötzlich die Flugrichtung ändern können, sie fliegen auch rückwärts und nehmen die Nahrung im Schwirflflug, vor der Blüte in der Luft stehend, auf. Der lange, leicht gebogene Ober- und Unterschnabel bilden eine luftdicht schließende Saugröhre, und die röhrenförmige Zunge kann weit vorgestreckt werden. Die Lage der Geschlechtsorgane der Vogelblumen garantiert die Bestäubung beim Saugen des Nektars durch den Vogel. Die Blumen entsprechen in der Größe ihren Bestäubern. Sie besitzen wie diese grelle Farben und starke Farbkontraste.

Eine gewisse Bedeutung erlangen in den Tropen auch Fledermäuse als Blütenbestäuber. Die von diesen bestäubten Blumen blühen nachts. Sie besitzen einen unangenehm säuerlichen oder muffigen Geruch und einen kräftigen Bau, da sich die Fledermäuse im Gegensatz zu den Kolibris an den Blüten festklammern. Die lange, weit vorstreckbare Zunge der blütenbestäubenden Fledermäuse besitzt an ihrer Spitze nadelförmige Papillen, die wie Kapillaren wirken und den Nektar aufsaugen.

**Verbreiter von Pflanzensamen.** Die Samen vieler Pflanzenarten werden von den Tieren verbreitet. Diese tragen dadurch nicht nur zur Ausbreitung der Pflanzen bei, sondern erfüllen eine wichtige Funktion zur Aufrechterhaltung des Fließgleichgewichtes in den Ökosystemen. Es gibt verschiedene Formen der Samenverbreitung durch Tiere.

- Pflanzen, deren Früchte und Samen zufällig verbreitet werden. Die Tiere (z. B. Häher, Hamster, Eichhörnchen, Ameise) benutzen die Samen als Nahrung und tragen sie an bestimmten Orten zusammen. Auf dem Weg zum Sammelplatz gehen Samen verloren, und oft werden die Reservelager nicht wieder aufgesucht oder nur unvollständig aufgezehrt, so daß viele Samen weit von der Ursprungspflanze entfernt zur Keimung gelangen. Den Umfang eines derartigen Samentransportes zeigt das Ergebnis einer Untersuchung, wonach in 30 Tagen von 65 Eichelhähern etwa 300000 Eicheln (ein Häher 4600) 4 km weit transportiert wurden.

- Mundwanderer. Die Früchte und Samen dieser Pflanzen besitzen ölhaltige Anhänge (Ölkörper), die von bestimmten Tieren verzehrt werden, ohne daß die Samen dabei in Mitleidenschaft gezogen werden. Zu diesen Pflanzen gehören beispielsweise Schöll-



kraut, Herbst-Zeitlose, Goldstern- und Milchstern-Arten, Veilchenarten, Taubnesseln und Primeln. Hauptverbreiter der Mundwanderer sind die Ameisen. Während eines Sommers transportiert ein mittelgroßer Waldameisenstaat etwa 36000 Verbreitungseinheiten. In der Nähe der Ameisennester findet man eine Vielzahl unbeschädigter Samen und Früchte mit abgefressenem Ölkörper, aber auch auf dem Wege zum Nest werden Verbreitungseinheiten verloren oder angefressen liegengelassen.

- **Darmwanderer.** Die Samen dieser Pflanzen passieren den Darmkanal der Tiere und werden im keimfähigen Zustand mit dem Kot wieder ausgeschieden. So nehmen die Weidetiere (Rind, Schaf, Pferd) und das Wild große Mengen von Samen mit dem Futter auf und tragen wesentlich zur Verbreitung ihrer Nahrungspflanzen bei, vor allem dann, wenn sie große Wanderungen durchführen (Schafherden, Sommer- und Winterweideplätze im Gebirge). Untersuchungsergebnisse zeigten, daß die Keimungsfähigkeit dieser Samen bei vielen Weidepflanzen nur um ein Geringes unter der nicht mitgefressener Samen liegt.

Zu dieser Gruppe gehören auch Pflanzen, bei denen die meist auffällig gefärbten fleischigen Früchte gefressen und die Samen in keimfähigem Zustand mit dem Kot ausgeschieden werden. Recht typische Vertreter dieser Pflanzengruppe sind beispielsweise Kirsche, Holunder, Heidelbeere, Mistel (s. S. 120), Pfaffenhütchen, Wacholder und Himbeere. Neben einigen Säugetieren, wie Ziege, Fuchs, Bär und Marder, verbreiten vor allem Vögel die Samen der sogenannten Darmwanderer. Diese Früchte stellen für die Vögel vor allem im Herbst die bevorzugte Nahrung dar, wenn nicht mehr genügend Insektennahrung zur Verfügung steht.

- **Anhafter.** Die Verbreitungseinheiten dieser Pflanzen sind mit hakenartigen Haarbildungen ausgestattet, mit deren Hilfe sie vor allem am Fell von Säugetieren haften bleiben. Bei einigen Hahnenfußgewächsen und Rosengewächsen krümmen sich nach dem Abblühen die Griffelenden zu Haken um. Bei anderen Pflanzenarten wirken aus Drüsenhaaren oder aus der Epidermis der Samen ausgeschiedene Klebstoffe als Haftvorrichtungen (Lein, Quitte, viele Kreuzblütengewächse). Die Samen werden über den ganzen Verbreitungsraum des Tieres verschleppt, weil sie das Tier nicht nach kurzer Zeit wieder verlassen.

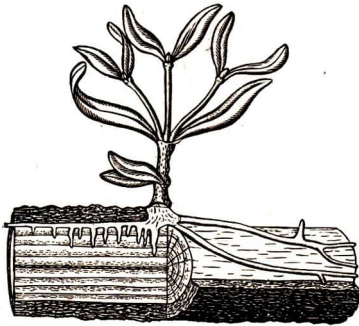
## Beziehungen zwischen Pflanzen

Das enge Zusammenleben der Pflanzen in der Vegetation führt zu einer gegenseitigen Beeinflussung am Standort, zur Konkurrenz (s. S. 129f.). Darüber hinaus gibt es zahlreiche Fälle einer noch engeren Abhängigkeit, bei denen sich die Vegetationskörper zweier Pflanzen miteinander verbinden. Aus dem sich daraus ergebenden Verhältnis zieht entweder eine Pflanze einseitig den Nutzen (pflanzliche Parasiten), oder es stellt sich ein Gleichgewicht zum Nutzen beider Arten ein (Symbiosen).

**Pflanzliche Parasiten.** Pflanzliche Parasiten benötigen zu einem optimalen Gedeihen den Anschluß an den Stoffwechsel einer anderen Pflanze, die dadurch Schaden erleidet und sogar abstirbt. Viele Krankheiten, vor allem auch an unseren Kulturpflanzen, werden durch die parasitäre Lebensweise von Bakterien und Pilzen hervorgerufen. Die Hyphen der parasitären Pilze dringen interzellulär in das Gewebe der Pflanzen ein und senden Seitenhyphen (Haustorien) direkt in die Zellen.

Es gibt aber auch Kormophyten, die keine eigene Photosynthese ausführen und sich als Parasiten auf Wirtspflanzen heterotroph ernähren, wie die Seidearten, die Sommerwurzarten und die Schuppenwurz. Bei diesen Pflanzen entwickelte sich eine starke An-





passung an den Parasitismus im morphologisch-anatomischen Bau und in der Lebensweise. Da sie nur Spuren von Chlorophyll besitzen, sehen sie gelblich-, rötlich- oder bläulichweiß aus. Ihre Blätter sind zu Schuppen zurückgebildet oder fehlen ganz (Seide), und auch das Wurzelsystem ist stark reduziert. Dafür bilden diese Parasiten Saugorgane (Haustorien) aus, die in das Gewebe der Wirtspflanze eindringen.

Halbschmarotzer besitzen Chlorophyll, sind also zur Photosynthese befähigt und entziehen ihren Wirten vor allem Nährsalze und Wasser aus den Gefäßbahnen. Die Nadelholz-Mistel befällt vor allem Fichten und Kiefern, während die Laubholz-Mistel auf Pappeln, Buchen, Kastanien, Ahornen, aber auch auf Obstbäumen schmarotzt. Vögel, besonders Drosseln, fressen die Mistelbeeren und scheiden die unverdaulichen Samen aus. Diese keimen auf den Zweigen und bilden wurzelähnliche Stränge aus, die zwischen Rinde und Holzteil des Baumes wuchern und mit Senkern zu den Gefäßen vordringen. Stark von Misteln befallene Bäume können absterben, so daß der Parasit seine Existenzgrundlage selbst vernichtet.

**Pflanzliche Symbiosen.** Weit verbreitet in der Natur ist die Symbiose zwischen Pilzen und den Pflanzenwurzeln (bei etwa 80 % aller Arten), die Mykorrhiza.

Bei der Mykorrhiza bildet sich ein dichter Pilzgeflechtmantel um die unverkorkten Wurzelspitzen des Partners, und Pilzhyphen dringen zwischen die äußeren Zellen der Wurzelrinde ein. Das Pilzmyzel stellt den Kontakt zwischen den Wurzeln und dem Boden her und führt der Pflanze den größten Teil der Nährstoffe, vor allem Phosphat und Stickstoff, zu. Die resorbierende Oberfläche der Wurzeln wird durch Mykorrhizabildung um das 100- bis 1000fache vergrößert.

Die Einzelheiten der symbiontischen Beziehungen sind noch nicht restlos erforscht. Auf Grund von Versuchen kann man annehmen, daß folgende Wirkungen von der Mykorrhiza auf die Baumarten ausgehen:

Verbesserung der Aufnahme von Mineralsalzen, vor allem auch von schwer löslichen Phosphaten;

Verbesserung der Stickstoffversorgung durch den Aufschluß von Humus;

Lieferung von Wuchsstoffen, die den Stoffwechsel aktivieren.

Die Bedeutung von Mykorrhiza für die Waldbäume zeigt sich bei Aufforstungen von Steppen-, Heide- und Ackerböden. Ein normales Wachstum, vor allem der Kiefer,

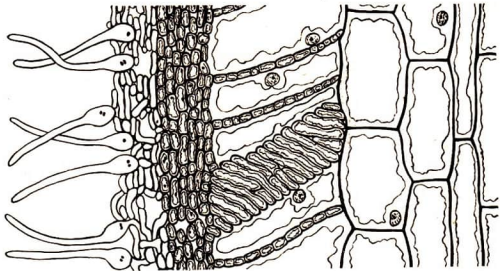
Abb. 121/1

Pilzwurzel einer Rot-Buche (Mykorrhiza)



Abb. 121/2

Ektotrophe Mykorrhiza an einer Eichenwurzel (Längsschnitt) mit Hyphen zwischen den Rindenzellen



wird hier oft erst nach künstlicher Impfung der Standorte mit myzelhaltiger Walderde erreicht.

Mykorrhizapilze weisen in Reinkultur ein geringes Wachstum auf und bilden keine Fruchtkörper. Diese Mängel werden durch den Zusatz von Wurzelauausscheidungen behoben. Die Pilze entnehmen den Baumwurzeln Wachstumsstoffe und Kohlenhydrate. Ihr Wachstum, vor allem ihre Fruchtkörperbildung, sind dann besonders intensiv, wenn genügend Kohlenhydrate in den Rindenzellen zur Verfügung stehen. Das ist dann der Fall, wenn eine intensive Photosynthese erfolgt und der Baum genügend Nährsalze erhält. Da eine reichliche Nährsalzversorgung vor allem auf dem Höhepunkt der Vegetationsperiode zu einem starken Verbrauch der Kohlenhydrate durch den Baum selbst führt, treten Pilze bevorzugt auf nährstoffärmeren Standorten auf. Außerdem erscheinen ihre Fruchtkörper, zu deren Bildung viel Kohlenhydrat benötigt wird, vorzugsweise im Spätsommer und Herbst, wenn die Sproßbildung der Bäume abgeschlossen ist.

**Saprophyten.** Die Saprophyten decken ihren Nährstoff- und Energiebedarf aus abgestorbenen Tier- und Pflanzenteilen. Sie ernähren sich also wie die Vollparasiten und die chlorophyllfreien Symbionten heterotroph, gehen aber nicht wie diese Organismengruppen unmittelbare Verbindungen mit anderen lebenden Pflanzen ein. Sie beteiligen sich wie die verschiedenartigsten Bodentiere (s. S. 106) an der Zersetzung der organischen Rückstände im Boden und erfüllen eine bedeutende Funktion im großen Stoff- und Energiekreislauf der Natur, indem sie ehemals im Tier- und Pflanzenkörper gebundene Stoffe (C, O<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>, P, K, Mg) an den Boden und die Luft zurückgeben und

(22)

(23)

(24)

(25)

- ②6 den Stoffwechselprozessen der Organismen erneut zuführen (vgl. Kohlenstoff- und Stickstoffkreislauf). Zu den Saprophyten gehören viele Bakterien und Pilzarten, aber  
②7 auch einige Kormophyten, wie der Fichtenspargel, den man lange Zeit wegen seines bleichen Aussehens für einen Vollparasiten hielt.

## Beziehungen zwischen Pflanzen, Tieren und Menschen

**Kulturlandschaft.** Unsere heutige Kulturlandschaft entstand in einem jahrtausendelangen Ringen des Menschen mit der ihn umgebenden lebenden und nichtlebenden Natur. Dabei änderte er vor allem die Pflanzendecke und die Tierwelt, damit aber auch den Boden, den Wasserhaushalt und das Mikroklima.

Unsere heutige Landschaft zeichnet sich durch eine klare Trennung der Nutzungsformen, vor allem der Nutzung der Wälder, des Grünlandes und des Ackerlandes aus. Äcker herrschen in Landschaften oder Landschaftsteilen mit tiefgründigen, meist nährstoffreichen, frischen bis leicht trockenen Böden und einem günstigen Klima vor. Wälder nehmen vor allem Standorte ein, die wenig ackerfähig sind, wie flachgründige, nährstoffarme Böden, steile Hanglagen, Gebirgslagen mit rauhem Klima und einer kurzen Vegetationsperiode, oder die weit entfernt von den Siedlungen liegen. Grünlandereien besiedeln zumeist feuchte und nasse Lagen, die sich nicht beackern lassen.

In starkem Maße prägen daneben Industriebauten, Gruben und Tagebaue, das dichte Verkehrsnetz und moderne Siedlungen das Bild unserer heutigen Kulturlandschaft.

Die Entwicklung der heutigen Kulturlandschaft ging auch am Boden nicht spurlos vorüber. Starke Regenfälle führten auf den unbedeckten oder wenig bedeckten Böden zu starken Auswaschungen der Nährsalze und des Kalkes und in hängigen Lagen zu Bodenerosion. In den Waldweidegebieten breiteten sich rothumusbildende Pflanzen, wie das Heidekraut, das Borstgras und die Schlängel-Schmiele, stark aus. Sie entwickelten saure Humusstoffe, die die wertvollen Tonkolloide (s. S. 107) einhüllten und in die Tiefe führten. Dadurch entstanden arme, wenig fruchtbare Podsolböden, die nur noch anspruchslosen Pflanzen und Ackerkulturen annehmbare Wachstumsbedingungen bieten. Diese ungünstige Bodenentwicklung wird durch die Nadelwald-Monokulturen auf ehemaligen Laubwaldstandorten oder durch die Streuentnahme begünstigt, die dem Waldboden mit der Humusdecke vor allem Stickstoff entzieht (s. S. 146).

Der wirtschaftende Mensch veränderte auch den Wasserhaushalt der Landschaft sehr stark. Nasse Erlenwälder der Niederungen wurden gerodet, in Naßwiesen umgewandelt und die Standorte entwässert. In den Niedermooren und seit etwa 250 Jahren auch in den Hochmooren wurde Torf gewonnen. Die dichten, üppigen Wälder der großen Flußauen und der Einzugsgebiete der Flüsse lichteten sich durch Weidenutzung ebenfalls auf. Das führte zur Bodenerosion und zu einer sehr ungleichmäßigen Wasserführung. Zur Zeit der Schneeschmelze und bei langanhaltenden Niederschlägen strömten große Wassermassen mit hoher Geschwindigkeit durch die Flußauen. Die starke Strömung vertiefte das Flußbett und senkte dadurch das Grundwasser in der gesamten Landschaft.

Die Überschwemmungswasser führten aber auch abgeschwemmtes Feinerdmaterial aus den Böden am Oberlauf des Flusses mit. Dieses setzte sich im Verlaufe der Jahrhunderte als Aulehm auf den ehemaligen Kies- und Sandböden der Flußauen ab und erhöhte dabei das Niveau der Auen um mehrere Dezimeter bis Meter. Auch dieser Vorgang setzte die Grundwasserwirkung auf die Vegetation weiter herab (s. S. 159).

Die Waldvernichtung, Entwässerung, Flußregulierung und der Ackerbau sind die Ursachen dafür, daß unsere mitteleuropäische Landschaft sehr dürrrempfindlich gewor-

den ist und Trockenperioden größeren Schaden als in früheren Jahrhunderten anrichten können (s. S. 159). Der Wasservorrat der Böden war höher und der Wasserverbrauch der extensiv bewirtschafteten Wälder, Äcker und Wiesen geringer. Unsere leistungsfähigen landwirtschaftlichen Zuchtsorten und auch die modernen Forste sind zudem anspruchsvoller im Hinblick auf die Wasserversorgung.

Die Entwicklung der heutigen Kulturlandschaft vollzog sich durch den ständigen Einfluß des Menschen auf die Natur. Er beutete zunächst die für ihn anfänglich unerschöpflich scheinenden Naturreserven zur Befriedigung seiner Bedürfnisse aus, veränderte dabei bewußt, mehr noch unbewußt den Naturzustand in der Umgebung seiner Siedlungen. Versiegender Produktionskraft des Bodens glich er durch Rodungen weiterer Flächen aus. Ihm fehlte das Wissen um die Zusammenhänge in der Landschaft, vor allem um die Beziehungen zwischen der von ihm genutzten lebenden und nichtlebenden Natur. Die auf wissenschaftlichen Grundlagen basierende und die vielseitigen Bedürfnisse der Menschen befriedigende Gestaltung und Weiterentwicklung unserer Kulturlandschaft ist eine der lebensnotwendigsten Aufgaben der sozialistischen Gesellschaft. Beträchtliche Mittel stellt unser Staat bereit, um durch Flurneuordnung, Bodenmelioration, Hydromelioration, moderne Düngungs- und Unkrautbekämpfungsmaßnahmen und durch die systematische Gestaltung von Erholungsgebieten hierfür die materiellen Voraussetzungen zu schaffen.

**Kulturpflanzen.** Das Bild der Kulturlandschaft wird heute in starkem Maße durch den Anbau der Kulturpflanzen geprägt. Durch Auslese und Veränderung der Standortbedingungen züchtete der Mensch aus Wildpflanzen die Kulturpflanzen (s. S. 48). Er legte dabei vor allem Wert auf eine Veränderung der von ihm genutzten Organe in seinem Sinne (z. B. Vergrößerung, Wohlgeschmack, Reichtum an nutzbaren Inhaltsstoffen), auf Einjährigkeit (relativ schnelle hohe Erträge), Verschwinden der Keimruhe (jederzeit Aussaat) und Festsitzen der Samen und Früchte bis zur Erntezeit. Die Entwicklung der Kulturpflanzen vollzog sich in Mitteleuropa in enger Beziehung mit der historischen und gesellschaftlichen Entwicklung. Die ältesten Kulturpflanzen erreichten Mitteleuropa mit dem Ackerbau bereits in der Steinzeit (vor 4000 bis 5000 Jahren) über den Balkan und die Ukraine. Sie wurden meist in den Randgebirgen des tropischen Asiens in Kultur genommen.

**Kulturfolger und Kulturflüchter.** Durch die Eingriffe in die Landschaft beeinflusste der Mensch aber auch außerhalb des Waldes ungewollt die Pflanzendecke Mitteleuropas. Viele Wildarten der ursprünglichen Vegetation breiteten sich sekundär in der Kulturlandschaft stark aus. Das gilt vor allem für die Pflanzen nasser Bruchwälder (Kohl-Kratzdistel, Sumpf-Kratzdistel, Sumpf-Vergißmeinnicht, Bach-Nelkenwurz, Sumpf-Dotterblume, Schlanke Segge, Sumpf-Segge u. a.). Sie erlangen im nassen und feuchten Wiesenland eine Massenenfaltung. Viele trockenholde Arten der kleinflächigen Auflichtungen und lichten Wälder breiteten sich nach der Waldvernichtung auf den trockenen Triften sehr stark aus. Selbst die extensiv genutzten Äcker mit ihren niedrigwüchsigen, lockerstehenden Getreidehalmen, der schwachen Bodenbearbeitung und der Brache boten Pflanzen der Steppenrasen, wie der Sichelzmöhre, dem Ackerkohl, der Möhren-Haftdolde, dem Sommer-Adonisröschen und dem Flughafer gute Wachstumsbedingungen. Pflanzen der offenen stickstoffreichen Spülsäume der Flüsse und der flußbegleitenden Kriechrasen und Weidengebüsche breiteten sich in den Gärten und Hackfruchtäckern als Unkräuter aus (Vogel-Sternmiere, Einjährige Rispse, Acker-Kratzdistel, Quecke, Gänsefußarten).

Mit dem Getreideanbau bürgerten sich aber bei uns bereits in vor- und frühgeschichtlicher Zeit auch Ackerunkräuter ein, deren natürliches Verbreitungsgebiet in den



Steppen und Halbwüsten Vorderasiens und im Mittelmeergebiet lag. Zu diesen „Altbürgern“ (Archaeophyten) gehören die Kornblume, der Feld-Rittersporn und die Korn-Rade.

Pflanzen, die erst in historischer Zeit in Europa Fuß faßten, nennt man Neubürger (Neophyten). Oft kennt man den Zeitpunkt ihres Auftretens und die Geschichte ihrer Ausbreitung.

Folgende Neophyten sind heute in unserer Kulturlandschaft recht weit verbreitet: Wasserpest (aus Nordamerika, 1859 bei Berlin ausgesetzt, heute in Europa weit verbreitet, behindert zeitweise Fischfang und Bootsahrt), Gemeine Nachtkeze (Anfang 17. Jahrhundert), Gelbe Gauklerblume (aus Nordwest- und Südamerika, 1850 in Deutschland zuerst beobachtet, an Bergbächen), Kanadisches Berufskraut (aus Nordamerika, 17. Jahrhundert), Kleinblütiges Knopfkraut (Peru bis Mexiko, 1807, aus dem Botanischen Garten in Berlin, verwildert), Robinie (17. Jahrhundert in Paris angepflanzt), Kleines Springkraut (östliches Sibirien und Mongolei, Mitte des 19. Jahrhunderts), Pfeilkresse (Vorderasien und Zentralasien, 19. Jahrhundert, Eisenbahndämme, Wegränder, Schuttplätze), Strahlenlose Kamille (westl. Amerika, 1852, Wegränder, Schuttplätze).

Neben diesen Kulturfolgern gibt es viele Kulturflüchter, die mit der zunehmenden Veränderung der Kulturlandschaft meist durch Vernichtung ihrer Biotope, aber auch durch Sammeln und Ausgraben recht selten geworden sind. Dazu gehören viele Orchideenarten, allen voran der Frauenschuh, aber auch andere auffällige Waldarten, wie beispielsweise die Türkenbund-Lilie, der Geißbart und der Märzenbecher. Die Intensivierung der Grünlandnutzung drängt ebenfalls viele Arten der heimischen Orchideen, die Trollblume, die Arnika und die Sibirische Schwertlilie, stark zurück. Durch die Herbizidbekämpfung werden viele Unkräuter von den Äckern verschwinden. Die Korn-Rade wurde durch die Saatgutreinigung in der DDR nahezu ausgerottet.

In der Tierwelt gingen im Verlauf der Entwicklung der Kulturlandschaft recht ähnliche Veränderungen vor sich. Der Mensch vernichtete durch die Jagd in Mitteleuropa Elch, Wisent und Auerochs, aber auch den Braunbären, den Wolf und den Nordfuchs. Einen starken Rückgang verzeichnen Waldtiere, wie Schwarzstorch, Uhu und Kolkkrabe, sowie Tiere der Gewässer und Sümpfe (Sumpfschildkröte, Kranich, Rohrdommel, Höckerschwan, Adlerarten). Auch die Tierwelt unserer Flüsse erlitt durch die Verschmutzung mit Industrieabwässern großen Schaden (Fischsterben).

Andererseits gibt es unter den Tierarten auch viele Kulturfolger. Mit der Ausdehnung des Getreideanbaues breiteten sich viele Steppentiere, wie Hamster, Wühlmäuse, Mäuse, viele Insekten und einige Vögel (Großtrappe), aus. Die sich entwickelnde waldarme Landschaft bot auch dem Hasen, dem Wildkaninchen, dem Feldsperling, der Feld- und Haubenlerche günstige Ausbreitungsbedingungen. Der Buchfink, der Star, die Amsel, aber auch Spechte und Kleiber sind heute viel häufiger in Gärten und Parkanlagen als an ihren ehemaligen Waldstandorten anzutreffen. Die Nadelholz-Monokulturen förderten die Verbreitung der Kreuzschnäbel, Tannen- und Haubenmeisen, Goldhähnchen und Schwarzspechte. Sie begünstigten aber auch die Massenentwicklung von Schadinsekten (Forleule, Kiefernspanner, Kiefernspinner, Kiefernprozessionspinner, Nonne und Fichtenborkenkäfer).

Felsenbrüter, wie die Mehl- und Rauchschnalbe, die Dohle und der Mauersegler, fanden im Bereich der menschlichen Siedlungen Nistgelegenheiten und breiteten sich deshalb in der Kulturlandschaft stark aus. Darüber hinaus wurden auch Tiere in Mitteleuropa eingebürgert oder eingeschleppt. Beispiele dafür sind der Damhirsch, der Amerikanische Flußkrebs, die Wollhandkrabbe (Ostasien), die Bisamratte (Nordamerika) und der Kartoffelkäfer (Amerika).

## Nutzung von Pflanze und Tier durch den Menschen

Pflanzen und Tiere bilden die Nahrungsgrundlage des Menschen. Pflanzliche und tierische Rohstoffe finden aber auch zur Herstellung von Bekleidung, von pharmazeutischen Erzeugnissen und technischen Produkten Verwendung.

Die für die menschliche Ernährung wichtigsten Pflanzenarten

Stärkelieferanten: Weizen (im Welthandel an 1. Stelle), Reis (für die meisten Menschen der Erde Hauptnahrungsmittel), Mais, Gerste, Hafer, Roggen, Kartoffeln,

Zuckerlieferanten: Zuckerrübe, Zuckerrohr, Zuckerahorn (Nordamerika),

Öllieferanten (Rohfettgehalt %): Raps (40), Lein (40), Mohn (50), Hanf (32 bis 35), Sonnenblume (38), Olive (14 bis 22), Erdnuß (40 bis 50), Kokospalme, Ölpalme (22 bis 37)

Eiweißlieferanten (Eiweiß %): Bohnen (17), Erbsen (16), Linsen (18), Sojabohne (sehr wertvoll, enthält alle Grundnährstoffe: 16 bis 18 % Rohfett, 30 bis 38 % Roheiweiß, 23 bis 32 % Kohlehydrate)

Gewürzlieferanten: Pfefferarten (Piper), Muskatnußbaum, Ceylon-Zimtstrauch, Lorbeerbaum, Gewürznelkenbaum, Kümmel, Fenchel, Anis, Vanille.

Das Tier ist seit alters der Hauptlieferant von Eiweiß und Fett für die menschliche Ernährung. Als beständige Quelle dienen dem Menschen die Mehrzahl der Haustiere (z. B. Rind, Schwein, Schaf, Ziege, Huhn, Kaninchen) und die Fische des Meeres und der Binnengewässer. Mit zunehmender Rationalisierung und Industrialisierung (Großfang von Fischen, industriemäßige Produktion von Fleisch, Milch und Eiern) werden auch sämtliche anfallenden Nebenprodukte (z. B. Knochen, Häute, Felle, Federn, Haare, Hufe, Klauen, Blut) besser genutzt und einer entsprechenden Verwertung zugeführt.

Dazu kommen noch viele Produkte wildlebender Tiere, die in Wirtschaft, Gesundheitswesen und Kultur unterschiedlichsten Zwecken dienen (Düngemittel, Bekleidung, Schmuck, Duftstoffe, Medikamente). Neben der Gewinnung von Nahrungsstoffen und wirtschaftlich genutzten Produkten werden Tiere auch in unterschiedlichem Ausmaß zu besonderen Zwecken vom Menschen genutzt (z. B. Zug- und Transportleistung, Fahrten suche, Blindenhunde, Labortiere für wissenschaftliche Zwecke).

Eine große Anzahl von Pflanzenarten haben als Drogen hervorragende Bedeutung. Daneben stellt die pharmazeutische Industrie aus pflanzlichen Inhaltsstoffen, vor allem Alkaloiden und Glykosiden, wichtige Medikamente her.

Die folgenden Übersichten enthalten eine Auswahl medizinisch wichtiger Tiere und Pflanzen.

### Medikamente aus tierischen Rohstoffen

Rohstoff	Tierart	Verwendung
Hirudin	Blutegel	Gegen Thrombosen u. Venenentzündung
Immunsera	Pferd, Rind, Kaninchen, Schwein u. a.	Impfstoffe (z. B. Cholera, Diphtherie, Tetanus, Typhus u. a.)
Schlängengift	Sandotter u. a.	Gegen rheumatische Erkrankungen, Neuralgien u. a.
Bienengift	Honigbiene	Gegen Rheuma u. a.
Hormone	Schlachttiere	z. B. Insulin, Adrenalin, Sexualhormone, Schilddrüsenhormone

## Medizinisch wichtige Pflanzen

Deutscher Name	Wissenschaftliche Bezeichnung	Verwendung	Wirkstoff
Strahlenpilze	( <i>Streptomyces</i> -Arten)	Antibiotika	Streptomycin
Mutterkorn	( <i>Claviceps purpurea</i> )	gebärmuttererregend	Ergometrin
Schimmelpilze	( <i>Penicillium</i> -Arten)	Antibiotika	Penicillin
Schlaf-Mohn	( <i>Papaver somniferum</i> )	schmerzstillend	Morphium
Kokastrauch	( <i>Erythroxylum coca</i> )	Oberflächenanästhesie	Cocain
Brechnuß	( <i>Strychnos nux vomica</i> )	Kreislaufschwäche	Strychnin
Tollkirsche	( <i>Atropa bella-donna</i> )	Pupillenerweiterung	vor
Stechapfel	( <i>Datura stramonium</i> )	Ruhigstellung d. Magen-	allen
Bilsenkraut	( <i>Hyoscyamus niger</i> )	und Darmkanals	Hyoscyamin
Chinarindenbaum	( <i>Chinchona</i> -Arten)	gegen Malaria	Chinin
Herbst-Zeitlose	( <i>Colchicum autumnale</i> )	Gicht	Colchicin
Faulbaum	( <i>Rhamnus frangula</i> )	Abführmittel	Glucosfrangulin
Roter Fingerhut	( <i>Digitalis purpurea</i> )	Herzmittel	Digitalisglykoside

## Schutz vor Krankheitserregern aus dem Tier- und Pflanzenreich

Viele Krankheiten des Menschen werden durch die parasitäre Lebensweise von Organismen im menschlichen Körper verursacht. Meist handelt es sich dabei um Viren, Bakterien und Protozoen, aber auch der Parasitismus höher entwickelter Tiere kann zu recht ernsthaften Krankheitserscheinungen führen (s. a. S. 16).

### Wichtige durch Organismen hervorgerufene Krankheiten

Krankheitserreger	Krankheiten	Infektion
Viren	Grippe, Masern, Mumps, Pocken, Röteln, Spinale Kinderlähmung, Tollwut	Berühren, Einatmen, Anhusten, Biß tollwütiger Tiere
Kokken	Epidemische Genickstarre, Lungenentzündung, Furunkulose, Scharlach, Tripper	Berühren, Einatmen, Geschlechtsverkehr
Bazillen	Typhus, Paratyphus, Ruhr, Diphtherie, Lungenentzündung, Keuchhusten, Pest, Tuberkulose, Wundstarrkrampf	Berühren, Einatmen, Verschlucken, Wundverunreinigung (Starrkrampf)
Spirillen	Cholera, Syphilis, infektiöse Gelbsucht	Verschlucken, Berühren, Geschlechtsverkehr
Pilze	Bartflechte, Mundfäule, Hauterkrankung zwischen den Zehen	Berühren, auch infizierter Gegenstände
Protozoen		
Flagellaten	Afrikanische Schlafkrankheit	Stich der Tse-Tse-Fliege
Rhizopoden	Amöbenruhr	Berühren
Sporozoen	Malaria	Stich der Anophelesmücke

Krankheitserregende Würmer: Saugwürmer (Trematoden) — Leberegel, Lungenegel; Bandwürmer (Cestoden) — Schweinefinnenbandwurm, Rinderfinnenbandwurm, Hundebandwurm; Fadenwürmer (Nematoden) — Spulwürmer, Madenwürmer, Hakenwurm, Trichine.

Da der größte Teil der Infektionskrankheiten durch Berührung, Einatmen und Verschlucken der Erreger übertragen wird, muß vorbeugend Kontakt zu erkrankten Personen auf das Notwendigste beschränkt und auf größte Sauberkeit und Hygiene bei der Betreuung geachtet werden. Alle gefährlichen Infektionskrankheiten sind anzeigepflichtig, um die Krankheitsherde eindämmen und isolieren zu können. Große Erfolge erzielte die biologische und medizinische Wissenschaft im Kampf gegen die Krankheitserreger. Dank der zielstrebigem, dem Menschen dienenden Arbeit des Gesundheitswesens der DDR konnten durch Reihenuntersuchungen und groß angelegte Impfaktionen gefürchtete Infektionskrankheiten, die oft Gesundheit und Glück der Menschen zeit lebens schädigten oder beeinträchtigten (z. B. Lungentuberkulose, Spinale Kinderlähmung, Tollwut, Wundstarrkrampf, Kindbettfieber, Pocken, Diphtherie) ausgerottet oder stark vermindert werden.

## Tiere als Pflanzenschädlinge und ihre Bekämpfung

Tierische Schädlinge sind in vielen Bereichen und an vielen Orten vorhanden, ohne merkliche Schäden zu erzeugen. Die Ursache ist eine sehr geringe Besiedlungsdichte — „Normalbestand“. Er gewährleistet bei einer wirtschaftlich bedeutungslosen Individuenzahl den Fortbestand der Art. Unter bestimmten Umständen (z. B. klimatische Faktoren, maximales Nahrungsangebot, Anfälligkeit der Nahrungspflanzen, exogene biotische Faktoren) kommt es an einem „Herd“ zu einem „Eruptionsstadium“ (schnelles Anwachsen der Individuenzahlen), dem das „Hauptfraßstadium“ folgt. Dieses kann kürzer oder länger, mitunter über mehrere Jahre anhalten. Es folgt dann eine Zeit der „Krisis“, in der sich Anzeichen eines schnellen Abnehmens der Individuenzahl mehrten. Damit klingt die durch Massenvermehrung entstandene Schädlingsplage (Kalamität) wieder ab. Häufig geht das schlagartig vor sich, und es kommt zum „Zusammenbruch“ der Plage.

So verläuft der Massenwechsel der Feldmaus in unseren Gebieten in einem Rhythmus von drei bis vier Jahren, wobei die Kalamitäten im letzten Jahre schlagartig zusammenbrechen. Am Zusammenbrechen von Kalamitäten sind wiederum innere und äußere Faktoren beteiligt. Übervölkerung und als Folgen Hunger, Degeneration und Raummangel spielen eine Rolle. Mäusepopulationen reagieren negativ, wenn ein gewisses Maß an Bewegungsmöglichkeit ohne Störung (z. B. Revierkämpfe) unterschritten wird („Gedrängefaktor“). Die Geburtsrate sinkt durch Rückbildung oder Auflösung der Keimlinge im Muttertier. Die Anzahl der trächtigen Weibchen geht auf Null zurück. Der Rhythmus zwischen Ruhe und Futteraufnahme wird gestört und der Aktionsradius immer enger. Mit den Unbilden der kalten Jahreszeit treffen Hunger und physische Erschöpfungen zusammen.

Die Kenntnis der Faktoren, die den Massenwechsel beeinflussen, ist für die Verhütung und Bekämpfung von Schädlingskalamitäten von Bedeutung. Durch langfristige Prognosearbeiten können neue Kalamitäten vorausgesagt und der Verlauf sich anbahnender Verbreitungen sowie ihr Ausgang beurteilt werden. Dafür haben viele Länder einen Meldedienst aufgebaut, der die regelmäßige Beobachtung von Schädlingen organisiert, sammelt und auswertet. Auf diese Weise können rechtzeitig Bekämpfungsaktionen eingeleitet werden. Alle interessierten Stellen (Gartenbau, Obstbau, Feldwirtschaft, Lagerwirtschaft) erhalten vom Warndienst die notwendigen Mitteilungen. Hygienegesetze



und entsprechende Untersuchungen schützen uns bei Importen (Saatgut, Rohstoffe, Lebensmittel) vor dem Einschleppen von Schädlingen, Krankheitserregern und Unkräutern.

## *Das Zusammenwirken der Umweltfaktoren*

### Lebensbedingende Faktorenkombinationen

Alle Lebensvorgänge der Pflanzen und Tiere werden unmittelbar oder mittelbar von der Umwelt beeinflußt. Unter Umwelt versteht man den gesamten Komplex von Kräften und Stoffen, die an einem Standort auf die Organismen einwirken. Die einzelnen Umweltfaktoren sind dabei zu einem schwer zu analysierenden Wirkgefüge miteinander verflochten. Andererseits besitzen alle Arten, Unterarten, Varietäten, ja selbst morphologisch kaum noch unterscheidbare systematische Einheiten ein spezifisches Reaktionsvermögen auf den Komplex der Umwelteinflüsse (ökologische Konstitution). Diese Reaktion kann in den einzelnen Entwicklungsphasen der Pflanzen (Keimung, Jungpflanzenstadium, Blüte, Fruchtreife, Altpflanzen), der Tiere (Eistadium, Embryonal- und Larvalentwicklung, geschlechtsreifes Tier) und im Verlauf der Jahreszeiten bei derselben Sippe recht verschieden sein. Die spezifische ökologische Konstitution entscheidet, unter welchen Umweltbedingungen eine Pflanze oder ein Tier zu gedeihen vermag. Es gibt dementsprechend für eine jede Sippe auch bestimmte Faktorenkomplexe, die optimale Lebensbedingungen darstellen. Die Organismen erreichen an diesen Standorten eine hohe Vitalität und ein starkes Konkurrenzvermögen. Die recht unterschiedliche Kombination der Umweltfaktoren auf der Erdoberfläche übt großen Einfluß auf die Verbreitung der Tiere und Pflanzen aus. Sie ist die Ursache für die mannigfaltige Vergesellschaftung der Organismen in Biozönosen und für die Verteilung dieser Organismengemeinschaften über die Erdoberfläche. Recht gut läßt sich die komplexe Wirkung der Umweltfaktoren auf die Ausbildung der Wald- und Baumgrenze studieren. Beim Aufstieg in die europäischen Hochgebirge zeigt sich ein gesetzmäßiger Wechsel der Baumarten. Die Eichen und Hainbuchen der Hügellandstufe werden im Bergland von Buchen und diese in der hochmontanen Stufe von Fichten abgelöst. Über dem geschlossenen Fichtenwald liegt eine Krummholzzone, in der vereinzelt verkrüppelte Bäume stehen.

Obwohl sich die klimatischen Verhältnisse allmählich verändern, kommt es meist zu einer scharf ausgeprägten Wald- und Baumgrenze. Die Ursache ist in einer sehr komplizierten Wirkung der Umweltfaktoren, vor allem des Temperatur- und Wasserfaktors zu sehen.

Die Vegetationsperiode ist an der Waldgrenze relativ kurz und kühler als in tieferen Lagen. Die geringe Luftdichte und das Fehlen von Dunstschichten ermöglichen eine extrem hohe Einstrahlung (durch Wolkenreflexion manchmal höher als Solarkonstante; s. S. 87f.), die zu einer starken Erwärmung der Pflanzenteile und der Bodenoberfläche führt. Da auch die nächtliche Ausstrahlung aus den gleichen Gründen beachtlich ist, werden Tagesschwankungen der Bodentemperaturen von  $-18^{\circ}\text{C}$  bis  $+80^{\circ}\text{C}$  gemessen. Im Frühjahr und Herbst gibt es deshalb lange anhaltende Frostwechselzeiten.

Die winterliche Schneebedeckung führt zu Lawinenschäden und in Verbindung mit den starken Winden zur mechanischen Schädigung junger Sprosse durch Schneeschliff. Bei nassem Schnee werden vor allem Jungbäume durch Pilzbefall in Mitleidenschaft ge-

zogen. Die Schneedecke mildert allerdings die Extreme der Bodentemperaturen und der Temperaturen an den schneebedeckten Pflanzenteilen.

Der Wasserhaushalt der Standorte an der Baumgrenze ist recht ausgeglichen. Im relativ kühlen Großklima der Hochlagen bleibt die Verdunstung gering. Die recht spät im Frühjahr erfolgende Schneeschmelze und das Schmelzwasser aus höheren Lagen führen im allgemeinen während der Vegetationsperiode zu einer ausreichenden Bodenfeuchtigkeit. Nur an windexponierten Standorten mit starker Erwärmung kommt es zu einer angespannten Wasserbilanz.

Nicht einzelne der angeführten Faktoren, sondern ihr Zusammenwirken bedingen die in der Landschaft so ausgeprägte Wald- und Baumgrenze. Eine kurze Vegetationsperiode verhindert den plasmatischen Abhärtungsprozeß (s. S. 90), ein Ausreifen der jungen Sprosse und die Bildung eines funktionstüchtigen Abschlußgewebes (Epidermis, Kutikula). Die Gehölze transpirieren deshalb im Frühjahr infolge der beträchtlichen Strahlung bei noch gefrorenem Boden recht stark und vertrocknen (Frosttrocknis, s. S. 91). Daß es sich nicht um einen Kältetod, sondern um Frosttrocknis handelt, zeigen die hohen osmotischen Werte der Zellen, die im Frühjahr am höchsten liegen und mehr als 50 at betragen.

Der Krüppelwuchs der Bäume über der Waldgrenze geht auf die Schneebedeckung zurück. Alle über die Schneedecke hinausragenden Zweige und Nadeln sind nicht nur ungehindert der starken Winterkälte ausgesetzt, sie vertrocknen besonders leicht bei einsetzender Frühjahrserwärmung. Für die schneebedeckten, vor extremen Temperaturen geschützten Zweige besteht keine Vertrocknungsgefahr, weil die Luft in der Schneedecke ein geringes Sättigungsdefizit besitzt.

## Die Umweltfaktoren

### als Ursache für die Pflanzen- und Tierverbreitung

Die genetisch bedingte ökologische Konstitution der Organismen und die recht unterschiedliche Konstellation der Umweltfaktoren auf der Erdoberfläche sind wesentliche Ursachen für die Verbreitung der Pflanzen und Tiere, für die Lage und Begrenzung ihrer Areale. Diese Areale sind im gewissen Sinne wie die Biozönosen (s. S. 134f.) der Ausdruck eines Fließgleichgewichtes in der Auseinandersetzung der Organismen mit ihren Konkurrenten und den abiotischen Umweltfaktoren.

Die heutigen Areale haben sich vor allem aus erdgeschichtlichen Ursachen (z. B. Eiszeit) und durch den Einfluß des die Landschaft verändernden Menschen entwickelt. So gab es beispielsweise vor der Eiszeit in Mitteleuropa eine reiche tropische und subtropische Flora. Der Mammutbaum bildete in dieser Zeit auf der ganzen Nordhemisphäre der Erde ausgedehnte Wälder. Heute kommt dieser Baum nur noch in zwei eng begrenzten Gebieten in Kalifornien vor. Viele Pflanzen des Mittelmeergebietes und des Orients, die heute als Unkräuter mit dem Ackerbau große Teile Europas und gemäßigte Gebiete anderer Kontinente erobert haben (s. S. 123f.), breiteten ihre ursprünglichen Areale stark aus.

Die Areale vieler Pflanzen werden sich auch in Zukunft weiter verändern. Das wird dann der Fall sein, wenn Verbreitungseinheiten von Pflanzen von ihnen bisher nicht besiedelte Gebiete erreichen, in denen die Umweltbedingungen günstig sind und ein möglicher Widerstand eventueller Konkurrenten überwunden werden kann oder wenn der Mensch Konkurrenzverhältnisse in der Vegetation stark verändert (z. B. durch Entwaldung großer Gebiete).

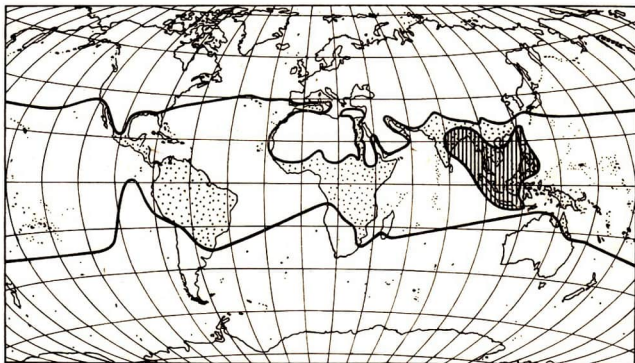


Abb. 130/1 Heimatareal (schraffiert) der Banane und heutiges Anbaubgebiet (punktiert)

Ein großer Teil der Bearbeitungs- und Pflegemaßnahmen unserer landwirtschaftlichen Kulturen zielt auf die möglichst vollständige Vernichtung der Konkurrenten unserer Kulturpflanzen ab.

In vielen Fällen läßt sich eine Parallelität von Arealgrenzen und bestimmten Klimalinien feststellen (Abb. 130/2 und 130/3). Die Nordgrenze der Fichte ähnelt in ihrem Verlauf nicht nur der Isotherme einer mittleren Julitemperatur von  $10^{\circ}\text{C}$ , sondern auch der Linie von 65 Sommertagen mit einem Tagesmaximum von  $12,5^{\circ}\text{C}$ . Die Südostgrenze stimmt etwa mit einer Linie überein, die ein Gebiet von 65 Sommertagen mit einem Tagesmaximum von höchstens  $24^{\circ}\text{C}$  begrenzt. Die Westgrenze folgt einer Linie von 120 Wintertagen mit Minimumtemperaturen von höchstens  $0^{\circ}\text{C}$ .

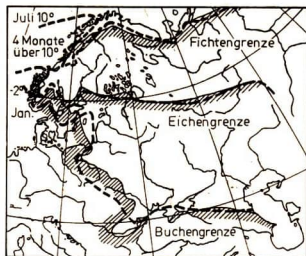


Abb. 130/2 Einige Klimalinien und die Nordgrenze der Fichte und Eiche sowie die SO-Grenze der Buche

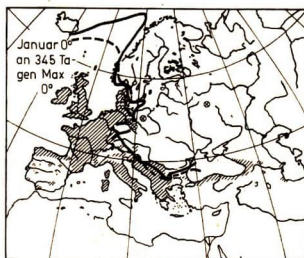


Abb. 130/3 Zwei Klimalinien und das Verbreitungsgebiet der Stechpalme

Die Parallelität von Arealgrenzen und Klimalinien zeigt aber keine direkten kausalen Beziehungen auf. Nicht ein Faktor, sondern ein kompliziertes öko-physiologisches Faktorengefüge bedingt die Ausbreitung der Organismen. Außerdem wirken nicht lang-jährige Mittelwerte, sondern Klimaextreme auf Tiere und Pflanzen ein. Hinzu kommt die Konkurrenz anderer Organismen als arealbegrenzender Faktor.

Die Wechselwirkung zwischen ökologischer Konstitution der Organismen und der auf der Erdoberfläche auftretenden Wirkung von Umweltfaktoren ist also eine wesentliche Ursache für die Ausbildung der Areale.

Die Fichte besiedelt das kontinentale nördliche Eurasien (Taiga) mit tiefen Winter-temperaturen und mäßiger Sommerwärme, die wegen der geringen Verdunstungskraft der Atmosphäre kaum zu Wassermangel führt. Die Stein-Eiche schließlich ist im Mittelmeergebiet verbreitet, das sich durch milde niederschlagsreiche Winter und heiße trockene Sommer auszeichnet. Die Verbreitung derartig charakteristischer Floren-elemente weist durch ihr differenziertes Auftreten in bestimmten Gebieten sehr gut auf standörtliche Gegebenheiten hin.

Bei Tieren fallen die Arealgrenzen nur in den seltensten Fällen mit meteorologischen Grenzlinien (Isothermen, Isohygren u. a.) zusammen, da zumindest für sehr viele Kleintiere der Landfauna gar nicht so sehr das Großklima als vielmehr das jeweilige Mikroklima die ausschlaggebende Rolle spielt. Viele Insekten (z. B. Schmetterlinge aus der Familie der Bären) ertragen bei geringer Luftfeuchtigkeit niedrigere Temperaturen wesentlich besser als bei hoher. Das führt dazu, daß viele solche kühlfeuchten Bedingungen nicht ertragende Arten Nordwesteuropa (Jütland, Nordwestdeutschland, Holland, Belgien, England und Irland) meiden, obwohl sie im kontinentalen Bereich Mittel- und Osteuropas sehr viel weiter nach Norden vordringen.

Die Grenzlinien sind jedoch nicht nur durch abiotische, sondern auch durch biotische Umweltfaktoren bedingt. Berühren sich die Areale nahe verwandter Arten mit ökologisch ähnlichen Ansprüchen, so übt auch die Konkurrenz einen Einfluß auf die Lage der Verbreitungsgrenzen aus. So schließen sich z. B. Nachtigall und Sprosser in ihrer Verbreitung weitgehend aus. Lediglich in der Berührungszone, die von Dänemark fast in gerader Linie zum Asowschen Meer verläuft, gibt es geringfügige Überschneidungen.

Daß auch ausgesprochene Ausbreitungshindernisse (Gebirgsketten, Wüsten, Meere) die Verbreitung der Organismen mitbestimmen können, zeigen die zahlreichen neuweltlichen Neophyten, die nach der Entdeckung Amerikas bei uns Fuß gefaßt haben, wie überhaupt die starke Ausbreitung zahlreicher Pflanzen und Tiere durch den regen weltweiten Handel und Verkehr (s. S. 124).

Es darf aber nicht übersehen werden, daß auch hierbei die Umweltfaktoren stark wirksam sind. Die Überwindung dieser Ausbreitungshindernisse garantiert noch nicht die Einbürgerung, also die Erweiterung des Areals. Nur wenn der Neuankömmling seiner ökologischen Konstitution entsprechende Umweltbedingungen vorfindet und sich gegen die Konkurrenz in den vorhandenen Biozönosen durchsetzen kann, vermag er tatsächlich Fuß zu fassen.

Oft weicht auch das Klima diesseits und jenseits großer Ausbreitungshindernisse (Alpenkette, Himalaja, Sahara, Ozeane) beträchtlich voneinander ab, so daß man das Fehlen von Arten auf der einen Seite nicht von vornherein auf die Ausbreitungshem-mung zurückführen darf.

Die isolierende Wirkung von Inseln zeigt sich recht stark in ihrem Artenbestand, wenn diese Inseln weit vom Festland entfernt liegen bzw. schon seit erdgeschichtlich langer Zeit vom Festland getrennt sind. England, das beispielsweise erst nach der Eis-



zeit vom Kontinent getrennt wurde, besitzt keine endemischen Arten, während sich andere Inseln durch einen sehr hohen Anteil an Endemiten auszeichnen.

Sardinien	47 Arten	Madagaskar	66 % des Florenbestandes
Korsika	58 Arten	Neuseeland	72 % des Florenbestandes
Kanaren	45 % des Florenbestandes	Hawaii	82 % des Florenbestandes

Ein besonders bekanntes Beispiel für eine isolierte Fauna stellen die Galapagos-Inseln dar. Sie stehen etwa seit dem frühen Pliozän als Lebensraum für Landtiere zur Verfügung (etwa 10 Millionen Jahre) und sind bisher lediglich von 12 flugfähigen und 8 bodengebundenen Wirbeltieren erreicht und besiedelt worden (entspricht zwei erfolgreichen Erstbesiedlungen in jeweils einer Million Jahren). Neben den Vögeln sind lediglich noch zwei Arten der Säuger (Reisratte, eine Fledermausart) und einige Reptilienarten (mehrere Landschildkröten, Leguane, Eidechsen, Geckos und eine Schlangenart) vertreten, die fast alle endemisch sind. Wirbellose, vor allem Insekten, sind in sehr großer Anzahl vorhanden, da die Verbreitung mit dem Wind und dem Wasser bei solchen Formen wesentlich schneller geht und die Überlebenschance auch viel größer ist. Es sind vor allem, wie bei den Wirbeltieren, Abkömmlinge vom amerikanischen Festland, die sich hier angesiedelt und eine Vielzahl endemischer Arten hervorgebracht haben.

## Die tier- und pflanzengeographischen Regionen der Erde

Die Kenntnis der Verbreitungsgebiete der einzelnen Pflanzen- und Tierarten setzt den Pflanzen- und Tiergeographen in die Lage, Gebiete mit einem ähnlichen Artenbestand

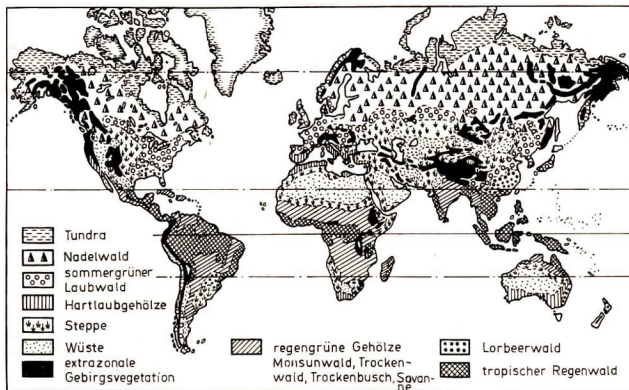


Abb. 132/1 Vegetationsgürtel der Erde

gegeneinander abzugrenzen. Die Grenzen dieser Gebiete decken sich mit der Anhäufung von Arealgrenzen systematischer Sippen (Arten, Gattungen und Familien). Man unterscheidet Gebiete verschiedener Rangordnung. Die höchsten Einheiten sind die Florenreiche und die tiergeographischen Regionen. Sie werden charakterisiert vor allem durch bestimmte Familien oder auch Gattungen, die sich in ihrem Auftreten auf der Erd-

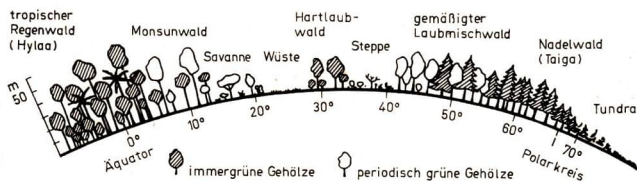


Abb. 133/1 Schematischer Querschnitt der Vegetationsgürtel

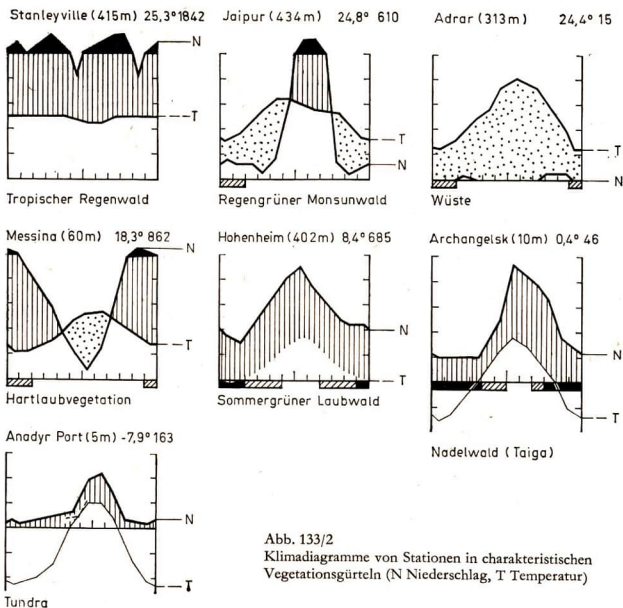


Abb. 133/2  
Klimadiagramme von Stationen in charakteristischen Vegetationsgürteln (N Niederschlag, T Temperatur)

③6 oberfläche auf das entsprechende Florenreich oder die tiergeographische Region beschränken bzw. hier eindeutig ihren Verbreitungsschwerpunkt besitzen.

③7 Die Differenzierung der Flora nimmt auf der Erde vom Norden nach dem Süden zu. Während die Holarktis die ganze extratropische nördliche Hemisphäre umspannt, gliedern sich die Tropen in Palaetropis und Neotropis. Hinzu kommen in der Südhemisphäre kleinere Florenreiche mit stark ausgeprägtem eigenem floristischem Charakter.

③8 Diese Erscheinung wird auf eine sehr frühe Trennung der Landmassen zurückgeführt, was zur starken Isolation der Floren führte (Australien von Afrika im Jura, Südamerika von Afrika im Tertiär, nordamerikanischer und eurasiatischer Kontinent erst im Diluvium getrennt). Großen Einfluß übt das Klima über den Temperatur- und Wasserfaktor auch auf die Ausprägung und Verteilung der Vegetation aus. In der Abbildung (132/1) sind die Vegetationsgebiete nach der in ihnen vorherrschenden Pflanzenformation benannt, die angenommen werden kann, wenn der menschliche Einfluß ausgeschaltet wäre.

Die Karte der Vegetationsgürtel zeigt deutliche Parallelen zur Niederschlagskarte. Eine Vorstellung über die Temperatur und den Niederschlag in einigen wichtigen Vegetationsgebieten vermitteln die Klimadiagramme der Abbildung 133/2.

## Das ökologische Gleichgewicht

Eine jede Organismengesellschaft (Biozönose) bildet mit ihrem Standort (Biotop) eine Einheit, das Ökosystem oder die Biogeozönose. In naturnahen Ökosystemen, zum Beispiel in wirtschaftlich wenig beeinflussten Buchenwäldern, Eichenmischwäldern und hochmontanen Fichtenwäldern, befinden sich die Glieder des Ökosystems, also alle Organismen und die auf sie komplex wirkenden Umweltfaktoren in einem dynamischen Gleichgewicht. Besteht ein solches Fließgleichgewicht in einem Ökosystem, dann ändern sich über lange Zeiträume ohne Einwirkung des Menschen oder von Naturkatastrophen das Waldbild, der Pflanzen- und Tierbesatz und die Umweltfaktoren im Durchschnitt gesehen kaum.

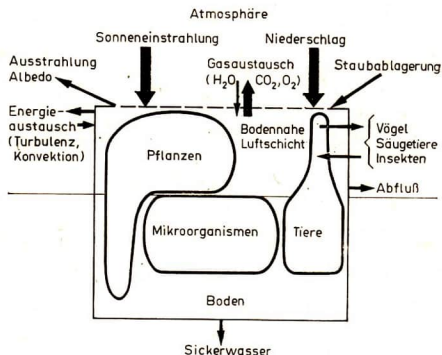
Das ist nicht gleichzusetzen mit Stillstand. In einem ausgeglichenen Ökosystem vollziehen sich ständig mannigfaltige, sich überlagernde, schwer zu analysierende und kausal zu erklärende Prozesse, die dem Prinzip der Wirkung und Gegenwirkung folgen. Innerhalb des Biotops, in der Biozönose, aber auch zwischen beiden vollzieht sich ein ständiger Stoff- und Energieumsatz. Die Individuen entwickeln sich und vergehen, die Lebensgemeinschaft aber bleibt in ihrer Struktur erhalten.

Ein Ökosystem ist kein geschlossenes System. Es erhält von außen Energie und Stoffe (z. B. Sonnenstrahlung, Niederschlag und Staub) zugeführt und gibt beides auch wieder ab (Ausstrahlung, ober- und unterirdischer Wasserabfluß). Durch den Tierwechsel zwischen verschiedenen Ökosystemen kommt es auch zu einem Austausch organischer Substanzen über die Grenzen von Ökosystemen hinweg. Entscheidend für die Stabilität eines Ökosystems ist seine ausgeglichene Stoff- und Energiebilanz.

Erste Eindrücke über das Zusammenspiel, die Wechselwirkungen und das sich daraus ergebende Gleichgewicht in einer Biozönose vermittelt schon die Pflanzengemeinschaft eines Ökosystems.

Die zahlreichen Pflanzenarten eines Eichenmischwaldes zum Beispiel sind in einer Anzahl von Schichten angeordnet. Eine obere Baumschicht mit Trauben-Eiche, Stiel-Eiche, Winter-Linde, Rot-Buche und Berg-Ahorn ist häufig durch eine untere Baumschicht mit jüngeren Vertretern dieser Arten sowie der Hain-Buche und dem Feld-Ahorn unterbaut. Eine oft recht dichte Strauchschicht wird durch

Abb. 135/1  
Schematische Darstellung  
eines Ökosystems



Haselnuß, Pfaffenhütchen, Weißdorn, Holunder, Himbeere, Wildrosen u. a. gebildet. Die Krautschicht ist wiederum in sich gegliedert in eine obere (Flatterhirse, Große Brennessel, Giersch, Wald-Zwenke, Knäuelgras u. a.) und eine niedere Krautschicht (Busch-Windröschen, Gelbes Windröschen, Scharbockskraut, Sauerklee, Kriechender Günsel, Leberblümchen, Zweiblättriges Schattenblümchen, Wald-Erdbeere u. a.).

Diese Schichtung ist das Ergebnis der artspezifischen Wuchsform, der artspezifischen ökologischen Konstitution und des gegenseitigen Einwirkens der Pflanzen. Sie ermög-

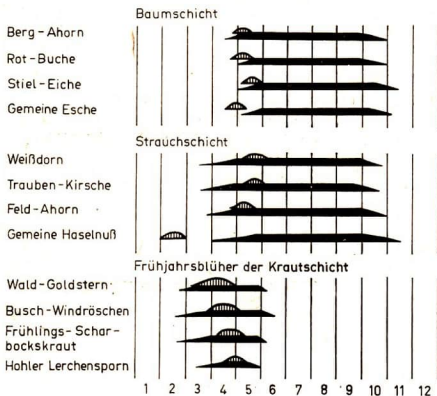


Abb. 135/2  
Phänologische Entwicklung  
einiger Pflanzenarten  
des Eichenmischwaldes



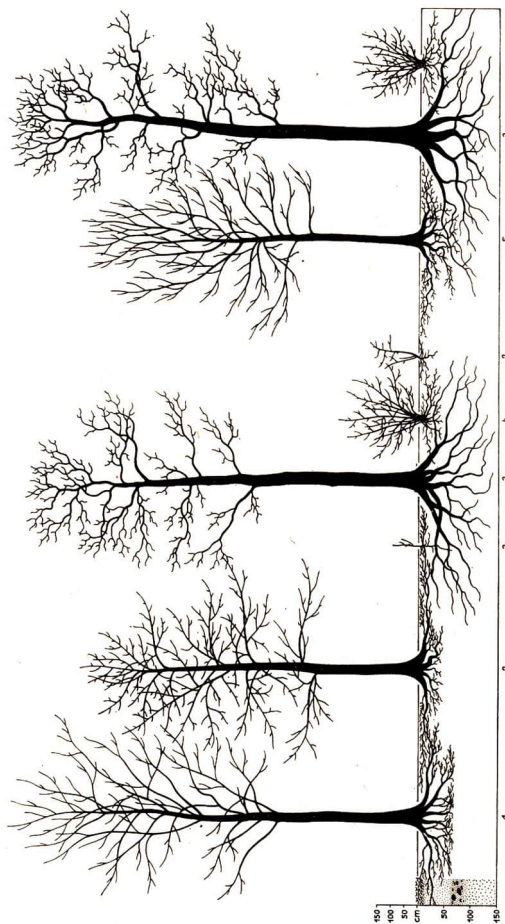
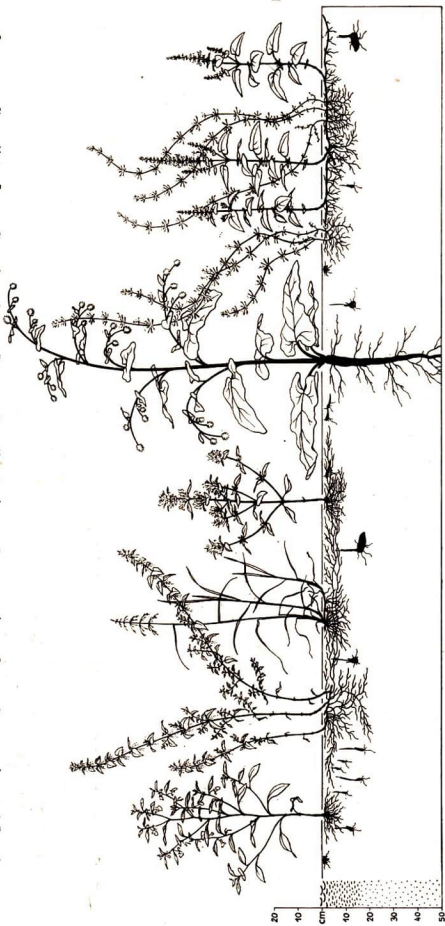
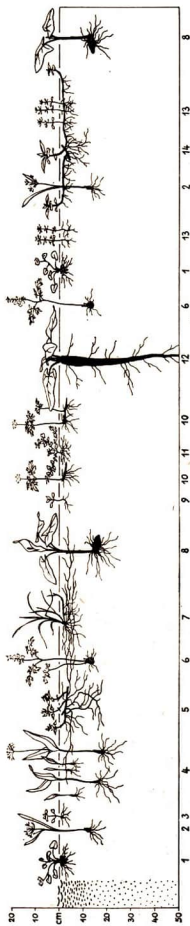


Abb. 136/1 Profil durch einen Eichenmischwald mit Pflanzen der Baum- und Strauchschicht 1 Rot-Buche, 2 Winter-Linde, 3 Trauben-Eiche, 4 Gemeine Haselnuß, 5 Gemeine Hainbuche

Abb. 137/1 Pflanzen und Krautschicht eines Eichenmischwaldes

Oben: im Frühjahr, unten: im Herbst 1 Frühlings-Scharbockskraut, 2 Wald-Goldstern, 3 Echtes Springkraut, 4 Bären-Laub, 5 Große Brennnessel, 6 Hohler Lerchensporn, 7 Wald-Flattergras, 8 Gefleckter Aronstab, 9 Bunter Hohlzahn, 10 Busch-Windröschen, 11 Elfen-Ehrenpreis, 12 Hainklette, 13 Klettenlabkraut, 14 Wald-Ziest



licht eine optimale Nutzung der Umweltfaktoren und schafft ihrerseits ganz spezifische Umweltbedingungen (Bestandsinnenklima), ohne die Teile des Ökosystems gar nicht lebensfähig wären (Schattenpflanzen).

Die Wurzelsysteme der Glieder eines ausgeglichenen Ökosystems bilden im Boden ebenfalls eine recht charakteristische Schichtung. Die Wurzeln einzelner Gehölzarten (z. B. Eichen, Hain-Buche und Haselnuß) dringen tief in den Boden ein, andere (z. B. Rot-Buche und Winter-Linde) durchziehen den Oberboden mit einem dichten Wurzelnfilz. Eine ganze Anzahl von Kräutern durchwurzelt nur oberflächlich die Mullschicht. So entnehmen die Pflanzen in ganz verschiedenen Bodentiefen Feuchtigkeit und Nährstoffe und nutzen dadurch diese Umweltfaktoren optimal.

Auch die Wurzelschichtung ist im gewissen Sinne der Ausdruck eines Gleichgewichtes, das sich in ständiger Auseinandersetzung herausgebildet hat.

Der jahreszeitliche Rhythmus von der Keimung, der Blüte und der Laubentfaltung über die Fruchtreife bis zum Blattfall bzw. dem Absterben der einjährigen Pflanzen ist ebenfalls fester Bestandteil des biozönotischen Gleichgewichts. Das zeitige Erblühen der Frühblüher, die dann einsetzende Belaubung der Strauchschicht und etwas später der Baumschicht, ausgelöst durch den charakteristischen Wärmeumsatz im Boden und in der bodennahen Luftschicht im Frühjahr (s. S. 87 ff.), sind ökologisch für diese Pflanzengruppen und für das biozönotische Gleichgewicht sehr bedeutsam. Im Herbst setzt dagegen der Laubfall zuerst in der Baumschicht ein und greift dann auf die Strauchschicht über. Zahlreiche Schattenpflanzen am Waldboden verbrauchen während der vollen Belaubung der Gehölze im Sommer durch Atmung mehr Kohlenhydrate, als sie infolge der geringen Sonnenstrahlung assimilieren können, sie hungern. Erst mit der beginnenden Auflichtung im Spätsommer und Frühherbst erreichen sie einen gewissen Assimilationsüberschuß, so daß sie Nährstoffe für die nächstjährige Vegetations-

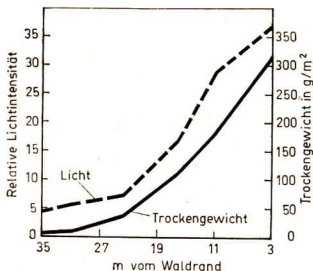


Abb. 138/1  
Zunahme der Stoffproduktion von Bodenpflanzen gegen den Waldrand hin

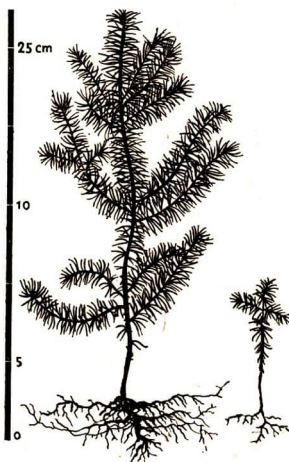


Abb. 138/2  
Fichtensämlinge in einem Birkenbestand  
(Wurzelkonkurrenz der Waldbäume,  
links ausgeschaltet, rechts nicht ausgeschaltet)

periode speichern können. Diese Arten zeigen gegen den Waldrand hin eine bessere Entwicklung (s. Abb. 138/1).

Das ausgeglichene, harmonische Bild der Pflanzenbestände in einem im Gleichgewicht befindlichen Ökosystem ist das Ergebnis einer ständigen Auseinandersetzung der Individuen einer Art untereinander und zwischen den Arten. Der Kampf um Nährstoffe, Wasser und Licht führt im oberirdischen Bereich, aber auch im Wurzelraum zu einer scharfen Konkurrenz der Pflanzen. Konkurrenzstarke Pflanzen unterdrücken Arten mit geringerem Durchsetzungsvermögen oder drängen sie in der Vegetation aus den für sie optimalen Standortbereichen heraus. Die Bindung der Pflanzen an bestimmte Umweltfaktoren innerhalb der Vegetation (ökologisches Verhalten), also unter den Bedingungen der Konkurrenz, spiegelt deshalb in den seltensten Fällen den artspezifischen Bedarf gegenüber diesem Faktor wider (physiologisches Verhalten).

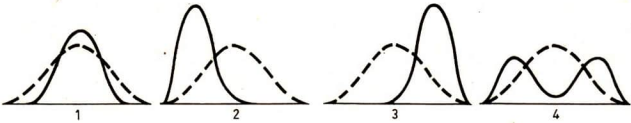


Abb. 139/1 Schematische Darstellung der physiologischen (gestrichelt) und der durch Konkurrenz bedingten Optimumskurven (ausgezogen)

In den naturnahen Biozönosen der Waldvegetation ist eine deutliche Bindung der einzelnen Baumarten an ganz bestimmte Umweltbedingungen zu erkennen.

Die Schwarz-Erle besiedelt nasse, nährstoffreiche Böden, die Kiefer wächst natürlich (nicht aufgeforstet) besonders auf armen, sehr trockenen Standorten. Die Esche bevorzugt reiche, feuchte Bereiche. Die Buche trifft man vor allem auf frischen, reichen Böden milder, luftfeuchter Klimagebiete (subatlantisch) an, und die Fichte ist in Mitteleuropa von Natur aus ein Baum der Bergwälder. Es wird oft gesagt, daß die unterschiedlichen Standortansprüche der einzelnen Baumarten die ganz charakteristische Gehölzzusammensetzung der Waldbiozönosen bedingen. Dabei muß aber berücksichtigt werden, daß nicht die Ansprüche der Arten an sich diese Erscheinung bedingen, sondern daß sich dieses Gleichgewicht zwischen den Pflanzen und den Umweltfaktoren unter den Bedingungen der Konkurrenz herausgebildet hat.

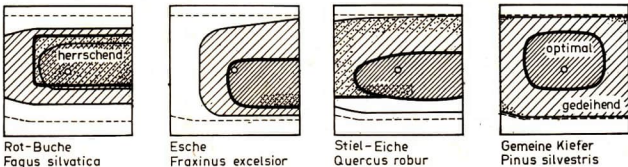


Abb. 139/2 Physiologische Amplitude (weit schraffiert), physiologisches Optimum (eng schraffiert) und ökologisches Optimum (punktiert) einiger Waldbäume im Hinblick auf Bodenfeuchtigkeit und Bodenreaktion unter den Umweltbedingungen der mitteleuropäischen unteren Bergstufe



In den Ökosystemen unserer naturnahen Wälder prägt der Pflanzenbestand in starkem Maße das Bild und die Struktur der Biozönosen. Der Mengenanteil der Tiere, nicht dagegen ihre Arten- und Individuenzahl sowie ihre Bedeutung für das biozönotische Gleichgewicht, sind, verglichen mit der pflanzlichen Masse, recht gering. Das Gewicht der oberirdischen pflanzlichen Biomasse ist beispielsweise in den osteuropäischen Eichenwäldern 1000mal höher als das der tierischen. Auf einem Hektar Wald bilden pflanzenfressende Säugetiere, vor allem Huftiere und Nagetiere (2,2 kg), Raubtiere (0,1 kg) und Vögel (0,2 kg) insgesamt nur eine Biomasse von 2,5 kg. Die Masse der unterirdisch lebenden Tiere, insbesondere der Bodenorganismen, erreicht in Waldbiozönosen dagegen häufig 100 kg/ha.

Auch die Tierwelt zeigt wie die Pflanzenwelt der Biozönose eine gewisse Bindung an Schichten und eine zeitliche Differenzierung, die sich in den Entwicklungsphasen der Tiere und in der Entwicklung von Populationen widerspiegelt (s. Abb. 140/1). Die innige und mannigfaltige Verflechtung tierischer und pflanzlicher Organismen bildet eine wesentliche Grundlage für das biozönotische Gleichgewicht. Tiere dienen als Bestäuber der Blüten und Verbreiter der Samen (s. S. 117 ff.). Pflanzenfressendes Wild vernichtet bei zu starkem Besatz ebenso wie das in den vergangenen Jahrhunderten im Wald weidende Vieh den Jungwuchs und verhindert dadurch ein kontinuierliches Nachwachsen des Gehölzartenbestandes der Biozönosen, was zum Verschwinden einzelner Gehölzarten oder gar zur Waldvernichtung führt.

Der innere, auf mannigfaltigen Wechselbeziehungen beruhende Zusammenhang aller Organismen einer Biozönose wird durch komplizierte Nahrungsketten hergestellt, die bei den Produzenten der organischen Substanz, bei den chlorophyllhaltigen Pflanzen, ihren Anfang nehmen und bei den Reduzenten, den Mikroorganismen des Bodens, enden. Diese mineralisieren die zu wiederholten Malen von den unterschiedlichen Konsumenten umgebauten organischen Substanzen und stellen diese dadurch den Produzenten wieder als Nährstoffe für einen erneuten Kreislauf zur Verfügung (s. S. 115).

Die Pflanzenfresser ernähren sich von lebenden Bestandteilen der Pflanzen. Sie werden von Rauborganismen gefressen, die selbst wieder anderen Rauborganismen als Nahrung dienen. Diese Tiergruppen scheiden Kot ab und hinterlassen tierische Leichen, und die Pflanzen bilden in Form von Streu und abgestorbenen Wurzelteilen tote pflanzliche Substanzen. Diese tierischen und pflanzlichen Rückstände nehmen die Saprophagen (Aasfresser, Humusfresser) auf. Diese Tiergruppen bilden ihrerseits wieder Kot und Tierleichen. Die tierischen und pflanzlichen Rückstände werden schließlich auch von

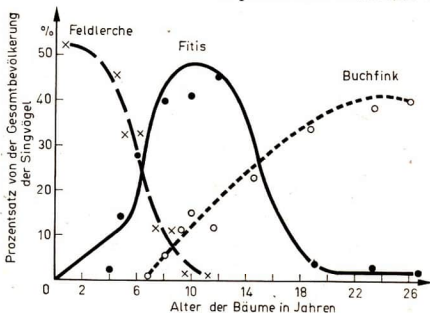


Abb. 140/1  
Veränderung der Populationen einiger Singvögel im heranwachsenden Kiefernwald

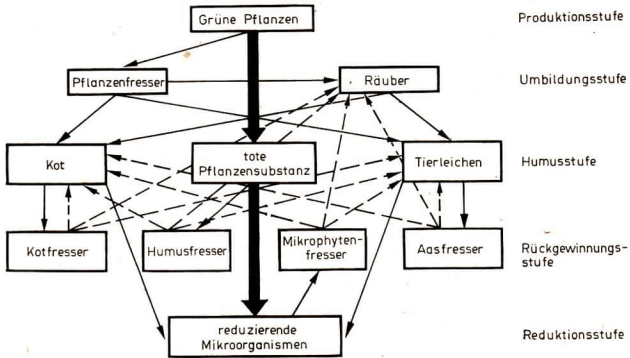


Abb. 141/1 Stoffumsatz in einem terrestrischen Ökosystem. Dieses Nahrungskettengefüge existiert in der Biozönose sowohl oberirdisch als auch unterirdisch

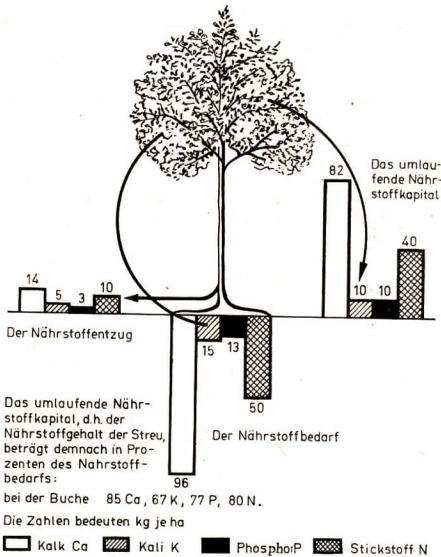
den Mikroorganismen mineralisiert, in anorganische Verbindungen überführt (s. S. 106f.). Aber auch die Mikroorganismen dienen ihrerseits anderen Lebewesen als Nahrung (Mikrophytenfresser).

Eng verknüpft mit dem Aufbau, dem Umsatz und dem Abbau der organischen Masse verläuft im Ökosystem der Kreislauf der mineralischen Stoffe. Herrscht ein ungestörtes Fließgleichgewicht und wird dem Ökosystem keine Biomasse entzogen, so bildet der Mineralstoffkreislauf nahezu ein geschlossenes System.

Derartige Verhältnisse herrschen in den unberührten tropischen Regenwäldern. Ein großer Teil der den Pflanzen verfügbaren Mineralsalze befindet sich hier in der Biomasse. Der Boden selbst ist relativ nährstoffarm. Er erhält die für den üppigen Pflanzenwuchs notwendigen Nährsalze ständig durch die Mineralisierung abgestorbener Pflanzen- und Tiersubstanzen wieder zugeführt. Entnimmt man diesem Ökosystem die produzierte Pflanzenmasse, so verlieren die Standorte ihre gewaltig erscheinende Produktionskraft (s. S. 144).

In unseren relativ naturnahen Wald-Ökosystemen ist der Mineralstoffkreislauf ebenfalls relativ ausgeglichen. Der weitaus größte Teil der dem Boden entzogenen Mineralsalze wird diesem über die Streu wieder zugeführt. Die mit den Blättern und Zweigen abgeworfene Trockensubstanz ist drei- bis viermal größer als die lebenslanglich von den Bäumen angereicherte Pflanzenmasse. Tiefwurzelnde Bäume erschließen zudem auch Nährsalzreserven tieferer Bodenschichten, so daß der Umsatz bei geregelter Waldnutzung recht ausgeglichen ist. Voraussetzung dafür ist jedoch, daß der Biozönose nicht durch Streunutzung, Holznutzung der abbrechenden Zweige und Waldweide zusätzlich Nährsalze entzogen werden. In einem naturnahen Ökosystem herrscht in Analogie zu den Nahrungsketten und dem damit verbundenen Umsatz organischer Substanzen auch ein recht charakteristischer und ausgeglichener Energiefluß. Die durch die chlorophyllhaltigen Pflanzen gebundene Sonnenenergie dient den verschiedensten Gliedern der

Abb. 142/1  
Kreislauf  
der mineralischen Stoffe  
im Buchenwald



Nahrungsketten zur Bildung von Biomasse und zur Unterhaltung der Lebensprozesse. Etwa ein Drittel der von den grünen Pflanzen gebundenen Sonnenenergie dient beispielsweise in einem Buchenwald zum Aufbau der Biomasse, während zwei Drittel von den verschiedensten Organismengruppen veratmet werden.

Nachdem der Einfluß wesentlicher Umweltfaktoren auf die Pflanzen- und Tierwelt bereits bekannt ist (s. S. 88ff.), sollen einige Beispiele zeigen, wie die Wechselwirkungen zwischen der Biozönose und den komplexen Umweltfaktoren zur Einstellung eines Fließgleichgewichtes in der Biozönose beitragen.

Die mehr oder weniger dichte Baumschicht der recht ausgeglichenen Ökosysteme unserer naturnahen Wälder schafft im Inneren des Bestandes, also in der Biozönose, ein charakteristisches Bestandsklima, das wesentlich vom Großklima der Landschaft abweicht.

Die Wirkung der Sonnenstrahlung ist in der Krautschicht einer Wald-Biozönose stark herabgesetzt.

Die Lichtverhältnisse in den Wald-Biozönosen ändern sich mit dem Bestandesalter. In einem niedrigen Buchendickicht dringt selten ein Lichtstrahl bis zur Bodenoberfläche vor. Hier kommt es deshalb auch nicht zur Entwicklung einer Bodenvegetation. Das dicke Kronendach eines 40jährigen Stangenholzes erlaubt schon eine geringe Beleuchtung des Waldinneren, und es bilden sich auch schon Sonnenflecken am Waldboden mit einer relativen Beleuchtungsstärke von etwa 4% (s. Abb. 143/1). In

den älteren, lichter stehenden Beständen kann die Beleuchtungsstärke an besonnten Stellen bis auf fast 90% des Lichteinfalles über den Baumkronen steigen, so daß es zur Entwicklung einer ausgesprochenen Strauchschicht kommt.

Die Sonnenstrahlung darf nicht nur als unmittelbarer Umweltfaktor angesehen werden. Sie beeinflußt sehr stark auch andere Faktoren, vor allem den Wärmefaktor (s. S. 87) und den Wasserfaktor (s. S. 97). Einen anschaulichen Eindruck von den Beziehungen der Beleuchtung, der Temperatur, der Evaporation und der Transpiration in der Krautschicht einer Waldbiozönose vermittelt Abbildung 136/1 und 137/1.

Die Baumschicht einer Waldbiozönose mildert die Einstrahlung und Ausstrahlung. Sie verhindert dadurch Temperaturextreme und schafft ausgeglichene Temperaturen in den Beständen, deren Tagesschwankungen beispielsweise in einem Buchenwald um 5° geringer sind als im benachbarten Freiland. Der Schatten, der Windschutz, die niedrigen Temperaturen während der heißen Mittagszeit und die isolierende Wirkung des Blätterdaches bewirken eine relativ hohe Luftfeuchtigkeit im Bestandsinneren, wodurch die Evaporation auf ein Drittel gegenüber der des angrenzenden Freilands herabgesetzt

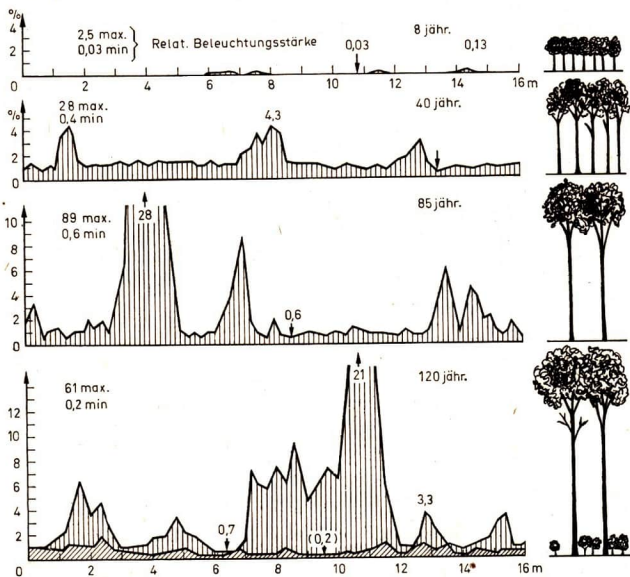


Abb. 143/1 Die relative Beleuchtungsstärke in Buchenbeständen unterschiedlichen Alters (jeweils 16 m lange Meßlinien, Abstand der Meßpunkte 20 cm)



werden kann. Das Binnenklima in den Waldbiozönosen kann man deshalb als atlantischer im Vergleich zu dem der umgebenden offenen Landschaft bezeichnen.

Eine stark ausgleichende Wirkung üben die Waldbiozönosen auf den Wasserhaushalt im Ökosystem aus. Die Niederschläge prallen auf das Kronendach auf, werden hier teilweise festgehalten und verdunstet. Der übrige Teil läuft langsam an den Stämmen herab oder tropft zu Boden und sickert in die Erde ein. Der oberirdische Abfluß ist relativ gering und der Gesamtabfluß im Jahreslauf recht ausgeglichen. Die aus dem Kronendach nur langsam zu Boden gehenden Niederschläge werden durch die Strauch- und Krautschicht weiter gedämpft, so daß es in einem ausgeglichenen Wald-Ökosystem nur zu einer geringen Bodenerosion kommt.

Es gehört zum Wesen ausgeglichener Ökosysteme mit einem mannigfaltigen und komplizierten Gefüge von Beziehungen zwischen den einzelnen Gliedern und Komponenten, daß sie gegenüber Störungen, wie sie etwa extreme Trockenjahre oder starke Spätfröste darstellen, bis zu einem gewissen Grade die Möglichkeit der Selbstregulation besitzen. Starke Einwirkungen, wie beispielsweise ein Waldbrand, der einen wesentlichen Teil der Biozönose zerstören kann und auch starke Veränderungen der chemischen Faktoren des Bodens hervorruft, führen zu einer beträchtlichen Störung oder gar Zerstörung des vorhandenen Ökosystems. Völlig andere Pflanzen und Tiere können jetzt an den veränderten Standorten Fuß fassen, und es entwickeln sich unter ihnen und zwischen ihnen und den Umweltfaktoren neue Beziehungen. Nach dem Prinzip von Wirkung und Gegenwirkung bildet sich im Verlaufe der Zeit wieder ein Fließgleichgewicht zwischen den verschiedenen Komponenten heraus.

## Eingriffe in Ökosysteme durch den Menschen

- (40) Das Wirken des Menschen hat in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft die natürlichen Biozönosen weitgehend beseitigt und die naturnahen Lebensgemeinschaften flächenmäßig stark eingeengt. Die dadurch herausgebildeten Ökosysteme (Forst, Wiesen, Äcker) besitzen von Natur aus kein Fließgleichgewicht. Ihr Aufbau, ihre Entwicklung, ihre zeitweilige Erhaltung verdanken sie mehr oder weniger stark dem menschlichen Einfluß, den wirtschaftlichen Maßnahmen.

### Der Kahlschlag

- (43) Die Abholzung eines Hochwaldes führt zu einer völligen Zerstörung des biozönotischen Gleichgewichts, des bestehenden Ökosystems. Den Standorten werden nicht nur die in der Holzmasse akkumulierten Nährsalze entzogen; der Stoffumsatz, das komplizierte Nahrungskettengefüge und damit der bisher im Ökosystem vor sich gehende Energiefluß erfahren eine starke Störung. Durch die Beseitigung des Kronendaches werden aber am Waldboden auch folgende wesentliche Umweltfaktoren grundlegend geändert:
- Die Sonnenstrahlung erhöht sich sprunghaft und erreicht die Werte der offenen Vegetation.
  - Durch die verstärkte Einstrahlung kommt es zu einer beträchtlichen Temperaturerhöhung.
  - Die nächtliche Ausstrahlung erhöht sich durch den fehlenden Kronenschutz beträchtlich. Da der umgebende Hochwald den Abfluß kalter Luft hemmt, stellen Kahlschläge ausgesprochene Frostlagen dar.

- Die relative Luftfeuchtigkeit sinkt durch die starke Erwärmung, wodurch sich ein stärkeres Sättigungsdefizit der Atmosphäre einstellt. Dieses führt zu einer stärkeren Wasserverdunstung des Bodens und zu einer Transpirationsbelastung der Waldbodenpflanzen. Erhöht wird dieser Effekt durch die stärkere Windwirkung. (50)
- Diese Erscheinungen können in niederschlagsarmen Zeiten zu einer lokalen Herabsetzung der Bodenfeuchtigkeit führen. (51)
- Da ein Hochwald etwa zwei Drittel der Niederschläge durch Transpiration wieder an die Atmosphäre abgibt (1 ha Buchenwald täglich etwa 30000 bis 40000 l), werden die Standorte andererseits nach Abholzung feuchter. (52)
- Der höhere (keine Verdunstung des durch die Baumkronen festgehaltenen Niederschlages), unvermindert auf den Boden aufprallende Niederschlag wäscht Nährstoffe aus den oberen Bodenschichten aus, führt sie in die Tiefe, verschlämmt dabei den Boden, verschlechtert seine Struktur und verdichtet ihn. Dadurch nimmt seine Durchlässigkeit für Wasser und Luft ab. (53)
- Das veränderte Klima der bodennahen Luftschicht und des Bodens, vor allem die höheren Tagestemperaturen lösen eine schnellere Mineralisation des Stickstoffes aus, was zur Aufschließung eventueller Rohhumusdecken und ihrem verstärkten Abbau führt. (54)
- Die Bodenazidität wird häufig geringer.
- Bei bewegtem Relief besteht eine verstärkte Erosionsgefahr. Während in alten Laubwaldbeständen praktisch kaum Erdmaterial erodiert, wurde im Versuch eine 18 cm mächtige Krume bei nackter Oberfläche mit einer Neigung von 10° bereits nach 18 Jahren völlig abgetragen.
- Kahlschläge beeinflussen den Wasserhaushalt der Gesamtlandschaft stark. Auf einem Kahlschlag sinkt die Wasserspeicherung und der unterirdische Abfluß zugunsten des schnellen oberflächlichen Abflusses der Niederschläge. Entwaldete Gebiete besitzen wegen der fehlenden Transpiration der Altbäume zwar eine höhere absolute Abflußmenge, die Niederschläge werden aber schnell abgeführt, und in niederschlagsarmen Zeiten geht der Abfluß stärker zurück als in Waldgebieten mit einem geringeren Gesamtabfluß. In einem unbewaldeten Gebiet wurde beispielsweise eine um 560 % höhere Gesamtabflußmenge gegenüber einem bewaldeten Gebiet ermittelt. Die niedrigsten Tagesabflußmengen lagen im zuletzt genannten Gebiet jedoch um 45 % höher als im unbewaldeten.

Die angeführten Faktoren verändern in ihrem komplizierten Zusammenwirken die Vergesellschaftung der Bodenorganismen und auch die oberirdische Biozönose beträchtlich. Der größte Teil der Schattenpflanzen der Krautschicht ist den extremen Licht-, Temperatur- und Evaporationsbedingungen nicht gewachsen und geht zugrunde oder erliegt der Konkurrenz besser angepaßter Arten. Lichtpflanzen, die Trockenheit und Kälte ertragen, stickstoffbevorzugende Elemente und auch einige Nässezeiger bilden die Kahlschlagvegetation.

Auf Kahlschlägen sind verschiedene Entwicklungsstadien (Sukzessionen) zu beobachten. Unmittelbar nach dem Abhieb stellt sich zunächst eine lichtliebende Kahlschlag-Krautflur ein, in der das Schmalblättrige Weidenröschen, das Wald-Kreuzkraut, das Hain-Kreuzkraut und der Rote Fingerhut (die beiden zuletzt genannten im Bergland) hervortreten.

Nach zwei bis drei Jahren wird die Krautflur allmählich von Kahlschlag-Gebüsch mit Himbeere, Brombeere, Holunder und Salweide abgelöst.

Über ein Vorwaldstadium, das durch Birken, Espen, Weiden und Erlen geprägt sein kann, stellen sich allmählich wieder die Gehölzarten des standortbedingten, naturnahen Waldes ein, und die Entwicklung eines stabilen Ökosystems beginnt wieder.

## Monokulturen

Der durch die Industrialisierung ständig wachsende Holzbedarf führte in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts zur Anlage von Nadelholz-Monokulturen. Im Gegensatz zu den naturnahen Waldbeständen stellen die Fichten- und Kiefernforste weniger ausgeglichene Ökosysteme dar. Die vegetationsbestimmenden Bäume gehören nur einer Art und einer Altersklasse an. Sie besitzen die gleichen Ansprüche an die Umweltfaktoren, bauen in der Regel nur einschichtige Bestände auf und entwickeln eine wenig differenzierte Wurzelsphäre.

In Monokulturen herrscht deshalb oberirdisch, aber auch im Wurzelbereich eine starke Konkurrenz um die Umweltfaktoren. Es fehlt in diesen relativ artenarmen Biozönosen die Mannigfaltigkeit der zwischenartlichen Beziehungen und auch eine optimale Nutzung der gegebenen Umweltfaktoren (Lichtfaktor – Einschichtigkeit, chemische Faktoren und Wasserfaktor – wenig differenzierte Wurzelsphäre). Das Nahrungskettengefüge gestaltet sich wesentlich einfacher als in reichgegliederten Biozönosen. Die Widerstandsfähigkeit gegenüber Schädlingsbefall ist schwächer, weil in den Nahrungsketten oft die natürlichen Feinde der Pflanzenschädlinge wegen fehlender Biotope ausfallen. Ein Beispiel dafür ist die Borkenkäfer-Kalamität nach dem Zweiten Weltkrieg im Thüringer Wald.

Die anfallende Streu der Nadelhölzer führt zur Rohhumusbildung, die ihrerseits zur Entbasung und Versauerung des Bodens beiträgt (s. S. 107). Dadurch verschlechtern sich nicht nur die chemischen Bodeneigenschaften, es kommt auch zu einer starken Umschichtung der Mikroflora und Mikrofauna. Charakteristisch für die sauren Böden der Nadelholz-Monokulturen ist der Rückgang des Bakterienanteils im Boden zugunsten der Pilze.

Führte der Übergang zu Fichten- und Kiefernforsten zunächst zu einer Steigerung der Holzerträge, so ist das Absinken der Produktivität der Forststandorte nicht zu übersehen (s. Tab. S. 146). Eine dauerhafte hohe Produktivität der Waldstandorte läßt sich nur erzielen durch eine Mischung verschiedener Gehölze, wobei neben Wirtschafts- holzarten auch biologische Holzarten (bodenverbessernd, Aufschluß der Nährstoffe in tieferen Bodenschichten) anzubauen sind. Auch die Düngung der Waldstandorte gewinnt in der modernen Forstwirtschaft an Bedeutung, um den Nährsalzentzug durch die Holzentnahme auszugleichen.

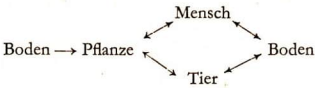
### Vorrats- und Zuwachsentwicklung in den ehemaligen sächsischen Staatsforsten

Vorrat (Fest- meter/ha)		Zuwachs (Festmeter/ha) im Jahr		Vorrat (Fest- meter/ha)		Zuwachs (Festmeter/ha) im Jahr	
1844 bis 1853	168	—		1884 bis 1893	203	5,4	
1854 bis 1863	187	6,1		1894 bis 1903	193	5,1	
1864 bis 1873	203	6,8		1904 bis 1913	177	4,4	
1874 bis 1883	209	6,6		1914 bis 1923	167	3,9	

## Düngung

In den Ökosystemen der landwirtschaftlichen Nutzflächen (Acker, Grünland) kann nur unter Mitwirkung des Menschen ein gewisses Fließgleichgewicht aufrechterhalten werden. Die jährliche Ernte, aber auch die Bodenbearbeitung entziehen den Stand-

orten ständig beträchtliche Nährstoffmengen, die durch die natürliche Verwitterung und die Mineralisation organischer Substanzen nicht ersetzt werden können. Der Nährstoffkreislauf ist offen und vollzieht sich nicht wie in natürlichen oder zum Teil auch noch in naturnahen Waldbiozönos. In ihn ist der landwirtschaftliche Betrieb mit seiner pflanzlichen und tierischen Produktion und auch der Mensch mit einbezogen.



Ein großer Teil der dem Boden entzogenen Nährstoffe wird diesem in Form von Wirtschaftsdüngern (Stallmist, Jauche, Stroh, Kompost) wieder zugeführt. Die beim Kreislauf der Stoffe im Betrieb entstehenden Verluste durch die Bodenbearbeitung und Verrottung der Wirtschaftsdünger sowie auch den Verkauf pflanzlicher und tierischer Produkte müssen durch Düngung ausgeglichen werden. Die Produktivität eines landwirtschaftlich genutzten Standortes kann auf die Dauer nur erhalten werden, wenn dem Boden neben Mineraldüngern wirtschaftseigene Dünger und Pflanzen- und Wurzelrückstände zur Verfügung stehen. Ein wesentlicher Faktor für die Bodenfruchtbarkeit sind die Bodenmikroorganismen, diese benötigen zum Körperaufbau und zur Aufrechterhaltung ihrer Lebensfunktionen organische Substanzen.

Düngung kann aber auch zu einer starken Veränderung und Umgestaltung von Biozönos und zur Entwicklung anderer Ökosysteme führen. Durch Düngung armer Waldstandorte stellen sich beispielsweise in der Krautschicht viele Pflanzen anspruchsvoller Waldbiozönos ein. In den mitteleuropäischen Bergländern können die sauren, nährstoffarmen Borstgrasrasen mit geringen und qualitativ schlechten Erträgen durch Düngung in solche der anspruchsvollen, leistungsstarken Goldhaferwiesen umgewandelt werden.

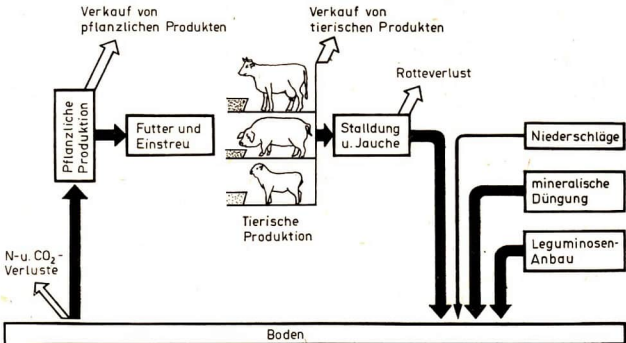
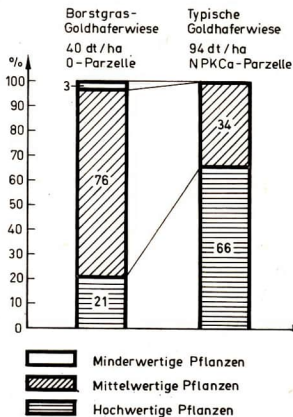


Abb. 147/1 Kreislauf der Stoffe im landwirtschaftlichen Betrieb



Abb. 148/1  
Auswirkung der Düngung  
auf Biozönosen des Grünlandes



### Einfluß von Umweltfaktoren auf Pflanzengesellschaften

Pflanzengesellschaft	Borstgrasrasen anspruchslose Arten charakteristisch z. B. Borstgras Heidekraut Schlängel-Schmiele Berg-Wohlverleih Schaf-Schwingel	Goldhaferwiese anspruchsvollere Arten charakteristisch z. B. Goldhafer Wald-Storchschnabel Weicher Pippau Perücken-Flockenblume Ährige Teufelskralle
Umweltfaktoren		
Wasserfaktor	frische Böden	frische Böden
Wärmefaktor	keine besonderen Ansprüche	keine besonderen Ansprüche
Chemische Faktoren		
Bodenreaktion	stark sauer bis sauer	sauer bis schwach sauer
Stickstoffbedarf	gering	mittel bis hoch
Phosphatbedarf	gering	mittel bis hoch
Kalibedarf	gering	mittel bis hoch
Humusverhältnisse	Rohhumus	Moder bis Mull
Mineralisation der erzeugten Pflanzenteile	gering	mittel bis stark
Wirtschaftlicher Wert		
Futterqualität	schlecht	gut
Futterertrag	gering	mittel bis hoch

Wie sich durch die künstliche Nährstoffzufuhr die Umweltfaktoren und auch die Pflanzengemeinschaft verändern, zeigen Abbildung 148/1 und Tabelle auf Seite 148.

Die Erhöhung der Bodenfruchtbarkeit als Voraussetzung für die Steigerung der landwirtschaftlichen Produktion ist ein wesentliches Vorhaben im Perspektivplan der DDR.

## Melioration

Meliorationsmaßnahmen, vor allem zur Grundwasserabsenkung und Bewässerung, erfordert besonders die moderne Grünlandwirtschaft. Sie stellen meist beträchtliche Eingriffe in bestehende Ökosysteme dar. Eine Grundwasserabsenkung verändert nicht nur den Wasserfaktor der Biozönosen, im entwässerten Wurzelhorizont füllen sich die Kapillaren teilweise mit Luft, so daß ein reger Gasaustausch zwischen Pflanzenwurzeln und Bodenluft (Atmung) ermöglicht wird und die Zersetzung und Mineralisation der organischen Substanzen durch die Mikroorganismen relativ schnell vonstatten geht. Dadurch ändern sich mit der Grundwasserabsenkung auch die chemischen Umweltfaktoren, besonders der Stickstofffaktor.

Die starke Veränderung des Biotops hat zwangsläufig auch eine einschneidende Umbildung der Pflanzengesellschaften zur Folge, so daß es wie bei der Düngung häufig zu einer Umbildung des gesamten Ökosystems kommt. Die Groß-Seggen-Naßwiesen und Kohldistel-Feuchtwiesen (s. S. 102 ff.) im Hügelland und Tiefland gehen bei Grundwasserabsenkung häufig in Glatthafer-Frischwiesen über. Wasserbedürftige Pflanzenarten (Groß-Seggen) verschwinden auf den entwässerten Standorten, und Arten frischer Böden siedeln sich an. Häufig entstehen im Grünland durch das Absterben der wasserbedürftigen Pflanzen Lücken, so daß Unkrautarten der Äcker und Schutzplätze vorübergehend Fuß darin fassen können. Da diese Unkräuter meist stickstoffreiche Standorte besiedeln, finden sie auf den entwässerten Wiesenböden mit ihrer starken Stickstoffmineralisation zuzugende chemische Umweltfaktoren vor.

Die großen Meliorationsvorhaben in der DDR werden wesentlich zur Verbesserung der Futtergrundlage in der Viehwirtschaft beitragen. Sie stellen jedoch nicht nur technisch komplizierte Aufgaben, sondern verlangen die Berücksichtigung der Umweltbeziehungen der Organismen in den zu bearbeitenden Gebieten.

55

56

57

## *Naturschutz und Landschaftspflege als wichtige Aufgaben beim sozialistischen Aufbau der DDR*

Ständig muß sich der Mensch mit der Natur auseinandersetzen. Dieses Prinzip bestimmt vom Beginn der Menschheitsgeschichte an die Entwicklung. In den jeweiligen Epochen der Menschheitsgeschichte wurde die Auseinandersetzung des Menschen mit der Natur bestimmt vom jeweiligen Stand der Produktivkräfte, von der Entwicklung der Maschinen und Geräte, vom Stand der Wissenschaften, der Kenntnisse und Fähigkeiten. Ebenso waren die Produktionsverhältnisse, die Klassenverhältnisse, maßgebend für das Verhältnis des Menschen zur Natur. Die Natur mit ihren Reichtümern Boden, Wasser, Pflanzendecke und Tierwelt war ebenso wie die übrigen Produktionsmittel im Besitz der herrschenden Klassen.

Die uns heute umgebende Landschaft ist geprägt vom ständigen Wirken und Wirtschaften des Menschen, gelenkt von den jeweiligen Profitinteressen, kurzfristiger Vorteile wegen und nur unter lokalen Gesichtspunkten. Drei Etappen lassen sich bis zur

Gegenwart unterscheiden: Bei Beginn der Menschheitsgeschichte wurde die **Urlandschaft** nur von natürlichen Bedingungen geprägt. Die wenigen Menschen hatten kaum Einfluß auf die Natur und ihren Haushalt.

Das Siedhaftwerden der Menschen, Ackerbau und Viehzucht, Einführung neuer Methoden des Landbaues, großflächige Wäldrodungen in Mitteleuropa führten zur **Naturlandschaft**, in der Einflüsse der Menschen deutlich sichtbar waren.

Die weitere Entwicklung von Wissenschaft und Technik ermöglichte immer stärkere Eingriffe des Menschen in das Naturgefüge. Bergbau, Industrie, Verkehrswesen und Städtebau formten die **Zivilisationslandschaft** ebenso wie Wasserwirtschaft, Land- und Forstwirtschaft. So wie der Mensch wurde auch die Natur im Kapitalismus rücksichtslos ausgebeutet. Man sprach von der „Herrschaft“ des Menschen über die Natur, praktizierte jedoch eine Vergewaltigung der Natur. Angesichts dieser Entwicklung schrieb F. ENGELS: „Und so werden wir bei jedem Schritt daran erinnert, daß wir keineswegs die Natur beherrschen, wie ein Eroberer ein fremdes Volk beherrscht, wie jemand, der außer der Natur steht – sondern daß wir mit Fleisch und Blut und Hirn ihr angehören und mitten in ihr stehen, und daß unsere ganze Herrschaft über sie darin besteht, im Vorzug vor allen anderen Geschöpfen ihre Gesetze erkennen und richtig anwenden zu können.“

Aus der falsch verstandenen Herrschaft über die Natur resultierte Raubbau, der zu teilweise nicht zu reparierenden Schäden im Landschaftshaushalt (Hochwässer, Dürren, Bodenzerstörungen, Wüstenbildung) führte.

Die Entwicklung der **Kulturlandschaft** ist die künftige Aufgabe, nur zu lösen in der **sozialistischen Gesellschaftsordnung** ohne antagonistische Klassengegensätze mit gesellschaftlichem Eigentum an der Natur und ihren Schätzen und bei ständig steigender Entwicklung der Produktivkräfte. Nicht spontane Aktionen, gerichtet auf kurzfristigen Profit, sondern die planmäßige Entwicklung einer langfristig produktionskräftigen, gesunden und harmonisch aufgebauten Landschaft zum Wohle der menschlichen Gesellschaft ist das Ziel der **sozialistischen Landeskultur**.

Trotz verschiedener noch ungeklärter Fragen über die dialektische Wechselwirkung der verschiedenen Naturfaktoren wird in der DDR mit dieser Arbeit begonnen. Großflächige Ackerbau- und Meliorationssysteme (Waren-Röbel, Oderbruch, Mittelbe, Thüringer Becken) schaffen die Voraussetzungen zur Steigerung der Bodenfruchtbarkeit, zur Regulierung des Wasserhaushaltes, zur Verbesserung der land- und forstwirtschaftlichen Produktion. Industrie und Siedlungsbau formen das Bild der Kulturlandschaft ebenso wie neue Verkehrswege und Zentren der Erholung. Die Kulturlandschaft, vom Menschen geformt und beherrscht, wird nicht nur Produktionsraum, sondern auch Umwelt und Lebensraum für den Menschen unter menschenwürdigen Bedingungen sein.

## Das Naturschutzgesetz in der DDR

In Deutschland traten erste Bestrebungen zum Schutz der Natur in der Mitte des 19. Jahrhunderts auf. Damals wehrte man sich gegen offensichtliche Zerstörung urwüchsiger Naturschönheiten.

Gesetzliche Grundlagen fehlten, organisatorische Voraussetzungen waren dafür ebenso wenig gegeben wie die ideologischen. Hugo CONWENTZ verfaßte 1904 eine Denkschrift, in der er die Grundsätze des Naturschutzes festlegte. Sie waren auf die Bewahrung ursprünglicher Natur wegen ihrer ästhetischen, wissenschaftlichen oder er-

zieherischen Bedeutung gerichtet. Das sollte erreicht werden durch Verhinderung menschlicher Eingriffe. 1906 wurde die „Staatliche Stelle für Naturdenkmalpflege“ errichtet. Damit begann die staatliche Naturschutzarbeit in Deutschland.

Die veränderten gesellschaftlichen Verhältnisse nach 1945 in der DDR forderten auch für den Naturschutz eine neue gesetzliche Grundlage, und am 4. 8. 1954 wurde von der Volkskammer das „Gesetz zur Erhaltung und Pflege der heimatlichen Natur – Naturschutzgesetz“ verabschiedet. Es regelt Aufgaben und Organisation des Naturschutzes in der DDR und gibt Auskunft über die Objekte, die den Schutz dieses Gesetzes genießen.

Auch das Naturschutzgesetz von 1954 regelt nur die vorwiegend erhaltende Seite des Naturschutzes und bedarf deshalb zur Ergänzung eines Landeskulturgesetzes.

Die Präambel des Gesetzes lautet: „Die fortschreitende wirtschaftliche Entwicklung führt zur weitgehenden Inanspruchnahme der Naturkräfte und Bodenschätze und bedingt Eingriffe in den Haushalt der Natur. Zur Lösung der wirtschaftlichen, kulturellen und wissenschaftlichen Aufgaben ist es erforderlich, die Natur vor unberechtigten und nicht notwendigen Eingriffen zu schützen, die Schönheit der Pflanzen- und Tierwelt zu erhalten und zu pflegen und der Wissenschaft die Möglichkeit der Forschung zu geben. Indem die Wissenschaft die mannigfaltigen Zusammenhänge des Pflanzen- und Tierlebens, der Bodenbildung und des gesamten Landschaftshaushaltes erforscht, schafft sie entscheidende Grundlagen für die Gestaltung der Natur sowie für die Erhaltung und Steigerung der Bodenfruchtbarkeit.

Der Schutz der Natur ist eine nationale Aufgabe. Wir sichern damit zugleich unseren werktätigen Menschen, unserer wandernden Jugend und allen Naturfreunden Freude und Erholung in unserer schönen deutschen Heimat. Von der Sorge um das Wohlergehen unserer werktätigen Menschen erfüllt und um einen besseren und wirksameren Naturschutz als bisher zu gewährleisten, wird das nachstehende Gesetz beschlossen.“

Darin wird die veränderte Aufgabe des Naturschutzes in der DDR deutlich. Es geht nicht mehr darum, die Natur **vor** dem Menschen und seiner Wirtschaft zu schützen, sondern es gilt, die Natur **für** den Menschen, für seine wirtschaftliche und kulturelle Weiterentwicklung zu schützen. Die Aufgaben erstrecken sich auf die

**Wissenschaft** – für die Erforschung der Landschaft und des in ihr wirksamen Gefüges der Naturfaktoren,

**Wirtschaft** – für die Anwendung der wissenschaftlichen Erkenntnisse für die Bewirtschaftung und Pflege der Natur,

**Erholung** – für die Erhaltung geeigneter Erholungsgebiete,

**Bildung und Erziehung** – für das Bekanntmachen mit dem Werden und Vergehen in der Natur, ihrer Veränderung durch den Menschen und die Berücksichtigung ihrer Gesetzmäßigkeiten.

Die im Gesetz zur Erhaltung und Pflege der heimatlichen Natur genannten **Naturschutzobjekte** und alle die Bestandteile der Landschaft sind der Obhut des Naturschutzes anvertraut. Wir unterscheiden:

**Naturschutzgebiete** (NSG): Nach § 1 des Gesetzes sind es Landschaftsteile, „die sich durch bemerkenswerte, wissenschaftlich wertvolle oder vom Aussterben bedrohte Pflanzen- oder Tiergemeinschaften auszeichnen oder deren Geländeformen von hoher Bedeutung für die erdgeschichtliche Betrachtung unseres Landes sind“. Ihr besonderer Wert liegt darin, daß sie „geeignet sind, der naturwissenschaftlichen Forschung, insbesondere zur Beobachtung der Pflanzen- und Tiergemeinschaften in ihrer natürlichen Umwelt zu dienen oder das Studium der natürlichen Entwicklung der Böden und Landschaftsformen zu fördern“.



In der DDR bestehen 644 Naturschutzgebiete mit einer Gesamtfläche von 75485 ha, das entspricht etwa 0,7 % des Territoriums der DDR.

Die NSG sind nicht wie in vergangenen Jahrzehnten willkürlich ausgewählt oder von privaten Besitzverhältnissen in ihrer Auswahl eingeschränkt, sondern in der DDR wurde nach wissenschaftlichen Prinzipien ein System von NSG ausgewählt und unter Schutz gestellt. Es gewährleistet, daß alle charakteristischen Geländeformen, Gewässertypen, Bodenformen, kennzeichnenden Pflanzen- und Tiergemeinschaften in den NSG erfaßt sind.

Die überwiegende Mehrzahl (75,5 %) der NSG in der DDR ist kleiner als 100 ha. Die große Zahl kleiner NSG ergibt sich aus der intensiven Nutzung der gesamten Landschaft und ihrer dichten Besiedlung (157 Einwohner/km<sup>2</sup>). Nur noch kleinste Ausschnitte der Landschaft sind vom Menschen weniger stark beeinflusst.

Da die gesamte Landschaft, also auch die NSG, von der menschlichen Wirtschaft geformt ist, hieße ein völliges Einstellen der Einflußnahme eine Veränderung der Reservate und ihrer Biozöosen in einer der wissenschaftlichen Aufgabenstellung der NSG nicht entsprechenden Weise. Aus diesem Grunde werden für alle diese Gebiete Pflegemaßnahmen erarbeitet, die notwendige Eingriffe des Menschen im NSG festlegen, um einen bestimmten Zustand zu erhalten. So sind zum Beispiel die Bergwiesen entstanden als Mähwiesen mit extensiver Weidewirtschaft, mit mangelhafter oder fehlender Pflege und Düngung. Diese Wiesen werden künftig entweder intensiv beweidet und gepflegt oder nicht mehr landwirtschaftlich genutzt, sondern aufgeforstet. Auch bei Einstellen der extensiven Bewirtschaftung setzt eine natürliche Bewaldung ein.

Um einzelne Teile der Bergwiesen in ihrem Zustand für wissenschaftliche Zwecke (Standortmosaik, Weiserpflanzen) zu erhalten, müssen die Flächen gemäht werden, wobei der Termin der Mahd genau festzulegen ist. Trockenrasen-Gebiete, Waldteile oder verlandende Gewässer werden ihren spezifischen Bedingungen entsprechend ebenfalls gepflegt und ihre Biozöosen reguliert. Zusammenfassend können als Aufgaben für das System der NSG genannt werden:

- Dokumentation (für Forschung und Lehre) repräsentativer Biogeozöosen und Oberflächenformen heimischer Landschaften;
- Erhaltung von Refugien heimischer Pflanzen- und Tierarten;
- Eignung als „Freilandlaboratorien“ für ökologische Forschungen.

**Landschaftsschutzgebiete (LSG):** Nach § 2 des Naturschutzgesetzes handelt es sich um Landschaften oder Landschaftsteile, „die besondere nationale Bedeutung haben oder die besondere Eigenarten oder Schönheiten aufweisen und deshalb geeignet sind, der werktätigen Bevölkerung als Erholungsgebiete und Wanderziele zu dienen“. Ihre Bedeutung beruht in erster Linie auf ihrem Wert für die Erholung und Volksgesundheit. Sie können am besten als „Freilandsanatorien“ bezeichnet werden. Selbstverständlich werden die LSG intensiv genutzt. Die Nutzung muß allerdings auf die Belange des Erholungswesens Rücksicht nehmen und so ausgerichtet werden, daß der Erholungswert derartiger Gebiete nicht geschmälert wird. Die LSG sollten Beispiele für eine nach landschaftspflegerischen Gesichtspunkten gestaltete und genutzte Kulturlandschaft sein.

Bevorzugte Erholungsgebiete (Mittelgebirge, Küste) sind durch die stark angestiegene Zahl der Erholungsuchenden (stärkere Belastung, Zivilisationsschäden – aber auch gestiegener Lebensstandard, erhöhte Mobilität) überlastet. Als Ausweichmöglichkeit wurde ein System von LSG vorgeschlagen und unter Schutz gestellt, womit Bereiche der Mecklenburger Seenplatte, Flußauen, Mittelgebirgsvorländer und Hügelländer ebenfalls für die Erholung reserviert wurden. Ein Teil dieser Gebiete ist bereits erschlossen, die übrigen folgen in den nächsten Jahren. Eine planmäßige Zusammen-

arbeit zwischen Erholungswesen, Naturschutz, Land-, Forst- und Wasserwirtschaft, Verkehr und Territorialplanung ist die notwendige Voraussetzung für die weitere Erschließung der LSG für die Erholung der Werktätigen.

**Naturdenkmale (ND)** sind nach § 3 des Naturschutzgesetzes „einzelne Gebilde der Natur, deren Erhaltung wegen ihrer nationalen, heimatkundlichen oder wissenschaftlichen Bedeutung im gesellschaftlichen Interesse liegt“. Dazu zählen markante Einzelbäume oder Baumgruppen, Höhlen, Findlinge, geologische Aufschlüsse, Quellen und kleine Gewässer, daneben aber auch kleinflächige (bis zu 1 ha Größe) Biotope als Lebensräume wertvoller Pflanzen- und Tierarten.

**Geschützte Tiere** sind „nicht jagdbare, wildlebende Tiere, die vom Aussterben bedroht sind oder deren Schutzbedürftigkeit sich sonst aus ihrem Wert für Forschung und Lehre, ihrem Nutzen für die Volkswirtschaft ergibt“ (§ 4 des Naturschutzgesetzes). Zu diesem Paragraphen sind 2 gesonderte Anordnungen 1955 erlassen (AO zum Schutze der nicht jagdbaren Tiere mit Ausnahme der Vögel v. 15. 2. 1955 und AO zum Schutze der nicht jagdbaren wildlebenden Vögel v. 24. 6. 1955). Hier sind die einzelnen geschützten Tierarten aufgeführt.

Besonders gefährdete Arten sind als Gruppe der vom Aussterben bedrohten Tiere angeführt und genießen besonders strengen Schutz. Zu ihnen gehören: Biber, Wildkatze, Seehund, Ringel- und Kegelrobbe, alle Adler, Schwarzstorch, Höckerschwan, Uhu, Großtrappe, Kranich und Kolkrahe. Ein Arbeitskreis zum Schutze der vom Aussterben bedrohten Tiere bemüht sich besonders um deren Schutz.

**Geschützte Pflanzen** sind wildwachsende Pflanzen, „die in ihrem Bestand bedroht sind oder deren Schutzbedürftigkeit sich sonst aus ihrem Wert für Forschung und Lehre, ihrem Nutzen für die Volkswirtschaft oder ihrer Gefährdung durch unberechtigte Aneignung ergibt“ (§ 5 des Naturschutzgesetzes). In der zugehörigen AO zum Schutze wildwachsender Pflanzen vom 24. 6. 1955 sind die einzelnen Arten aufgeführt. Die Feststellung der Verbreitung geschützter Pflanzen, ihrer Biologie und die Erarbeitung besonderer Schutzmaßnahmen ist eine wichtige Aufgabe des Naturschutzes. Der Arbeitskreis zur Beobachtung und zum Schutz heimischer Orchideen erfüllt diese Aufgaben für die Familie der Orchideen.

**Geschützte Parke:** Nach der Verfügung über die Erklärung von Parkanlagen zum geschützten Park vom 30. 7. 1963 können besonders ländliche Parke als Naherholungszentren oder als oftmals einziger zusammenhängender Gehölzbestand gemäß § 2 Abs. 4 des Naturschutzgesetzes unter Schutz gestellt werden.

Neben den Schutzobjekten ist im Gesetz zur Erhaltung und Pflege der heimatlichen Natur die Organisation des Naturschutzes in der DDR festgelegt. Man unterscheidet 3 Säulen der Naturschutzarbeit: Die staatliche Leitung, die wissenschaftlich-fachliche Beratung und die gesellschaftliche Organisation.

Alle sind auf zentraler sowie auf Bezirks- und Kreisebene organisiert und arbeiten auf das engste bei der Bewältigung der vielfältigen Aufgaben zusammen. Die Zentrale Naturschutzverwaltung wird vom Staatlichen Komitee für Forstwirtschaft ausgeübt. Als Kreis- bzw. Bezirks-Naturschutzverwaltungen sind die Räte der Kreise bzw. der Bezirke verantwortlich.

Die wissenschaftliche Beratung übernimmt das Institut für Landesforschung und Naturschutz Halle (S.) der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften mit seinen Zweigstellen in Greifswald, Potsdam, Dresden, Jena und Halle. Den Naturschutzverwaltungen stehen ehrenamtliche Naturschutzbeauftragte in den Bezirken und Kreisen unterstützend zur Verfügung. Auf Gemeindeebene sind Naturschutzhelfer tätig.

(58)

(59)

(60)

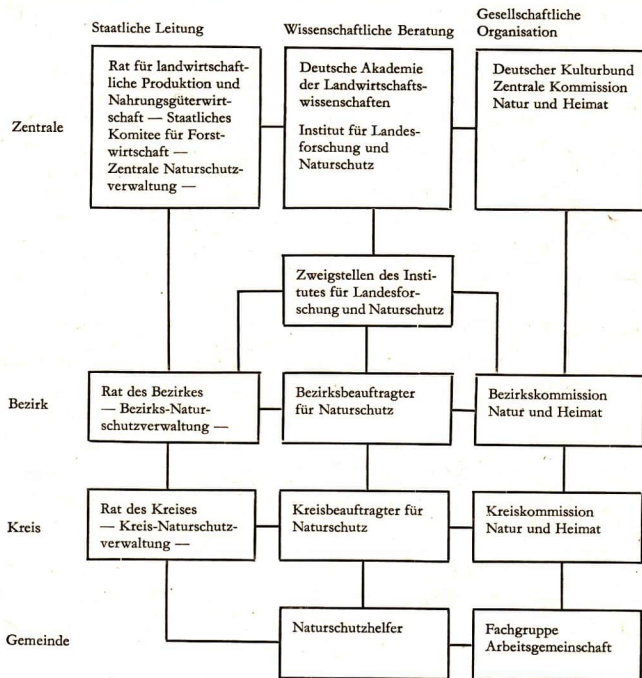
- 61 Der Deutsche Kulturbund – Natur und Heimat – unterstützt als gesellschaftliche Organisation von der zentralen bis zur örtlichen Ebene die Aufgaben der staatlichen Leitung sowie der Beratung.

- 62 Als einziges Land verfügt die DDR über eine Zentrale Lehrstätte für Naturschutz. Müritzhof, bei Waren (Müritz) gelegen, ist dem Institut für Landesforschung und Naturschutz angegliedert. Die Lehrstätte dient der Ausbildung und Qualifizierung der Mitarbeiter im Naturschutz, besonders der Naturschutzhelfer. Auch Gäste aus unseren sozialistischen Nachbarländern haben schon an den 10 Tage währenden Kursen in Müritzhof teilgenommen.

- 65 In Artikel 15 der neuen Verfassung der DDR ist auch der Naturschutz als wichtige gesellschaftliche Aufgabe verankert.

66

#### Schema der Organisation des Naturschutzes in der DDR



## Spezielle Aufgaben des Naturschutzes und der Landschaftspflege in der DDR

In immer stärkerem Maße wandeln sich die Aufgaben des Naturschutzes. Neben die bisher genannten, stärker schützenden Anliegen tritt mehr und mehr die Verpflichtung zur Erhaltung und sinnvollen Nutzung der natürlichen Reichtümer der Erde für den Menschen.

Dabei geht es in erster Linie um die **erneuerbaren** Naturreichtümer, also um Naturschätze, die bei geeigneter Behandlung vom Menschen immer und immer wieder genutzt werden können, da sie von sich aus über ein hohes Regenerationsvermögen verfügen.

Zu den erneuerbaren Naturreichtümern zählen:

- der Boden mit seiner Fruchtbarkeit,
- das Wasser und der Wasserhaushalt,
- die reine Luft,
- die Pflanzendecke,
- die Tierwelt.

Diese natürlichen Reichtümer wurden seit jeher vom Menschen genutzt und dienen ihm als Grundlage für die Produktion materieller Werte.

Wie ist die gegenwärtige Situation, und welche Aufgaben erwachsen daraus Naturschutz und Landschaftspflege in der DDR?

Der **Boden** ist wichtigstes Produktionsmittel der Land- und Forstwirtschaft, das durch ständigen Gebrauch, durch ständige Nutzung an Wert gewinnt. Das spiegelt sich beispielsweise in der Entwicklung der Ernteerträge in den letzten 300 Jahren wider. Diese Ertragssteigerung ist selbstverständlich auch das Ergebnis verbesserter Methoden der Landwirtschaft. Die Einführung des Motorpfluges, der Mineraldüngung und der Fruchtfolgen hatten daran wesentlichen Anteil und zeigen, daß auch bei weiterer Verbesserung des Pflanzenbaues (einschließlich der Pflanzenzüchtung) noch genügend Potenzen für eine weitere Steigerung vorhanden sind. Der Boden ist aber nicht nur Basis der pflanzlichen Produktion, sondern gleichzeitig auch das Fundament, auf dem Wege, Straßen, Wohnungen, Fabriken, Erholungsheime und Schulen errichtet werden. Je dichter ein Land besiedelt und je höher sein Produktionsniveau ist, um so größer ist der Anteil des Bodens, der für diese Zwecke in Anspruch genommen werden muß. In der DDR beläuft sich dieser Anteil auf 1 Mill. ha, das sind 9,2 % des Gesamtterritoriums.

Für die landwirtschaftliche Produktion standen 1964 6386397 ha (= 58,9 %) zur Verfügung, d. h. je Einwohner 0,38 ha. In den letzten 15 Jahren verringerte sich die landwirtschaftliche Nutzfläche in der DDR jährlich um rund 10000 ha oder täglich um 28 ha, oder anders ausgedrückt: Für rund 74 Menschen ging täglich die Ernährungsgrundlage verloren; die Einführung bodenschützender und bodenpflegender Maßnahmen wurde dringend notwendig. Entsprechende gesetzliche Bestimmungen (Bodennutzungsverordnung vom 17. 12. 1964) haben hier eine Regelung geschaffen.

Jede nicht ackerbauliche Nutzung des Bodens muß so gelenkt werden, daß der fruchtbare Oberboden erhalten bleibt. Beim Abbau von Bodenschätzen im Tagebaubetrieb muß der Oberboden ebenso gesichert werden wie bei der Anlage von Industriebauten oder Siedlungen. Nur auf Flächen, von denen der Mutterboden vorher geräumt wurde, dürfen Kippen und Halden, aber auch Verkehrswege, Wohnungen und Wirtschaftsbauten errichtet werden.

Eine weitere Gefahr droht dem Boden durch die Erosion. Das ist jeder durch menschliche Wirtschaft verstärkte auftretende Abtrag des Bodens durch Wasser und Wind. In



Gebieten mit extremen Klimaverhältnissen sind weite Teile des Landes, sobald sie der schützenden Pflanzendecke – vorwiegend Wald und Grasland – beraubt sind, durch die Bodenerosion zerstört und wirtschaftlich kaum zu nutzen.

Weite Gebiete der Tropen und Subtropen – klassische Beispiele sind Nordafrika und das Mittelmeergebiet – aber auch der Mittelwesten Nordamerikas und große Teile im Süden der Sowjetunion zeigen die Auswirkungen der Bodenerosion. Mit großer Mühe und hohen Kosten müssen diese Schäden wieder behoben werden. Ein weltweit bekanntes Beispiel sind die landschaftspflegerischen Arbeiten im Wolgabecken und die Bewässerung der Wüsten (Karakum) in der Sowjetunion.

Wenn auch unter den gemäßigten Klimaverhältnissen Mitteleuropas die Erosion keine so verheerenden Folgen zeigt, so ist sie auch in der DDR zu spüren. Mehr als ein Viertel der Bodenfläche der DDR ist in verschieden starkem Maße von der Erosion durch Wind und Wasser bedroht oder bereits geschädigt. Die Nutzung des Landes und die Form der Bewirtschaftung können zur Einschränkung und Bekämpfung der Bodenerosion beitragen.

Besonders im bergigen und hügeligen Gelände ist es erforderlich, die Nutzung so vorzunehmen, daß zugleich die Erosion bekämpft wird. Bei der Einrichtung großflächiger Fruchtfolgen bei der Produktion in Kooperationsgenossenschaften ist eine enge Zusammenarbeit zwischen Landwirtschaft und Landschaftspflege und Naturschutz notwendig. Es müssen alle Möglichkeiten genutzt werden, um die für den rationellen Einsatz der Technik notwendigen großen Schläge anzulegen und sie zugleich gegen die verstärkte Erosionsgefahr zu schützen.

Große Teile des Landes werden durch Abbau in Anspruch genommen. Sowohl der Bergbau (Salz, Erz, Kohle) oder aber der Abbau (z. B. Kies, Sand, Ton) benötigt Flächen für die Ablagerung des Abraums und für den eigentlichen Abbau. Bei unsachgemäßer Ausbeutung der Bodenschätze bleibt als Ergebnis eine vegetationsfeindliche, vorwiegend aus Rohböden bestehende sand- oder steinwüstenähnliche Landschaft zurück. Mit großem Aufwand werden derartige Flächen rekultiviert, wobei zwischen Wiederurbarmachung (Einebnen, Auftragen kulturfähigen Materials auf die Oberfläche) und Wiedernutzbarmachung (Nutzung der Flächen für Land- oder Forstwirtschaftszwecke nach vorangegangener Melioration) unterschieden wird.

Im Braunkohlenbergbau fallen die größten Flächen an, die zu rekultivieren sind. Von 1965 bis 1980 werden rund 35000 ha ehemaliges Abbauland als Ödland wieder urbar gemacht und der Rekultivierung zur Verfügung gestellt. Je nach den physikalischen und chemischen Verhältnissen der aufgetragenen oberen Schichten wird eine forstwirtschaftliche oder eine landwirtschaftliche Nutzung möglich. In der Lausitz werden rund 90 % der Flächen forstwirtschaftlich rekultiviert, im Raum Leipzig-Borna mit günstigen Bodenverhältnissen etwa 20 %. Die übrigen Teile werden der landwirtschaftlichen Nutzung wieder zugeführt.

Im Zusammenhang mit der Nutzung des Bodens ergeben sich für Naturschutz und Landschaftspflege wichtige Aufgaben.

- Sparsamer Umgang mit dem Boden, besonders mit der landwirtschaftlichen Nutzfläche.
- Bekämpfung der Bodenerosion mit technischen, biologischen und planerischen Methoden.
- Steigerung der Bodenfruchtbarkeit durch Meliorationen und an die standörtlichen Verhältnisse angepaßte Nutzungen.
- Rekultivierung der von Bergbau, Industrie und anderen Wirtschaftszweigen zerstörten Flächen.

Das natürliche Wasserangebot auf der Erde ist nicht geringer geworden. Sprunghaft gestiegen ist jedoch der Wasserbedarf von Bevölkerung, Industrie und Landwirtschaft. Die gleichzeitige sprunghafte Zunahme der Wasserverunreinigung bedeutet aber eine qualitative und damit indirekt auch quantitative Verminderung des nutzbaren Wasservorrats. Auf der Erde stehen den Wassermangelgebieten Wasserüberschußgebiete mit einem Zuviel an Wasser, schädlicher Bodennässe, Überschwemmung und Versumpfung gegenüber.

Die ständige Wasserquelle sind die Niederschläge, die in einer bestimmten Zeit auf ein bestimmtes Territorium fallen. Dieses Wasser wird zum großen Teil von der Erdoberfläche und der Vegetation verdunstet. Der Rest fließt ober- oder unterirdisch ab. Diese Zusammenhänge werden als Wasserhaushalt bezeichnet und lassen sich in der Formel  $N = A + V$  erfassen ( $N$  = Niederschlag,  $A$  = Abfluß,  $V$  = Verdunstung). Eine solche Wasserhaushaltsgleichung läßt sich für jedes beliebige Territorium (Flußgebiet, Staat, Erdteil) berechnen. Für die DDR betragen im langjährigen Mittel die Werte

$$N = 60 \text{ Milliarden m}^3$$
$$V = 45 \text{ Milliarden m}^3$$

$A = 15$  Milliarden  $\text{m}^3$

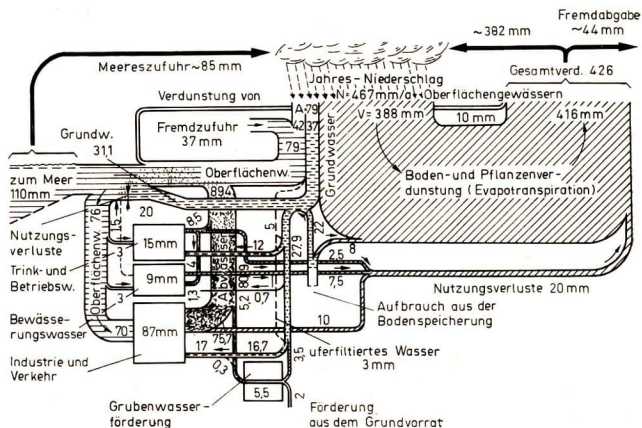
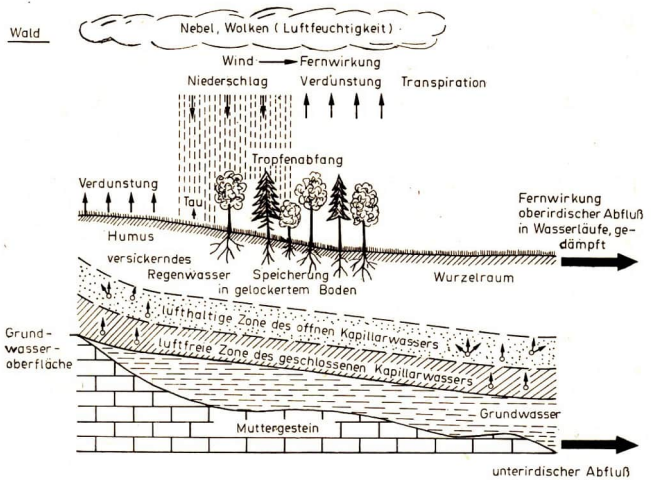


Abb. 157/1 Schema des Wasserkreislaufes

## Wald



## Freiland

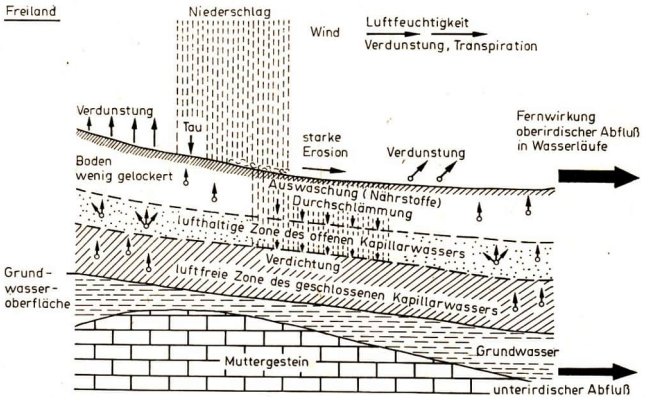
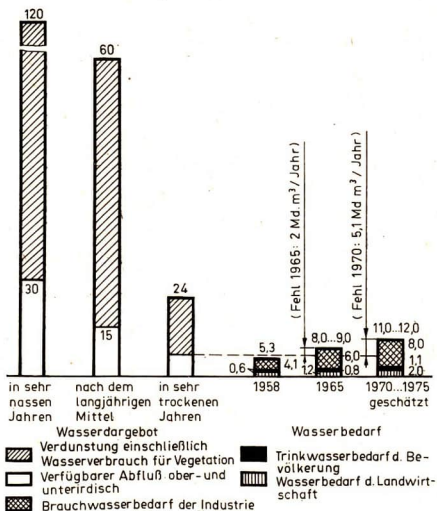


Abb. 158/1  
Der Wasserhaushalt im Wald und auf waldfreien Flächen

Abb. 159/1 Wasserbilanz



Nutzbar sind nur die zum Abfluß gelangenden Mengen.

Sie reichen in feuchten Jahren (großer Niederschlag) aus, den Wasserbedarf zu decken. Bereits jetzt genügen sie jedoch in Trockenjahren (geringer Niederschlag) nicht mehr.

Die in der Wasserhaushaltsgleichung erfaßten Größen schwanken sowohl zeitlich als auch von Gebiet zu Gebiet. Abflußstarken Zeiten (Februar bis Mai) stehen abflußschwache (August bis November) gegenüber. Abflußstarke Gebiete (Mittelgebirge) wechseln ab mit abflußschwachen (Lößhügelland, Flachland). Der Wasserbedarf von Industrie und Bevölkerung ist jedoch mehr oder weniger gleichbleibend, ebenso wie das Wasser auch in abflußschwachen Gebieten benötigt wird.

Aufgabe der Wasserwirtschaft ist es, den Abfluß über das ganze Jahr hin gleichmäßig zu gestalten. Die **Wassermengenvirtschaft** wird mit Hilfe von Rückhaltebecken und Talsperren betrieben. Durch Wasserleitungen wird versucht, auch einen gebietsmäßigen Ausgleich zu schaffen.

In der Vergangenheit war es eine Hauptaufgabe der Wasserwirtschaft, aus Überschußgebieten das Wasser möglichst schnell und gründlich zu beseitigen. Flußbegradigungen und Entwässerungsanlagen dienten dazu. Heute geht es darum, den Abfluß möglichst zu verzögern, um so eine intensive Nutzung des Wassers zu ermöglichen. Neben dem Bau künstlicher Stauanrichtungen wird die Erhöhung der natürlichen Speicherfähigkeit der Landschaft für diese Zwecke genutzt. Je sorgfältiger wir die Landschaft im Hinblick auf ihre Wasserbilanz behandeln, desto größer ist die uns zur Verfügung stehende Wassermenge.



Eingeschränkt wird das Wasserangebot jedoch vorwiegend durch die Verunreinigung der Oberflächengewässer. Wie in allen Ländern mit hochentwickelter Industrie und mit dichter Besiedlung nehmen die den Vorflutern (Bächen und Flüssen) zugeleiteten Abwässer auch in der DDR immer größere Ausmaße an.

Jeder Fluß verfügt über eine gewisse Selbstreinigungskraft, er ist mit Hilfe der im Wasser lebenden Organismen in der Lage, einen Teil der Schadstoffe der Abwässer abzubauen, das Wasser zu klären. Diese Tatsache machte sich die Industrie bereits zu Beginn ihrer Entwicklung zunutze und entließ viele im Produktionsprozeß anfallenden Abfallstoffe in die Flüsse. Diese Substanzen wurden abtransportiert und aufgearbeitet. Gleiches galt für die häuslichen Abwässer aus den Siedlungen.

Ständig wuchsen die Siedlungen und die Industrie und damit auch die Menge der Abwässer, bis der Zeitpunkt erreicht war, daß die anfallenden Abwassermengen die biologische Selbstreinigungskraft der Flüsse überstiegen. Die Gewässer verödeten, die Mikroorganismen starben ab, und heute sind die meisten Flüsse Europas nur noch Gerinne mehr oder minder verdünnten Abwassers, ohne jedes Leben. Der Rhein wird als die „größte Kloake Europas“ bezeichnet. Bei Köln fließen täglich 15000 bis 20000 Tonnen gelöste Industriesalze mit dem Strom flußab.

In der DDR werden die Gewässer gegenwärtig jährlich durch 46,5 Mrd. m<sup>3</sup> Abwasser belastet, wovon 88 % aus der Industrie und 12 % aus Haushalten stammen. Nur noch 13 % unserer Gewässer gehören zur Güteklasse I und II (sehr wenig oder wenig belastet), jedoch 87 % zur Güteklasse III und IV (stark und sehr stark belastet)!

Diese Tatsachen sind das Ergebnis einer über viele Jahrzehnte falsch betriebenen Wasserwirtschaft. Der Verunreinigungsgrad ist so groß, daß unsere Volkswirtschaft alle Anstrengungen unternehmen muß, bei steigender Produktion (damit höherer Abwasseranfall) die Verschmutzung nicht noch ansteigen zu lassen. Millionen Mark werden alljährlich ausgegeben, um das Wasser der Flüsse so weit zu reinigen, daß es von der Industrie verwendet werden kann.

Das Programm zur Sanierung unserer Wasserläufe wird über viele Jahre laufen und große Teile des Nationaleinkommens beanspruchen. Zahlreiche große Abwasserreinigungsanlagen müssen gebaut werden. Neue Technologien müssen erprobt und eingeführt werden, da besonders die chemische Industrie ständig neue, bisher unbekannte Abwasserarten abgibt. Für die häuslichen Abwässer müssen neben den Klärbecken Anlagen für die Abwasserlandbehandlung, das heißt für die Verregnung der Abwässer, errichtet werden.

So groß die Anstrengungen auch sein werden, sie müssen im Interesse der weiteren Produktion, der Weiterentwicklung von Industrie und Landwirtschaft unternommen werden. Das Gesetz über den Schutz, die Nutzung und die Instandhaltung der Gewässer und den Schutz vor Hochwassergefahren der DDR – Wassergesetz – vom 17. 3. 1963 legt die Normen auch für die **Wassergüterwirtschaft** in der DDR fest. Die Einhaltung seiner Bestimmungen ist ein wichtiges Anliegen des Naturschutzes im Interesse der Aufrechterhaltung und Weiterentwicklung unserer Volkswirtschaft.

Die **Luft** wird als Selbstverständlichkeit und kaum als natürlicher Reichtum betrachtet. Erst der Mangel an reiner Luft läßt sie wertvoll erscheinen. Millionen von Menschen leben von Luft umgeben, die mit vielerlei festen, flüssigen und gasförmigen Verunreinigungen versehen ist, Millionen Schornsteine entlassen Gase, Ruß, Staub und Flugasche in die Atmosphäre, Zement- und Kalkwerke produzieren täglich viele Tonnen Staub, und Tausende Kraftfahrzeuge geben ihre giftigen oder schädlichen Auspuffgase an die Atemluft ab.

Das Ergebnis sind verschmutzte Gebäude, Straßen und Landschaften, kranke oder

absterbende Pflanzen, geschädigte Tiere und kranke Menschen. Sind auch Luftverunreinigungen nicht immer schädlich, so sind sie doch zumindest lästig.

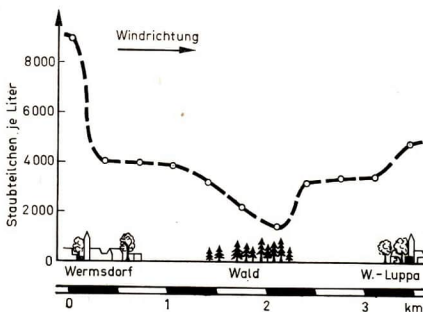
Die Verunreinigungen der Luft beeinträchtigen besonders das Klima von Ballungsräumen. Über Großstädten und Industriegebieten beträgt die Absorption der direkten Sonnenstrahlung 20 % (Sommer) bis 50 % (Winter). In Paris nahm als Folge der Luftverunreinigungen in den letzten 40 Jahren die Sonnenscheindauer um 25 % ab, die Anzahl der Nebeltage stieg von 90 auf 150 im Jahr.

Hauptanteil an der Luftverunreinigung haben Stäube der verschiedensten Art und Schwefeldioxid.

Aus einem einzigen großen Schornstein in Bernburg werden täglich 20 t Staub entlassen, für den Kreis Senftenberg beläuft sich das Tagesmittel auf rund 1000 t. Die Industriezentren im Süden der DDR sind die Gebiete größter Luftverschmutzung.

Land- und forstwirtschaftliche Kulturen werden geschädigt, Menschen erkranken und werden dadurch in Gesundheit und Arbeitsvermögen eingeschränkt. Mit allen Mitteln versuchen die Staats- und Wirtschaftsorgane der DDR dieser Entwicklung Herr zu werden. Das ist besonders schwierig, da noch nicht für alle Abgase entsprechende Reinigungsmethoden bekannt sind. Das trifft besonders auf die schwefeldioxidhaltigen Abgase zu. Naturschutz und Landschaftspflege müssen sich auch diesen Aufgaben – im Interesse des Schutzes des Menschen – widmen.

Abb. 161/1  
Verringerung des Staubgehaltes der Luft durch den Wald



Seit dem 28. 6. 1968 besteht die Anordnung zur Begrenzung und Ermittlung von Luftverunreinigungen. Sie legt die Grenzkonzentrationen für Abgase fest. Die strikte Einhaltung dieser gesetzlichen Bestimmungen ist Anliegen des Naturschutzes in enger Zusammenarbeit mit der Industrie, der Hygiene und der Territorialplanung. Durch schrittweisen Einbau der notwendigen Reinigungs- und Filteranlagen können die Quellen der Luftverunreinigung wesentlich eingeschränkt werden. Ein umfassendes Überwachungs- und Kontrollnetz muß aufgebaut werden, und bei der künftigen Anlage neuer Industrien werden die Auswirkungen auf die Luftverunreinigung entsprechend berücksichtigt. Durch Wälder und Grüngürtel kann ein Teil der Luftverunreinigungen aus den Abgasen im bodennahen Bereich ausgefiltert werden. Grüngürtel um Industriezentren und um Siedlungen helfen, diese Belästigungen und Gefahren einzudämmen.

Als Beispiel für die **Pflanzendecke** sei der Wald angeführt. 27,2% der Gesamtfläche der DDR werden von Wäldern und Holzungen eingenommen. Gegenwärtig besteht die Hauptaufgabe der Forstwirtschaft in der Bereitstellung von Rohholz für die Volkswirtschaft. Neben dieser Aufgabe dient der Wald jedoch noch vielfältigen anderen Aufgaben. Die Einflüsse des Waldes auf Bodenkultur und Bodenfruchtbarkeit, Wasserwirtschaft und Wasserbilanz, Klima und Wetter, Hygiene, Gesundheit und Ethik des Menschen werden als Wohlfahrtswirkungen des Waldes bezeichnet. Diesen Aufgaben der Wälder wird in immer stärkerem Maße Rechnung getragen.

Die Wälder der DDR sind in 3 Bewirtschaftungsgruppen eingestuft:

Gruppe I sind Schonforsten, die aus Gründen des Bodenschutzes (Erosion), der Wasserversorgung (Trinkwassergebiete) oder wegen wissenschaftlicher Zwecke (Versuchsflächen) ohne jede Bewirtschaftung verbleiben.

Gruppe II sind Sonderforsten, die nur in beschränktem Maße genutzt werden. Zu dieser Gruppe gehören Naturschutzgebiete, forstwirtschaftliche Weiserflächen, Naherholungszentren, stadtnahe Wälder u. a.

Gruppe III sind Wirtschaftswälder, die nach den jeweils rationellsten Methoden genutzt werden.

Die Forstwirtschaft ist ständig bemüht, die Wirtschaftsmethoden zu verbessern, um die Produktion von Rohholz mit der Erfüllung der Wohlfahrtswirkungen des Waldes zu verbinden. In allen dichtbesiedelten Ländern wird dieser Seite der Forstwirtschaft in zunehmendem Maße Aufmerksamkeit gewidmet.

Neben den größeren Waldkomplexen müssen besonders in den waldarmen Ackerlandschaften (z. B. Magdeburger Börde) Restgehölze die Funktion des Waldes übernehmen. Im Rahmen der planmäßigen Gestaltung der Kulturlandschaft gewinnt der Flurholzanbau immer stärkere Bedeutung. Kleinere Flächen, die mit modernen Technologien ackerbaulich nicht mehr genutzt werden können, sind durch den Flurholzanbau forstlich zu nutzen. Einmal dienen diese Gehölze der Verbesserung des Landschaftshaushaltes (Bodenschutz, Wasserhaushalt, Mikroklima), und gleichzeitig liefern sie noch Rohholz für die Volkswirtschaft. Das für die Landschaft optimale Nebeneinander von Gehölzen (Wald) und Ackerflächen richtig zu gestalten ist ein wichtiges Anliegen der Landschaftspflege.

Für die Landwirtschaft werden sich künftig neue Formen des Anbaues ergeben. Ackerbau- und Meliorationssysteme sind gegenwärtig die Ansatzpunkte für eine moderne, auf große Flächeneinheiten ausgerichtete pflanzliche Produktion, wobei die vielfältigsten Kooperationsbeziehungen eine entsprechende Spezialisierung und damit höhere Effektivität ermöglichen. Auch hierbei bietet die Anwendung der Landschaftspflege die Gewähr, daß mit dem Bemühen um die Steigerung der landwirtschaftlichen Produktion die Gestaltung einer gesunden, auf lange Sicht produktionskräftigen Landschaft einhergeht.

### *Probleme des Naturschutzes und der Landschaftspflege in anderen Ländern*

Seit 1960 besteht in der RSFSR ein Gesetz über den Schutz der Natur, das beispielgebend für die moderne Aufgabenstellung des Naturschutzes ist. In der Präambel zu diesem Gesetz heißt es: „Die Natur und ihre Hilfsquellen bilden in der Sowjetunion die natürliche Grundlage für die Entwicklung der Volkswirtschaft.“ Durch das Gesetz werden alle in den Kreislauf der Wirtschaft einbezogenen sowie alle nicht genutzten Naturreichtümer dem staatlichen Naturschutz unterstellt.

Dazu zählen insbesondere: das Land (Boden), die Bodenschätze, die Gewässer (ober- und unterhalb der Bodenoberfläche sowie die Bodenfeuchtigkeit), die Wälder und die sonstige natürliche Vegetation sowie die Grünanlagen der Siedlungen, typische Landschaften sowie seltene und bemerkenswerte Naturobjekte, Kurortgelände, wald- und parkartige Schutzgebiete und natürliche Grüngürtel, die Fauna (nützliche wildlebende Tiere), die atmosphärische Luft.

Diese umfassende Betrachtung des Schutzes der Natur zeigt deutlich, wie wichtig diese Aufgaben in einem sozialistischen Lande sind. Sie zeigt aber auch, daß nur in der sozialistischen Gesellschaftsordnung, wo die Natur mit ihren Reichtümern gesellschaftliches Eigentum ist, der Naturschutz in umfassendem Sinne betrieben werden kann. Dort, wo Profitstreben und Ausbeutung den Charakter der Gesellschaft bestimmen, ist auch für den Naturschutz stets nur ein beschränktes Betätigungsfeld und damit begrenzte Wirksamkeit vorhanden.

In der Sowjetunion, die ein Sechstel der Erde umfaßt, können die vielfältigen Probleme des Schutzes der Natur nicht in einem einheitlichen Naturschutzgesetz erfaßt werden. Die einzelnen Unionsrepubliken haben deshalb ihre eigenen, weitgehend aufeinander abgestimmten Gesetze.

Überall gibt es neben der staatlichen Leitung auch gesellschaftliche Organisationen für Naturschutz (in der RSFSR z. B. die „Allrussische Gesellschaft für Naturschutz“ mit 13 Mill. Mitgliedern).

In der Sowjetunion bestehen gegenwärtig 92 staatliche Naturschutzgebiete mit einer Gesamtfläche von rund 6 Mill. ha. Gebiete mit einer großen Fläche sind die Arbeitsfelder zahlreicher wissenschaftlicher Einrichtungen. Jedes Naturschutzgebiet hat seine eigene Verwaltung, und in den meisten Gebieten sind wissenschaftliche Institute tätig.

Auch in anderen sozialistischen Ländern ist der Naturschutz ähnlich wie in der DDR organisiert. Besondere Aufmerksamkeit verdienen die in der VR Polen und der ČSSR ausgewiesenen Nationalparke. Es sind meist große Gebiete, die vorwiegend dem Tourismus und Erholungsverkehr dienen, die gleichzeitig aber bestimmte Ausschnitte als Reservate für wissenschaftliche Arbeiten enthalten. Die bekanntesten der Nationalparke unserer sozialistischen Nachbarländer sind der Nationalpark von Bialowiesza an der Ostgrenze Polens sowie der Tatra-Nationalpark und der Nationalpark Riesengebirge, die beide sowohl von tschechoslowakischer als auch von polnischer Seite geschützt und gepflegt werden. Außer den genannten existieren in der ČSSR noch 2 und in der VR Polen noch 6 weitere Nationalparke.

Die Naturschutzbestrebungen aller Länder werden in einer internationalen Organisation zusammengefaßt und abgestimmt. Seit 1948 besteht für diese Aufgaben bei der UNESCO die IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources). Diese Organisation, der auch eine Reihe Vertreter sozialistischer Staaten angehört, hat sich in den letzten Jahren besonders mit den Naturschutzaufgaben in Afrika beschäftigt. Die Beendigung der Kolonialherrschaft und die damit verbundene wirtschaftliche Entwicklung der jungen Nationalstaaten bringt eine Vielzahl von naturschützerischen Problemen mit sich.

Afrika war seit jeher der Erdteil, der wegen seines Reichtums an Großwild bekannt war. Diese einmaligen Bedingungen sind nur bedingt vereinbar mit einer intensiven Nutzung des Landes. Die im Interesse der Wirtschaft notwendige Umgestaltung der Landschaft auch in Afrika schränkt die Lebensmöglichkeiten dieser Tiere ein. Durch die Schaffung von Nationalparks versucht man, einige Teile des Landes mit ihrer ursprünglichen Tierwelt zu erhalten. Alle wirtschaftlich hochentwickelten Länder haben die Pflicht, durch geeignete wirtschaftliche und wissenschaftlich-technische Unterstützung



der afrikanischen Nationalstaaten ihren Teil zur Erhaltung dieser auf der Erde einmaligen Naturobjekte beizutragen.

Der Naturschutz in seinem umfassenden Sinne ist heute nicht mehr romantische Naturschwärmerei, sondern die Sorge um die Erhaltung und planmäßige Nutzung der natürlichen Reichtümer unserer Erde. 3,5 Milliarden Menschen leben zur Zeit auf der Erde, in wenigen Jahrzehnten werden es 6 Milliarden sein. Heute noch haben mehr als 30 % der Erdbevölkerung keine ausreichende Nahrung, im Jahre 2000 sollen 6 Milliarden ausreichend ernährt werden und menschenwürdig leben.

Das sind die umfassenden Aufgaben des Naturschutzes. Alle Ressourcen gilt es für dieses Ziel zu nutzen. Wer dieses Ziel des Naturschutzes anerkennt, muß gleichzeitig erkennen, daß nur eine friedliche Entwicklung der Menschheit die Möglichkeit der Weiterexistenz sichert. Wer die Natur schützen will, braucht den Frieden, und deshalb bedeutet konsequentes Eintreten für den Schutz der Natur auch konsequentes Auftreten gegen den Krieg. Naturschutz in diesem Sinne kann nur betrieben werden, wo die Gesellschaftsordnung dem Wohle des Menschen dient, in der sozialistischen Gesellschaft.

80

81

# Aus der Physiologie der Pflanzen und Tiere

Die Physiologie beschäftigt sich mit den Funktionen der Lebewesen, ihrer Organe und Zellen; sie erforscht die Lebensäußerungen und Leistungen der Organismen und untersucht die Vorgänge und Reaktionsabläufe, die sich in der lebenden Materie abspielen. Die Physiologie ist im 20. Jahrhundert eines der wichtigsten Teilgebiete der Biologie geworden. Das ist einerseits auf den menschlichen Erkenntnisdrang zurückzuführen, der sich in steigendem Maße nicht mit dem Sichten, Beobachten und Beschreiben begnügte, sondern nach dem Begreifen und Erklären verlangte. Vor allem aber haben die Fortschritte in anderen Wissenschaften (Physik, Chemie), in der Technik (wissenschaftliche Geräte) und das gesellschaftliche Bedürfnis, die biologischen Erscheinungen nach dem Willen und zum Nutzen des Menschen zu lenken, dazu beigetragen. Die genaue Kenntnis der Lebensvorgänge ist eine Voraussetzung dafür, Nutzpflanzen und -tiere zu höchsten Leistungen zu führen und so eines der wichtigsten Probleme zu lösen: Die Ernährung der Weltbevölkerung zu sichern.

In der Physiologie spielt die Frage nach Ursachen und ihren Folgen die beherrschende Rolle. Das bedeutet, daß in der Physiologie das herrschende Prinzip das der **Kausalität** ist. Ein physiologischer Vorgang kann (im Gegensatz zur Ansicht früherer Forscher) nicht als erklärt gelten, wenn sein Zweck erkannt ist, sondern erst dann, wenn der Mechanismus, die innere Reaktionsfolge aufgeklärt ist.

Dieses wichtige Prinzip soll an zwei Beispielen erläutert werden. 1. Jeder Organismus atmet, um die für seine Existenz nötige Energie zu gewinnen (Zweckerklärung!). Der Physiologe fragt aber, wie es der Organismus fertigbringt, durch Atmung Energie verfügbar zu machen. 2. „Die Pflanze selbst kehrt freudig sich zum Lichte“ (Schiller, Wilhelm Tell), weil sie (Zweckerklärung!) das Licht zur Photosynthese braucht. Der Physiologe fragt: Wie und mit Hilfe welcher Mechanismen gelingt es der Pflanze, eine Krümmungsbewegung in Richtung zum Licht zu machen?

Die Physiologie ist eine streng **materialistische Wissenschaft**, Spekulationen haben in ihr keinen Platz.

In der Physiologie entscheidet das Experiment. Wie die Physik und die Chemie ist sie eine Experimentalwissenschaft. Mit diesen beiden Nachbarwissenschaften ist sie nicht nur dadurch verbunden, daß physikalische und chemische Methoden in starkem Maße in die Physiologie Eingang gefunden haben, sondern daß in der Zelle ablaufende chemische und physikalische Prozesse die Grundlage des physiologischen Geschehens bilden. Die **Gesetze der Chemie und der Physik** gelten auch für die lebende Materie; einige haben sogar für die Physiologie besondere Bedeutung, beispielsweise das Massenwirkungsgesetz, die stöchiometrischen Gesetze der Chemie und der 1. und 2. Hauptsatz der Wärmelehre. Die engen Beziehungen zur Chemie und Physik werden durch die wachsende Bedeutung der Grenzgebiete Biochemie und Biophysik dokumentiert.

Über die chemischen und physikalischen Gesetzmäßigkeiten hinaus gelten für die lebende Materie **spezifische biologische Prinzipien**, die in der nichtlebenden Natur keine Gültigkeit haben. Vor allem sind das die Prinzipien der Ordnung und der Regulation.

Das **Prinzip der Ordnung** beherrscht den Aufbau der Organismen und den Ablauf der Lebensvorgänge bis hinab in die kleinsten Bausteine und Teilvorgänge. Jeweils in bestimmter Ordnung sind die Lebewesen aus Organen zusammengefügt, die Organe aus Geweben, diese aus Zellen, diese wieder aus protoplasmatischen Bestandteilen wie Zellkern, Plastiden usw., das Protoplasma aus Eiweißen und die Eiweiße schließlich ebenfalls in genau fixierter Ordnung aus Aminosäuren. Diese räumliche Ordnung steht mit einer genauso präzisen zeitlichen Ordnung der Reaktionsabläufe in Zusammenhang. Die Atmung zum Beispiel kann nur dann funktionieren, wenn die beteiligten Einzelreaktionen in bestimmter Reihenfolge aufeinander abgestimmt sind.

Auch das **Prinzip der Regulation** setzt sich auf den verschiedenen Größenebenen durch. Ein Organ steuert (reguliert) die Tätigkeit eines anderen; und das Geschehen in der Zelle wird vom Zellkern aus kontrolliert. Diese Regulationen sind nicht starr, sondern in Grenzen anpassungsfähig und reagieren „sinnvoll“ auf Änderungen der inneren und äußeren Bedingungen.

Die komplizierte Ordnung im Bereich der lebenden Materie und die relative Zweckmäßigkeit ihrer Reaktionen haben sich in den letzten 2 Milliarden Jahren aus einfachen Anfangsformen entwickelt. Dabei spielte die von DARWIN entdeckte Auslese des gut an die Umwelt Angepaßten und Ausmerzung des Unzweckmäßigen die beherrschende Rolle.

Für die Lebewesen charakteristische Erscheinungen sind Stoffwechsel, Fortpflanzung, Vererbung, Wachstum, Entwicklung, Bewegung und Reizbarkeit.

Unter Stoffwechsel versteht man den Austausch von Stoffen zwischen dem Organismus und der Umgebung sowie den Transport und die Umsetzungen dieser Stoffe im Organismus. Mit diesen Lebensvorgängen beschäftigt sich die **Stoffwechselphysiologie**. Wachstum ist eine Vermehrung der Körpersubstanz. Es ist mit Zellteilungen und Zellvergrößerungen verbunden. Handelt es sich dabei auch um qualitative Veränderungen, so spricht man von Entwicklung (z. B. Umbildung einer Larve zu einem fertigen Insekt, Entstehung von Blüten an vorher vegetativen Pflanzen). Trennen sich nach vollzogener Zellteilung Zellen vom Mutterorganismus, um Ausgangspunkt für einen Tochterorganismus zu werden, haben wir es mit der Fortpflanzung zu tun. Mit all diesen Lebensvorgängen beschäftigt sich im weiteren Sinne die **Entwicklungsphysiologie**. Die lebende Materie kann auf Umweltreize reagieren (Reizbarkeit). Oft ist die Reaktion ein Bewegungsvorgang. Bewegungen können aber auch ohne äußeren Anlaß ausgeführt werden. Mit diesen Lebensvorgängen beschäftigt sich die **Reiz- und Bewegungsphysiologie**.

Hier sollen die drei Teildisziplinen der Physiologie behandelt werden. Da sich die Grundvorgänge der physiologischen Prozesse in der Zelle abspielen, wird zuvor die **Zelle als Grundeinheit des Lebens** besprochen.

### *Die Zelle als morphologische und physiologische Grundeinheit des Lebens*

1665 entdeckte der englische Forscher Robert HOOKE die Zellen im Flaschenkork (Produkt der Korkenzieher). Der lebende Inhalt der Zellen wurde viel später entdeckt; erst 1839 wurde er von dem tschechischen Physiologen PURKINJE Protoplasma genannt.

Durch genaue Untersuchung erkannte man, daß alle Zellen im Prinzip die gleichen Bausteine und den gleichen Aufbau besitzen. Das Studium einzelliger Lebewesen führte zur Erkenntnis, daß eine einzelne Zelle alle Lebensfunktionen ausüben kann. Dagegen läßt sich eine Zelle nicht weiter zerlegen, ohne daß das Leben vernichtet wird. Die Zelle ist also die Grundeinheit aller Organismen.

## Übersicht über den submikroskopischen Bau und die Funktionen der Zellstrukturen

Zwischen **Struktur (Bau)** und **Funktion**, zwischen räumlicher und zeitlicher Ordnung, bestehen **enge Zusammenhänge**. Die besondere Struktur der Nervenzellen ist zum Beispiel die Grundlage für schnelle Erregungsleitungsvorgänge, und in den Pflanzen ist die Assimilation des Kohlendioxids (Photosynthese) an die spezifische Struktur der Chloroplasten gebunden. Im submikroskopischen Bereich (unterhalb des Auflösungsvermögens des Lichtmikroskops) wird die Grenze zwischen Struktur und Funktion unscharf; Vorgänge können als Strukturänderungen der ausführenden Zellbestandteile sichtbar werden. Im molekularen Bereich sind Struktur und Funktion nicht mehr zu unterscheiden; ein Eiweißmolekül von bestimmter Struktur ist ein Eiweißmolekül von bestimmter Funktion, eine Strukturänderung wäre eine Funktionsänderung; und jeder Stoffwechselprozeß ist gleichzeitig eine Strukturänderung.

Zur Untersuchung der Feinstruktur in der Zelle reicht das Auflösungsvermögen des Lichtmikroskops nicht aus. Dafür stehen eine Reihe anderer **technischer Hilfsmittel** zur Verfügung; einige davon sollen besprochen werden.

**Elektronenmikroskopie.** Im Elektronenmikroskop wird statt der Photonenstrahlung (Lichtmikroskop) die kurzwelligere Elektronenstrahlung verwendet; dadurch wird das Auflösungsvermögen vertausendfacht (Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops 300 nm, des Elektronenmikroskops 0,3 nm). Statt optischer Linsen werden elektrische oder magnetische Felder verwendet. Die zu betrachtenden Objekte müssen extrem dünn sein (zwischen 30 und 100 nm); dafür gibt es sogenannte Ultramikrotome, die das Untersuchungsmaterial 1000fach dünner schneiden, als ein Blatt Schreibmaschinenpapier ist. Die Kontraste im Objekt können (wie in der Lichtmikroskopie durch Färben) durch Einlagerung schwerer Atome erhöht werden, dazu benutzt man beispielsweise Osmiumtetroxid oder Uranylsalze.

**Die Röntgenanalyse** beruht darauf, daß Röntgenstrahlen an regelmäßig angeordneten Atomen, etwa an Kristallen, gebeugt werden, sie werden in bestimmten Richtungen durch Interferenz verstärkt. Durch das Objekt auf einen Röntgenschilder oder eine Photoplatte fallende Röntgenstrahlen verursachen dort charakteristische Beugungsbilder (Röntgendiagramme). Aus der Art der Diagramme kann man die Größe, Form und Lage von Kristallen und kristallähnlichen Strukturen erschließen.

**Die fraktionierte Zentrifugation** dient dazu, die einzelnen Zellbestandteile voneinander zu isolieren, um sie getrennt elektronenoptisch oder physiologisch zu untersuchen. Dazu werden zunächst die Zellen zum Beispiel durch Schlagmühlen zerstört. Das Homogenat (die zerkleinerte Masse) wird in einer Zentrifuge mit sehr hoher Umlaufgeschwindigkeit, der sogenannten Ultrazentrifuge, zentrifugiert. In Abhängigkeit von ihrer Größe und Dichte sedimentieren die einzelnen Zellbestandteile verschieden schnell. Man beginnt mit geringen Umdrehungszahlen und trennt die sich absetzenden Bruchstücke pflanzlicher Zellwände ab, bei erhöhter Umdrehungszahl folgen die Zellkerne, bei weiterer Steigerung die Plastiden usw.

**Die Bestandteile der Tier- und Pflanzenzellen.** Am wichtigsten ist der lebende Inhalt der Zelle, das **Protoplasma** (charakteristische Substanz: Eiweiß). Die äußeren, dichten Schichten des Protoplasmas bilden bei den Tieren die Abgrenzung zur nächsten Zelle;



bei Pflanzen ist dagegen eine dickere, stofflich verschiedene, im ausgewachsenen Zustand tote Begrenzung vorhanden, die **Zellwand** (charakteristische Substanz: Zellulose). In den meisten pflanzlichen und einigen tierischen Zellen findet man außerdem größere Hohlräume, die **Vakuolen**, die mit dem Zellsaft gefüllt sind (charakteristische Substanz: Wasser). Vakuolen gehören nicht zum lebenden Teil der Zelle.

Der **Zellkern** (Nukleus) ist deutlich vom übrigen Teil des Protoplasmas, dem **Zytoplasma**, unterscheidbar. Im Zytoplasma sind verschiedene Zellorganellen und Membransysteme zu erkennen, die in eine selbst elektronenoptisch nicht mehr auflösbare Grundmasse, das Grundplasma, eingebettet sind.

#### Die wichtigsten Bestandteile der Zelle

Zellwand	Protoplasma			Vakuole
	Zellkern:	Zytoplasma		
		Zellorganellen:	Membransysteme:	
	Chromatingerüst Nukleoli Kerngrundplasma	Plastiden Mitochondrien Ribosomen	Endoplasmatisches Retikulum Plasmalemma Tonoplast Zellmembran	

#### Grundplasma

Das Grundplasma ist die Grundsubstanz des Zytoplasmas. Sein Hauptbestandteil ist (abgesehen vom quantitativ überwiegenden Wasser) das **Eiweiß**. Die Eiweißmoleküle haben zumeist eine aufgeknäuelte, kugelige Gestalt. Sie sind locker untereinander verbunden und bilden ein dreidimensionales **Maschenwerk**. Die Bindungen werden ständig gelöst und neu geknüpft; dabei gleiten die Moleküle aneinander vorbei und können das ganze Protoplasma in Bewegung halten. Die Bewegung kann man erkennen, da mikroskopisch sichtbare Bestandteile (z. B. Plastiden) mitgerissen werden. Die Mechanik dieser **Plasmaströmung** ist noch nicht restlos geklärt.

Die Eiweiße im Grundplasma sind zum großen Teil **Enzyme**, d. h. Katalysatoren spezieller Stoffwechselschritte (s. S. 181). Das Grundplasma ist ein **kolloidales System**. Es kann zähflüssig (Sol-Zustand) beziehungsweise mehr oder weniger verfestigt (Gel-Zustand) sein; letzteres trifft unter anderem für trockene Samenkörner zu.

In einem kolloidalen System sind die gelösten Teilchen 1 bis 100 nm groß, größer als die Teilchen einer echten Lösung (z. B. Salz- oder Zuckerlösungen), aber kleiner als die Teilchen einer Aufschwemmung, so daß sie sich nicht von selbst von der umgebenden Flüssigkeit trennen (als Bodensatz oder Rahm).

Die Flüssigkeit, welche die kolloidalen Teilchen umgibt, ist Wasser mit darin echt gelösten Salzen und anderen Substanzen. Sie (und damit das ganze Protoplasma) reagiert schwach basisch. Die kolloidalen Teilchen sind die Eiweißmoleküle. Sie tragen **elektrische Ladungen**. Diese entstehen durch Dissoziation der Eiweißmoleküle an den Karboxylgruppen und Aminogruppen. Die Karboxyl- und Aminogruppen befinden sich auf den Seitenketten der Eiweißmoleküle ( $R^1$ ,  $R^2$  ... in Abb. 221/2).

Eine kolloidale Lösung lässt sich herstellen, indem man Tischlerleim mit Wasser ver-  
rührt. Dieses Beispiel zeigt eine wichtige Kolloideigenschaft: Je nach dem **Wasser-  
gehalt** sind sie entweder flüssig (**Sole**) oder mehr oder weniger verfestigt (**Gele**). Die  
Kolloidteilchen (im Plasma die Eiweißmoleküle) können nämlich Wassermoleküle  
binden. Im Gel-Zustand sind alle Wassermoleküle durch die Bindung (Quellung) fest-  
gelegt; im Sol-Zustand gibt es zwischen den Kolloid-Teilchen noch „freies“ Wasser.

Zum Teil binden die Proteinmoleküle das Was-  
ser durch „Wasserstoffbrücken“; das sind lockere  
Bindungen zwischen den Sauerstoffatomen der Ei-  
weißmoleküle und den Wasserstoffatomen der Was-  
sermoleküle. Zum anderen spielen elektrostatische  
Kräfte eine Rolle; denn durch die ungleichmäßige  
Verteilung der bindenden Elektronenpaare im Was-  
sermolekül verhält sich dieses im elektrischen Feld  
wie ein Dipol. Die Größe der Wasserhülle um die  
Kolloidteilchen hängt deshalb von deren Ladungs-  
größe ab, aber auch von der Anzahl anderer elek-  
trisch geladener Teilchen (Kalium-, Kalzium-, Ma-  
gnesium-Ionen) im Grundplasma (Abb. 169/1).

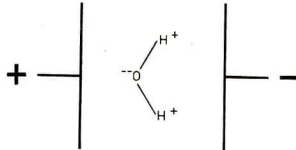


Abb. 169/1  
Dipolverhalten des Wassermoleküls:  
Ausrichtung im elektrischen Feld  
(schematisch)

Durch seine besondere Struktur (instabiles Maschenwerk), die Plasmaströmung und  
die dabei ständig ablaufenden kolloidchemischen Prozesse ist das Grundplasma ein  
**dynamisches System**, das in ununterbrochener Bewegung ist. Viele chemische Um-  
setzungen des Stoffwechsels spielen sich im Grundplasma ab.

7

8

## Zellkern

Im Zellkern (Nukleus) sind neben den Eiweißen die **Nukleinsäuren** von außer-  
ordentlicher Bedeutung. Sie sind mit bestimmten Farbstoffen gut färbbar; deshalb wer-  
den die nukleinsäurehaltigen Bezirke des Zellkerns **Chromatin** genannt. Das Chromatin  
kann in der Form knäuelartiger Gerüste, größerer Klumpen oder kleiner Körnchen  
auftreten (Abb. 169/2 u. 170/1).

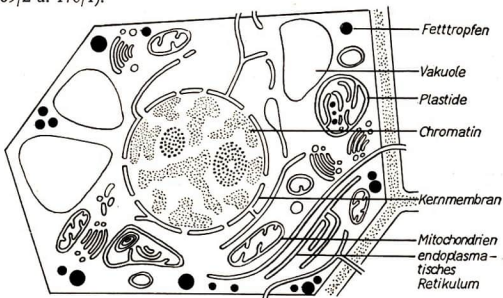


Abb. 169/2

Schematische Darstellung einer jungen Pflanzenzelle (elektronenmikroskopische Beobachtung)

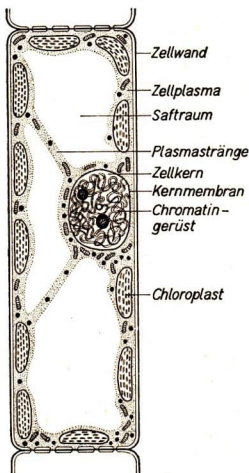


Abb. 170/1

Ältere Pflanzenzelle (schematisch)

Außerdem gibt es im Zellkern rundliche Gebilde mit abweichenden Färbereigenschaften, die **Kernkörperchen (Nukleoli)**. Sie enthalten ebenfalls Nukleinsäure, die aber chemisch und funktionell von der des Chromatins abweicht.

Im Chromatin befindet sich DNS, in den Nukleoli RNS (s. S. 266 f.).

Chromatin und Nukleoli sind in eine nicht färbbare Grundsubstanz eingebettet, die dem Grundplasma vergleichbar ist und als **Kerngrundplasma** (Kernsaft) bezeichnet wird. Über die den ganzen Zellkern umgebende Kernmembran siehe Seite 171.

Die Hauptfunktion des Zellkerns ist die **Regulation**. Der Zellkern enthält **Informationen** für das Geschehen in der Zelle. Der Informationsträger ist die **Nukleinsäure** (s. S. 172). Da alle Informationen lebensnotwendig sind, müssen sie vor jeder Zellteilung verdoppelt werden (Kernteilung). Das ist die zweite wichtige Funktion des Zellkerns, die **Replikation**. Dadurch erhält jede Zelle den gleichen kom-

pletten Satz von Informationen. Wenn sich eine Zelle vom Mutterorganismus als Keimzelle für einen Tochterorganismus löst (Eizelle, Spermazelle), bringt sie diesem alle Informationen mit. Der Zellkern hat also Bedeutung für die **Zellteilung, Fortpflanzung und Vererbung**.

Während der Kernteilung bildet sich das Chromatin zu **Chromosomen** um (s. S. 260). Chromatin als Funktionsform und Chromosomen als Transportform sind zwei verschiedene Erscheinungsformen derselben Substanz.

**Kernlose Zellen** können eine begrenzte Zeit leben und mitunter wichtige Funktionen ausüben. Die kernlosen roten Blutkörperchen der Säugetiere transportieren den Sauerstoff. Solche Zellen können sich aber nicht mehr teilen. Bakterien und Blaualgen haben keine echten Zellkerne, aber lokalisierte Anhäufungen von Nukleinsäuren, welche die Rolle von Zellkernen übernehmen.

## Zellorganellen

**Plastiden.** Plastiden sind die größten Zellorganellen. Sie kommen nur bei Pflanzen vor. Es gibt grüne Chloroplasten, rote bis gelbe Chromoplasten und farblose Leukoplasten. Alle Plastiden entstehen aus sehr kleinen, schon in der embryonalen Zelle vorhandenen Vorstufen, den Proplastiden (Abb. 169/2).

**Chloroplasten** können von verschiedener Form sein, bei Algen beispielsweise platten-, becher- oder spiralbandförmig. Bei höheren Pflanzen sind sie linsenförmig („Chlorophyllkörner“). Dagegen ist die innere Struktur einheitlich. Grüne **Lamellen** sind dicht übereinandergeschichtet. Es sind in sich geschlossene, flächige Doppellamellen. Sie sind in eine farblose Grundmasse eingebettet, das dem Grundplasma vergleichbar ist.

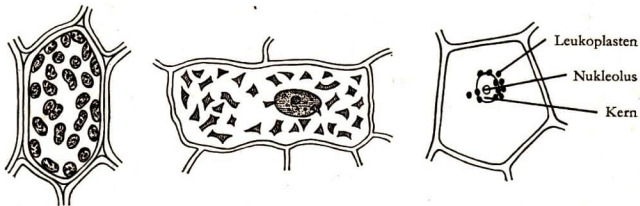


Abb. 171/1 Beispiele für Plastiden in Pflanzenzellen. Links Chloroplasten in einer Moosblattzelle, Mitte Chromoplasten in Zellen der Blüte von Kapuzinerkresse, rechts Leukoplasten in der Nähe des Zellkerns einer Zelle aus der Oberhaut (Epidermis) von *Rhoeo discolor*

Der ganze Chloroplast ist von einer **Membran** umgeben.

Die Chloroplasten dienen der **Photosynthese**, sie produzieren mit Licht als Energiequelle aus Kohlendioxid und Wasser Kohlenhydrate. Dabei wandeln sie die Strahlungsenergie des Lichts in die chemische Energie der Kohlenhydrate um, sind also Orte der **Energieumwandlung**. Diese sehr komplizierte Funktion (s. S. 186) ist an die komplizierte Struktur gebunden.

Die Lamellen bestehen aus Proteinen und Lipoiden. Sie enthalten die **Photosynthesepigmente** (Chloroplastenfarbstoffe), das Chlorophyll als Haupt- und die Karotinoide als Hilfspigmente (s. S. 195). Das **Chlorophyll** besteht aus einem Ringsystem mit Magnesium sowie einem ungesättigten, langkettigen Alkohol ( $C_{20}H_{39}OH$ , Abb. 171/2). Die **Karotinoide** sind ungesättigte Kohlenwasserstoffverbindungen mit 40 Kohlenstoff-Atomen im Molekül. Man unterscheidet die meist roten Karotine von den meist gelben Xanthophyllen.

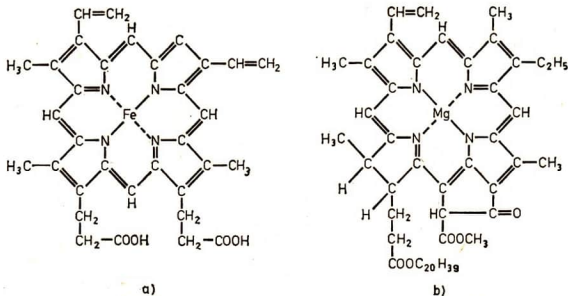


Abb. 171/2 Vergleich der Strukturformeln von a rotem Blutfarbstoff (Häm) und b Chlorophyll

**Chromoplasten** sind Plastiden ohne Chlorophyll, aber mit Karotinoiden. Sie sind nicht zur Photosynthese fähig. Sie färben zahlreiche Blüten (z. B. Kapuzinerkresse), Früchte (z. B. Tomaten) und Wurzeln (z. B. Möhren) gelb bis orangerot.



**Leukoplasten** enthalten keine Pigmente. Sie finden sich vor allem in Teilen der Pflanzen, die nicht vom Licht getroffen werden, aber beispielsweise auch in der Oberhaut der Pflanze. Meist dienen sie der **Speicherung**, vor allem von Stärke. Dabei bildet jeder Leukoplast ein Stärkekorn (Kartoffelknolle, Getreidekorn).

**Mitochondrien.** Mitochondrien kommen in allen Zellen vor. Sie sind kugel- oder stäbchenförmig, wie die Chloroplasten von einer Membran umgeben, aber wesentlich kleiner (Durchmesser 0,5 bis 1,5  $\mu\text{m}$ ).

Ihre Hauptfunktion ist die **Atmung**. Sie setzen durch Oxydation organischer Substanzen diejenigen Energiemengen frei, welche die Zelle für alle Lebensvorgänge braucht. Wie die Chloroplasten sind sie demnach Orte der **Energieumwandlung**.

Der ähnlichen Funktion von Mitochondrien und Chloroplasten entspricht ihre ähnliche Struktur. Wie bei Chloroplasten sind im Innern der Mitochondrien **Lamellen**; sie entstehen durch Einstülpung der Membran und können verschiedene Form haben.

**Ribosomen.** Ribosomen sind winzige, kugelförmige Gebilde von größter Bedeutung. Sie haben einen tausendfach geringeren Durchmesser (etwa 1,5 nm) als Mitochondrien und kommen in großer Vielzahl vor. Ihre Funktion ist die **Biosynthese der Eiweiße** (und damit aller Enzyme) unter Auswertung der aus dem Zellkern stammenden Information. Sie enthalten **Nukleinsäure**.

**Zentralkörperchen.** Das Zentralkörperchen ist ein färbbares Körnchen in der Nähe des Kernes tierischer Zellen. Es wirkt bei der Kernteilung mit und hat für die Bildung von Schwanzfäden und beweglichen Geißeln der Spermien Bedeutung.

## Membransysteme

Die Zelle und alle Zellorganellen sind von Membranen umgeben.

**Elementarmembran.** Alle Membranen bestehen aus Proteinen und Lipiden und besitzen eine einheitliche Grundstruktur. Für diese Struktur sind die Lipide, besonders die Phosphatide (z. B. Lezithin, Abb. 173/1), entscheidend.

Alle Membransysteme im Plasma scheinen aus Elementarmembranen (Abb. 173/1) zu bestehen. Diese sind nicht starr; sie können zerreißen und sich wieder schließen und durch Anlagerung weiterer Lipoidmoleküle „wachsen“.

**Endoplasmatisches Retikulum.** Das endoplasmatische Retikulum durchzieht segelartig das gesamte Zytoplasma. Es ist labil und für die Plasmaströmung kein Hindernis. Für den **Transport** gelöster Substanzen ist es von Bedeutung; die weit ausgebreiteten Membranen gestatten eine schnelle Diffusion entlang ihrer Oberfläche. Das ist um so wichtiger, als das endoplasmatische Retikulum durch die Verbindungen von Zelle zu Zelle, die Plasmodesmen, hindurchzieht.

Die Zellkernmembran ist eine Ausbildung des endoplasmatischen Retikulums und steht mit diesem in Verbindung. Nach der Kernteilung wird durch das endoplasmatische Retikulum die aufgelöste Kernmembran neu gebildet.

Durch die inneren Membranen (endoplasmatisches Retikulum, Plastiden-, Mitochondrienmembranen) wird das Protoplasma in viele Reaktionsräume getrennt, da viele gelöste Substanzen die Membranen nur schwer passieren können. Das ist wichtig für den Stoffwechsel, da sich so in einer Zelle gleichzeitig die verschiedensten chemischen Reaktionen getrennt voneinander vollziehen können.

**Plasmalemma, Tonoplast.** Das Plasmalemma bildet in der Pflanzenzelle die Abgrenzung des Protoplasmas gegen die Zellwand; der Tonoplast bildet die Abgrenzung gegen die Vakuole. Beide können als Elementarmembran ausgebildet sein; sie können auch dicker sein und offenbar mehrere Elementarmembranen enthalten.

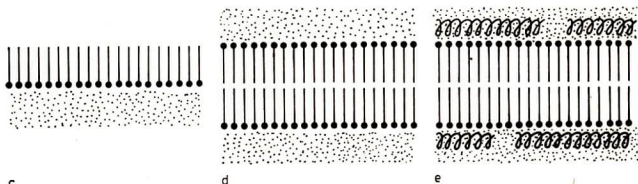
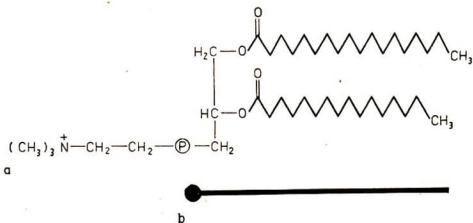


Abb. 173/1 Konstruktion der Elementarmembran.

a Molekül des Lezithins, Mitte Glycerin (Propantriol) verestert mit 2 Molekülen Fettsäure (Monokarbonsäure, Zickzacklinien) und 1 Molekül Phosphorsäure (P), dieses zusätzlich verestert mit dem Aminoalkohol Cholin (links hydrophiler Pol, rechts wasserabstoßender Pol), b Vereinfachtes Modell eines Phosphatidmoleküls, z. B. des Lezithins (Punkt hydrophiler Pol, Strich wasserabstoßender Pol), c Phosphatidfilm auf einer Wasseroberfläche, d Phosphatiddoppelfilm in Wasser, e Modell der Elementarmembran (die Schrauben stellen Eiweißmoleküle dar)

Für Plasmalemma und Tonoplast ist eine Eigenschaft von Elementarmembranen wichtig: ihre **Halbdurchlässigkeit**. Das ist die Eigenschaft, bestimmte Stoffe leicht durchzulassen (z. B. das Wasser), dem Durchtritt anderer aber großen Widerstand entgegenzusetzen (z. B. Salzen oder Zucker). Auf diese Weise regeln diese Membranen den Stoffaustausch mit der Vakuole und mit den Nachbarzellen oder der Umwelt.

Die **Zellmembran** der tierischen Zelle ist im allgemeinen wesentlich dicker als das Plasmalemma. Das hängt mit dem Fehlen von Zellwänden bei Tieren zusammen. Man hat allerdings in manchen tierischen Zellen plasmalemmaartige Membranen beobachtet. Die Zellmembran besteht ebenfalls aus Proteinen und Lipoiden und enthält wahrscheinlich viele Elementarmembranen. Für den Stoffaustausch spielt sie dieselbe Rolle wie das Plasmalemma in der Pflanzenzelle.

## Die Zellwand der Pflanzenzelle

Feste Zellwände besitzen die Algen, Pilze, Moose und höheren Pflanzen; sie fehlen im gesamten Tierreich. Die Zellwand ist ein Ausscheidungsprodukt des Zytoplasmas. Sie besteht aus mehreren Schichten, die nacheinander gebildet werden (Abb. 174/1).

**Mittellamelle.** Nach der Zellteilung werden die neuentstandenen, jungen Zellen durch eine sehr dünne Wand aus **Pektinstoffen**, die Mittellamelle, getrennt.

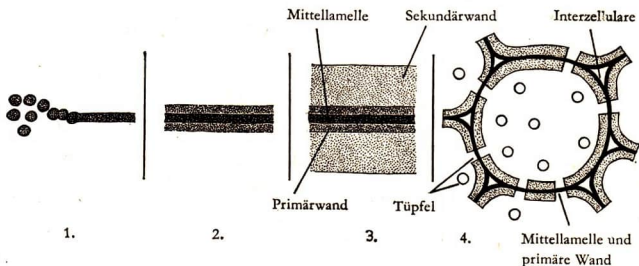


Abb. 174/1 Entwicklung der Zellwand mit dem Wachstum der Zelle. 1. Bildung der Mittellamelle am Ende des Zellteilungsvorganges, 2. Auflagerung der Primärwand, 3. Auflagerung der in sich geschichteten Sekundärwand, 4. Zelle im Verband

Abb. 174/2 Zellulosefibrillen in der Sekundärwand. In den verschiedenen Schichten wechselt die Richtung des Fibrillenverlaufs, dadurch wird die Festigkeit erhöht (nach einer elektronenmikroskopischen Photographie)

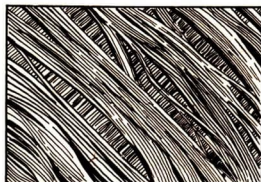
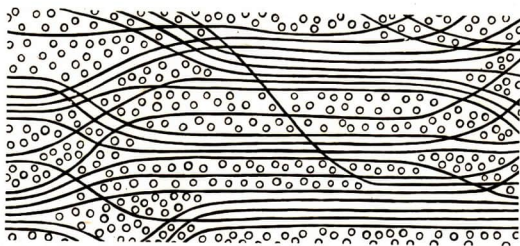


Abb. 174/3 Schematische Darstellung der Anordnung der Zellulosemoleküle innerhalb einer Zellulosefibrille



**Primärwand.** Auf die Mittellamelle werden beiderseits die Primärwände aufgelagert. Sie bestehen aus einem lockeren Netz verflochtener Zellulosefibrillen, dessen Maschen mit anderen Kohlenhydraten, Wasser, Zytoplasma u. a. gefüllt sind. Die Primärwände sind noch dehnbar und formbar; sie bilden die Wand wachstumsfähiger Zellen.

**Sekundärwand.** Auf die Primärwand ausgewachsener Zellen werden mehr oder weniger dicke Schichten dichtgepackter Zellulosefibrillen aufgelagert, die festen Sekundärwände.

Die Mittellamelle ist durchlöchert, da bei ihrer Entstehung einzelne Stränge des endoplasmatischen Retikulums nicht durchbrochen werden. Die ausgespart bleibenden

plasmatischen Verbindungen von Zelle zu Zelle heißen **Plasmodesmen**, sie werden vom endoplasmatischen Retikulum durchzogen. Bei der Bildung der Sekundärwand bleiben über einzelnen Plasmodesmengruppen unverdickte Stellen bestehen, die **Tüpfel** (Abb. 174/1). Bei sehr dicken Zellwänden sehen sie wie Kanäle aus („Tüpfelkanäle“). Durch Tüpfel und Tüpfelkanäle verlaufen die Plasmodesmen. Sie sind für den Stoffaustausch von Bedeutung.

Die Zellwand ist für Wasser mit den darin gelösten Substanzen **durchlässig**, solange sie nur aus Pektinstoffen und Kohlenhydraten (einschließlich Zellulose) besteht. In die Zellulosewände können aber zusätzlich Stoffe eingelagert werden. Sind die Lücken zwischen den Zellulosefasern mit Korkstoff (**Suberin**) ausgefüllt, so sind die Zellwände praktisch wasserundurchlässig (**Borke**). Sind die Zellulosefasern in eine Masse von Holzstoff (**Lignin**) eingebettet, so entsteht das dauerhafte, druck- und zugfeste **Holz**. Zellwände können auch mit Gerb- und Farbstoffen imprägniert sein. Auf die Zellwände der pflanzlichen Oberhaut (Epidermis) ist eine Schicht aus **Kutin**, die sogenannte **Kutikula**, aufgelagert, die widerstandsfähig und relativ undurchlässig ist.

Das Pflanzenprodukt Zellulose hat erhebliche **wirtschaftliche Bedeutung**. Gewebe pflanzlicher Herkunft (Hanf, Leinen, Baumwolle) bestehen aus Zellulose. Zellstoff und Papier sind Zelluloseprodukte; billiges Papier enthält noch Lignin (Zeitungspapier), gutes Papier ist holzfrei, Zellstoff ist fast reine Zellulose. Schließlich sind aus Zellulose Torf, Braun- und Steinkohle entstanden. Damit liefert die pflanzliche Zellwand Massenprodukte, deren Gewinnung und Produktion an erster Stelle im Weltmaßstab stehen.

## Vakuole und Zellsaft

Vakuolen sind aus zwei Gründen für Pflanzen besonders wichtig. Einerseits hat die Pflanze kein Exkretionssystem; so kann die nur indirekt am Stoffwechsel beteiligte Vakuole überflüssige Stoffwechselendprodukte aufnehmen. Andererseits erhalten unverholzte pflanzliche Gewebe ihre **Festigkeit** zum großen Teil durch einen hohen Innendruck in den Zellen, der diese fest gegeneinanderpreßt. Dieser **Turgordruck** ist an das Vorhandensein einer großen Vakuole gebunden (s. S. 178 f.). Außerdem dient die Vakuole noch der Stoffspeicherung.

Embryonale Zellen haben sehr kleine Vakuolen (Abb. 169/2); in ausgewachsenen Pflanzenzellen nehmen diese dagegen den größten Teil des Innenraumes ein (Abb. 170/1). Der Vakuoleninhalt heißt **Zellsaft**. Darin sind vor allem Salze, Zucker und Säuren gelöst, aber auch Farbstoffe, Gerbstoffe, wasserlösliche Vitamine und Alkaloide.

Der Inhalt von Nahrungsvakuolen vieler Protozoen ist dagegen direkt am Stoffwechsel beteiligt. Hier wird die aufgenommene feste Nahrung in einen bläschenartigen Hohlraum eingeschlossen, in dem Verdauungsenzyme die Nahrung auflösen, die dann in das Zytoplasma aufgenommen wird:

## Die pflanzliche Zelle als osmotisches System

### Stoffaustausch

An die lebende Zelle werden **zwei widersprüchliche Forderungen** gestellt. Da sie eine andere stoffliche Zusammensetzung als die Umwelt hat, ist einerseits eine Abgrenzung nötig, die einen Stoffverlust durch Ausgleichsvorgänge (Diffusion) verhindert. Andererseits erfordert der Stoffwechsel einen Austausch mit der Umgebung; notwen-



dige Nährstoffe müssen aufgenommen und andere Substanzen abgegeben werden. Die Lösung dieses Problems geschieht mit Hilfe der Plasmamembranen.

Die **Plasmamembranen (Membransysteme)** sind **semipermeabel** (halbdurchlässig). Wasser kann ungehindert passieren. Für die meisten anderen Stoffe, selbst die Ionen anorganischer Stoffe, sind die Membranen ein Austauschhindernis. Die erforderlichen Transportvorgänge (Stoffaufnahme und -abgabe) werden durch besondere physiologische Vorgänge unterhalten. Diese sind energiebedürftig und können mit der Arbeit von Pumpwerken verglichen werden: man spricht von **aktivem Transport** (aktiv = energiebedürftig). Im Gegensatz zu den komplizierten Mechanismen des aktiven Transports sind diejenigen, die der Wasseraufnahme und -abgabe zugrunde liegen, besser überschaubar: es sind Diffusion und Osmose.

## Diffusion und Osmose

Die Grundlage der Diffusion ist die **molekulare Bewegungsenergie**, eine thermische Erscheinung. In Gasen und Flüssigkeiten befinden sich die kleinsten Teilchen (Moleküle oder Ionen) in Abhängigkeit von der Temperatur in ständiger Bewegung.

Man kann diese Molekularbewegung nicht sehen, aber indirekt sichtbar machen. In Flüssigkeiten suspendierte Teilchen, die gerade oberhalb der Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops liegen, geraten in eine zitternde Bewegung. Diese „Brownsche Molekularbewegung“ des Zytoplasmas ist beim Mikroskopieren kaum zu übersehen.

In Gasgemischen oder in Lösungen kommt es durch die Bewegung der Moleküle beziehungsweise Ionen mit der Zeit zu einer statistischen Gleichverteilung; jedes Gas, jede gelöste Substanz verteilt sich allmählich gleichmäßig in dem zur Verfügung stehenden Raum. Diesen Vorgang nennt man **Diffusion**.

Öffnet man in einem geschlossenen Raum für einige Zeit einen Gashahn, so verteilen sich die im ausströmenden Gas vorhandenen Moleküle durch Diffusion gleichmäßig im ganzen Raum. Überschichtet man vorsichtig eine gefärbte Lösung mit Wasser, so kann man das Fortschreiten der Diffusion daran erkennen, daß sich allmählich im ganzen System eine homogene Färbung einstellt.

Die Diffusion geschieht stets entlang einem **Konzentrationsgefälle**. Das Gefälle wird dabei ausgeglichen.

Die **Diffusionsgeschwindigkeit** ist abhängig von dem Konzentrationsgefälle, von der Temperatur und von der Art der diffundierenden Substanz. Sie ist nicht konstant, sondern nimmt mit der Wurzel der Zeit ab.

Der Raum (das Gefäß), in dem sich eine Diffusion abspielt, kann durch eine **permeable (durchlässige) Wand** unterteilt sein, beispielsweise durch eine poröse Tonwand oder eine pflanzliche **Zellwand**. Dann ändert sich am Diffusionsgeschehen nichts. Die permeable Wand wird von den Molekülen durch ihre Molekularbewegung passiert. Solange die Diffusion im Gange ist, wird sie je Zeiteinheit von mehr Molekülen der diffundierenden Substanz in der Diffusionsrichtung durchtreten als in der entgegengesetzten Richtung. Nach Erreichen der Gleichverteilung geht die Molekularbewegung weiter; aber je Zeiteinheit wird eine (vorhandene oder gedachte) permeable Wand in beiden Richtungen von der gleichen Anzahl von Teilchen durchtreten.

Man beschreibt Diffusionsvorgänge am besten mit Hilfe des **Diffusionsdrucks**. Trennt eine permeable Wand zwei Zuckerlösungen verschiedener Konzentration, so haben die Zuckermoleküle am Ort ihrer hohen Konzentration einen hohen, am Ort ihrer niedrigen Konzentration einen niedrigen

Diffusionsdruck. Das Gefälle des Diffusionsdrucks führt zur Diffusion; infolge der Diffusion ver-  
schwindet das Diffusionsdruckgefälle.

Für das Verständnis der Osmose ist es wichtig zu beachten, daß in einer Lösung nicht nur die Teilchen der gelösten Substanzen, sondern **auch die Teilchen des Lösungsmittels diffundieren**. Wo eine hohe Konzentration gelöster Substanzen herrscht, sind relativ weniger Wassermoleküle vorhanden (niedrigere „Wasserkonzentration“); dorthin diffundieren die Wassermoleküle vom Ort der höheren „Wasserkonzentration“ (niedrigere Konzentration gelöster Substanzen), also entgegengesetzt der Diffusionsrichtung der Moleküle der gelösten Substanzen.

**Osmose** tritt dann auf, wenn die verschieden konzentrierten Lösungen durch eine **semipermeable (halbdurchlässige) Membran** getrennt sind. Dann können die Wassermoleküle ungehindert passieren, aber die Moleküle der meisten gelösten Substanzen nicht.

Die **Pfeffersche Zelle** wurde als Modell der pflanzlichen Zelle konstruiert. Die semipermeable Membran besteht aus schwerlöslichem Kupferhexacyanoferrat (II)  $\text{Cu}_2[\text{Fe}(\text{CN})_6]$ , das die Poren eines porösen Tonzylinders ausfüllt. Bei der in Abbildung 177/1 dargestellten Anordnung befindet sich die semipermeable Membran in den Poren eines Glasfiltertiegels, der mit Zuckerlösung (20 % Zucker, 80 % Wasser) gefüllt ist und in ein Gefäß mit reinem Wasser eintaucht. Die Zuckermoleküle können die Zelle (Glasfiltertiegel) nicht verlassen. Außerhalb der Zelle herrscht aber ein höherer Diffusionsdruck der Wassermoleküle (100 % Wasser) als innen (80 % Wasser); dem Gefälle des Diffusionsdrucks folgend dringt Wasser ein. Der entstehende Überdruck wird durch das angeschlossene Manometer gemessen; durch das Manometer wird die Pfeffersche Zelle zum **Osmometer**.

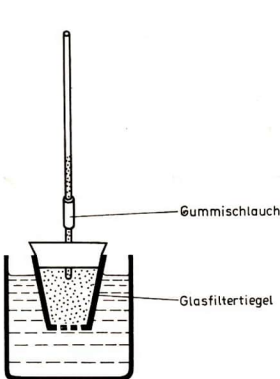


Abb. 177/1  
Osmometer nach PFEFFER.

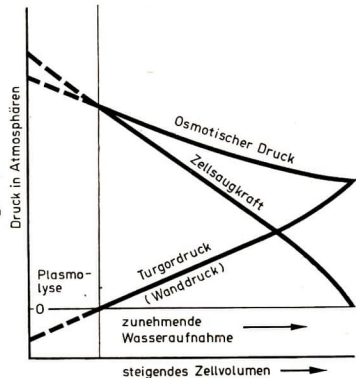


Abb. 177/2  
Veränderung der osmotischen Zustandsgrößen  
bei der osmotischen Wasseraufnahme in die Zelle

Je konzentrierter die Lösung im Innern des Osmometers ist, desto mehr Wasser kann aufgenommen werden und desto höheren Druck wird das Manometer anzeigen. Das Maß für die Intensität, mit der eine Lösung durch eine semipermeable Membran aufnehmen kann, heißt **osmotischer Druck**. Er ist mit Hilfe des Osmometers in Atmosphären meßbar. Er ist eine Funktion der molaren Konzentration. Da Lösungen verschiedener Substanzen, aber gleicher Molarität die gleiche Anzahl gelöster Moleküle je Volumeinheit enthalten, ist der osmotische Druck abhängig von der **Konzentration gelöster Teilchen**, unabhängig von der Art der Teilchen.

Es ist zu beachten, daß bei der osmotischen Wasseraufnahme die Wassermoleküle die aktiven Teilchen sind, nicht die Teilchen der gelösten Substanz. Das Wasser dringt durch seinen eigenen Diffusionsdruck ein, es wird nicht in die Zelle gezogen.

## Die osmotischen Vorgänge in der Pflanzenzelle

In der Pflanzenzelle ist der **Zellsaft** in der Vakuole die **osmotisch wirksame Lösung**. Das gesamte, die Vakuole umgebende **Protoplasma** ist die **semipermeable Membran**, wobei die Semipermeabilität vor allem auf das Plasmalemma und den Tonoplast zurückzuführen ist. Die Zellwand spielt infolge ihrer Permeabilität keine Rolle.

Befindet sich die Zelle in einer **hypotonischen Umgebung**, so dringt Wasser in sie ein, ebenso wie in die Pfeffersche Zelle (Abb. 177/1), weil der Diffusionsdruck des Wassers außerhalb der Zelle größer ist als im Zellsaft.

Durch die osmotische Wasseraufnahme in die Vakuole vergrößert sich deren Volumen. Das plastisch verformbare Protoplasma kann der Volumenvergrößerung unbegrenzt folgen, nicht aber die stabile Zellwand. Daher wird ein Druck des Zellinhalts auf die Zellwand ausgeübt, der **Turgordruck**. Durch den Turgordruck wird die Zellwand bis zu einem gewissen Grade elastisch gedehnt. Die gedehnte Zellwand drückt, wie die Blase eines aufgepumpten Fußballes, auf den Zellinhalt zurück. Diesen Druck nennt man **Wanddruck**. Da nach einem physikalischen Prinzip Druck gleich Gegendruck ist, ist der Wanddruck ebenso hoch wie der Turgordruck.

WD = TD		
Wanddruck	=	Turgordruck

Der Turgordruck ist für die Pflanze von großer Bedeutung. Durch ihn werden die Zellen, und damit die Gewebe, elastisch gespannt und erhalten auf diese Weise ihre Festigkeit. Davon kann man sich an einer welkenden Pflanze überzeugen: Abgeschnittene, nicht in Wasser gestellte Zweige verlieren durch Verdunstung Wasser, so daß der Turgordruck nachlassen muß, und die Pflanze wird schlaff.

Wenn sich die Zelle in einer hypotonischen Umgebung befindet, aber infolge hohen Turgordrucks die Zellwand bereits elastisch gedehnt ist, wirkt der Wanddruck einer weiteren osmotischen Wasseraufnahme entgegen. Das Maß für die Intensität, mit der die Zelle osmotisch Wasser aufzunehmen vermag, wird als **Saugkraft der Zelle** bezeichnet. Sie ist gleich dem osmotischen Druck vermindert um den Wanddruck (oder Turgordruck, da Wand- und Turgordruck gleich groß sind). Alle diese Größen werden in Atmosphären angegeben.

Befindet sich eine Zelle in **hypertonischer Umgebung**, so dringt Wasser aus der Zelle nach außen, weil der Diffusionsdruck des Wassers im Zellsaft größer ist als außerhalb der Zelle. Dabei verkleinert sich ihr Volumen, und die Zellwand wird entspannt.

Wenn durch diesen Wasserverlust noch keine Konzentrationsgleichheit zwischen Zellsaft und Umgebung erreicht wurde, geht der Wasserverlust der Zelle weiter. Das verformbare Protoplasma folgt der sich verkleinernden Vakuole, die stabile Zellwand ist dazu aber nicht in der Lage; und so löst sich das Protoplasma von der Zellwand ab. Diesen Vorgang nennt man **Plasmolyse**. In der Natur kommt es selten zur Plasmolyse; aber im Experiment kann man sie durch Einlegen eines Gewebes in ein hypertonisches Medium, das Plasmolytikum, leicht erzielen.

Überführt man das plasmolysierte Gewebe aus dem Plasmolytikum in ein hypotonisches Medium oder in Wasser, dann verschwindet die Plasmolyse unter erneuter Wasseraufnahme, und die Zelle kehrt wieder in ihren Normalzustand zurück (Deplasmolyse). Sie übersteht diesen Eingriff ohne wesentliche Schädigung. Da Plasmolyse nur durch ein hypertonisches Medium hervorgerufen werden kann, läßt sich mit ihrer Hilfe der osmotische Druck des Zellsaftes messen. Man bringt das zu untersuchende Gewebe in Plasmolytika (z. B. Rohrzuckerlösungen) unterschiedlicher Konzentrationen und sucht dasjenige Plasmolytikum, in dem gerade keine Plasmolyse mehr auftritt. Dieses „Grenzplasmolytikum“ hat denselben osmotischen Druck wie der Zellsaft. Die nächsthöhere Konzentration muß bereits Plasmolyse verursachen. Diese Methode heißt **Grenzplasmolyse**. Im Prinzip ist sie dem Versuch 4 vergleichbar.

**Die in lebenden Zellen gemessenen osmotischen Drücke** sind sehr unterschiedlich. Sie betragen in Wurzelzellen im allgemeinen 5 bis 15 atm, in Blattzellen 30 bis 40 atm. Bei Wüstenpflanzen kommen osmotische Drücke von über 100 atm vor; das wird mit der dort herrschenden Trockenheit und der daraus folgenden Wassermangel der Zellen erklärt. Die hohen osmotischen Drücke bei Wüstenpflanzen sind notwendig, sonst könnten die Pflanzenzellen dem trockenen Boden nicht die mit großer Kraft (Bodensaugkraft) festgehaltenen geringen Wassermengen „entreißen“. Die **Bodensaugkraft** beruht auf der Quellung der Bodenkolloide, dem osmotischen Druck der Bodenlösung und der Kapillarkwirkung der Bodenteilchen.

Durch die Osmose nimmt die Pflanze nicht nur das Wasser aus dem Boden auf. Auch der **Wassertransport von Zelle zu Zelle** erfolgt osmotisch. Benachbarte Zellen geraten zwangsläufig in ein osmotisches Gleichgewicht: Das Wasser dringt aus der Zelle mit der niedrigeren Saugkraft in die Zelle mit der höheren Saugkraft ein.

Der Wasseraustausch kann von den Zellen durch Veränderung ihres osmotischen Druckes (und damit ihrer Saugkraft) reguliert werden. Das ist durch eine Veränderung der Konzentration in der Vakuole möglich. Sie erfolgt durch aktiven (= energieverbrauchenden) Transport anorganischer und organischer Stoffe in die Vakuole oder aus der Vakuole oder durch Veränderung der Zuckerkonzentration im Zellsaft. Wird beispielsweise ein Disaccharidmolekül in zwei Monosaccharidmoleküle gespalten, dann erhöht sich die molare Konzentration (die Anzahl gelöster Moleküle), und der osmotische Druck steigt. Der für die Zelle sehr wichtige Vorgang, den osmotischen Wert zu regulieren, heißt **Osmoregulation**.

Auch **Zellen ohne Vakuole** haben die Fähigkeit zur Osmose. Das ist für die junge, embryonale Pflanzenzelle wichtig, aber auch für die tierische Zelle. Als semipermeable Membran wirkt dann das Plasmalemma bzw. die **tierische Zellmembran** und als osmotisch wirksame Lösung das Protoplasma.

Nicht nur das gesamte Protoplasma, sondern auch **Zellorganellen** sind von semipermeablen Membranen umgeben (z. B. Plastiden und Mitochondrien). Diese Organellen sind damit **selbständige osmotische Einheiten**, die entsprechend der in ihnen herrschenden Konzentration gelöster Substanzen ihren eigenen osmotischen Druck haben und mit dem Grundplasma in osmotischem Gleichgewicht stehen.

Keine der plasmatischen Membranen ist ideal semipermeabel, weder die inneren noch Plasmalemma oder Tonoplast. Das soll heißen, daß keine absolute Durchlässigkeit für



- ⑫ Wassermoleküle und vor allem keine absolute Undurchlässigkeit für die darin gelösten Substanzen vorliegt. Es handelt sich nur um Geschwindigkeitsunterschiede. **Auch die gelösten Substanzen diffundieren**, wenn auch sehr langsam, **durch die Membranen**. Im Plasmolyseversuch kann man das daran erkennen, daß nach langer Zeit die Plasmolyse zurückgeht, ohne daß das Gewebe aus dem Plasmolytikum genommen wird; denn durch die eindringenden gelösten Teilchen erhöht sich der osmotische Druck.

- ⑬ Die Geschwindigkeiten, mit denen die gelösten Substanzen durch Diffusion eindringen, sind von Substanz zu Substanz außerordentlich verschieden. Im allgemeinen sind sie unter natürlichen Bedingungen so gering, daß die Diffusion der gelösten Teilchen nicht Schritt hält mit dem Transport dieser Teilchen durch die Membranen mit Hilfe der bereits erwähnten aktiven (= energieverbrauchenden) Transportprozesse (s. S. 176). Die Richtung des aktiven Transports ist nicht abhängig vom Konzentrationsgefälle, sondern wird von der Zelle bestimmt.

- 4  
▼ Die plasmatischen Membranen sind **nur im lebenden Zustand** semipermeabel. Beim Tod der Zelle brechen die Plasmagrenzschichten zusammen und werden voll permeabel. Eine tote Zelle läßt sich deshalb nicht plasmolisieren. Daher kann mit Hilfe eines Plasmolyseversuches entschieden werden, welche Zellen in einem Gewebe lebend und welche tot sind.

## *Physiologie des Stoffwechsels*

### Einführung

Die hochkomplizierte Struktur jeder lebenden Zelle ist instabil und kann deshalb nur unter ständigem Energieaufwand aufrechterhalten werden (Erhaltungenergie). Darüber hinaus wird für die Ausführung der meisten Funktionen der lebenden Zelle (z. B. Stoffaufnahme aus der Umgebung, Bewegungsreaktionen, Biosynthese lebensnotwendiger Substanzen) Energie benötigt. Diese Energien werden durch den Abbau organischer, zelleigener Substanzen in kleine Bausteine gewonnen. Die Gesamtheit dieser energieliefernden (exothermen) Reaktionen heißt **Dissimilation**.

Diejenigen zelleigenen Substanzen, die im Prozeß der Dissimilation abgebaut werden, müssen nachgeliefert werden – entweder durch Aufnahme mit der Nahrung wie beim Tier oder durch zelleigene Synthese aus einfachen Stoffen unter Benutzung äußerer Energiequellen (Sonnenlicht) wie bei der grünen Pflanze. Darüber hinaus ist auch für die Vermehrung der organischen Materie (Wachstum, Zellerneuerung) die ständige Synthese zelleigener Substanzen aus aufgenommenen Nährstoffen notwendig. Die Gesamtheit dieser meist energiebedürftigen (endothermen) Syntheseprozesse heißt **Assimilation**.

Dissimilations- und Assimilationsprozesse bilden gemeinsam den **Stoffwechsel** der Zelle. Sie lassen sich nicht scharf voneinander trennen und sind miteinander verknüpft.

- Der Stoffwechsel der lebenden Zelle kann nur unter ständigem **Stoffaustausch** mit der Umgebung (Außenwelt oder Nachbarzellen) erfolgen. Zu den ausgetauschten Stoffen gehören in Wasser gelöste Substanzen sowie Gase (Kohlendioxid, Sauerstoff). Der Stoffwechsel ist ein wesentliches Merkmal der lebenden Materie. Fast alle lebenden Zellbestandteile sind dem ständigen Stoffwechsel unterworfen. Selbst die Proteine werden im Stoffwechsel ständig erneuert (lediglich DNS-Moleküle bilden eine Ausnahme). Die lebende Zelle ist also ein **dynamisches System**.

Der Stoffwechsel der Zelle besteht aus zahlreichen einzelnen chemischen Reaktionen, die zu einem räumlich und zeitlich **geordneten Ganzen** verknüpft sind. Keinem Chemiker gelingt es, auf derart begrenztem Raum eine solche Vielzahl von Reaktionen zu vereinigen, die noch dazu teilweise gegenläufig sind (Reduktionen – Oxydationen; Synthesen – Abbauprozesse). Die Zelle ist mit einem riesigen chemischen Laboratorium zu vergleichen. Die räumliche und zeitliche Ordnung in einem derart komplizierten System ist nur durch eine wirksame **Steuerung** zu erreichen. Dabei spielen die Enzyme eine überragende Rolle. Enzyme sind zelleigene Substanzen, die die einzelnen chemischen Reaktionen nach Richtung und Geschwindigkeit bestimmen. Eine ebenso große Rolle spielt die molekulare Feinstruktur der Zelle, ihre Aufgliederung in mikroskopische und submikroskopische Reaktionsräume (z. B. Mitochondrien), die jeweils bestimmte Enzyme enthalten und deshalb bestimmte Stoffwechselwege zulassen. Von überragender Bedeutung ist jedoch, daß die Enzyme selbst einer mehrfachen Steuerung unterworfen sind. Sowohl ihre Aktivität als auch (unter Einschaltung des genetischen Systems, also der DNS im Zellkern) ihre Produktion unterliegen hochkomplizierten Regulationsmechanismen, die im Sinne kybernetischer Systeme selbstregulierend arbeiten. Wichtige Einblicke in die Arbeitsweise dieser Regulationssysteme sind der Wissenschaft in den letzten Jahren gelungen (Molekularbiologie). Die Regulationssysteme bedingen, daß die einzelnen chemischen Teilreaktionen des Stoffwechsels außerordentlich fein aufeinander abgestimmt sind. Jede Änderung in den Bedingungen, denen die Zelle unterworfen ist, wie beispielsweise Änderungen im Nährstoffangebot, führt zu Umschaltungen im Stoffwechsel (Hemmung bestimmter Umsetzungen zugunsten anderer), die den neuen Bedingungen angepaßt sind und bisweilen eine Veränderung des gesamten Stoffwechsels der Zelle umfassen können.

**Der Stoffwechsel ist die zentrale Funktion der lebenden Materie.** Der ununterbrochene Stoffumsatz, verbunden mit einem ständigen Energieumsatz, ist die Grundlage aller Lebensäußerungen. Der räumliche und zeitliche Zusammenschluß einzelner Stoffwechselreaktionen zu einem geordneten Ganzen kann geradezu als Kriterium des Lebens bezeichnet werden.

Die Geschwindigkeit der Stoffwechselprozesse ist sehr variabel. Bei gesteigerter Lebenstätigkeit (Zellen im Zustand der Vermehrung; Drüsenzellen mit ihrer hohen Syntheseaktivität) verlaufen die Stoffwechselreaktionen sehr intensiv. In vielen Fällen kommt es periodisch oder unter dem Einfluß ungünstiger Umweltbedingungen (Kälte, Dürre usw.) zu einem Ruhezustand von Organen oder Organteilen (Samenruhe, Kältestarre, Trockenstarre, Dauersporen, Dauerzysten usw.). Dann verlaufen die Stoffwechselvorgänge so langsam, daß sie nur mit sehr feinen Meßmethoden nachweisbar sind. In diesem Zustand ist die lebende Materie äußerst widerstandsfähig gegen ungünstige Umwelteinflüsse.

Bei aller Kompliziertheit und Mannigfaltigkeit der Stoffwechselvorgänge lassen sich doch sehr klar Hauptwege des Stoffwechsels erkennen. Diese Hauptwege verlaufen bei allen Organismen in grundsätzlich gleicher Weise. Das ist ein deutlicher Beweis des gemeinsamen Ursprungs der gesamten lebenden Materie auf der Erde von Urformen, aus denen sich im Verlauf der Phylogenese die Vielzahl der heute lebenden Organismen entwickelt hat.

## Die Enzyme

Ein Enzym ist eine zelleigene organische Substanz, die eine bestimmte Stoffwechselreaktion ermöglicht und ihre Geschwindigkeit steuert. Die wissenschaftlichen Namen der Enzyme enden mit -ase; z. B. Amylase ist ein Amylose (Stärke) spaltendes Enzym.

Enzyme sind biologische Katalysatoren. Chemische Reaktionen finden, auch wenn sie exotherm sind, erst nach Zufuhr einer bestimmten Energiemenge, der Aktivierungsenergie statt. **Katalysatoren und Enzyme erniedrigen die Aktivierungsenergie** (Abb. 183/1). Während der von einem Enzym gesteuerten Reaktion wird das **Substrat vorübergehend an das Enzym gebunden**; das Enzym tritt im Endprodukt der Reaktion nicht auf und ist nach beendeter Reaktion nicht verändert. Ein Enzym kann jedoch die von ihm gesteuerte Reaktion nicht beliebig oft durchführen, es wird allmählich inaktiv.

Enzyme sind entweder reine Proteine, oder sie bestehen aus einem Proteinanteil, dem **Apoenzym** („Träger“), und einer anderen organischen Verbindung, dem **Koenzym** („Wirkgruppe“). Apoenzym und Koenzym allein sind wirkungslos, erst die aus beiden zusammengesetzte Verbindung, das Holoenzym, ist aktiv.

Durch vorübergehende Bindung des Substrats an das Apoenzym entscheidet dieses darüber, welches Substrat verarbeitet wird: **Substratspezifität** des Enzyms (Abb. 182/1). Die meisten Enzyme greifen nur ein Substrat oder eine geringe Anzahl chemisch verwandter Substrate an. Die chemische Umsetzung des Substrats wird durch das Koenzym unter Mitwirkung des Apoenzyms vorgenommen; beide gemeinsam entscheiden darüber, welche Reaktion am Substrat vorgenommen wird: **Reaktionspezifität** des Enzyms. Bei den Enzymen von reinem Proteincharakter vertritt ein Aminosäurerest des Proteins das Koenzym. Beispiele für solche enzymatisch gesteuerten Reaktionen sind: Übertragung von Elektronen oder Wasserstoff (Redoxreaktionen!) oder von Atomgruppen wie etwa einer Amino- oder einer Methylgruppe von einem Substrat auf ein anderes, Spaltung von Molekülen (z. B. Hydrolyse von Polysacchariden zu Di- oder Monosacchariden) oder Verknüpfung mehrerer kleinerer Moleküle zu einem größeren (z. B. Aminosäuren zu Polypeptiden).

Während beispielsweise die grüne Pflanze alle benötigten Koenzyme selbst herstellt, müssen viele Organismen, auch der Mensch, mit der Nahrung Koenzyme oder deren Bausteine aufnehmen, die dann als **Vitamine** bezeichnet werden. Für die meisten Vitamine ist ihre Rolle als Koenzymbaustein bekannt; zum Beispiel überträgt ein Vitamin-B<sub>2</sub>- (Laktoflavin-)haltiges Koenzym Wasserstoff, ein Vitamin-B<sub>6</sub>- (Pyridoxin-)haltiges Koenzym Aminogruppen, und ein Vitamin-B<sub>1</sub>- (Thiamin-)haltiges Koenzym spaltet Carboxylgruppen.

Die meisten Enzyme wirken innerhalb der lebenden Zelle. Manche werden aber auch in innere Hohlräume (z. B. die proteinspaltenden Enzyme Pepsin in den Magen und Trypsin in den Darm) oder nach außen („Exoenzyme“: Bakterien, insektenverdauende Pflanzen, Spinnen u. v. a.) abgegeben. Aus den Zellen können die Enzyme nach mechanischer Zellerstörung (z. B. Zermörsern) ohne Verlust der Aktivität extrahiert werden. Mit chemischen Methoden kann man sie von Begleitsubstanzen und anderen Enzymen trennen und sie sogar kristallin darstellen; die in Lösung gebrachten Kristalle sind enzy-

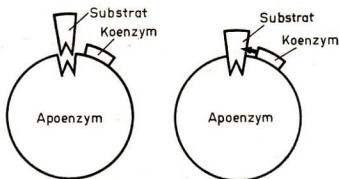


Abb. 182/1

Modell für die Bindung

eines Substrates an ein Enzym.

Das Substrat muß zum Enzym „passen“  
wie der Schlüssel zum Schloß

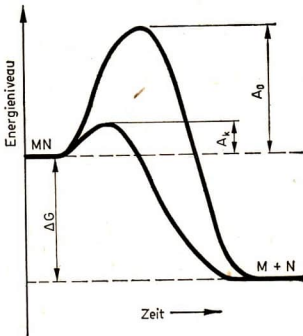


Abb. 183/1

Erniedrigung der Aktivierungsenergie durch einen Katalysator am Beispiel der chemischen Reaktion  $MN \rightarrow M + N$  (Spaltung des Substrats MN in die Produkte M und N).  $A_0$  = Aktivierungsenergie ohne Katalysator,  $A_k$  = Aktivierungsenergie mit Katalysator,  $\Delta G$  = Unterschied im Energieniveau zwischen MN und  $M + N$

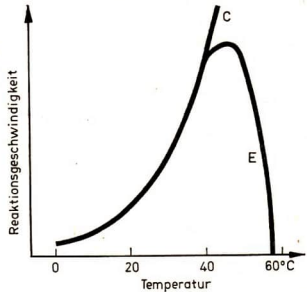


Abb. 183/2

Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit von der Temperatur für eine chemische (C) und eine enzymatische (E) Reaktion

matisch aktiv. Außerhalb der Zelle („in vitro“) lassen sich Enzyme am leichtesten untersuchen.

Durch stärkeres Erhitzen, das zur Protein-Denaturierung führt, werden die meisten Enzyme irreversibel inaktiviert, nur wenige sind kochfest. Dagegen überstehen Enzyme ohne Aktivitätsverlust ein Einfrieren und anschließendes Wiederauftauen. Die enzymatischen Reaktionen sind von der Temperatur abhängig. Unterhalb eines deutlich ausgeprägten Temperaturoptimums verhalten sie sich wie jede chemische Reaktion. Weitere Temperaturerhöhung führt durch Hitzedenaturierung zur Inaktivierung und schließlich Zerstörung des Enzymproteins (Abb. 183/2).

Proteinmoleküle dissoziieren bei verschiedenen pH-Werten unterschiedlich. Bei Enzymproteinen ändert sich mit der Dissoziation auch die Enzymaktivität. So besitzen die einzelnen Enzyme deutlich ausgeprägte, aber unterschiedliche pH-Optima. Das Pepsin beispielsweise besitzt im sauren, das Trypsin im basischen Milieu optimale Aktivität (Anpassung: Der Mageninhalt reagiert sauer, der Darminhalt basisch).

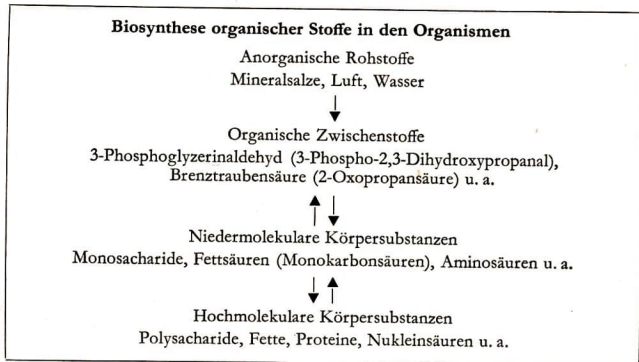
## Assimilation bei Pflanzen und Tieren

Im Verlaufe der Assimilation wird die Vielzahl der komplizierten chemischen Verbindungen, aus denen der Organismus besteht, hergestellt.

Die wichtigsten Substanzen der Organismen sind organische Verbindungen. Die Herstellung körpereigener organischer (Kohlenstoff-) Verbindungen heißt **Kohlen-**



**stoffassimilation.** Da im Verlaufe der von allen Lebewesen betriebenen Dissimilation ständig organische Substanz verlorengeht (s. S. 180), ist die Synthese neuer organischer Substanz aus anorganischen Rohstoffen die entscheidende Voraussetzung für die Existenz des Lebens. Diese Synthese organischer Substanzen aus anorganischen wird **autotrophe Kohlenstoffassimilation** genannt.



Der Aufbau hochmolekularer Körpersubstanzen aus organischen Zwischenstoffen ist mit verhältnismäßig geringem Energieaufwand durchführbar. Die dazu notwendigen Voraussetzungen sind bei allen Lebewesen, vom einfachsten Bakterium bis zum Menschen, vorhanden.

(24) Der Aufbau der organischen Zwischenstoffe aus anorganischen Rohstoffen, also die eigentliche autotrophe Kohlenstoffassimilation, erfordert einen hohen Energieaufwand. Er ist nur mit Hilfe besonderer Zellbestandteile zu bewältigen, die nicht allen Organismen eigen sind. Das sind vor allem die Chloroplasten mit dem Chlorophyll.

(25) Die Mehrzahl aller Organismen ist bei der Nahrungsaufnahme auf organische Stoffe angewiesen, die von anderen Lebewesen gebildet wurden. Diese Ernährungsweise nennt man heterotroph. **Heterotroph** leben: Die Mehrzahl der Bakterien, die Urtiere, sämtliche Pilze, chlorophyllfreie Pflanzen, alle Tiere, der Mensch.

Nur wenige Gruppen von Organismen sind in der Lage, ihre organischen Substanzen aus anorganischen Stoffen herzustellen. Diese Ernährungsweise nennt man autotroph. **Autotroph** leben: Einige Gruppen von Bakterien, fast alle Blaualgen, fast alle Algen, alle Moose, alle höheren grünen Pflanzen.

Aber auch die autotrophen Organismen sind zu heterotropher Lebensweise fähig. Im Experiment kann man höhere Pflanzen im Dunkeln (dann bleiben sie chlorophyllfrei) unter Zufuhr von Traubenzucker, also heterotroph, zum Blühen und Fruchten bringen. Bei vielzelligen Pflanzen muß sich stets ein großer Teil der Zellen heterotroph ernähren: Alle chlorophyllfreien Zellen und Pflanzenteile (z. B. Wurzeln, Stengelinnes) sind auf die Zufuhr organischer Substanzen von den chlorophyllführenden Zellen her angewiesen. Auch keimende Jungpflanzen, deren Chlorophyll noch nicht entwickelt ist, ernähren sich von den organischen Reservestoffen (Stärke, Fett, Eiweiß), die im Samenkorn oder in

unterirdischen Speicherorganen (Wurzelstock, Zwiebel, Knolle, Rübe) enthalten sind. Die Tatsache, daß alle Lebewesen heterotroph leben können, aber nur wenige Gruppen zur autotrophen Ernährung befähigt sind, deutet darauf hin, daß die heterotrophe Lebensweise erdgeschichtlich älter ist als die autotrophe. Wahrscheinlich war die Heterotrophie nach der Entstehung des Lebens auf der Erde die allgemeine Ernährungsweise der Uroorganismen, welche auf Kosten organischer Substanzen lebten, die vor der Bildung der ersten lebenden Materie entstanden waren.

Da die Mehrzahl der Organismen heterotroph lebt, wäre der Vorrat an organischen Substanzen bald aufgebraucht, wenn nicht durch die Tätigkeit der autotrophen Organismen immer wieder neue Vorräte an organischen Stoffen gebildet würden.

Neben der Kohlenstoffassimilation unterscheidet man die Stickstoffassimilation sowie verschiedene Formen der Mineralstoffassimilation.

## Autotrophe Ernährungsweise

**Autotrophe Assimilation.** Der Rohstoff für die Biosynthese aller organischen Verbindungen durch die autotrophen Lebewesen ist das in der Luft enthaltene und im Wasser gelöste **Kohlendioxid**. Im Kohlendioxid liegt der Kohlenstoff in maximal oxydierter Form vor; ein Vergleich mit jeder beliebigen organischen Verbindung zeigt, daß jede vom Kohlendioxid ausgehende Synthese organischer Substanz eine **Reduktion** einschließen muß.

Bei den meisten autotrophen Organismen ist das Hauptprodukt der Kohlenstoffassimilation ein Kohlenhydrat, dem die allgemeine Formel  $(\text{CH}_2\text{O})_n$  zukommt. Der Vergleich mit der Formel  $\text{CO}_2$  zeigt deutlich die Notwendigkeit der Reduktion. Reduziert wird jedoch in keinem Falle das Kohlendioxid selbst; vielmehr wird dieses zuerst an eine organische Substanz gebunden, die im Verlaufe weiterer chemischer Umsetzungen reduziert wird.

Die Reduktion, ein stark endothermer Prozeß, erfordert ein Reduktionsmittel und Energie. Als Reduktionsmittel fungiert Wasserstoff, allerdings nicht als Wasserstoffgas  $\text{H}_2$ , sondern als gebundener Wasserstoff  $\langle \text{H} \rangle$ . Der Wasserstoff wird bei den grünen Pflanzen durch Spaltung von Wassermolekülen gewonnen; dabei bleibt Sauerstoff übrig, der für die Pflanze den Photosyntheseabfall darstellt und an die Luft abgegeben wird. Bei grünen Bakterien werden andere Wasserstoffquellen (Schwefelwasserstoff, verschiedene organische Verbindungen) zur Gewinnung von Wasserstoff aus der Umgebung aufgenommen.

Als Energiequelle für die Reduktion des gebundenen Kohlendioxids und für die Wasserspaltung bei grünen Pflanzen dient das Licht. Diese Form der autotrophen Kohlenstoffassimilation heißt deshalb **Photosynthese**. Kunstlicht ist dabei ebenso verwendbar wie das Sonnenlicht. – Eine Reihe nichtgrüner Bakterien und Blaualgen gewinnt dagegen die zur Reduktion nötige Energie durch Oxydation von Substanzen, die sie aus der Umgebung aufnehmen. Diese Form der autotrophen Kohlenstoffassimilation heißt **Chemosynthese**.

Die Verwertung der Lichtenergie für die Photosynthese wird durch Absorption der Lichtquanten durch den grünen Blattfarbstoff, das Chlorophyll, eingeleitet, der somit den Ausgangspunkt für die Umwandlung der Lichtenergie in chemische Energie darstellt. An der autotrophen Kohlenstoffassimilation sind zahlreiche Enzyme beteiligt, welche den Stoffwechselweg vom Kohlendioxid zum Endprodukt der Kohlenstoffassimilation katalysieren. Das Endprodukt der Assimilation wird **Assimilat** (z.B. Kohlenhydrat) genannt.

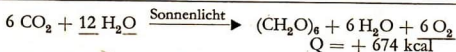
## Autotrophe Kohlenstoffassimilation

	Photosynthese		Chemosynthese
	Algen, Moose, höhere Pflanzen	grüne Bakterien, Purpurbakterien	einige farblose Bak- terien und Blaualgen
C-Quelle	CO <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>
H-Quelle	H <sub>2</sub> O	H <sub>2</sub> S, organische Säuren	H <sub>2</sub> S, H <sub>2</sub> O, u. a.
Energiequelle	Licht	Licht	Oxydationsprozesse
lichtabsorbierender Farbstoff	Chlorophyll	Bakteriochlorophyll	—
Hauptassimilat	Kohlenhydrat	verschiedene organische Substanzen	verschiedene organische Substanzen

**8 Die Photosynthese.** Die Photosynthese findet in den **Chloroplasten** statt. Die beiden Anfangsreaktionen lassen sich auf den Chloroplasten nachweisen, nämlich die Lichtabsorption (Chlorophyll) und der Kohlendioxid-Einbau, und ebenso die Entstehung der beiden Endprodukte, nämlich des Kohlenhydrats (Assimilationsstärke) und des Sauerstoffs.

Die grundlegenden Erkenntnisse über die Biochemie der Photosynthese wurden zuerst an den einzelligen Grünalgen *Chlorella* und *Scenedesmus* gewonnen, später an isolierten Chloroplasten höherer Pflanzen (z. B. Spinat) und an Bakterien.

Die Photosynthese läßt sich summarisch, also ohne Berücksichtigung der vielen Teilreaktionen und Zwischenprodukte, in folgender Gleichung wiedergeben:



(CH<sub>2</sub>O)<sub>6</sub> ist ein Molekül Monosacharid, beispielsweise Fruktose oder Glukose, also das primäre Assimilat.

In der Gleichung tritt auf beiden Seiten H<sub>2</sub>O auf. Die einfachere Gleichung



gibt aber nicht den wahren Sachverhalt wieder. Der bei der Photosynthese freiwerdende Sauerstoff stammt nämlich ganz aus dem Wasser, nicht aus dem Kohlendioxid; folglich müssen, wenn 6 Moleküle Sauerstoff entstehen, 12 Moleküle Wasser verbraucht werden. Die Herkunft des Sauerstoffs konnte unter anderem durch Verwendung des Isotops <sup>18</sup>O anstelle von <sup>16</sup>O aufgeklärt werden. Algen, welche in Anwesenheit von Wasser H<sub>2</sub><sup>18</sup>O Photosynthese betrieben, schieden Sauerstoff <sup>18</sup>O<sub>2</sub> aus.

Die in der Photosynthese umgesetzten Wassermoleküle werden demnach unter Lichteinwirkung gespalten (**Photolyse**). Diese Erkenntnis war einer der ersten Schritte zu der Entdeckung, daß die Photosynthese in zwei weitgehend voneinander unabhängigen Stufen abläuft: einer Lichtreaktion und einer Dunkelreaktion. In der **Lichtreaktion** wird durch Photolyse der Wasserstoff gewonnen; in der **Dunkelreaktion** wird mit Hilfe dieses Wasserstoffes, aber ohne direkte Mitwirkung des Lichts, Kohlendioxid

Abb. 187/1  
Schematische Darstellung der  
Licht- und der Dunkel-  
reaktion der Photosynthese  
unter Weglassung des  
Energieumsatzes  
( $\text{CH}_2\text{O}$ ) = 1/6 Molekül  
Monosaccharid

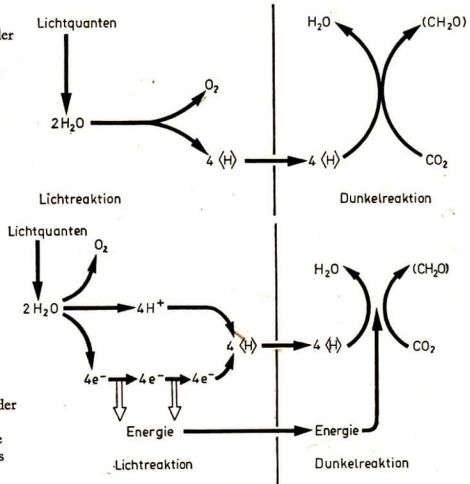
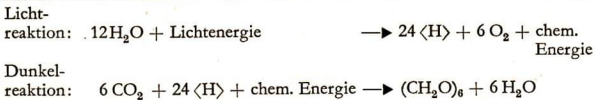


Abb. 187/2  
Schematische Darstellung der  
Licht- und der Dunkel-  
reaktion der Photosynthese  
unter Berücksichtigung des  
Energieumsatzes

(nach seinem Einbau in die organische Substanz) reduziert (s. Abb. 187/1). Die Lichtreaktion findet auf den Lamellen der Chloroplasten statt, die Dunkelreaktion zwischen den Lamellen.

Diese Darstellung berücksichtigt zwar den Substanz-, aber nicht den Energieumsatz während der beiden Teilreaktionen. Tatsächlich sind Licht- und Dunkelreaktion nicht nur durch einen Strom von Wasserstoff verbunden, sondern auch durch einen Energiestrom. Diese Energie entsteht in der Lichtreaktion beim Transport von Elektronen ( $e^-$ ), die zusammen mit Protonen ( $\text{H}^+$ ) bei der Photolyse des Wassers entstehen, ehe sich beide zu gebundenem Wasserstoff  $\langle \text{H} \rangle$  vereinigen (Abb. 187/2).



Licht- und Dunkelreaktion sind durch zwei Substanzen miteinander verbunden: eine wasserstoffübertragende und eine energieübertragende Substanz.

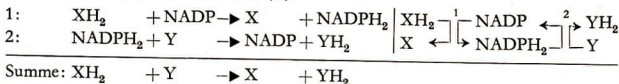
**Die Oxydoreduktasen.** Wasserstoffübertragende Enzyme gehören zu den Oxydoreduktasen. Oxydoreduktasen führen Oxydationen und Reduktionen durch, indem sie entweder Wasserstoff (also Elektro-



nen + Protonen) oder nur Elektronen von einer chemischen Verbindung auf eine andere übertragen. Der Wasserstoff oder die Elektronen werden dabei vorübergehend an das Koenzym gebunden.

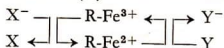
Dasjenige Koenzym, das den Reduktionswasserstoff aus der Lichtreaktion zur Dunkelreaktion überträgt, wird mit einer internationalen Kurzbezeichnung als **NADP** (Nikotinsäureamid-Adenin-Dinukleotid-Phosphat) bezeichnet, Oxydoreduktasen liegen abwechselnd im oxydierten (NADP) und im reduzierten (NADPH<sub>2</sub>) Zustand vor. Sie wirken abwechselnd oxydierend (1. Teilgleichung im Schema unten: NADP oxydiert XH<sub>2</sub>) und reduzierend (2. Teilgleichung: NADPH<sub>2</sub> reduziert Y).

Wirkung einer Oxydoreduktase (NADP): Übertragung von Wasserstoff von einer Substanz (X) auf eine andere (Y).



Oxydoreduktasen sind sowohl bei der Dissimilation als auch bei der Assimilation von größter Bedeutung. In der Lichtreaktion der Photosynthese wird NADPH<sub>2</sub> gebildet, dieses fließt in die Dunkelreaktion und kehrt schließlich als NADP in die Lichtreaktion zurück. – Elektronenübertragende Oxydoreduktasen spielen beispielsweise in der Lichtreaktion eine Rolle. Die Elektronen können durch ein im Koenzym enthaltenes Metall-Ion, zum Beispiel Eisen, gebunden werden, das dabei einen Wertigkeitswechsel durchmacht ( $\text{Fe}^{3+} + e^- \rightleftharpoons \text{Fe}^{2+}$ ).

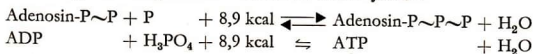
Wirkung einer Oxydoreduktase (R-Fe<sup>3+</sup>): Übertragung von Elektronen von einer Substanz (X) auf eine andere (Y)



**Das ATP-System.** Die Substanz, die die Energie aus der Lichtreaktion zur Dunkelreaktion überträgt, ist Adenosintripphosphat (ATP). Sie überträgt die Energie in einer besonderen Form chemischer Energie, der „**energiereichen Bindung**“. Energiereich sind verschiedene chemische Bindungen, zum Beispiel diejenigen zwischen zwei Phosphorsäureresten (Säureanhydrid!). Die energiereiche Bindung wird in chemischen Formeln durch ~ symbolisiert.

Bei ATP beträgt die Bindungsenergie zwischen zwei Phosphatresten 8,9 kcal/mol. Diese Energie wird frei, wenn von 1 mol ATP hydrolytisch 1 mol Phosphorsäure abgespalten wird; dabei entsteht Adenosindiphosphat (ADP). Dieselbe Energiemenge wird verbraucht, wenn aus ADP unter Anlagerung von Phosphorsäure ATP entsteht.

#### Die energieübertragende Funktion des ATP-Systems

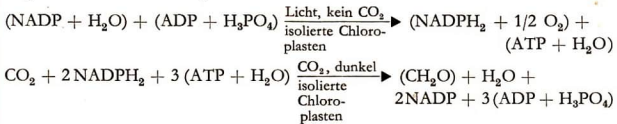


Diese Gleichung verläuft von links nach rechts, wenn in der Zelle exotherme Reaktionen ablaufen; so kann die frei werdende Energie (z. B. Oxydationsenergie) in Form von ATP-Energie aufgefangen und dem Organismus nutzbar gemacht werden. Andererseits verläuft zur Speisung der energiebedürftigen Prozesse in der Zelle die Gleichung von rechts nach links.

In der Lichtreaktion der Photosynthese verläuft die Gleichung von links nach rechts, ATP fließt in die Dunkelreaktion, speist deren Energiebedarf (Gleichung von rechts nach links) und kehrt als  $\text{ADP} + \text{H}_3\text{PO}_4$  in die Lichtreaktion zurück.

Da man die beiden Substanzen kennt, die Licht- und Dunkelreaktion miteinander verbinden, gelang es experimentell, diese beiden Stufen der Photosynthese getrennt voneinander ablaufen zu lassen:

### Experimentelle Trennung von Licht- und Dunkelreaktion



**Die Lichtreaktion.** Sie ist der Prozeß der **Energieumwandlung**: Transformation von Strahlungsenergie in chemische Energie. Lichtquanten werden im Chlorophyll absorbiert; dabei geht die Energie des absorbierten Lichtquants in das Chlorophyllmolekül über; es entsteht ein energiereiches Chlorophyllmolekül, das „angeregte“ Chlorophyll ( $\text{Chl}^*$ ). Dessen Energie wird zur Photolyse des Wassers verwendet, wobei das Chlorophyll wieder in den Ausgangszustand zurückkehrt.

Bei der Photolyse des Wassers entstehen Elektronen, OH-Radikale und Wasserstoff-Ionen ( $\text{H}^+$ ). Die von den Lichtquanten gelieferte Energie liegt jetzt in Form der energiereichen Elektronen vor. Die OH-Radikale sind „Abfall“, sie werden zu Wasser + Sauerstoff umgesetzt.

### Photolyse des Wassers

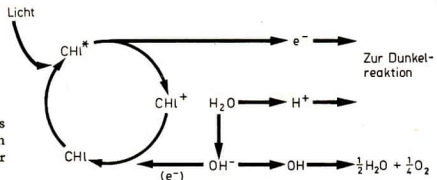
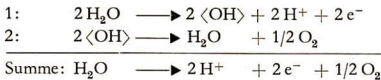


Abb. 189/1  
Vorgänge bei der Photolyse des Wassers. Spontane Dissoziation in  $\text{H}^+$  und  $\text{OH}^-$ , Photolyse der  $\text{OH}^-$ -Ionen

Die Photolyse des Wassers darf nicht verwechselt werden mit der Dissoziation des Wassers in  $H^+$  und  $OH^-$ . Diese verläuft spontan und ohne Energiebedarf. Da das Wasser stets zu einem geringen Teil in Hydroxid-Ionen und Wasserstoff-Ionen dissoziiert ist, ist die Photolyse, genauer betrachtet, nur die Aufspaltung von Hydroxid-Ionen in Hydroxylradikale und Elektronen ( $OH^- \rightarrow \langle OH \rangle + e^-$ ).

Die Elektronen laufen nun über eine **Redoxkette**. Redoxketten sind Reihen kettenförmig hintereinander geschalteter Oxydoreduktasen. Bei den dabei erfolgenden Oxydationsschritten wird die ursprüngliche Lichtenergie als Oxydationsenergie frei und in Form von ATP (energiereiche Bindung) aufgefangen. Die Elektronen vereinigen sich schließlich mit den Wasserstoff-Ionen ( $H^+$ ) zu Wasserstoff, der in gebundener Form ( $NADPH_2$ ) auftritt. ATP und  $NADPH_2$  fließen dann in die Dunkelreaktion.

### Modell einer elektronenübertragenden Redoxkette

(a, b, c und d sind elektronenübertragende Oxydoreduktasen)



### Übersicht über die Energieumwandlung in der Lichtreaktion

Licht-energie  $\rightarrow$  „angeregtes“ Chlorophyll  $\rightarrow$  Elektronen-energie  $\rightarrow$  Oxydations-energie  $\rightarrow$  ATP-Energie

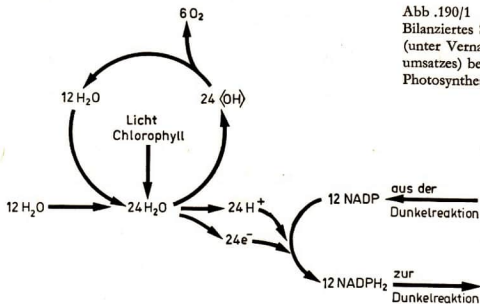


Abb. 190/1  
Bilanziertes Schema des Stoffumsatzes (unter Vernachlässigung des Energieumsatzes) bei der Lichtreaktion der Photosynthese, bezogen auf 1  $(CH_2O)_6$

Im „angeregten“ Chlorophyll ( $Chl^*$ ) ist durch die Absorption eines Lichtquants ein Elektron auf ein **höheres Energieniveau** geraten (vergl. eine höhere Elektronenschale in einem Atom). Am ursprünglichen Niveau dieses Elektrons bleibt eine Elektronenlücke (positive Ladung) zurück. Das Elektron kann unter Wiederausstrahlung der zuvor eingestrahnten Energie als Fluoreszenzlicht auf sein ursprüngliches Niveau zurückkehren; dann geht die gesamte Energie durch die **Chlorophyllfluoreszenz** wieder verloren. Das Elektron kann aber auch auf seinem hohen Energieniveau von einer Oxydoreduktase übernommen werden (hohes Energieniveau = stark negatives Redoxpotential der Oxydoreduktase). Dabei entsteht positiv geladenes Chlorophyll ( $Chl^+$ ); die im Chlorophyllmolekül zurückbleibende Elektronen-

lücke entfaltet einen so starken „Elektronensog“, daß die Photolyse des Wassers durch Elektronenentzug aus Wassermolekülen (oder genauer aus Hydroxid-Ionen, die durch Dissoziation aus dem Wasser entstanden sind) einsetzt. Das Chlorophyll kehrt damit in seinen Ausgangszustand (Chl) zurück.

Auf der Stufe des Hydroxid-Ions liegt ein sehr niedriges Energieniveau vor (stark positives Redoxpotential). Die Energie der Lichtquanten wird primär dazu benutzt, die Elektronen auf ein hohes Energieniveau zu heben (stark negatives Redoxpotential). Der Rückfluß der Elektronen zu Oxydoreduktasen von mittlerem Energieniveau ist exotherm; er verläuft über eine längere Redoxkette. Dabei wird die Oxydationsenergie aus den Redoxreaktionen durch ATP-Bildung aufgefangen.

**Die Dunkelreaktion.** Die Dunkelreaktion stellt den Prozeß der **Substanzumwandlung** dar: Transformation anorganischer in organische Substanz. Sie ist mit einer im Vergleich zur Lichtreaktion geringfügigen Energieumwandlung verbunden: Transformation der ATP-Energie (einer besonderen Form chemischer Energie) in die chemische Energie des Assimilats (des Kohlenhydrats). Die Dunkelreaktion verläuft natürlich nicht nur im Dunkeln, sondern kann als lichtunabhängiger Prozeß gleicherweise am Licht und im Dunkeln ablaufen.

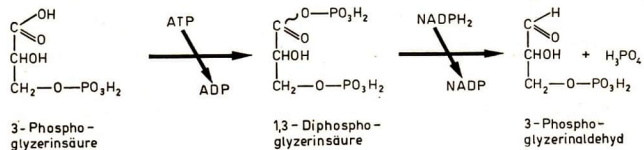


Abb. 191/1 Reduktion des gebundenen  $\text{CO}_2$  in der Dunkelreaktion mit Hilfe von  $\text{NADPH}_2$  und ATP aus der Lichtreaktion

Bei der Erforschung der Dunkelreaktion haben radioaktive Isotope eine große Rolle gespielt. Algen wurden während der Photosynthese mit Kohlendioxid versorgt, das statt des normalen Isotops  $^{12}\text{C}$  das strahlende Isotop  $^{14}\text{C}$  enthält. Extrahierte man in kurzen Zeitabständen nach Photosynthesebeginn, beginnend nach Sekundenbruchteilen, die Algen, so konnte man feststellen, welche Verbindungen zu den verschiedenen Zeitpunkten den radioaktiven Kohlenstoff enthielten und so den Weg des assimilierten Kohlenstoffs verfolgen.

Die Dunkelreaktion beginnt mit der **Bindung des Kohlendioxids** an eine Substanz, die von der Zelle zur Verfügung gestellt wird. Dieser „Akzeptor“ ist eine **Pentose (Ribulose)**. Damit durch Verbrauch dieses Akzeptors die Dunkelreaktion nicht nach kurzer Zeit zum Erliegen kommt, muß dieser immer wieder zurückgebildet werden. Demzufolge ist die Dunkelreaktion ein Kreisprozeß, in den Kohlendioxid einfließt und aus dem Kohlenhydrat abströmt. Dieser Kreisprozeß verläuft in 3 Phasen.

1. **Karboxylierende Phase:** Kohlendioxid wird an den Akzeptor gebunden, aus dem Kohlendioxidmolekül entsteht eine Karboxylgruppe. 2. **Reduzierende Phase:** Unter Verwendung der Produkte der Lichtreaktion ( $\text{ATP}$ ,  $\text{NADPH}_2$ ) wird das gebundene Kohlendioxid (also die Karboxylgruppe) reduziert (Abb. 191/1). 3. **Regenerierende Phase:** Das Produkt der Reduktion wird über viele Zwischenstufen in den Akzeptor zurückverwandelt; dabei wird Kohlenhydrat abgezweigt. Auch die regenerierende Phase benötigt ATP aus der Lichtreaktion. Alle Teilschritte der Dunkelreaktion werden durch spezifische Enzyme gesteuert.



Bei allen chemischen Umsetzungen der Dunkelreaktion spielt der Phosphor in Form des Phosphorsäureesters eine große Rolle, da alle Zwischenverbindungen (beginnend mit dem Akzeptor und endigend mit dem regenerierten Akzeptor und dem Kohlenhydrat) als Phosphorsäureester vorliegen. In dieser Form sind sie reaktionsbereiter.

In der **karboxylierenden Phase** entsteht durch Bindung von Kohlendioxid an Ribulose ( $C_5H_{10}O_5$ ) eine Verbindung mit 6 Kohlenstoff-Atomen. Diese ist unbeständig und zerfällt hydrolytisch zu 2 Molekülen Glycerinsäure (2,3-Dihydroxypropansäure;  $C_3H_6O_4$ ). Glycerinsäure ist, wie an der Bruttoformel zu erkennen ist, kein Zucker.

In der **reduzierenden Phase** findet eine Energieumwandlung statt: Glycerinsäure wird unter Verbrauch von  $NADPH_2$  und ATP zum Aldehyd (Alkanal), dem Glycerinaldehyd (2,3-Dihydroxypropanal), reduziert. Diese Triose ( $C_3H_6O_3$ ), genauer ihr Phosphorsäureester (3-Phosphoglycerinaldehyd), ist ein sehr wichtiger organischer Zwischenstoff (s. S. 184).

Bei der Reduktion nimmt die ATP-Energie folgenden Weg: Zuerst wird 1 Molekülrest Phosphorsäure durch ein Enzym (**Phosphotransferase**) dem ATP-Molekül entnommen und an die Karboxylgruppe des Phosphoglycerinsäuremoleküls gebunden. Die Energie (aus der Lichtenergie stammend) bleibt dabei in der gleichen Form, nämlich als energiereiche Bindung, erhalten, denn die Bindung von Phosphorsäure an eine Karboxylgruppe ist als Säureanhydridbindung energiereich. Das energiereiche Reaktionsprodukt, 1,3-Diphosphoglycerinsäure, kann nun unter Verlust seiner energiereichen Phosphorsäurebindung, sonst aber ohne zusätzlichen Energiebedarf, durch  $NADPH_2$  reduziert werden. Der entstandene 3-Phosphoglycerinaldehyd ist nun um die Reduktionsenergie des Wasserstoffs aus der Lichtreaktion reicher als die 3-Phosphoglycerinsäure. Damit ist die kritische Stufe der Kohlenstoff-Assimilation, die stark endotherme Reduktion des Kohlendioxids, vollzogen (Abb. 191/1).

Wir haben an diesem Beispiel die Funktion einer Transferase kennengelernt. **Transferasen** sind Enzyme, die Atomgruppen von einem Molekül auf ein anderes übertragen (lat. *transferre* = über-

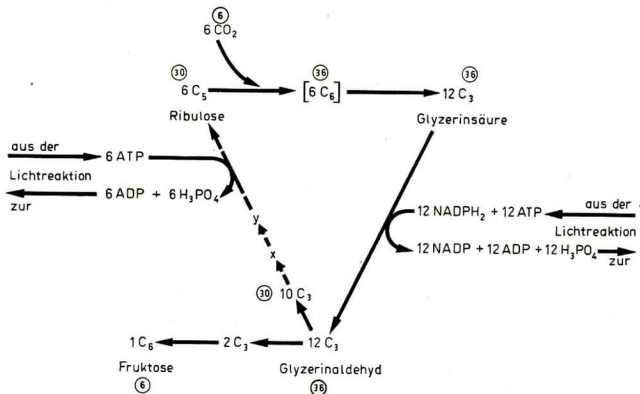


Abb. 192/1 Bilanziertes Schema der Dunkelreaktion der Photosynthese, bezogen auf 1  $(CH_2O)_6$ . Oben karboxylierende, rechts reduzierende, links regenerierende Phase. Die Zahlen in Kreisen bedeuten die gesamte Anzahl der an dieser Stelle vorhandenen Kohlenstoffatome in unserem Schema

tragen). Solche Atomgruppen können zum Beispiel Phosphorsäurereste, Aminogruppen, Methylgruppen oder Glukosereste sein. Transferasen spielen im gesamten Stoffwechsel eine große Rolle. Die **Phosphotransferasen** übertragen Phosphorsäurereste. Sie sind besonders wichtig, da sie gleichzeitig Bindungsenergie übertragen können, wie unser Beispiel lehrt.

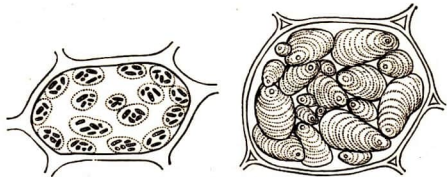
In der **regenerierenden Phase** werden die meisten Glycerinaldehydmoleküle über viele Zwischenstufen zu Ribulose zurückverwandelt. Jedes sechste Glycerinaldehydmolekül kann aber zur Synthese des Monosacharids **Fruktose** ( $2 \text{ C}_3\text{H}_6\text{O}_3 \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ) abgezweigt werden und stellt somit den Reingewinn der Photosynthese dar. In der regenerierenden Phase wird ATP zur Herstellung von Ribulosediphosphat aus Ribulosephosphat benötigt; das ist ein zweites Beispiel für die Wirkung einer Phosphotransferase.

**Photosyntheseprodukte.** Das erste Produkt der Photosynthese ist **Fruktose**. Sie wird zum großen Teil zu anderen Monosachariden, vor allem **Glukose**, umgewandelt. Grüne, photosynthetisierende Zellen können zwar Zwischenprodukte der Dunkelreaktion entziehen und für verschiedene Zwecke (z. B. Biosynthese anderer Substanzen als Kohlenhydrate) verwenden; aber für alle nichtgrünen Zellen der Pflanze sind die in der Photosynthese entstandenen Monosacharide Grundlage des gesamten Stoffwechsels. Sie sind nicht nur Ausgangsmaterial für den Aufbau der meisten anderen organischen Zellbestandteile, sondern stellen auch das oxydierbare Material dar, aus dem in der Dissimilation die Energie für die Lebensvorgänge gewonnen wird.

Unter günstigen Bedingungen wird tagsüber in einer photosynthetisierenden Zelle so viel Zucker gebildet, daß er nicht vollständig weiter verarbeitet oder abtransportiert werden kann. Eine zu hohe Zuckerkonzentration würde aber den osmotischen Wert in der Zelle zu stark erhöhen und das Plasma schädigen. So wird ein Teil des löslichen Zuckers vorübergehend durch Umwandlung in unlösliche Stärke aus dem Stoffwechsel ausgeschieden. Diese **Assimilationsstärke** wird in Form kleinster Körnchen in den Chloroplasten abgelagert (Abb. 193/1). Nachts wird sie wieder zu Zucker abgebaut, in dieser löslichen Form transportiert und an die Orte des Verbrauchs (chlorophyllfreie Zellen) und der Speicherung geleitet. In den Speicherorganen werden Kohlenhydrate als **Speicherstärke** abgelagert. Aus Monosachariden entstehen in der Pflanze außer der Stärke noch andere Polysacharide, beispielsweise **Zellulose** (aus Glukose) und andere Bestandteile der pflanzlichen Zellwand.

Abb. 193/1

Stärke,  
links Assimilationsstärke  
in den Chloroplasten einer  
Moosblattzelle (500fach  
vergr.),  
rechts Speicherstärke in der  
Zelle einer Kartoffelknolle  
(200fach vergr.)



Stärke und stärkeähnliche Produkte stellen für die Pflanze in der Regel eine Zuckerreserve dar, die nach Bedarf wieder in den Stoffwechsel einbezogen wird. Manche Pflanzen (Zuckerrohr, Zuckerrübe) speichern **Sacharose** (Rohrzucker), der aus Glukose und Fruktose gebildet wird.

Komplizierter ist die Produktion der übrigen organischen Stoffe, wie beispielsweise der Aminosäuren und Fettsäuren (Bausteine von **Proteinen** und **Fetten**). Photosynthetisierende Zellen können diese teilweise aus Zwischenprodukten der Dunkelreaktion herstellen. Die übrigen Zellen müssen zu diesem Zweck Zuckermoleküle wieder teil-

weise zerlegen und chemisch umbauen. Hierbei sind noch andere chemische Grundstoffe (vor allem Stickstoff) notwendig, die aus den Mineralsalzen des Bodens gewonnen werden (s. S. 219 ff.).

## Der Einfluß innerer und äußerer Faktoren auf die Photosynthese

**Die Pigmente.** Das photosynthetisch aktive Pigment ist das **Chlorophyll**. Das Chlorophyllmolekül absorbiert jedoch nur einen geringen Teil der eingestrahnten Lichtenergie (etwa 3 bis 5%). Nicht das gesamte **Spektrum** des Sonnenlichts wird absorbiert, der photosynthetisch aktive Wellenlängenbereich liegt zwischen 400 und 700 nm. Das Chlorophyll hat je ein Absorptionsmaximum im kurzwelligen blauen und im langwelligen roten Spektralbereich, die dazwischen liegenden gelben bis grünen Anteile des Lichts werden sehr wenig absorbiert (Abb. 194/1).

Wenn ein Chlorophyllmolekül durch Licht in den angeregten Zustand (s. S. 189) übergeht, kann 1 Lichtquant nur jeweils 1 Elektron auf ein höheres Energieniveau

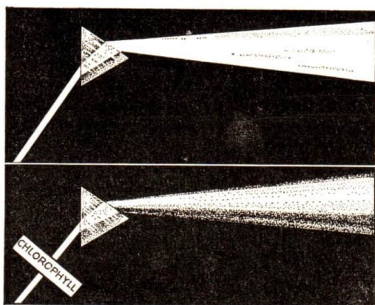


Abb. 194/1  
Ausnutzung der verschiedenen Anteile des Lichtspektrums durch das Chlorophyll. Der obere Teil der Abbildung zeigt die spektrale Zerlegung eines Lichtstrahls durch ein Prisma. Schaltet man vor das Prisma eine Küvette mit einer Lösung von Chlorophyll, dann werden besonders rote und blaue Anteile des weißen Lichts absorbiert

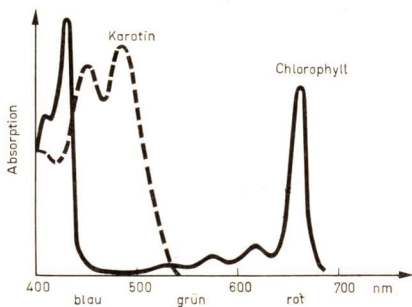
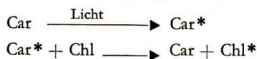


Abb. 194/2  
Absorptionsspektren des Chlorophylls und des Karotins

bringen, unabhängig vom Energiegehalt des Lichtquants. Die photosynthetische Wirkung hängt also lediglich von der **Anzahl absorbierter Quanten** ab, nicht von deren Energiegehalt. Demnach ist Rotlicht mit seinen energieärmeren Quanten wirksamer als Blaulicht, wenn man photosynthetisierende Zellen mit rotem oder blauem Licht gleicher Intensität bestrahlt. Für die Reduktion von 1 Molekül Kohlendioxid werden etwa 8 Lichtquanten benötigt.

Chloroplasten enthalten neben Chlorophyll verschiedene **Karotinoide** (s. S. 171). Auch das von den Karotinoiden absorbierte Licht ist photosynthetisch aktiv. Dadurch wird das Lichtspektrum vollständiger ausgenutzt (s. Abb. 194/2). Allerdings kann ein „angeregtes“ Karotinoidmolekül ( $\text{Car}^*$ ) nicht selbst die Lichtreaktion der Photosynthese betreiben, sondern nur die von ihm absorbierte Energie auf ein Chlorophyllmolekül weitergeben, das dadurch seinerseits „angeregt“ wird, als hätte es selbst ein Lichtquant absorbiert. Bei Belichtung von Chloroplasten findet eine ständige Energieübertragung zwischen den Pigmenten statt.

### Energieübertragung zwischen Karotinoiden und Chlorophyll



**Kohlendioxid** ist nur zu 0,03 % in der Luft enthalten; 1 m<sup>3</sup> Luft enthält 0,13 bis 0,16 g Kohlenstoff. Diese Konzentration ist für die Pflanze nicht optimal. Bei ausreichender Belichtung verstärkt eine künstliche Erhöhung des Kohlendioxid-Gehalts der Luft die Photosyntheseleistung, indem sie die Dunkelreaktion beschleunigt. Am günstigsten ist ein Gehalt von 0,1 % Kohlendioxid; Konzentrationen über 1 % wirken giftig.

Bei den Landpflanzen dringt Kohlendioxid durch die Spaltöffnungen in das Blattinnere ein; auf dem gleichen Wege werden Sauerstoff und auch Wasserdampf abgegeben (Abb. 195/1). Untergetauchte Wasserpflanzen nehmen das im Wasser gelöste Kohlendioxid durch die gesamte Blattoberfläche auf; sie können Kohlendioxid auch aus im Wasser gelösten Hydrogenkarbonaten entnehmen:

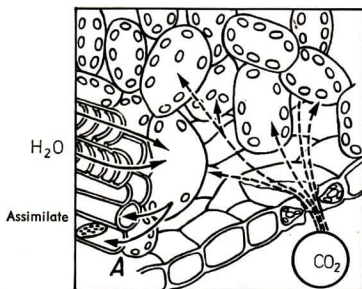


Abb. 195/1  
Weg des Kohlendioxids in den Blättern,  
Eintritt durch die Spaltöffnungen  
in die Interzellularen



**Wasser.** Als Rohmaterial der Kohlenhydratbildung steht Wasser in chlorophyllhaltigen Zellen stets in ausreichender Menge zur Verfügung. Selbst bei großer Trockenheit sinkt der Wassergehalt kaum so weit ab, daß er zum begrenzenden Faktor der Photosynthese wird.

Trockenheit beeinträchtigt aber indirekt die Photosynthese (s. S. 97). Bei Wassermangel schließen sich die Spaltöffnungen. Auf diese Weise wird zwar weiterer Wasserverlust eingeschränkt, aber gleichzeitig auch die Zufuhr von Kohlendioxid. Das kann zur Verminderung der Photosyntheseleistung führen; bei langanhaltender großer Trockenheit können Pflanzen auf diese Weise „verhungern“.

**Die Netto-Photosynthese.** Das Maß des photosynthetischen Substanzgewinns bietet die Netto-Photosynthese. Da die Pflanze ständig, Tag und Nacht, atmet (meßbar als Sauerstoff-Verbrauch und Kohlendioxid-Ausscheidung), findet ein ständiger Substanzverlust statt (Dissimilation).

Netto-Photosynthese	=	Photosynthese	minus	Atmung
Stoffbilanz	=	Substanzgewinn	minus	Substanzverlust

Die Netto-Photosynthese läßt sich durch Messung des Gaswechsels leicht quantitativ verfolgen. Bei positiver Stoffbilanz wird Kohlendioxid verbraucht und Sauerstoff ausgeschieden, bei negativer Stoffbilanz umgekehrt.

**Licht.** Ebenso wie die verfügbare Kohlendioxid-Konzentration die Dunkelreaktion begrenzen kann, kann die **Lichtintensität** die Lichtreaktion steuern. **Licht-Photosynthese-Kurven** (Abb. 196/1) geben die quantitative Beziehung zwischen Licht- und Photosyntheseintensität an. Bei geringen Lichtintensitäten bestimmt die Geschwindigkeit der Lichtreaktion den Gesamtprozeß der Photosynthese; dann nimmt die Photosyntheseintensität proportional der Lichtintensität zu. Sobald aber die Geschwindigkeit der Lichtreaktion diejenige der Dunkelreaktion zu überschreiten beginnt, bestimmt die Dunkelreaktion als der nunmehr langsamere Teilvorgang den Gesamtprozeß, die Kohlendioxid-Konzentration wirkt begrenzend, und eine weitere Steigerung der Lichtintensität ist ohne Wirkung.

Hier wird das zu verallgemeinernde **Prinzip der begrenzenden** Faktoren deutlich, das von Justus von LIEBIG im Zusammenhang mit Fragen der Düngung formuliert wurde: Kann ein Prozeß (Photo-

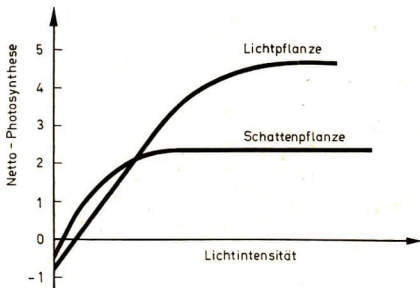


Abb. 196/1  
Licht-Photosynthese-Kurven  
einer Lichtpflanze  
und einer Schattenpflanze

synthese, Wachstum) durch mehrere Faktoren (Licht und Kohlendioxid; Stickstoff-, Kalium-, Phosphordüngung) beeinflusst werden, so läßt sich seine Intensität nur durch Steigerung desjenigen Faktors erhöhen, der gerade im Minimum vorliegt, also begrenzend wirkt.

Bei Pflanzen sonniger Standorte (Wiesen, Äcker), den **Lichtpflanzen**, und bei Pflanzen schattiger Standorte (Wälder), den **Schattenpflanzen**, unterscheiden sich die Licht-Photosynthese-Kurven (Abb. 196/1). Bei niedrigen Lichtintensitäten haben Schattenpflanzen, bei hohen Lichtintensitäten Lichtpflanzen eine höhere Netto-Photosynthese. Das ist eine stammesgeschichtlich erworbene Anpassung an den Standort. **Licht- und Schattenblätter** findet man an besonnten oder beschatteten Stellen aus einer Baumkrone. Bei Lichtblättern liegen die photosynthetisierenden Zellen in mehreren Schichten übereinander, erst bei höheren Intensitäten erreicht genügend Licht alle Zellen. Bei Schattenblättern sind die photosynthetisierenden Zellen, unter Vergrößerung der Blattfläche, flach ausgebreitet. Die geringere Oberfläche der Lichtblätter schützt diese gegen die Verdunstungsgefahr, die am sonnigen Standort groß ist.

**Temperatur.** Die Dunkelreaktion der Photosynthese ist ein chemischer Prozeß. Deshalb ist sie, ebenso wie alle enzymatischen Reaktionen (s. Abb. 183/2), temperaturabhängig. Die Lichtreaktion gehört zu den photochemischen Prozessen. Diese sind nicht temperaturabhängig. Je nach Lichtintensität ist der Temperatureinfluß auf die Photosyntheseintensität deshalb verschieden stark.

Die Temperaturabhängigkeit der Photosynthese hat die Gestalt einer **Optimumkurve** (ähnlich Abb. 183/2): Die Assimilationstätigkeit beginnt bei einer gewissen Mindesttemperatur, dem **Minimum**, sie nimmt bei steigender Temperatur zu und erreicht schließlich das **Optimum**. Wird die optimale Temperatur überschritten, so fällt die Photosyntheseintensität wieder ab, um bei Erreichung des Temperatur-**Maximums** aufzuhören. Die Temperaturgrenzen schwanken von Art zu Art.

Bei der Mehrzahl unserer heimischen Pflanzen liegt das Minimum etwa bei 0 °C, in tropischen und subtropischen Gebieten bei + 5 °C. Polar- und Hochgebirgspflanzen, aber auch heimische Nadelhölzer, photosynthetisieren noch unter dem Gefrierpunkt. Das Optimum liegt meist zwischen + 20 °C und + 30 °C, das Maximum zwischen + 35 °C und + 50 °C. Im allgemeinen wird die Photosynthese bei Temperaturen über + 30 °C schon merklich vermindert.

**Das Zusammenwirken der Außenfaktoren.** Wir haben gesehen, daß das Kohlendioxid die Gestalt der Licht-Photosynthese-Kurve mitbestimmt, weil es die Dunkelreaktion begrenzt. Eine Änderung der Kohlendioxid-Konzentration in der Luft muß also eine Veränderung der Licht-Photosynthese-Kurve verursachen. Dasselbe gilt für die Temperatur, da diese die Geschwindigkeit der Dunkelreaktion beeinflusst; bei unterschiedlichen Temperaturen erhalten wir verschiedene Licht-Photosynthese-Kurven. Bei Trockenheit schließen sich die Spaltöffnungen, es tritt Kohlendioxid-Mangel ein, und wieder ändert sich die Licht-Photosynthese-Kurve. Schließlich ist diese Kurve auch noch von der Nährsalzversorgung der Pflanze abhängig.

Dieses Beispiel zeigt, daß die Außenfaktoren nicht unabhängig voneinander auf die Photosynthese wirken, sondern sich in enger **Wechselwirkung** befinden.

Der **Tagesgang der Photosynthese** ist von allen genannten Außenfaktoren abhängig. Bei Beginn der Sonneneinstrahlung am Morgen ist die Lichtintensität noch so gering, daß die Stoffbilanz negativ bleibt. Mit zunehmender Lichtintensität und steigender Temperatur steigt die Netto-Photosynthese bald in den Bereich positiver Stoffbilanz, um kurz nach Mittag ein Maximum zu erreichen. In den heißesten Stunden sinkt die Photosynthese oft vorübergehend ab, weil sich infolge starker Verdunstung die

Spaltöffnungen schließen. In den Abendstunden nimmt die Photosynthese stetig ab. Der geschilderte „Normal“verlauf wird stark durch die Witterung beeinflusst (Bewölkung, Luftfeuchtigkeit usw.). Die Leistung der Photosynthese im Verlauf des Tages ist so groß, daß der Bedarf der Pflanze an organischen Verbindungen für die Atmung, die ständige Substanzerneuerung, die Substanzzunahme beim Wachstum und die Reservestoffspeicherung gedeckt wird.

Die **Steigerung der Stoffproduktion durch Schaffung optimaler Photosynthesebedingungen** ist ein wichtiges ackerbauliches und gärtnerisches Ziel. Eine optimale Pflanzdichte verschafft den Pflanzen ausreichendes Licht. In den Gewächshäusern kann künstliches Zusatzlicht geboten werden. Dort ist auch durch Beheizung die Einhaltung optimaler Temperaturen möglich. In der Nähe von Industriebetrieben werden große Gemüsebauanlagen errichtet; das als Verbrennungsprodukt anfallende Kohlendioxid wird durch Rohre in große Gewächshäuser geleitet; bei einer Erhöhung der  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf 0,1 % konnten zum Beispiel bis zu dreifache Erträge an Tomaten und Gurken erzielt werden. In Mistbeeten kommt es zu einer Kohlendioxid-Anreicherung; die im stark gedüngten Boden der verglasten Frühbeete vorhandenen Bakterienmassen atmen sehr viel Kohlendioxid aus, und die Pflanzen gedeihen dadurch besonders gut. Da Kohlendioxid schwerer als Luft ist, kann es bei Windstille auch im Freiland zu erhöhter Kohlendioxidkonzentration in Bodennähe kommen. Hierin liegt ein Vorteil der Stallmistdüngung, da die organischen Bestandteile des Mistes die Entwicklung der Bodenmikroben sehr fördern.

Die Photosynthese ist die wichtigste Aufbauleistung auf der Erde. Sie bildet die Grundlage für das gesamte Leben.

- Durch die Photosynthese bauen autotrophe Organismen aus anorganischen Stoffen unter Ausnutzung des Sonnenlichts organische Stoffe auf.
- Die Photosynthese verläuft in komplizierten Teilreaktionen unter Beteiligung von Enzymen.
- Durch die Photosynthese wird den Organismen ständig verwertbare, lebensnotwendige Energie bereitgestellt.
- Die Energie wird in Form spezieller Verbindungen gespeichert.
- Der bei der Photosynthese frei werdende Sauerstoff ist die Voraussetzung für die Atmungsprozesse aller Organismen.

## Die Chemosynthese

Die Chemosynthese ist die Kohlenstoffassimilation einer Reihe autotropher, farbloser (also chlorophyllfreier) **Bakterien** und **Blualgen**, die offensichtlich erdgeschichtlich uralt sind.

Wie bei der Photosynthese ist das Ausgangsmaterial für die Synthese organischer Substanz das **Kohlendioxid**. Dieses muß, wie bei der Photosynthese, **reduziert** werden, wodurch auch diese Form der Kohlenstoffassimilation stark endotherm ist und Energiezufuhr von außerhalb des Organismus benötigt.

Der Hauptunterschied zur Photosynthese liegt in der Energiequelle. Photosynthese betreibende Organismen benutzen Strahlungsenergie, Chemosynthese betreibende dagegen **chemische Energie**. Dazu müssen sie energiereiche, oxydierbare Substanzen aufnehmen, die sie in der Zelle oxydieren, und die Oxydationsprodukte wieder abgeben. Die **Oxydationsenergie** wird dabei in Form von ATP nutzbar gemacht.

Die Photosynthese verläuft in zwei Stufen: der energieliefernden Reaktion (Lichtreaktion) und der Kohlendioxid-Umsetzung (Dunkelreaktion). Ebenso gibt es bei der

Chemosynthese die voneinander weitgehend unabhängigen Stufen der energieliefernden Reaktion (Oxydationsreaktion) und der Kohlendioxid-Verarbeitung. Verschiedene Arten der Chemosynthese betreibenden Organismen nehmen unterschiedliche Substanzen zur Oxydation auf. Verwendet werden Schwefelwasserstoff, Ammoniak, Methan, Wasserstoff, Kohlenmonoxid, Eisen(II)-Ionen, Mangan(II)-Ionen. Der Nutzeffekt der Oxydation ist gering, es können 5 % der Oxydationsenergie und weniger zur Kohlendioxid-Umsetzung ausgenutzt werden. Deshalb müssen große Substanzmengen oxydiert werden.

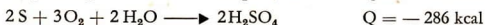
Der zur Reduktion des gebundenen Kohlendioxids notwendige **Wasserstoff** kann in vielen Fällen aus denselben Substanzen gewonnen werden, die oxydiert werden können (z. B. Schwefelwasserstoff, Ammoniak). Manchmal aber wird, wie bei den grünen Pflanzen, Wasser als Wasserstoffquelle benutzt.

Die zweite Stufe der Synthese, die Kohlendioxid-Umsetzung, stimmt bei Photo- und Chemosynthese im Prinzip überein.

Die **farblosen Schwefelbakterien** oxydieren  $H_2S$  (Schwefelwasserstoff). Sie kommen auf dem Grund von Tümpeln mit viel organischem Material, auch auf Rieselfeldern und in Gewässern vor.

Der Schwefelwasserstoff entsteht größtenteils durch Fäulnis aus Eiweißen. Er wird in zwei Oxydationsschritten zu Sulfaten oxydiert.

#### Schwefelbakterien



Dieser Vorgang hat wirtschaftliche Bedeutung. Das Wasser der Rieselfelder wird auf diese Weise biologisch gereinigt, ebenso aber auch durch Industrieabwässer verunreinigte Gewässer, denn Schwefelbakterien können nicht nur Schwefelwasserstoff, sondern auch Thiosulfate, Sulfide und Sulfite oxydieren. Man nennt das „**Selbstreinigung der Gewässer**“ (s. S. 160).

Wirtschaftliche Bedeutung haben auch die **nitrifizierenden Bakterien**, die das flüchtige, aus der Eiweiß-Fäulnis stammende Ammoniak zu Nitrit und weiter zu Nitrat oxydieren und somit im Boden festhalten und der Pflanze verfügbar machen (Erhaltung der **Bodenfruchtbarkeit**). Nitritbakterien, Nitratbakterien und die heterotrophen Fäulnisbakterien sind miteinander vergesellschaftet.

#### Nitrifizierende Bakterien



**Eisenbakterien** gewinnen ihre Energie zur Kohlendioxidreduktion durch Oxydation von zweiwertigem zu dreiwertigem Eisen. Dieser Vorgang ist für die Bildung des **Raseneisenerzes** wichtig.

Bedeutung der autotrophen Kohlenstoffassimilation für das Leben auf der Erde

Die autotrophe Kohlenstoffassimilation ist ein Vorgang des Substanzgewinns. Quantitativ überwiegt bei weitem die Photosynthese; die Chemosynthese spielt nur eine



(26) untergeordnete Rolle. Die Photosynthese deckt den Bedarf an organischen Baustoffen für die Pflanze. Da ein Teil der Assimilate in der Dissimilation unter Energiefreisetzung wieder abgebaut wird, speist sie indirekt auch den gesamten Energiebedarf der Pflanze. (27) Da die Pflanze unmittelbar oder mittelbar die Ernährungsbasis für alle heterotrophen Organismen darstellt, deckt die Photosynthese zusammen mit der Chemosynthese den (28) **gesamten Baustoff- und Energiebedarf aller Organismen** einschließlich des Menschen.

(29) Die Photosynthese ist die wichtigste natürliche Grundlage der **Land- und Forstwirtschaft**. Die Erforschung der Kohlenstoff-Assimilation und der Möglichkeiten ihrer (30) Beeinflussung haben große Bedeutung für die Erhöhung der pflanzlichen Produktion. Die Photosynthese ist aber auch die Hauptquelle der durch den Menschen genutzten (31) Energie, da die **Kohle**, die heute noch die Energiegrundlage der meisten Industriezweige ist, aus der Photosyntheseleistung der Pflanzen während des Karbons und (32) des Tertiärs stammt. Auch das **Erdöl** als zweite wichtige **Energiequelle der Industrie** dürfte auf die Tätigkeit kohlenstoffassimilierender Lebewesen (photo- oder chemo- (33) synthetisch lebende Mikroorganismen) zurückgehen.

(34) In der Hand des Menschen dienen die Produkte der Kohlenstoffassimilation aber nicht nur als Energiequelle, sondern auch als **Rohstoff**. Das gilt für die gesamte holz- (35) verarbeitende Industrie einschließlich der Zellstoff- und Papierproduktion, aber auch für die Herstellung **synthetischer Kohlenstoffverbindungen** (Chemiefasern, Plaste (36) u. a.), deren Ausgangsstoffe (Phenol, Monochloräthen u. a.) aus Kohlen und Erdöl gewonnen werden. Man schätzt, daß die gesamte Masse der Landpflanzen der Erde jährlich (37) 20 Milliarden Tonnen Kohlenstoff aus der Atmosphäre entzieht (1300 kg je Hektar); die Leistungen der Meeresalgen betragen ein Vielfaches davon, so daß insgesamt durch die Pflanzenwelt jährlich 150 bis 200 Milliarden Tonnen Kohlenstoff in Kohlen- (38) hydrate umgewandelt werden dürften. Das ist mehr als das Zwanzigfache dessen, was von Industrie und Haushalten an Kohlenstoff in Form von Kohle oder Erdöl benötigt (39) wird. Dabei werden aber jährlich nur etwa 3 % des Kohlendioxids der Atmosphäre und 0,3 % des im Ozean gelösten Kohlendioxids verbraucht.

(40) In der Photosynthese wird mit der Strahlungsenergie der Sonne kosmische Energie nutzbar gemacht, die allen Lebewesen zufließt. Der auf diese Weise erzielte jährliche (41) Energiegewinn wird allein für die Landpflanzen auf über  $10^{17}$  kcal geschätzt. Dabei wird durch die Photosynthese nur ein verschwindend geringer Anteil der eingestrahnten (42) Energiemenge verbraucht, nämlich jährlich im Durchschnitt 33 cal je Quadratzentimeter der Erdoberfläche, während etwa  $100\,000\text{ cal/cm}^2$  eingestrahlt werden.

(43) Mit Hilfe der photosynthetischen Sauerstoffproduktion kann man verbrauchte Luft regenerieren; in geschlossenen Räumen (Raumschiff) kann man mit Hilfe von Pflanzen (44) (in der Praxis Algen) den durch die Atmung heterotropher Lebewesen (Mensch) verbrauchten Sauerstoff der Luft wieder zuführen.

(45) Die zunehmende Bevölkerungsdichte der Erde stellt die Menschheit der Zukunft vor immer größere Nahrungssorgen. Deshalb ist es ein wichtiges Ziel, die photosynthetische Leistung der Pflanze in großem Maßstabe nachzumachen, organische Nahrungsstoffe im Reagenzglas statt in der lebenden Zelle zu erzeugen. Davon sind wir noch weit entfernt. Ein bescheidenes Ziel ist es, auf engstem Raum Massen von einzelligen, sich schnell vermehrenden Algen mit höchster Photosyntheseleistung zu züchten und die produzierten Assimilate der Ernährung von Mensch und Haustier zuzuführen. Erst die vollständige Aufklärung aller Teilreaktionen der Photosynthese wird es uns ermöglichen, den Gesamtprozeß in allen Details zu beherrschen und für die Menschheit auszunutzen.

## Heterotrophe Ernährungsweise

Alle Tiere und der Mensch sind auf die Aufnahme organischer, vorwiegend hochmolekularer Verbindungen angewiesen – sie ernähren sich heterotroph. Somit sind sie im Kohlenstoffkreislauf der Natur von den Pflanzen, die in der Photosynthese energiereiche Kohlenstoffverbindungen aufbauen, abhängig. Viele organische Verbindungen (z. B. Eiweiße, Fette und zahlreiche Kohlenhydrate), werden nahezu allgemein von den Tieren als Nahrungsstoffe verwendet; andere (z. B. Zellulose, Wachse und Kohlenwasserstoffe), können nur von einzelnen Tierarten genutzt werden.

Die meisten großen Tiergruppen enthalten Arten, die als **Allesfresser** bezeichnet werden können. Andere Tierarten dagegen haben sich auf eine bestimmte Nahrung, teils pflanzlicher, teils tierischer Herkunft spezialisiert, sie sind **Nahrungsspezialisten**. Eine besonders starke Spezialisierung auf bestimmte Nährstoffe zeigt sich bei den Insekten. So frißt zum Beispiel die Raupe des Wolfsmilchschwärmers nur die Blätter bestimmter Wolfsmilcharten, vor allem der Zypressenwolfsmilch. Andererseits legen Schlupfwespen ihre Eier immer nur an Larven ganz bestimmter Insektenarten, beispielsweise der Weißflingstötter an die Raupe des Kohlweißlings.

Alle Tiere, auch die Allesfresser, bevorzugen bestimmte Nahrungsstoffe. Eine derartige **Nahrungswahl** läßt sich bereits bei Einzellern feststellen, sie erfolgt offensichtlich auf Grund chemischer und physikalischer Faktoren. Bietet man zum Beispiel einem Pantoffeltierchen Stärkekörner an, so werden sie aufgenommen. Hat man die Stärkekörner aber vorher mit Thionin oder Jod getränkt, so strudelt das Pantoffeltierchen diese Teilchen von sich weg.

Bei der Verdauung werden in physikalischen und stufenweisen, enzymatisch gesteuerten biochemischen Reaktionen die Nährstoffe der Nahrung in durch die Darmwand aufnehmbare Verbindungen umgewandelt.

Der Verdauungskanal der Tiere läßt eine deutliche Angepaßtheit an die Art der Nahrung erkennen, so haben Pflanzenfresser meist einen wesentlich längeren Darm als Fleischfresser, da der Aufschluß der Nahrung schwieriger ist. Trotz der sich hieraus ergebenden Vielfalt kommen aber im Verdauungstrakt der meisten Tiere gleichartige Hauptabschnitte vor, die für eine funktionelle Übereinstimmung dieser Bereiche sprechen (Abb. 202/1).

Der erste Abschnitt dient der Nahrungsaufnahme, der Nahrungswahl und der Vorbereitung der Nahrung für den Transport. Diese Region umfaßt die Mundöffnung mit den angrenzenden Hohlräumen. Hier befinden sich die erforderlichen Sinnesorgane, und die Speicheldrüsen scheiden ein Sekret ab, das den Transport der Nahrung erleichtert. Im Speichel blutsaugender Tiere sind außerdem gerinnungshemmende Stoffe enthalten. Bei räuberisch lebenden Tieren können auch mit dem Speichel Giftstoffe abgeschieden werden. Der zweite Abschnitt dient dem Weitertransport, zum Teil auch der Speicherung der Nahrung. Dazu gehören die Speiseröhre und der Kropf (z. B. der Vögel). Beide Abschnitte sind häufig mit kräftiger Muskulatur versehen. Verdauungsdrüsen sind hier selten, es wirken aber manchmal Enzyme aus anderen Bereichen des Verdauungskanals.

Im dritten Abschnitt erfolgt eine Zerkleinerung und Vorverdauung. Diesem Abschnitt entspricht der Kaumagen der Krebse und Insekten sowie der Magen der Wirbeltiere. In den Magen werden fast immer Verdauungsenzyme abgegeben. Bei einigen Tierformen (z. B. Muscheln und Seesternen) besitzt der Magen große seitliche Aussackungen, Magendivertikel, in denen die Verdauung vorwiegend intrazellulär erfolgt.

Im vierten Abschnitt geht die Hauptverdauung und Absorption der Nährstoffe vor sich. Dieser, dem Mitteldarm entsprechende Abschnitt, ist in der Regel besonders lang. Bei einigen Formen (z. B. bei zahlreichen Insekten) geht in diesem Bereich die Verdauung unter der Einwirkung der in der vorderen Region abgeschiedenen Enzyme nahezu unverändert weiter. Bei den Wirbeltieren dagegen, also auch

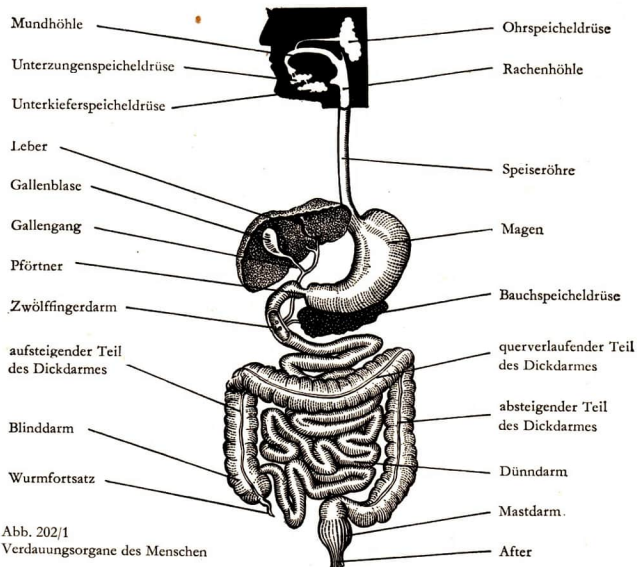


Abb. 202/1  
Verdauungsorgane des Menschen

beim Menschen, ist aber gerade der Mitteldarm durch das Einmünden zahlreicher Drüsen und eine Vielzahl von Enzymen gekennzeichnet.

Der fünfte Abschnitt ist die Region, in der die Wasserabsorption und die Kotbildung erfolgen. Die Rückgewinnung des Wassers aus dem Darmkanal ist vor allem bei den landlebenden Tieren eine Lebensnotwendigkeit. Daher ist dieser Darmabschnitt bei Landbewohnern stets stärker ausgebildet als bei verwandten wasserbewohnenden Formen. Dieser Bereich entspricht dem Enddarm der Insekten beziehungsweise dem Dickdarm der Wirbeltiere.

**Intrazelluläre und extrazelluläre Verdauung.** Die autotrophen Organismen nehmen neben anorganischen Verbindungen in der Regel nur einfache organische Verbindungen auf. Eine extrazelluläre Verdauung tritt aber bereits bei Bakterien auf. Sie geben Exoenzyme (s. S. 182) ab, zum Beispiel Proteasen, die Gelatine verflüssigen. Die dabei entstehenden Abbauprodukte des Substrates werden dann von den Bakterien absorbiert, anschließend wird die Verdauung intrazellulär zu Ende geführt.

Von den Protozoen sind nur wenige zur extrazellulären Verdauung befähigt. Die meisten Formen nehmen die Nahrung in eine Nahrungsvakuole auf. In diese werden vom Plasma die Enzyme abgegeben. Danach werden aus der Vakuole die Abbauprodukte aufgenommen. Bei den Vielzellern hat sich die extrazelluläre Verdauung in der stammesgeschichtlichen Entwicklung in immer stärkerem Maße durchgesetzt. Bereits bei den Hohltieren geht einer intrazellulären Endverdauung die extrazelluläre Verdauung voraus. So gibt zum Beispiel ein Süßwasserpolyp (Hydra) nach der Aufnahme eines Beutetieres

z. B. Wasserfloh, Enzyme in seinen Magenraum ab. Diese zersetzen die Beute innerhalb weniger Stunden. Es entstehen kleine Nahrungspartikel, die dann von den Freßzellen des Entoderms aufgenommen werden (phagozytiert), in deren Innerem dann die Endverdauung erfolgt. Ähnliche Verhältnisse, also eine extrazelluläre Vor- und eine intrazelluläre Endverdauung, findet man auch bei zahlreichen Weichtieren und Stachelhäutern. Bei den hochentwickelten Formen der großen Tierstämme, zum Beispiel den Krebsen, Insekten, Kopffüßern und Wirbeltieren, tritt aber die extrazelluläre Verdauung in den Vordergrund. Allerdings enthalten auch hier noch mehrere Organe, (z. B. Leber, Milz und Niere) intrazelluläre Enzyme, die eine Hydrolyse von hochmolekularen organischen Verbindungen bewirken. Die hochentwickelten Tiergruppen mit extrazellulärer Verdauung besitzen in der Regel besondere Bildungen zur mechanischen Zerkleinerung der Nahrung. Bei ihnen erfolgen die Nahrungsaufnahme, die Verdauung und die Abscheidung des Kots wesentlich schneller als bei den anderen Tiergruppen, was sich auf den gesamten Stoffwechsel günstig auswirkt.

**Die Verdauung der Kohlenhydrate.** Die autotrophen Organismen sind in der Lage, eine große Anzahl verschiedener Kohlenhydrate zu synthetisieren. Einige davon, zum Beispiel einfache Zucker, können die Tiere direkt verwerten, andere Kohlenhydrate bauen sie in charakteristischer Weise ab, um die Bausteine teils im Energie-, teils im Baustoffwechsel zu verwenden. Für den Abbau hochmolekularer Kohlenhydrate bilden viele Tiere hydrolytisch wirkende Enzyme. In einigen Tiergruppen erfolgt der Abbau aber mit Hilfe von symbiontischen Mikroorganismen, vorwiegend Bakterien. Die Grundbausteine, in welche die hochmolekularen Kohlenhydrate zerlegt werden, sind Monosaccharide. Am verbreitetsten sind die Hexosen, seltener die Pentosen und sehr selten Tetrosen und Triosen.

Unter den **Polysacchariden** sind für die Ernährung der Tiere nur Stärke, Glykogen und Zellulose von Bedeutung.

Enzyme zum Abbau der Stärke, **Amylasen**, sind weiter verbreitet als alle anderen. Die Amylasen aller Tiere sind einander sehr ähnlich. Allgemein bekannt ist die Amylase im menschlichen Speichel. Alle Wirbeltiere besitzen eine aktive Pankreasamylase, die bei den fleischfressenden Formen auch den Abbau des Glykogens der Nahrung bewirkt. Zellulosespaltende Enzyme, **Zellulasen**, werden nur von wenigen Tierarten gebildet. Symbiontische Mikroorganismen, die eine Zersetzung der Zellulose bewirken, kommen bei Tieren dagegen relativ häufig vor. Bei einigen Säugetieren sind Mechanismen ausgebildet, die zu einem Abbau von Pflanzenfasern unter Mitwirkung von Mikroorganismen führen. Hierzu gehören zum Beispiel der Wiederkäuermagen, der Dickdarm des Pferdes und der große Blinddarm einiger Nagetiere. Die Mikroorganismen entwickeln sich, außer bei den Wiederkäuern, in einem Abschnitt, der hinter dem Wirkungsort der eiweißspaltenden Enzyme des Wirtes liegt. Infolgedessen können die Mikroorganismen vom Wirt nicht als Nährstoffe verwertet werden. Lediglich die durch ihre Tätigkeit freigesetzten oder produzierten Substanzen werden vom Wirt absorbiert.

Die Verdauung der **Oligosaccharide** erfolgt durch **Oligosaccharasen**. Diese kommen bei Tieren in relativ geringer Anzahl vor. Unter den Disaccharasen ist das malzzuckerspaltende Enzym Maltase besonders weit verbreitet. Es tritt oft gemeinsam mit Amylase auf, zum Beispiel im menschlichen Speichel.

Eiweiße werden bei der Verdauung in ihre Grundbausteine, die Aminosäuren, zerlegt. Diese werden danach absorbiert und können zum Aufbau der artspezifischen Proteine dienen. Die Eiweißverdauung ist eine aufeinanderfolgende Hydrolyse der Peptidbindungen.

Die eiweißspaltenden Enzyme, **Proteasen**, sind recht vielgestaltig. Sie unterscheiden sich beispielsweise im pH-Optimum, in ihrer Wirkung und dem Angriffsort sowie im Fehlen oder Vorhandensein eines Metallatoms.



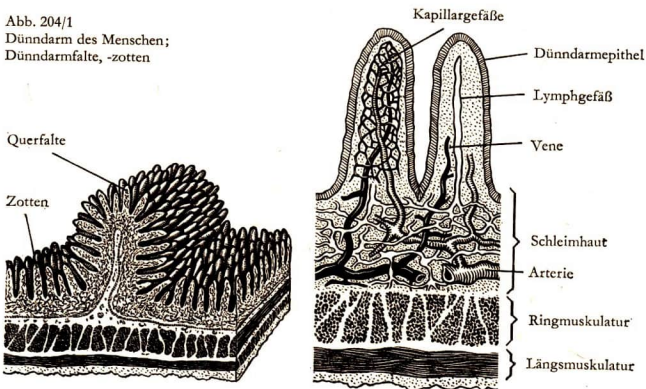
Zu den Proteasen gehören vor allem die Enzyme **Pepsin** und **Trypsin**. Von ihnen kommt das Pepsin ausschließlich bei Wirbeltieren vor. Es ist das charakteristische eiweißspaltende Enzym des Wirbeltiermagens. Seine Aktivierung erfolgt im sauren Medium autokatalytisch. Die von den Belegzellen des Magens abgeschiedene Salzsäure ist damit für die Aktivierung des Pepsins von Bedeutung. Gleichzeitig stellt sie auch das erforderliche pH-Optimum, welches zwischen 1,0 und 3,0 liegt, ein.

Proteasen, die im schwach basischen Bereich ihr Wirkungsoptimum haben, sind besonders weit verbreitet. Zu ihnen gehört das **Trypsin** der Bauchspeicheldrüse. Es wird in Form einer unwirksamen Vorstufe, dem Trypsinogen, abgeschieden und durch ein Enzym der Darmschleimhaut (die Enterokinase) in Trypsin übergeführt.

Die **Fette** bestehen aus höheren Fettsäuren und Propantriol (Glycerin). Sie können zum Teil in Form kleiner Tröpfchen emulgiert von Zellen aufgenommen und intrazellulär abgebaut werden. Meist erfolgt aber eine Hydrolyse der Fette im Darmkanal unter Mitwirkung besonderer Enzyme, der **Lipasen**. Die wichtigste Lipase der Wirbeltiere entstammt der Bauchspeicheldrüse. Hierdurch wird die Oberfläche des Fettes vergrößert und dadurch die Angriffsfläche für die Lipase erhöht. Andererseits wird durch die Emulgierung die Fettabsorption in Tröpfchenform erleichtert. Diese Tröpfchen haben einen Durchmesser von weniger als  $0,5 \mu\text{m}$ . Man kann sie vielfach innerhalb der Darmepithelzellen nachweisen. Später werden sie, ebenso wie das aus den aufgenommenen Bausteinen in den Zellen aufgebaute Fett, über die Lymphe in das Pfortadersystem transportiert.

Bei den Säugern, also auch beim Menschen, werden die verdauten Nahrungsstoffe vorwiegend im **Dünndarm** resorbiert. Hier ist durch die Ausbildung von Darmzotten eine sehr große, physiologisch aktive Oberfläche entstanden. Der Mensch besitzt je  $\text{cm}^2$  Dünndarmfläche annähernd 3000 Zotten, was einer Oberflächenvergrößerung auf das Dreiundzwanzigfache entspricht (Abb. 204/1). Die Darmzotten befinden sich in ständiger aktiver Bewegung, so daß immer neue Bereiche des Nährstoffbreies mit dem

Abb. 204/1  
Dünndarm des Menschen;  
Dünndarmfalte, -zotten



Epithel in Kontakt kommen. Gleichzeitig wird durch pumpende Bewegungen der Resorptionsvorgang unterstützt. Das zentrale Lymphgefäß der Zotte gibt seinen Inhalt an größere Lymphstämme weiter. Die aus dem Dünndarm resorbierten Verbindungen werden über die Lymphgefäße oder die Blutbahn abtransportiert. Von Bedeutung ist, daß die in den Blutgefäßen transportierten Stoffe über die Pfortader in die Leber gelangen. Hier können sie sofort umgebaut oder deponiert werden. Andererseits erfolgt hier auch eine Entgiftung zahlreicher Verbindungen.

Auch außerhalb des Tierreichs kommt die heterotrophe Ernährungsweise vor. Die betreffenden Organismen haben weder die Fähigkeit zur Photo- noch zur Chemosynthese; sie sind **frei von Chlorophyll** oder besitzen nur Spuren davon. Hierher gehören alle Pilze, die Mehrzahl der Bakterien, einige Algen und einige höhere Pflanzen.

Auch bei einer autotrophen Pflanze sind nicht alle Zellen autotroph. Alle chlorophyllfreien Zellen müssen von den grünen Zellen mit organischem Kohlenstoff (meist in Form von Kohlenhydraten) versorgt werden.

Heterotrophe Pflanzen brauchen außer organischen auch anorganische Nährstoffe. Die meisten gedeihen auf einem anorganischen Nährboden mit einer organischen Kohlenstoffquelle; beispielsweise wachsen Schimmelpilze auf künstlichen mineralischen Nährböden mit Glukosezusatz.

Von den heterotrophen Pflanzen können auch hochmolekulare Substanzen, zum Beispiel Proteine, als Kohlenstoffquelle benutzt werden. Hierzu bedienen sie sich meist der **Exoenzyme** (s. S. 182) die von der lebenden Zelle abgeschieden werden und außerhalb der Zelle ihre Tätigkeit entfalten; die entstehenden Spaltprodukte (z. B. Aminosäuren) werden dann von der Zelle aufgenommen. Auf diese Weise werden auch sehr schwer zersetzbare Verbindungen angegriffen (z. B. Zellulose, Lignin, Humusstoffe).

Je nachdem, ob die heterotrophen Pflanzen ihren Kohlenstoff aus abgestorbenem oder lebendem organischen Material gewinnen, unterscheidet man zwischen Saprophyten (**Fäulnisbewohnern**) und Parasiten (**Schmarotzern**).

Typen der Kohlenstoffassimilation im Pflanzenreich			
Autotrophie		Heterotrophie	
Photosynthese	Chemosynthese	Saprophytismus	Parasitismus

Zu den **Saprophyten** gehören viele Pilze, zum Beispiel die **Schimmelpilze** (Köpfchenschimmel *Mucor*; Pinselschimmel *Penicillium* = Produzent des Penicillins). Besonders wichtig sind auch die **Fäulnisbakterien**, durch deren Tätigkeit die abgestorbene organische Substanz (Pflanzen- und Tierleichen, Fallaub usw.) beseitigt und zum größten Teil mineralisiert wird. Zu den Saprophyten sollten auch diejenigen Bakterien gerechnet werden, die im Verdauungstrakt von Mensch und Tier am Aufschluß der Nahrung beteiligt sind.

Zu den **Parasiten** gehören viele Bakterien, die als **Krankheitserreger** wirken. Manche von ihnen sind „obligate“ Parasiten, manche im Gegensatz dazu „fakultative“ Parasiten; diese letzteren können sowohl parasitisch als auch saprophytisch leben (Wundstarrkrampf-, Cholera-, Typhuserreger). Parasitische Pilze kommen vor allem als Krankheitserreger bei höheren Pflanzen (Kartoffelkrebs, Getreiderost u. a.) vor, aber auch bei Mensch und Tier (Hautkrankheiten). **Parasitische höhere Pflanzen** schmarotzen auf anderen Pflanzen, sie zapfen diese „Wirtspflanzen“ entweder unterirdisch („Wurzelparasiten“) oder oberirdisch an. Wegen ihres Chlorophyllmangels

sehen sie bleich, meist gelblich aus (z. B. Schuppenwurz, Sommerwurz, Kleeseide). Im Gegensatz zu den meisten parasitischen niederen Pflanzen, die ursprünglich heterotroph sind, sind sie im Verlaufe der Erdgeschichte unter Chlorophyllverlust aus autotrophen Pflanzen entstanden.

Bei den höheren Pflanzen unterscheidet man von den eben besprochenen sogenannten „Vollparasiten“ die „**Halbparasiten**“. Diese enthalten Chlorophyll, besitzen dadurch die Fähigkeit zur autotrophen Kohlenstoffassimilation, beziehen aber Wasser und Mineralstoffe von einer Wirtspflanze. Ein bekanntes Beispiel ist die Mistel. Auch die **insektenverdauenden Pflanzen** (Sonnentau, Kannenpflanze u. a.) führen eine autotrophe Kohlenstoffassimilation durch, können bei Düngung auch ohne Insektenfang leben, gewinnen aber am natürlichen Standort (meist stickstoffarme Hochmoore) den nötigen Stickstoff dadurch, daß sie mit Hilfe von Exoenzymen die Beutetiere verdauen.

## Dissimilation bei Pflanzen und Tieren

Die Dissimilation ist der Prozeß des Abbaus organischer Substanzen unter Freisetzung der in diesen Substanzen gespeicherten chemischen Energie (s. S. 180). Sie deckt den gesamten Energiebedarf der Zelle. Die Dissimilation verläuft bei allen Organismen in prinzipiell gleicher Weise, unabhängig davon, woher die abzubauenen organischen Substanzen stammen, ob aus eigener Syntheseleistung (autotrophe Organismen: Photo- oder Chemosynthese) oder aus aufgenommenen Nahrungsstoffen (heterotrophe Organismen).

Die Energiegewinnung durch Dissimilation erfolgt durch **Atmung** oder **Gärung**. Bei der Atmung wird das organische Material restlos zu energiearmen Endprodukten abgebaut (Kohlendioxid, Wasser); dementsprechend ist der Energiegewinn hoch. Bei den Gärungen bleiben außerdem energiereiche Endprodukte übrig (z. B. Äthanol), der Energiegewinn ist wesentlich geringer.

### Die Atmung

Die Atmung ist die wichtigste und weitaus häufigste Form der Dissimilation. Sie ist ein Oxydationsprozeß, bei dem Sauerstoff verbraucht und Kohlendioxid abgegeben wird.

Man unterscheidet allgemein die äußere Atmung von der inneren Atmung oder Zellatmung. Die äußere Atmung umfaßt den Gasaustausch des Organismus mit seiner Umgebung, die innere Atmung die in den Zellen vor sich gehenden biochemischen Prozesse.

**Austausch der Atemgase.** Da die in den Zellen ablaufenden energieliefernden Prozesse in der Regel mit dem Verbrauch von Sauerstoff einhergehen, ist die Aufnahme von Sauerstoff für die meisten Organismen zumindest zeitweilig lebensnotwendig. Eine Ausnahme hiervon stellen nur anaerobe Mikroorganismen und einige Eingeweideparasiten dar. Für die Möglichkeit der Sauerstoffaufnahme ist in erster Linie das Sauerstoffangebot, d. h. der Partialdruck des Sauerstoffs im umgebenden Medium von Bedeutung. Die günstigsten Verhältnisse besitzen in dieser Hinsicht die luftatmenden Tiere, da ihnen etwa 21 % Sauerstoff in der Luft zur Verfügung stehen, was einem Partialdruck von 159 mm Hg in Meereshöhe entspricht. Wesentlich weniger Sauerstoff ist dagegen im Wasser enthalten. Selbst bei Luftsättigung enthält Süßwasser bei 5 °C nur 9,2 ml/l, bei 20 °C sogar nur 6,5 ml/l Sauerstoff. Noch geringer ist der Sauerstoff-

gehalt des Meerwassers. Er beträgt bei Luftsättigung bei einer Temperatur von 5 °C 6,9 ml/l, bei 20 °C 5,1 ml/l. Dabei ist zu bedenken, daß eine Luftsättigung in natürlichen Gewässern meist nur nahe der Oberfläche erreicht wird. Mit zunehmender Wassertiefe nimmt der Sauerstoffgehalt ab. Am Boden von Teichen und Seen kann freier Sauerstoff sogar völlig fehlen; es bilden sich Faulschlamm, Schwefelwasserstoff, Methan infolge reduzierender Vorgänge, die mit der Zersetzung organischer Substanz verbunden sind.

Im gleichen Maße wie Sauerstoff aus der Umgebung aufgenommen wird, erfolgt die Abscheidung von Kohlendioxid vom Organismus. Allerdings sind hier gerade im Wasser die Bedingungen für die Abgabe besonders günstig, da Kohlendioxid sich 28mal leichter darin löst als Sauerstoff. So treten Schwierigkeiten bei der Abgabe von Kohlendioxid als begrenzender physiologischer Faktor sehr selten und nur unter extremen Bedingungen auf.

Unabhängig vom Vorhandensein oder Fehlen besonderer Atmungsorgane gilt, daß der Sauerstoff bei seiner Aufnahme durch wäßrige Lösungen hindurch diffundieren muß. Die einfachste Form der Sauerstoffaufnahme ist die **direkte Diffusion** aus der Umgebung in den Organismus, wie sie bei Mikroorganismen, niederen Tieren und Wasserpflanzen vorkommt. Hier erfolgt der Gasaustausch durch die gesamte Körperoberfläche. Besondere Transportsysteme fehlen noch. Da die Diffusion nur über Strecken unter 1 mm den Sauerstoffbedarf der Zellen zu decken vermag, sind die Organismen entweder sehr klein, oder sie zeigen ein flächenförmiges Wachstum (z. B. Tange).

Da alle Zellen für Sauerstoff durchlässig sind, tritt auch bei vielzelligen Tieren eine **Hautatmung** auf. Dieser Gasaustausch durch die Haut ist meist beträchtlich, so deckt beispielsweise beim Aal die Hautatmung 60% des Sauerstoffbedarfs. Selbst bei Eidechsen, also bei Formen mit verhornter Haut, ist der Gasaustausch in Form der Kohlendioxidabgabe hoch und entspricht fast der durch die Lunge abgeschiedenen Kohlendioxidmenge. Einen besonders intensiven Gasaustausch durch die Körperoberfläche besitzen Tiere mit feuchter Haut (z. B. Regenwürmer, Amphibien). So gibt es unter den Salamandern eine sehr artenreiche, in Amerika weit verbreitete Familie mit völlig rückgebildeten Lungen. Der Gasaustausch erfolgt hier ausschließlich durch die Haut.

Auch die Landpflanzen besitzen keine eigentlichen Atmungsorgane, der Gasaustausch vollzieht sich an ihrer Oberfläche durch die Spaltöffnungen. Sie verbinden die Außenluft mit dem Kanalsystem der Zwischenzellräume im Inneren (s. Abb. 195/1). (63)

Bei den höher entwickelten Tieren ist es vielfach im Zusammenhang mit der Ausbildung eines Kreislaufsystems zur Differenzierung besonderer Atmungsorgane gekommen. Wassertiere besitzen in der Regel **Kiem**en (s. S. 63), Landtiere Lungen oder Tracheen (s. S. 63 u. 74 ff.).

Die Ausbildung besonderer Atmungsorgane (z. B. der Lungen und Kiem) ist meist mit der Entwicklung eines Kreislaufsystems verbunden, das dem **Transport der Atemgase** dient. So befördert es den im Bereiche der Atmungsorgane aufgenommenen Sauerstoff zu den Zellen und transportiert das Kohlendioxid zu den Stellen der Abgabe. Da die sich physikalisch in der Körperflüssigkeit lösende Sauerstoffmenge verhältnismäßig gering ist, reicht sie für stoffwechselaktive Tiere nicht aus. Deshalb haben sich besondere sauerstoffbindende Substanzen herausgebildet, die den Transport unterstützen. Von ihnen ist das auch beim Menschen vorkommende Hämoglobin am bekanntesten. Typisch für diese Stoffe ist ihre Fähigkeit, den Sauerstoff bei einem bestimmten Partialdruck zu binden und ihn bei einem niedrigeren Partialdruck wieder abzu- (64)



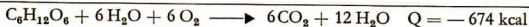
- (65) geben. So sättigt sich das in den roten Blutkörperchen des Menschen enthaltene Hämoglobin bei einem Sauerstoffpartialdruck von 110 mm Hg, wie er in den Lungenalveolen vorliegt, nahezu vollständig. Bei einem Partialdruck unter 40 mm Hg, der den Verhältnissen in den Geweben entspricht, gibt das Hämoglobin Sauerstoff wieder ab.

**Biochemie der Atmung.** Der bei den einzelnen Organismen unterschiedliche Transport der Atemgase ist kein wesentliches Merkmal der Atmung. Das Kernstück der Atmung, die energiefreisetzende Oxydation, geschieht in jeder lebenden Zelle, sofern sie nicht die Energie durch Gärung gewinnt. Diese eigentliche Atmung ist bei allen Organismen im Prinzip gleich. Das weist deutlich auf ihre gemeinsame Abstammung hin.

Die Ausgangsstoffe der Atmung, die zu oxydierenden organischen Substanzen, heißen **Substrate**. Sie können mannigfaltig sein, werden aber in jedem Fall in einfachere Bausteine zerlegt oder umgewandelt, die dann erst in das Atmungsgeschehen einfließen. So werden hochmolekulare Eiweiße, Fette oder Kohlenhydrate, die oft als Reservestoffe in Speicherorganen für die Atmung zur Verfügung stehen, durch die Tätigkeit hydrolytisch wirkender Enzyme in Aminosäuren, in Monokarbonsäuren und Propantriol oder in Monosaccharide zerlegt. Vor dem Eintritt in das Atmungsgeschehen werden viele dieser Bausteine (z. B. Monosaccharide und Propantriol) **phosphoryliert** und dadurch reaktionsbereit gemacht. Dabei dient **ATP** als Phosphatgruppenspende, und **Phosphotransferasen** übernehmen die Übertragung der Phosphatgruppe; beides ist schon aus der Dunkelreaktion der Photosynthese bekannt (s. S. 192 f.).

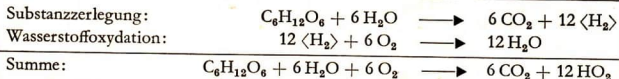
Die weitaus am häufigsten verwendeten Substrate sind **Kohlenhydrate**, die als (phosphoryliertes) Monosaccharid in das Atmungsgeschehen eingehen. Bei der Hydrolyse der wichtigen Speicherkohlenhydrate Amylose (Stärke) und Glykogen (Leberstärke) spielt das Enzym Amylase eine Rolle, aber auch andere Enzyme, die die Stärke unter Phosphatübertragung gleich in Glukosephosphat überführen.

Der Gesamtprozeß der Atmung läßt sich, wenn Kohlenhydrat als Substrat dient, in folgender Gleichung ausdrücken:



Diese Bruttogleichung sagt nichts über die zahlreichen Teilreaktionen des Prozesses aus; sie vernachlässigt auch die Phosphorylierung der Kohlenhydrate. Die Bruttoformel kann zu der Annahme verleiten, die Atmung sei eine Umkehrung der Photosynthese. Das trifft nur für einzelne Teilreaktionen zu. Diese Übereinstimmung in einzelnen gegenläufigen Teilreaktionen stammt daher, daß bereits vorhandene reversible enzymatische Schritte aus der stammesgeschichtlich älteren Atmung genutzt werden konnten, als im Verlaufe der Erdgeschichte einige Organismen zur Photosynthese übergingen.

Die Atmung besteht aus zwei **Teilprozessen**, der schrittweisen Zerlegung des Substrats unter Abspaltung von Wasserstoff und der Oxydation dieses Wasserstoffs mit Sauerstoff. Der letztere Teilprozeß liefert die Hauptmenge der bei der Atmung freierwerdenden Energie. Wasserstoff tritt (ebensowenig wie bei der Photosynthese) nicht als Wasserstoffgas  $\text{H}_2$  auf, sondern gebunden an wasserstoffübertragende Oxydoreduktasen (s. S. 187 f.).



Die Schreibweise  $\langle H_2 \rangle$  wurde gewählt, weil stets 2 Wasserstoffatome gleichzeitig von den Oxydoreduktasen übernommen werden.

Während der Substanzerlegung werden Kohlenstoffatome des Substrats nacheinander in Karboxylgruppen ( $-COOH$ ) übergeführt. Aus diesen kann durch **Dekarboxylierung**  $CO_2$  abgespalten werden:  $R-COOH \rightarrow RH + CO_2$ . Das ist die Funktion der **Dekarboxylasen**, einer Gruppe von Enzymen, die in der Dissimilation eine große Rolle spielen. Demzufolge sind im Atmungsstoffwechsel viele Karbonsäuren beteiligt (s. u.). Die Substanzerlegung verläuft in 2 Teilschritten: der Glykolyse und dem Säurezyklus (Säurekreislauf).

In der **Glykolyse** wird das Monosacharidmolekül (Fruktosediphosphat) zerlegt und in eine für die Dekarboxylierung geeignete Form übergeführt, nämlich die **Brenztraubensäure** (2-Oxopropionsäure, s. S. 184). Die Glykolyse enthält viele Teilreaktionen, deren jede von einem Enzym gesteuert wird.

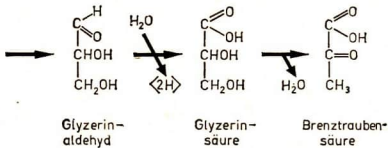


Abb. 209/1 Stark verkürztes und vereinfachtes Schema der Glykolyse.  
(Fruktose, Glyzerinaldehyd und Glyzerinsäure kommen in phosphorylierter Form vor)

Der erste Schritt, Spaltung von Hexose(diphosphat) in Triose(phosphat), kommt in gegenläufiger Richtung in der Photosynthese vor. Die Oxydation der Triose (Phosphoglyzerinaldehyd) zur Säure (Phosphoglyzerinsäure) ist die Umkehrung der in Abbildung 191/1 dargestellten Teilreaktion der Photosynthese, die auch in beiden Fällen durch dasselbe Enzym katalysiert wird. Bei der Photosynthese erfolgt die Reduktion mit (gebundenem) Wasserstoff und ATP, in der Glykolyse erfolgt die Oxydation unter Freiwerden von (gebundenem) Wasserstoff und Bildung von ATP. Diese Teilreaktion ist der einzige Oxydationsschritt bei der Glykolyse.

Nun wird die Brenztraubensäure dekarboxyliert und oxydiert. Bei der Dekarboxylierung der Brenztraubensäure ( $CH_3 \cdot CO \cdot COOH$ ) müßte Azetaldehyd (Äthanal  $CH_3 \cdot CHO$ ) entstehen, bei dessen Oxydation Essigsäure (Äthansäure  $CH_3 \cdot COOH$ ). Beide treten aber nicht auf, sondern das Produkt der gekoppelten Dekarboxylierung und Oxydation wird als **Azetylrest** (Äthansäurerest  $CH_3 \cdot CO-$ ) in den Säurezyklus übertragen. Der Azetylrest ist dabei durch Bindung an ein Koenzym reaktionsfähig. Der gebundene Azetylrest ist, ebenso wie die Brenztraubensäure, ein sehr wichtiger Zwischenstoff im Zellstoffwechsel, den die Zelle zu verschiedenen Zwecken benutzen kann.

Im **Säurezyklus** wird der Azetylrest restlos zu Kohlendioxid und  $\langle H \rangle$  abgebaut. Die wichtigsten Teilvorgänge sind: 1) Verknüpfung des Azetylrestes mit einer Dikarbonsäure von 4 Kohlenstoff-Atomen (Oxallessigsäure). Es entsteht eine Säure mit 6 C-Atomen (Zitronensäure; deshalb heißt der Säurezyklus exakt Zitronensäurezyklus). 2) Zweimalige Dekarboxylierung in einer Reihe von Teilreaktionen. Es

entsteht wieder eine Säure mit 4 Kohlenstoff-Atomen. 3) In einer Reihe weiterer Teilreaktionen Zurückverwandlung dieser Säure mit 4 Kohlenstoff-Atomen in diejenige Säure (Oxalessigsäure), welche den Azetylrest aus der Glykolyse aufnimmt. Damit beginnt der Kreisprozeß von neuem. Bei einem Kreisumlauf wird einmal ein Azetylrest aufgenommen, zweimal  $\text{CO}_2$  abgespalten und viermal  $\langle 2\text{H} \rangle$  abgespalten.

Bei der Abspaltung von Wasserstoff aus den Zwischensubstraten spielt neben dem bereits aus der Photosynthese bekannten NADP (Nikotinsäureamid-Adenin-Dinukleotid-Phosphat) eine ganz ähnliche Oxydoreduktase, das NAD (Nikotinsäureamid-Adenin-Dinukleotid) die überragende Rolle.

Nicht aus allen Zwischensubstraten kann ohne weiteres Wasserstoff abgespalten werden, in vielen Fällen muß zuvor Wasser aufgenommen werden. Das wird durch Abbildung 210/1 demonstriert: Die erste Zwischensubstanz kann ohne weiteres durch Wasserstoffabspaltung oxydiert werden, nicht dagegen die zweite, vielmehr muß bei dieser eine Wasseranlagerung vorausgehen. Das ist ein allgemeines Prinzip der biologischen Oxydation: Oxydiert wird nicht durch Anlagerung von Sauerstoff, sondern durch Abspaltung von Wasserstoff.

Wir sehen jetzt deutlich (s. Abb. 211/1), daß die Photosynthese keine Umkehrung der Atmung ist. In der Atmung gibt es viele verschiedene Oxydationsschritte, in der Photosynthese nur einen Reduktionsschritt; in der Atmung gibt es viele verschiedene Dekarboxylierungen, in der Photosynthese nur eine Karboxylierung.

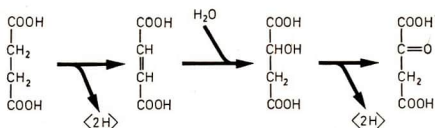


Abb. 210/1 Einige Teilreaktionen des Säurezyklus. (Die letzte Substanz ist Oxalessigsäure)

**Biologische Oxydation des Wasserstoffs.** Der Wasserstoff verbindet sich nicht unmittelbar mit dem Sauerstoff. Das gäbe eine plötzliche Oxydation mit starker Wärmeentwicklung (Knallgasreaktion), die die Zelle vernichten würde. Vielmehr wird der Wasserstoff über eine lange **Redoxkette** (kettenförmig hintereinander geschaltete Oxydoreduktasen, s. S. 190) zum Sauerstoff transportiert, wobei die Energie stufenweise als ATP-Energie freigesetzt wird. Diese Redoxkette heißt **Atmungskette**.

In der Atmungskette durchlaufen die Wasserstoffatome, vom Substrat kommend, zuerst eine Reihe wasserstoffübertragender Oxydoreduktasen. Dabei werden ihnen die Elektronen entzogen, so daß Wasserstoffionen ( $\text{H}^+$ ) entstehen. Die Elektronen werden über eisenhaltige Oxydoreduktasen auf den Sauerstoff übertragen. Erst die Sauerstoffionen reagieren dann mit den Wasserstoffionen zu Wasser; dieser Zusammentritt von Ionen geschieht spontan, ohne Enzyme, und liefert keine Energie.

#### Biologische Oxydation des Wasserstoffs



Die eisenhaltigen Oxydoreduktasen sind die **Zytochrome**. Durch Valenzwechsel des Eisens zwischen dem 2- und dem 3wertigen Zustand können sie Elektronen übertragen ( $\text{Fe}^{3+} + \text{e}^- \rightleftharpoons \text{Fe}^{2+}$ ; s. S. 188).

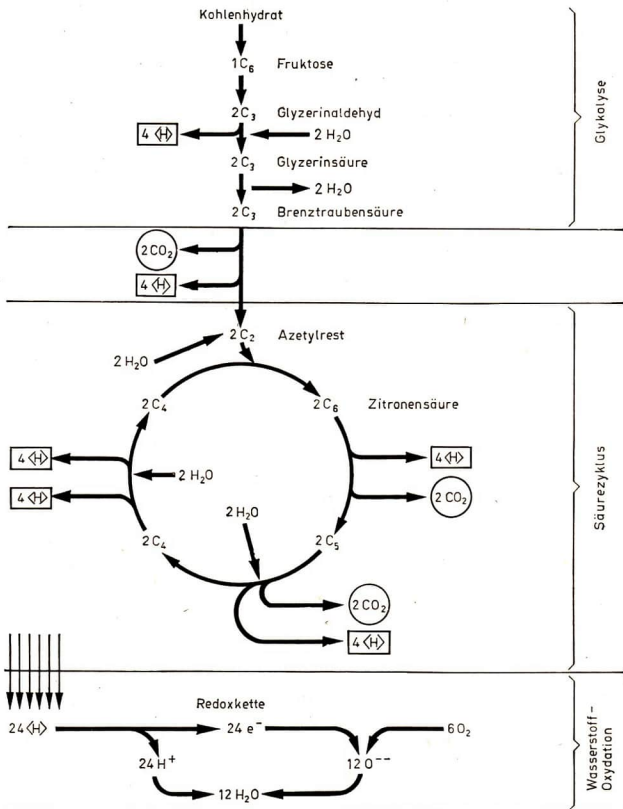


Abb. 211/1

Bilanziertes Schema der wichtigsten biochemischen Vorgänge bei der Atmung (stark vereinfacht)



Die Atmungskette transportiert Elektronen von einem hohen Energieniveau (Substrat; negatives Redoxpotential) zu einem niedrigen Energieniveau (Sauerstoff; positives Redoxpotential). Bei jedem Weitergabeschritt, von einer Oxyreduktase zur nächsten, geraten die Elektronen auf ein etwas niedrigeres Energieniveau. Dabei wird Energie frei, die als ATP-Energie aufgefangen wird ( $\text{ADP} + \text{H}_3\text{PO}_4 \rightarrow \text{ATP} + \text{H}_2\text{O}$ ; s. S. 188).

**ATP ist dasjenige Endprodukt der Atmung, um dessentwillen der ganze Prozeß durchgeführt wird.**

Die Energieumwandlung (chemische Energie des Substrats  $\rightarrow$  ATP-Energie) verläuft nicht verlustlos, ein beträchtlicher Teil der Energie geht als **Wärme** verloren. Der Organismus arbeitet jedoch mit weit geringerem Wärmeverlust als Wärmekraftmaschinen. Bei Warmblütern dient die so produzierte Wärme zur Erhaltung der Körpertemperatur. Bei Pflanzen mit ihrer großen Oberfläche geht sie als diffuse Wärme verloren oder wird bei der Verdunstung des Wassers verbraucht („Verdunstungskälte“). Meßbare Temperaturerhöhungen gibt es nur in Ausnahmefällen, beispielsweise in bestimmten Blütenständen (Aronstab). Die besonders intensive Atmung von Bakterien und Pilzen führt dagegen oft zu deutlicher Temperaturerhöhung (Mistbeete!) und kann bis zur Selbsterhitzung und -entzündung von Heu führen.

Der energieliefernde Teil der Atmung, also die Atmungskette, sowie auch der Säurezyklus sind in den **Mitochondrien** lokalisiert.

Die Oxydoreduktasen der Atmungskette sind in die Lamellenstruktur der Mitochondrien eingebaut. Die Mitochondrien werden daher zu Recht als „Kraftwerke der Zelle“ bezeichnet, sie liefern die Energie für die Lebensprozesse der Zelle. Wie die Chloroplasten sind sie Orte der Energietransformation.

**Einfluß äußerer Faktoren auf die Atmung.** Bezogen auf das Körpervolumen ist die Atmungsintensität bei Tier und Pflanze etwa gleich. In 24 Stunden wird etwa das 5- bis 10fache des eigenen Volumens an Kohlendioxid ausgestoßen.

Zur Messung der Atmungsintensität wird vorteilhafterweise der Sauerstoffverbrauch herangezogen. Dieser wird, sofern es sich um kleine Untersuchungsobjekte handelt (z. B. Mikroorganismen, Samenkörner, Gewebe, Kleintiere), am besten manometrisch bestimmt. Wird die Temperatur in einem verschlossenen Gefäß, in dem sich das Untersuchungsmaterial befindet, konstant gehalten, dann kann man Änderungen des Partialdrucks eines verbrauchten oder entwickelten Gases mit einem Manometer messen, welches an das Gefäß gasdicht angeschlossen ist. Bei Atmungsmessungen besitzt das Gefäß einen kleinen Einsatz, der mit konzentrierter Kaliumhydroxidlösung gefüllt wird, damit das entwickelte Kohlendioxid abgefangen wird. Die zu beobachtenden Änderungen im Manometerwert können dann allein auf Sauerstoffverbrauch zurückgeführt werden. Die Gefäße werden in ein temperaturkonstantes Wasserbad getaucht und darin geschüttelt.

Die Bruttogleichung der Atmung ( $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{O}$ ) belegt, daß bei der Veratmung von Glukose die Anzahl der entwickelten Kohlendioxidmoleküle gleich groß der Anzahl der verbrauchten Sauerstoffmoleküle ist. Da sich bei gleichem Druck und gleicher Temperatur in gleichen Raumteilen aller Gase die gleiche Anzahl Moleküle befindet (Avogadroscher Satz), ist bei der Veratmung von Kohlenhydrat das produzierte Kohlendioxid-Volumen gleich dem verbrauchten Sauerstoffvolumen. Das Verhältnis dieser Gasvolumina zueinander heißt Atmungsquotient oder **respiratorischer Quotient, RQ** (Respiration = Atmung). Bei der Veratmung von Kohlenhydrat ist  $\text{RQ} = 1$ .

Respiratorischer Quotient: $\text{RQ} = \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$
---

Die Menge des abgegebenen Kohlendioxides wird bestimmt durch die Anzahl der Kohlenstoffatome im Atmungssubstrat. Die Menge des verbrauchten Sauerstoffs dagegen ist abhängig von der Anzahl der zu oxydierenden Wasserstoffatome, sie steigt mit der Anzahl der Wasserstoffatome und sinkt mit der Anzahl der Sauerstoffatome im Atmungssubstrat. Bei der Veratmung von Stearinsäure, einer in Fetten reichlich vorkommenden Fettsäure, gilt  $RQ = \frac{18}{26} = 0,69$ , entsprechend der Bruttogleichung  $C_{18}H_{36}O_2 + 26 O_2 \rightarrow 18 CO_2 + 18 H_2O$ . Bei der Veratmung von Fetten und Proteinen ist  $RQ < 1$ .

Atmungssubstrat	RQ
Kohlenhydrat	1,0
Protein	0,8
Fett	0,7

Eine Messung des RQ gestattet den Rückschluß auf die Art des Atmungssubstrats. Keimpflanzen aus fettreichen Samen, beispielsweise von Sonnenblumen, atmen mit einem RQ von etwa 0,7. Bei heterotrophen Lebewesen ist der RQ von der Art der aufgenommenen Nährstoffe abhängig. Fäulnisbakterien veratmen sehr viel Protein; man kann den Fäulnisprozeß geradezu als eine intensive bakterielle Eiweißveratmung und -vergärung bezeichnen.

Die Atmungsintensität ist viel stärker von der **Temperatur** abhängig als die Intensität der Photosynthese, die ja eine temperaturunabhängige photochemische Reaktion enthält (s. S. 197). Temperaturen von  $-10^\circ C$  stellen im allgemeinen die untere Grenze des Atmungsprozesses dar; jedoch können zum Beispiel überwinternde Pflanzenteile (z. B. Kiefernnadeln) noch bei  $-20^\circ C$  und tieferen Temperaturen atmen. Bei einer Temperatursteigerung um  $10^\circ C$  wird jeweils die Atmungsintensität etwa verdoppelt, entsprechend der VAN'T HOFF'schen, für chemische Reaktionen gültigen Regel. Oberhalb von  $40^\circ C$  steigt bei weiterer Temperaturerhöhung der Sauerstoffverbrauch sprunghaft an; man kann das als eine Art Enzymfreilauf bezeichnen, die Oxydationen verlaufen ungeordnet und ohne Energiegewinn. Bei noch höheren, oberhalb  $50^\circ C$  liegenden Temperaturen zeigt ein rasches Absinken des Sauerstoffverbrauchs den Tod der Zelle an. Bei Warmblütern hängt die Atmungsintensität nicht direkt von der Außentemperatur ab, sondern von der Körpertemperatur. Pflanzenteile (Kartoffeln, Getreide, Obst) muß man bei niedrigen Temperaturen lagern, um Substanzverluste durch Veratmung so niedrig wie möglich zu halten.

Wie jeder andere Stoffwechselvorgang ist die Atmung sehr vom **Wassergehalt** des Protoplasmas abhängig; denn das Wasser ist das Lösungsmittel, in dem sich alle biochemischen Reaktionen abspielen; würde es ganz fehlen, so müßte der Stoffwechsel aufhören. Trockene Gerstenkörner enthalten 10 bis 12% Wasser, diese geringe Menge ist fest an die Zellbestandteile absorbiert. 1 kg dieser trockenen Körner produziert durch Atmung 0,3 mg  $CO_2$  in 24 Stunden. Läßt man die Körner bis zu einem Wassergehalt von 33% quellen, so steigt die Kohlendioxid-Produktion auf 2000 mg in 24 Stunden je 1 kg Körner. Im Ruhezustand befindliche Zellen (Samenruhe; Dauersporen, Daueryysten; s. S. 181) zeichnen sich meist durch einen sehr niedrigen Wassergehalt aus. Trockene Pflanzenteile (Getreidekörner) muß man trocken lagern, um so eine Wasseraufnahme mit nachfolgendem Atmungsanstieg und Substanzverlust zu vermeiden.

Die **Zusammensetzung der Atmosphäre** beeinflußt die Atmungsintensität sehr; die ausschlaggebenden Faktoren sind dabei der Partialdruck des Sauerstoffs und der des Kohlendioxids. Bei verminderter **Sauerstoffkonzentration** sinkt die Atmung, während bei erhöhter Sauerstoffkonzentration die Atmung ansteigen kann. Die **Kohlendioxid-**

- (67) **konzentration** wirkt gerade entgegengesetzt; das ist teilweise darauf zurückzuführen, daß Dekarboxylierungen durch hohe Kohlendioxidkonzentrationen gehemmt und durch niedrige gefördert werden. Aus diesem Grunde lagert man Früchte in einer Atmosphäre mit erhöhter Kohlendioxidkonzentration, um Substanzverluste durch Atmung zu verringern und so die Haltbarkeit zu erhöhen.

(70) Eine natürliche Maßnahme zur Erreichung desselben Zieles ist das Vorkommen schwer gasdurchlässiger Samenschalen bei vielen Samen, dadurch reichert sich infolge der Atmung Kohlendioxid im Innern an und schränkt so die Atmung immer stärker ein. Gasundurchlässige Samenschalen schränken auch die Sauerstoffzufuhr ein; jedoch wird allein dadurch der Substanzverlust nicht unterbunden, da Sauerstoffmangel zwar die Atmung beeinträchtigt, nicht aber die Gärung, die bei Sauerstoffmangel an die Stelle der Atmung treten kann.

15  
▼ Diejenigen Faktoren, die die Atmung vermindern (niedrige Temperatur, niedriger Wassergehalt, niedrige Sauerstoffkonzentration, hohe Kohlendioxidkonzentration), schränken nicht nur den Substanzverlust ein, sondern verzögern beziehungsweise unterbinden auch energiebedürftige Wachstums- und Entwicklungsprozesse, wie beispielsweise die Keimung. Diese ist bei der Lagerung von Ernteprodukten (z. B. Getreide, Kartoffeln) natürlich unerwünscht.

16  
▼ (72) Nicht immer kann man durch rentable Maßnahmen den Substanzverlust durch Atmung in den gewünschten niedrigen Grenzen halten. Aus diesem Grunde werden zum Beispiel Zuckerrüben im Herbst so schnell wie möglich in den Zuckerfabriken verarbeitet.

## Gärungen

**Die Gärungen sind Dissimilationsprozesse, bei denen das Substrat unvollständig abgebaut wird.** Es entsteht ein noch **energiereiches Endprodukt**, das normalerweise ausgeschieden wird. Die chemische Energie des Substrats wird also nur teilweise dem Organismus nutzbar gemacht. Nach dem Endprodukt erhält der jeweilige Gärungstyp seinen Namen (z. B. alkoholische Gärung, Milchsäuregärung).

Gärungen sind vor allem bei niederen, heterotrophen Organismen zu finden, zum Beispiel bei den Bakterien und Hefepilzen. Das zu vergärende Substrat wird in diesem Falle als Nahrungsstoff aufgenommen. Aber auch Gewebe höherer Pflanzen und Tiere können gären.

**Die meisten Gärungstypen sind im Gegensatz zur Atmung keine Oxydationsprozesse**, gehen also ohne Sauerstoffverbrauch vonstatten. Eine wichtige Ausnahme ist die Essigsäuregärung.

Es gibt obligate und fakultative Gärer. **Die obligaten Gärer** können Sauerstoff überhaupt nicht verwenden. **Die fakultativen Gärer** können auch atmen, bei Sauerstoffmangel gehen sie zur Gärung über. Die meisten Hefepilze beispielsweise atmen bei Gegenwart von Sauerstoff, erst unter Luftabschluß gären sie und produzieren dabei Alkohol. Junge, schnell wachsende Gewebe höherer Pflanzen haben einen hohen Energiebedarf und brauchen deshalb eine intensive Dissimilation; wenn es sich um tiefer liegende Gewebe handelt und der Sauerstoffnachschub nicht schnell genug erfolgt, beginnen sie zu gären.

Vielen Gärern fehlen Enzyme, die für die Atmung notwendig sind. Die meisten obligaten Gärer besitzen nicht die Enzyme der Atmungskette, die den Wasserstoff zum Sauerstoff transportieren. Sie haben diese Enzyme nicht im Verlaufe der Stammesgeschichte verloren, sondern sie nie besessen. Die Gärungs-

vorgänge sind offenbar viel älter als die der Atmung; sie dürften zu einer Zeit entstanden sein, als die Erdatmosphäre noch frei von Sauerstoff war und somit die ältesten Dissimilationsprozesse darstellen, mit denen die Uroorganismen ihren Energiebedarf deckten. Besonders unter den obligaten Gärern scheinen sich noch solche urchimischen Stoffwechselprozesse erhalten zu haben.

Oft kommen Gärer in sauerstofffreien Lebensräumen vor, etwa im Faulschlamm der Gewässer oder im Darm von Mensch und Tier.

Die Gärungen sind, wie die Atmung, Prozesse der **Energieumwandlung**. Die chemische Energie des Substrates wird teilweise umgesetzt in **ATP-Energie**, die die Zelle für ihre Lebenstätigkeit braucht.

Da die **Energieausbeute** der Gärungen, bezogen auf die Menge umgesetzten Substrates, gering ist im Vergleich zur Energieausbeute bei der Atmung, müssen bei Gärungen wesentlich größere Substratmengen verarbeitet werden, um den Energiebedarf der gärenden Organismen zu decken. Bei Gärungen wird also das Substrat viel schneller abgebaut als bei der Atmung.

Bei der **alkoholischen Gärung** wird Kohlenhydrat zu Äthanol umgesetzt, bei der **Milchsäuregärung** Kohlenhydrat zu Milchsäure (2-Hydroxypropansäure), bei der **Buttersäuregärung** Kohlenhydrat zu Buttersäure (Butansäure), bei der **Essigsäuregärung** Äthanol zu Essigsäure (Äthansäure).

Gärungen haben für die **Wirtschaft** erhebliche Bedeutung. Das gilt vor allem für die alkoholische Gärung und die Milchsäuregärung. Gärungsprozesse sind auch an den Fäulnisvorgängen beteiligt, die bereits als eine intensive bakterielle Veratmung von Eiweiß (und anderen Substanzen) bekannt sind (§. S. 213).

Für den Menschen ist oft das Gärprodukt wichtig, für die gärenden Mikroorganismen nur der Gärvorgang, das heißt der Energiegewinn. Die Gärprodukte sind für die sie erzeugenden Organismen Abfall, in höheren Konzentrationen sogar schädlich; die Hefepilze gehen beispielsweise in dem von ihnen produzierten Äthanol zugrunde, wenn dessen Konzentration 15% übersteigt.

**Alkoholische Gärung.** Bei der alkoholischen Gärung wird Zucker zu Äthanol und Kohlendioxid vergoren. Dieser Gärungstyp ist vor allem bei Hefepilzen zu finden. Kleine Mengen von Hefe können große Bottiche voll Bierwürze oder Most in wenigen Tagen oder Wochen vergären. Das dabei entstehende Kohlendioxid bringt die Gärflüssigkeit zum Brodeln.

Die Zerlegung des Zuckermoleküls verläuft zunächst, wie bei der Atmung, auf dem Wege der **Glykolyse**, also bis zur **Brenztraubensäure**. Diese Säure wird durch eine **Dekarboxylase** decarboxyliert (Abspaltung von Kohlendioxid aus der Carboxylgruppe, s. S. 209), dabei entsteht **Azetalddehyd** (Äthanal, Abb. 216/1).

Die Glykolyse enthält aber einen Oxydationsschritt, bei dem Wasserstoff abgespalten wird (s. S. 209). Der Wasserstoff wird von einer Oxydoreduktase mit dem Koenzym NAD (s. S. 210) übernommen, wobei  $\text{NADH}_2$  entsteht. Andererseits verläuft die alkoholische Gärung ohne Sauerstoff (Luftabschluß durch Gärverschluß bei der Weinbereitung), so daß der Wasserstoff nicht über die Atmungskette auf Sauerstoff übertragen werden kann. Folglich überträgt  $\text{NADH}_2$  den Wasserstoff auf eine andere Substanz; bei der alkoholischen Gärung auf das Äthanal, das dadurch zum Äthanol reduziert wird (Abb. 216/1).

Die alkoholische Gärung enthält also einen **Oxydationsschritt** (Glycerinaldehyd  $\rightarrow$  Glycerinsäure) und einen **Reduktionsschritt** (Äthanal  $\rightarrow$  Äthanol) und stellt somit, als Ganzes gesehen, weder einen Oxydations- noch einen Reduktionsvorgang dar.



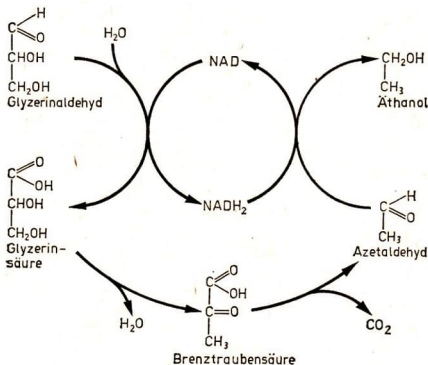
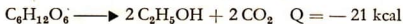


Abb. 216/1  
Oxydation und Reduktion  
bei der alkoholischen Gärung.  
Oxyreduktase-Koenzym:  
NAD (Nikotinsäureamid-  
Adenin-Dinukleotid,  
s. Abb. 209/1)

#### Alkoholische Gärung (Bruttogleichung)



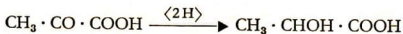
Bei der **Weinkellerei** wird der Zucker der Weinbeeren durch Hefen, die die Beeren besiedeln, vergoren. Bei der **Bierbrauerei** wird beim Ankeimen die Reservestärke der Gerstenkörner durch die in den Körnern enthaltene Amylase gespalten. Der dadurch in der gekeimten Gerste, dem Malz, entstandene Zucker wird durch zugefügte Hefe vergoren. Stärke kann nicht direkt vergoren werden. Bei der Herstellung von **Spirit** und **Spirituosen** dienen verschiedene Stärkequellen (Korn, Kartoffeln) als Ausgangsmaterial.

In der Bäckerei vergären sowohl im Hefe- wie im Sauerteig Hefepilze einen Teil des Zuckers, dadurch entsteht Kohlendioxid, und zahlreiche Gasbläschen treiben den Teig auf. Der Alkohol verdampft in der Hitze. Hefepilze sind als Bäckerhefe im Handel.

Der mit Genußmitteln vom Menschen aufgenommene Alkohol wird im Körper sofort veratmet. Häufiger übermäßiger Alkoholgenuß verursacht dauernde organische und psychische Schäden, die sogar zum Tode führen können.

**Milchsäuregärung.** Dieser Gärungstyp ist bei verschiedenen Bakterien zu finden. Aber auch im tierischen Muskel findet eine Milchsäuregärung statt.

Auch bei dieser Gärung wird das Zuckermolekül auf dem **Glykolysewege** bis zur **Brenztraubensäure** zerlegt. Es fehlt bei den Milchsäurebakterien aber diejenige Decarboxylase, die Brenztraubensäure in Äthanol und Kohlendioxid spaltet. Statt des Äthanol ist nun die Brenztraubensäure selbst die Substanz, auf die NADH<sub>2</sub> den Wasserstoff überträgt. Brenztraubensäure wird dabei zur Milchsäure reduziert.



Damit enthält auch die Milchsäuregärung einen Oxydations- und einen Reduktionsschritt, die einander ausgleichen.

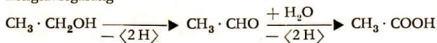
#### Milchsäuregärung (Bruttogleichung)



Milchsäure wirkt auf viele Mikroorganismen hemmend; vor allem werden Fäulnisbakterien abgetötet. Man kann daher Milchprodukte, Gemüse und Grünfütter durch Milchsäuregärung konservieren (z. B. Sauermilch, saure Gurken, Sauerkohl, Silofutter). Die Milchsäuregärung verläuft nur in Abwesenheit von Sauerstoff, es ist deshalb auf Luftabschluß zu achten. Andernfalls entwickeln sich sauerstoffliebende Bakterien, vor allem Fäulnisbakterien.

**Essigsäuregärung.** Bei der alkoholischen Gärung (Weinbereitung) kommt es bei ungenügendem Luftabschluß unter Sauerstoffzufuhr zur Oxydation des Äthanol zu Essigsäure (Äthansäure) durch Essigsäurebakterien. Diesen Vorgang nutzt man wirtschaftlich zur Herstellung von Speiseessig aus Äthanol („Weinessig“). Es handelt sich hier um eine oxydative Gärung, die sich außerdem durch ihr abweichendes Substrat (Äthanol) von den bisher besprochenen Gärungen unterscheidet.

#### Essigsäuregärung



(74)

(75)

(76)

### Zusammenwirken der Stoffwechselfvorgänge

Assimilation und Dissimilation verlaufen nicht unabhängig voneinander, sondern sind miteinander vielfach verknüpft und greifen ineinander über. End- und Zwischenprodukte der Assimilation sind oft Ausgangsmaterial für die Dissimilation, und Zwischenprodukte der Dissimilation können für Assimilationsprozesse verwendet werden. Darüber hinaus sind viele der zahlreichen Zwischenprodukte der Photosynthese und der Atmung Ansatzpunkte für alle weiteren Stoffwechselprozesse im Organismus, wie zum Beispiel für die Synthese und den Abbau von Proteinen und Fetten.

Einige wichtige Beispiele sollen den engen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Stoffwechselfvorgängen im Organismus zeigen. Grundlegende Zusammenhänge sind im Schema der Abbildung 224/1 zusammengefaßt.

#### Zusammenhänge zwischen Assimilation und Dissimilation

Bei den Pflanzen sind Zucker die Hauptprodukte der autotrophen Assimilation und Hauptsubstrate der Dissimilation. **Zucker werden damit zum wichtigsten Bindeglied** zwischen diesen beiden wichtigen Prozessen. Ein Zuckerstrom durchzieht, von den Photosynthese betreibenden Blättern herkommend, die ganze Pflanze und versorgt alle dissimilierenden Zellen. Als wichtigste Transportform dient dabei das Disaccharid Saccharose (Rohrzucker), wie als wichtigste Speicherform das Polysaccharid Stärke dient.

Sofern dabei keine Zellgrenzen überschritten werden müssen, können aber auch **Zwischenprodukte aus der Photosynthese** entnommen und in dissimilatorische Prozesse übergeführt werden ( $\text{C}_3$  im Schema der Abb. 224/1). Unfertige Photosynthese-

produkte können also die „Kohlenhydratfabriken“, die Chloroplasten, verlassen und in den „Zellkraftwerken“, den Mitochondrien, zur Energiegewinnung verwendet werden.

Der Zusammenhang zwischen Assimilation und Dissimilation ist aber auch beim heterotrophen Organismus deutlich. Die Zerlegung von Stärke ist ein Dissimilationsprozeß, der im Endeffekt zu Kohlendioxid und Wasser führt; dieser Prozeß kann aber (etwa auf der Stufe der Glukose) unterbrochen werden und in die Synthese von Glykogen (Leberstärke) einmünden.

Der Übertritt von Zwischenprodukten der Photosynthese in das Atmungs geschehen wird dadurch erleichtert, daß beide Prozesse eine **Anzahl gemeinsamer Zwischenstoffe** besitzen. Dazu gehören beispielsweise Glycerinaldehyd und Glycerinsäure (2,3-Dihydroxypropanal und 2,3-Dihydroxypropansäure). Darüber hinaus sind eine ganze Reihe anderer Zwischenprodukte aus dem Kreisprozeß der Dunkelreaktion der Photosynthese auf Wegen des Kohlenhydratabbaus wiederzufinden, die nicht besprochen wurden.

Selbst die **Enzyme**, die an der Dunkelreaktion der Photosynthese beteiligt sind, kommen, von Ausnahmen abgesehen, auch in der Dissimilation vor; nur wirken sie in beiden Prozessen in entgegengesetzter Richtung (Glycerinaldehyd  $\longleftrightarrow$  Glycerinsäure; Reduktion  $\longleftrightarrow$  Oxydation). Da aber Photosynthese und Dissimilation in der Zelle räumlich voneinander durch die Membran der Chloroplasten getrennt sind, ist nicht ein und dasselbe Molekül eines Enzyms in beiden gegenläufigen Prozessen eingesetzt.

Ein weiterer Verknüpfungspunkt zwischen Photosynthese und Atmung ist das Kohlendioxid. Es kann sofort nach seiner Entstehung als Endprodukt der Atmung wieder assimiliert werden. Besonders wichtig ist das für eine Reihe dickfleischiger Pflanzen extrem trockener Standorte, die aus Gründen des Wassermangels ihre Spaltöffnungen (s. Abb. 195/1) überwiegend geschlossen halten müssen und deshalb unter chronischem Kohlendioxidmangel leiden (s. S. 196). Diese Pflanzen führen nachts nur eine Teilatmung durch, die auf der Stufe organischer Säuren stehen bleibt. Erst tagsüber, wenn das Sonnenlicht die Photosynthese ermöglicht, wird aus diesen Säuren durch Dekarboxylierung Kohlendioxid freigesetzt und gleich wieder assimiliert. So wird nächtlicher Kohlendioxidverlust vermieden.

77 In jedem Organismus gibt es ein **Gleichgewicht zwischen assimilatorischen und dissimilatorischen Prozessen**. Beim Wachstum überwiegt die Assimilation, beim Altern die Dissimilation. Das gilt für den ganzen Organismus, aber auch für einzelne Organe, wie zum Beispiel ein Laubblatt. Dieses beginnt schon längere Zeit vor dem herbstlichen Laubfall zu altern und durch Überwiegen dissimilatorischer Prozesse an Substanz zu verlieren.

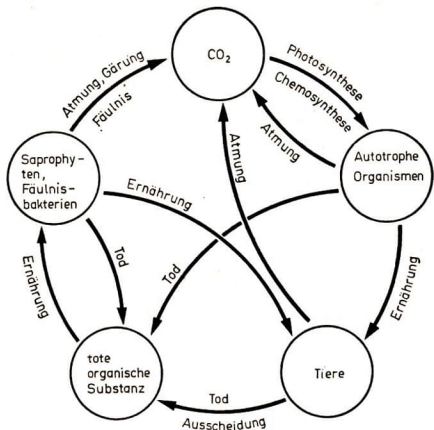
78

## Kreislauf des Kohlenstoffs in der Natur

Nicht nur in jedem einzelnen Lebewesen stehen die aufbauenden und abbauenden Prozesse in enger Verbindung miteinander; in der gesamten Natur befinden sich **Produktion und Verbrauch im Gleichgewicht**. Das läßt sich gut am Beispiel des Kohlenstoffs verfolgen.

Durch Photosynthese wird jährlich etwa 3 % des Kohlendioxidgehalts der Erdatmosphäre verbraucht (s. S. 200). In wenigen Jahrzehnten wäre der Kohlendioxidvorrat erschöpft, wenn das Kohlendioxid nicht wieder in die Atmosphäre zurückflösse. Die Atmung der höheren Tiere und Pflanzen schafft bei weitem nicht das Äquivalent für den photosynthetischen Kohlendioxid-Verbrauch, sondern zu etwa 90 % ist das riesige Heer der Bodenmikroben am gesamten Kohlendioxid-Ausstoß der Lebewesen der Erde

Abb. 219/1  
Kreislauf des Kohlenstoffs  
in der Natur



beteiligt. Im Verlaufe der Erdgeschichte hat sich ein solches Gleichgewicht zwischen Assimilation (Photosynthese und Chemosynthese) und Dissimilation (Atmung und Gärung) eingestellt, daß Kohlendioxidproduktion und -verbrauch einander aufwiegen und der Kohlendioxidgehalt der Atmosphäre konstant bleibt.

Auf diese Weise ist der Kohlenstoff einem ständigen Kreislauf unterworfen, der teilweise (nämlich soweit das Assimilationsprodukt in die Dissimilation geführt wird) nur die Atmosphäre und die Pflanze umfaßt, zum anderen Teil aber (soweit das Assimilationsprodukt als Baustoff verwendet wird) noch die tote organische Substanz und deren Rückführung in Kohlendioxid durch Saprophyten einschließt. Der vollständige, auch das Tierreich umfassende Kreislauf ist in Abbildung 219/1 wiedergegeben.

Die drei Gruppen von Lebewesen, die im Schema der Abbildung 219/1 enthalten sind, werden im Hinblick auf die organische Substanz auch als Erzeuger, Verbraucher und Zersetzer bezeichnet. **Erzeuger** sind die autotrophen Pflanzen und autotrophen Mikroorganismen. Zu den **Verbrauchern** gehören außer den Tieren auch die Parasiten aus dem Pflanzen- und Mikrobereich. **Zersetzer** sind vor allem Bakterien, daneben Pilze und schließlich eine Reihe von Bodentieren, die die Reste abgestorbener Organismen verwerten und mineralisieren (s. S. 112f.).

Wenn auch der Kohlenstoff während seines Kreislaufs in den verschiedensten Verbindungen auftritt, so geht doch dabei kein einziges Kohlenstoffatom verloren. Das ist eine deutliche Demonstration des Gesetzes von der **Erhaltung der Masse**.

79

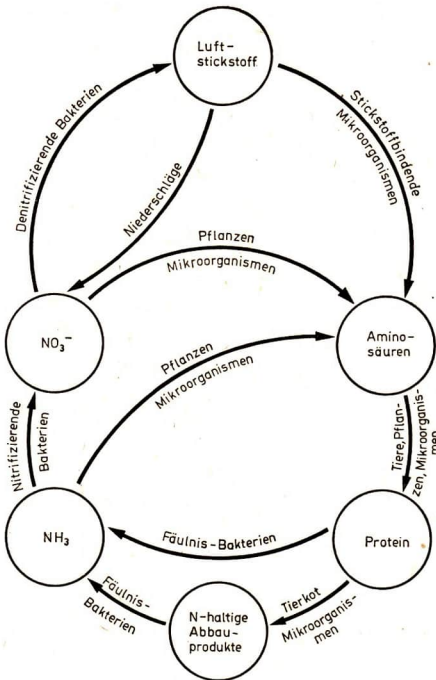
80

## Kreislauf des Stickstoffs in der Natur

Stickstoff ist in den Eiweißen und in den Nukleinsäuren enthalten; er hat für den Organismus besondere Bedeutung.



Abb. 220/1  
 Kreisläufe des Stickstoffs  
 in der Natur: kleiner Kreislauf  
 (ohne Luftstickstoff),  
 großer Kreislauf  
 (Luftstickstoff einbezogen)



Bausteine der Eiweiße sind die Aminosäuren. Die Eiweiße sind aus 20 verschiedenen Aminosäuren aufgebaut, deren jede viele Male in einem Eiweißmolekül enthalten ist. Jede Aminosäure enthält wenigstens eine Aminogruppe ( $-\text{NH}_2$ ).

Besonderes Interesse findet der Stickstoff auch deshalb, weil er bei intensiver Bodenbebauung zum Mangelfaktor für die Pflanze werden kann (Stickstoffdüngung). Die Erdatmosphäre enthält 80 % Stickstoff. Tier und höhere Pflanze sind praktisch von einem Meer aus Stickstoff umgeben – aber sie können diesen Stickstoff nicht verwerten. Der Kreislauf des Stickstoffs in der Natur ist in Abbildung 220/1 dargestellt.

Die höher entwickelte **Pflanze** sowie viele Mikroorganismen nehmen den Stickstoff in **anorganischer Form aus dem Boden** auf, wo er in gelöster Form im Bodenwasser vorliegt. Die bevorzugt aufgenommene Form sind die **Nitrat-Ionen** ( $\text{NO}_3^-$ ). Das Nitrat kann aber nicht unmittelbar verwertet werden; nach seiner Aufnahme in die Zelle wird es zunächst zu **Ammoniak** ( $\text{NH}_3$ ) **reduziert**. Das dabei verwendete Reduktionsmittel

ist (gebundener) Wasserstoff. In den Zellen der Pflanzen und Mikroorganismen wird Ammoniak dann an eine **organische Säure gebunden** (s. S. 223). Dabei entsteht eine **Aminosäure**, die den Stickstoff als Aminogruppe ( $-\text{NH}_2$ ) enthält. Man nennt diesen Vorgang der Überführung anorganischen Stickstoffs in organischen **Aminierung**.

Liegt der Stickstoff erst einmal in organischer Form vor, so kann er leicht von einer organischen Substanz an eine andere weitergegeben werden. So entstehen alle anderen Aminosäuren sowie eine Vielzahl anderer stickstoffhaltiger organischer Substanzen.

**Tiere** sind nicht zur Herstellung von Aminosäuren mit Hilfe anorganischen Stickstoffs in der Lage; sie sind darauf angewiesen, **Aminosäuren mit der Nahrung aufzunehmen**.

Alle Lebewesen können aus den relativ kleinen Aminosäuremolekülen die Riesenmoleküle (**Makromoleküle**) der Proteine aufbauen. Durch schrittweise Verknüpfung der Aminosäuren über die **Peptidbindung** entstehen zunächst Dipeptide (aus 2 Aminosäuren), dann Tripeptide (aus 3 Aminosäuren), später Polypeptide (aus bis zu 100 Aminosäuren) und schließlich **Proteine** (Eiweiße; Abb. 221/1 u. 221/2).

Ein Eiweißmolekül enthält wenigstens 100, meist aber viele Tausende von Aminosäurebausteinen. Bei der **Biosynthese der Proteine** kommt es darauf an, die Moleküle der 20 verschiedenen zur Verfügung stehenden Aminosäuren nicht in wahlloser, zufälliger Reihenfolge aneinanderzuknüpfen, sondern in einer ganz bestimmten Folge, die für jedes der zahllosen voneinander verschiedenen Eiweiße einer Zelle ganz genau festgelegt ist. Jedes der vielen Enzyme einer Zelle enthält einen anderen Proteinanteil, der durch seine **spezifische Aminosäurefolge** gekennzeichnet ist. Ein einziges „falsch“ eingebautes Aminosäuremolekül kann das ganze Enzym außer Funktion setzen. Die **Information** für die Aminosäurefolge jedes einzelnen Proteinmoleküls der Zelle ist im **Zellkern** erblich festgelegt, sie ist dort in der **DNS** gespeichert (s. S. 266).

In jeder lebenden Zelle werden die Eiweiße wieder abgebaut. Der gesamte Eiweißbestand (mit Ausnahme von Reserveeiweißen bei Pflanzen) unterliegt einer ständigen Er-

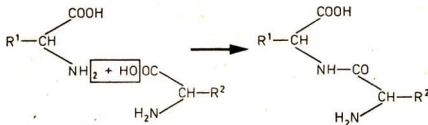


Abb. 221/1  
Verknüpfung von 2 Aminosäuremolekülen  
durch eine Peptidbindung zu einem Molekül Dipeptid

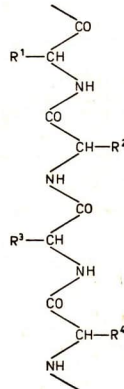


Abb. 221/2 Ausschnitt aus einem Eiweißmolekül (4 Aminosäurereste)

neuerung; besonders die Enzymproteine werden recht schnell wieder verbraucht. Bei diesem **Eiweißabbau**, der mit der hydrolytischen Spaltung in Aminosäuren beginnt, **wird der Stickstoff wieder frei**. Die **Pflanze** geht mit dem frei werdenden Stickstoff sehr „sparsam“ um und **verbraucht ihn wieder** bei der erneuten Synthese von Aminosäuren und Proteinen; zu einer Rückführung des organischen Stickstoffs aus der Pflanze in den Erdboden kommt es im wesentlichen nur über abgestorbene Pflanzen oder Pflanzenteile (Fallaub) oder auf dem Umweg über pflanzenfressende Tiere. Beim **Tier** hingegen, das als heterotrophes Lebewesen ständig große Eiweißmengen zu sich nimmt, hat der Proteinabbau das Übergewicht über die Proteinsynthese; daher findet eine intensive **Ausscheidung stickstoffhaltiger Abbauprodukte** statt. Diese Ausscheidung erfolgt vor allem im Harn und zwar in Form von **Harnstoff und Harnsäure**. Die Mikroorganismen, vor allem die heterotrophen, scheiden verschiedene stickstoffhaltige Abbauprodukte aus.

Beim Menschen wird fast der gesamte aus dem Eiweißabbau stammende Stickstoff in der Leber zu Harnstoff verarbeitet und als solcher durch die Nieren in den Harn ausgeschieden; nur geringe Mengen gelangen als Ammoniak in den Harn. Die im Harn des Menschen enthaltene Harnsäuremenge stammt aus dem Abbau der Nukleinsäuren und ist dementsprechend gering. Andere Tiere (z. B. Vögel) scheiden den gesamten Stickstoff als Harnsäure aus, auch den aus dem Eiweißabbau stammenden. Wieder andere (die meisten Säuger) scheiden gar keine Harnsäure aus, sondern oxydieren und decarboxylieren diese vorher zum Allantoin (Abb. 222/1).

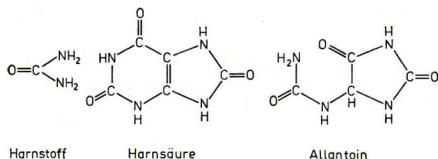


Abb. 222/1 Stickstoffhaltige Abbauprodukte aus dem Harn von Mensch und Tier

Schließlich gelangt der gesamte organische Stickstoff, ob durch Ausscheidung oder durch den Tod des Organismus, wieder in den **Boden** zurück. Jetzt setzt die Tätigkeit der **Saprophyten**, vor allem der **Fäulnisbakterien** („Zersetzer“), ein. Sie veratmen oder vergären die in den Boden kommenden stickstoffhaltigen Verbindungen, besonders die Proteine, und setzen dabei den Stickstoff in anorganischer Form, als **Ammoniak**, frei.

Das Ammoniak ist das Substrat der **nitrifizierenden Bakterien**, die wir bereits als Chemosynthese-Organismen kennengelernt haben (s. S. 199). Diese setzen die im Ammoniak enthaltene Energie durch Oxydation frei, betreiben damit ihre Chemosynthese und scheiden das Oxydationsprodukt als **Nitrat-Ion** wieder aus.

Damit ist der Kreislauf des Stickstoffs geschlossen (Abb. 220/1). Die Pflanzen können auch Ammoniak aufnehmen, und zwar als Ammonium-Ion, sie können ihren Stickstoffbedarf sogar durch Harnstoffaufnahme decken, aber ihre wichtigste und vorzugsweise genutzte Stickstoffquelle ist das Nitrat-Ion.

Den beschriebenen Kreislauf kann man auch als den „**kleinen**“ **Stickstoffkreislauf** bezeichnen. Dieser schließt den Luftstickstoff nicht ein. Daneben wird in geringem Umfang ein „**großer**“ **Stickstoffkreislauf** beschritten, der auch über den Luftstickstoff führt (Abb. 220/1). Der **Luftstickstoff** kann auf zwei Wegen in den Kreislauf ein-

geführt werden. Erstens entstehen in der Atmosphäre durch **elektrische Entladungen** (Gewitter) Stickoxide, die im Regenwasser gelöst die Erde erreichen und schließlich als Nitrat im Boden auftauchen. Zweitens gibt es **unter den Bakterien und den Blaualgen stickstoffbindende Arten**, welche die allen übrigen Lebewesen fehlende Fähigkeit besitzen, den Luftstickstoff in ihre organische Substanz einzubauen (s. S. 19).

Bei der Behandlung der Symbiose wurden bereits die stickstoffbindenden **Knöllchenbakterien** der Leguminosen genannt. Auch andere Pflanzen (z. B. Erlen) gehen eine Symbiose mit stickstoffbindenden Bakterien ein. Die meisten Stickstoffbinder leben aber **frei im Boden**. Die großen für die Stickstoffbindung notwendigen Energiemengen gewinnen sie, soweit sie heterotroph sind (Bakterien), durch intensive **Atmung oder Gärung**; die Veratmung von 1 g Kohlenhydrat liefert die Energie für die Bindung von 7 bis 18 mg Stickstoff. Soweit sie dagegen autotroph sind (Blaualgen), ist die Stickstoffbindung eine besondere **photosynthetische** Leistung, deren Energiebedarf durch das Licht gedeckt wird. Die wirtschaftliche Bedeutung der Stickstoffbinder ist beachtlich. Freilebende Stickstoffbinder können dem Boden jährlich 20 bis 40 kg Stickstoff je Hektar zuführen; die Leistung der symbiontischen Stickstoffbinder ist noch größer.

Die Rückführung von Stickstoff in die Luft geschieht durch **denitrifizierende Bakterien**. Das sind heterotrophe Organismen, die auch bei Sauerstoffmangel weiter atmen können: Dann benutzen sie statt Luftsauerstoff den Sauerstoff aus Nitraten zur Atmung. Nitrat wird dabei zu Stickstoff reduziert, der in die Luft entweicht. Denitrifizierende Bakterien kommen in Sümpfen und in feuchten Böden vor; denn diese sind schlecht durchlüftet und deshalb sauerstoffarm. Bei Staunässe werden denitrifizierende Bakterien eine Gefahr für den Ackerboden, weil sie ihm den für die Pflanze wichtigen Stickstoff entziehen.

## Übersicht über die Zusammenhänge im Grundstoffwechsel

In der lebenden Zelle kommen außerordentlich viele verschiedene organische Substanzen vor. Diese müssen alle im Stoffwechsel produziert werden. Dementsprechend ist der Stoffwechsel ungemein mannigfaltig. Eine Reihe der wichtigsten Stoffwechselprozesse, die allen Organismen eigen sind, faßt man zum Grundstoffwechsel zusammen. Zum **Grundstoffwechsel** gehören: Wasser- und Mineralstoffhaushalt, Stoffwechsel der Kohlenhydrate, der Fette und Eiweiße. Kohlenhydrat-, Fett- und Eiweißstoffwechsel sind eng miteinander verknüpft (Abb. 224/1).

**Zusammenhänge zwischen Kohlenhydrat- und Eiweißstoffwechsel.** Voraussetzung für die Biosynthese von Eiweißen ist die Reduktion des Nitrat-Ions zur Ammoniakstufe. Dafür ist **Wasserstoff** notwendig. Dieser wird **der Atmungskette entnommen**. Ein Teil des aus dem Atmungssubstrat kommenden Wasserstoffs wird dann von den Oxydoreduktasen nicht (wie bei der Atmung üblich) zum Sauerstoff transportiert, sondern zum Nitrat-Ion. So liefert der Abbau der Kohlenhydrate, ein Dissimilationsprozeß, die Voraussetzung für die Synthese der Proteine, einen Assimilationsprozeß.

Eine weitere Voraussetzung für die Biosynthese von Eiweißen ist das Vorhandensein organischer Säuren, an die das Ammoniak gebunden wird, wobei Aminosäuren entstehen. Solche **organischen Säuren werden dem Atmungsstoffwechsel entnommen**. Die Hauptrolle spielt dabei ein Zwischenstoff aus dem Säurezyklus, die  **$\alpha$ -Ketoglutar-säure** (2-Oxopentandisäure;  $C_5$  in Abb. 224/1). Durch Reaktion mit Ammoniak wird sie in die wichtige **Glutaminsäure** (2-Aminopentandisäure) umgewandelt (Abb. 225/1).

Glutaminsäure ist das erste Produkt der Aminierung (Überführung anorganischen Stickstoffs in organischen) und, durch Übertragung ihrer  $NH_2$ -Gruppe auf andere organische Säuren (Oxosäuren), das Ausgangsmaterial für die Synthese der übrigen Aminosäuren.



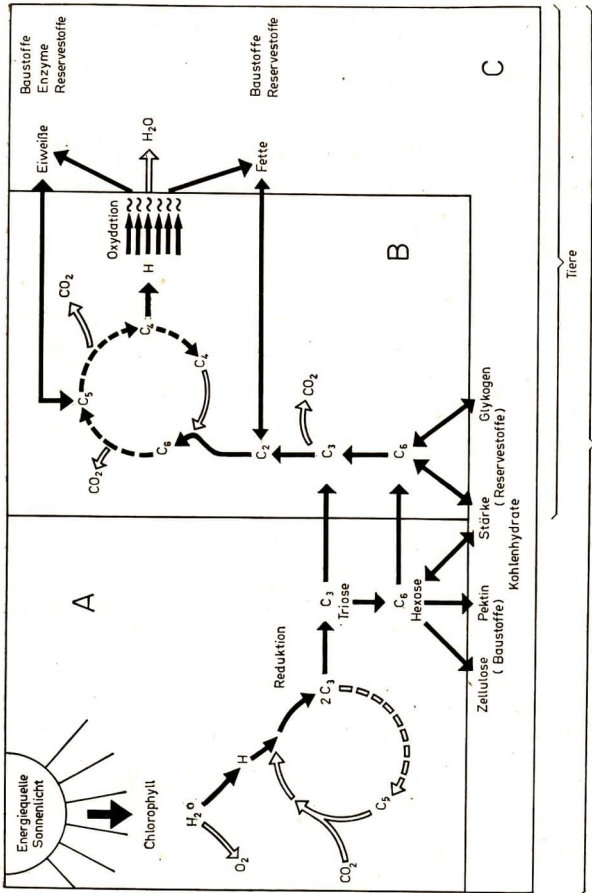


Abb. 224/1 Übersicht über die Zusammenhänge im Grundstoffwechsel. Die schwarzen Pfeile verfolgen den Weg der Energie. A Photosynthese, B Atmung, C Eiweiß-, Fett- und Polysaccharidstoffwechsel

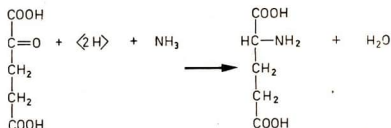


Abb. 225/1

Bildung von Glutaminsäure aus  $\alpha$ -Ketoglutarinsäure durch Aminierung

Die **Aminierung ist ein Reduktionsprozeß** (Abb. 225/1). Auch dabei stammt der Wasserstoff aus der **Atmungskette** (Pfeil im Schema der Abb. 224/1) – eine weitere Verbindung zwischen dem Stoffwechsel der Kohlenhydrate und dem der Proteine.

Der Vorgang der Aminierung der  $\alpha$ -Ketoglutarinsäure zeigt zwei wichtige Zusammenhänge. Erstens weist er auf die **Zentralstellung des Atmungsstoffwechsels** im gesamten Stoffwechselgeschehen hin. Nicht nur die  $\alpha$ -Ketoglutarinsäure, sondern auch viele andere Atmungs-Zwischenstoffe (z. B. der Azetylrest oder die Brenztraubensäure) werden aus dem Atmungsprozeß abgezweigt und dienen als Material für ganz andere, zum Teil sehr wichtige Stoffwechselprozesse. Zweitens ist die Aminierung der  $\alpha$ -Ketoglutarinsäure ein erneutes Beispiel für das **Ineinandergreifen von Dissimilation und Assimilation**: Aus einem Dissimilationsprozeß (Säurezyklus) wird ein Zwischenstoff entnommen und dient als Ausgangspunkt für einen Assimilationsprozeß (Proteinsynthese).

In grünen Pflanzenzellen nimmt außer dem Atmungsstoffwechsel auch der Photosynthesestoffwechsel eine solche Zentralstellung ein. Sowohl der Wasserstoff (z. B. für die Reduktion von Nitrat) als auch organische Zwischenstoffe (z. B. für die Synthese von Aminosäuren) können aus der Photosynthese abgezweigt werden.

(87)

**Zusammenhänge zwischen Kohlenhydrat- und Fettstoffwechsel.** Fette und Kohlenhydrate können einander bei der Ernährung ersetzen, sie können im Körper der Lebewesen ineinander umgewandelt werden. Kohlenhydratreiche Nahrung fördert die Fettbildung, umgekehrt liefern Fette ein äußerst energiereiches Atmungsmaterial. Etwa 80 % aller Pflanzen enthalten in ihren Samen Fette als Reservestoffe, da sie das **energiereichste Speichermaterial** darstellen. Das ist leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, daß in einer Fettsäure (Monokarbonsäure) nur in der Karboxylgruppe Sauerstoff enthalten ist, während ein Kohlenhydrat je C-Atom etwa ein Sauerstoffatom besitzt. Deshalb enthält die vollständige Oxydation von Fettsäuren weit mehr Oxydationsschritte (höherer Sauerstoff-Verbrauch) als die Oxydation von Kohlenhydraten. 1 g Fett liefert etwa 9,2 kcal, 1 g Kohlenhydrat etwa 4,0 kcal, 1 g Eiweiß etwa 5,7 kcal.

Fette sind **Ester** aus 1 Molekül Propantriol (**Glyzerin**) und 3 Molekülen Monokarbonsäure (**Fettsäure**). Zur **Biosynthese von Fetten** wird das Propantriol aus der **Glykolyse** entnommen, indem ein Triosemolekül zum Glycerinmolekül (Propantriolmolekül) reduziert wird. Umgekehrt wird beim **Abbau von Fetten**, der mit der hydrolytischen Spaltung (Verseifung) des Esters beginnt, das Propantriol zu Triose oxydiert und dann in die **Glykolyse** eingeführt.

Im Stoffwechsel der Fettsäuren spielt der Azetylrest, der als Bindeglied zwischen Glykolyse und Säurezyklus bekannt ist, die zentrale Rolle ( $\text{C}_2$  in der Abb. 224/1). Aus solchen **Azetylresten** werden die langen Kohlenwasserstoffketten der **Fettsäuremoleküle** aufgebaut (Pfeil in Abb. 224/1). Dabei muß der Sauerstoff der Azetylreste

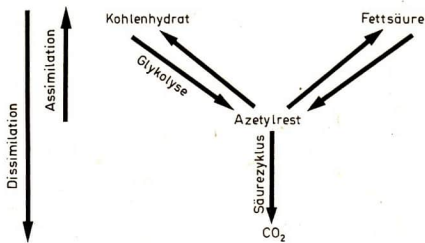


Abb. 226/1  
Zusammenhänge  
zwischen Kohlenhydrat- und  
Fettsäurestoffwechsel

durch Reduktionen entfernt werden; der dazu nötige Wasserstoff stammt wieder aus der Atmungskette (Pfeil in Abb. 224/1). Umgekehrt werden bei **Abbau der Fettsäuremoleküle** die Kohlenstoffketten durch schrittweise Oxydationen (Wasserstoffabspaltung!) in **Azetylreste** gespalten; der dabei freiwerdende Wasserstoff wird in die Atmungskette eingeführt. Die Azetylreste können dann im **Säurezyklus** veratmet oder aber (auf Umwegen) zur Herstellung von Kohlenhydraten verwendet werden. Die zentrale Bedeutung des Atmungsstoffwechsels sowie das **Ineinandergreifen von Dissimilation und Assimilation** bei Tier und Pflanze werden auch an diesem Beispiel noch einmal deutlich.

(88)

## Der Nebenstoffwechsel

Zwischenprodukte des Grundstoffwechsels liefern aber auch das Material für alle übrigen Stoffwechselprozesse, die als Nebenstoffwechsel zusammengefaßt werden. Manche Produkte des Nebenstoffwechsels kommen in riesigen Mengen vor, beispielsweise das Lignin, der Holzstoff der Pflanzen. Pflanzen haben einen besonders üppigen Nebenstoffwechsel. Viele Produkte des pflanzlichen Nebenstoffwechsels haben für den Menschen wirtschaftliche Bedeutung. **Ätherische Öle** werden als Duft- und Aromaspender, als Gewürze und Heilmittel benutzt (z. B. Lavendel, Rose, Wermut, Wacholder, Lorbeer, Zimt, Muskat, Kümmel, Dill, Fenchel, Petersilie, Kamille, Pfefferminze, Tee); **Alkaloide** werden vielfach in der Medizin angewandt (z. B. Koffein, Atropin, Morphin, Kodein, Kurare), sind aber auch Bestandteile gefährlicher Genußmittel und Rauschgifte (z. B. Nikotin, Opium, Haschisch); andere Produkte des pflanzlichen Nebenstoffwechsels finden industrielle Verwendung (z. B. **Harze, Kautschuk, Gerbstoffe**).

## Reiz- und Bewegungsphysiologie

### Reizbarkeit als Grundeigenschaft der lebenden Materie

Da die Umwelt der Lebewesen einem ständigen Wechsel unterliegt, kann jeder Organismus nur existieren, wenn er sich diesen Bedingungen anzupassen und mit ihnen aktiv auseinanderzusetzen vermag. Alle Lebewesen besitzen die Fähigkeit, Veränderungen ihrer Umwelt festzustellen. Mikroorganismen können beispielsweise auf Veränderungen des Substrats durch Abwandlungen des Stoffwechsels reagieren. Bewegliche

Formen zeigen einen Ortswechsel, wenn sie mit bestimmten chemischen Substanzen in Kontakt kommen. Diese Eigenschaft, auf Einflüsse der Umwelt mit einer Reaktion zu antworten, ist eine allgemeine Eigenschaft des Protoplasmas. Sie wird in der Regel als Reizbarkeit bezeichnet. Allerdings gibt es zwischen den verschiedenen Organismengruppen beträchtliche Unterschiede in ihrer Reizbarkeit. Bei den einzelligen Organismen erfolgen in der Zelle alle Teilvorgänge von der Aufnahme des Reizes bis zur Reaktion. Beim Vielzeller, vor allem beim Tier, haben sich im Verlaufe der Stammesgeschichte einzelne Zell- oder Gewebetypen auf bestimmte Teilfunktionen spezialisiert, so daß die Prozesse geordneter und schneller ablaufen.

Die Reizbarkeit umfaßt im wesentlichen folgende Vorgänge: den **Reiz**, die von ihm in einer Zelle ausgelöste **Erregung**, die **Weiterleitung der Erregung** und die sich anschließende **Reaktion**. ①

Alle Reize führen zu einer Veränderung des Energiegleichgewichts der beeinflussten Zelle. Dieser Vorgang kann auf sehr unterschiedliche Weise ausgelöst werden, so beispielsweise durch mechanische, thermische, optische, chemische oder auch osmotische Einwirkungen. Die dabei der Zelle zugeführte oder auch der Zelle entzogene Energiemenge ist in der Regel äußerst gering. So liefert beispielsweise das in eine Lichtsinneszelle gelangende Licht keineswegs die erforderliche Energie, die für die Erregung der Zelle gebraucht wird. Diese Energiemenge stammt in allen Fällen aus der Zelle selbst, ist also ein Ergebnis der Stoffwechselaktivität der vom Reiz beeinflussten Zelle.

Man teilt die verschiedenen Sinne nach der Unterschiedlichkeit von Reiz, Sinnesorgan und Empfindung ein. So unterscheidet man außer Gehör, Geruch, Gesicht und Geschmack den Tastsinn, den Warm- und Kaltsinn, den Schmerzsinne, den Sinn für die Empfindung der Körperlage und der Körperbeschleunigung sowie für die Stellung der Gliedmaßen.

Die Sinneszellen sind, wie alle erregbaren Elemente, für die verschiedensten Reize ansprechbar. Zumindest bei den höheren Tieren haben sie sich aber auf eine bestimmte Reizart spezialisiert, die als ihr **adäquater Reiz** bezeichnet wird. Beim adäquaten Reiz ist die Energiemenge, die zur Erregung der Sinneszelle führt, außerordentlich gering. Reize anderer Qualität müssen dagegen wesentlich energiereicher sein, um eine Erregung der Sinneszelle auszulösen. Die erforderliche Energiemenge ist bei ihnen meist beträchtlich höher als sie unter normalen physiologischen Bedingungen, das heißt im normalen Lebensraum des Tieres vorkommt. Damit ist die Gewähr dafür gegeben, daß eine Sinneszelle und auch das Sinnesorgan praktisch nur auf eine bestimmte Reizart anspricht. Wie weit die Spezialisierung der Sinneszellen gegangen ist, zeigt sich deutlich, wenn man die Energiemenge des adäquaten Reizes bestimmt, die gerade noch eine Erregung der Zelle herbeiführt. Dieser Grenzwert wird als **Reizschwelle** bezeichnet. Daraus ergibt sich auch die Bezeichnung eines **unterschwelligten Reizes**, der zu gering ist, um die Zelle zu erregen. Umgekehrt ist ein **überschwelliger Reiz** stärker als die zur Erregung erforderliche Mindestmenge, der **Schwellenreiz**.

Die Reizschwelle ist vor allem für verschiedene Sinne des Menschen bestimmt worden. So beträgt der für das Auge festgestellte Energieschwellenwert je nach der Wellenlänge des Reizlichtes 130 bis 260 mal  $10^{-12}$  erg. Beim Gehör liegt die Reizschwelle noch niedriger. Hier sind bei einer Tonfrequenz von 3200 Hz nur  $0,0005 \cdot 10^{-12}$  erg erforderlich. Eine verhältnismäßig hohe Reizschwelle hat demgegenüber der menschliche Tastsinn. Für das Auslösen einer Berührungsempfindung sind immerhin 0,02 bis 0,4 erg nötig.

Für die bestimmte **Energiemenge** des Schwellenreizes ist das Produkt aus Reizintensität und Reizdauer entscheidend. Ein kurzer, aber starker Reiz kann die Sinnes-



zelle ebenso erregen wie ein lange andauernder schwacher Reiz. Andererseits können auch zwei aufeinanderfolgende unterschwellige Reize summiert werden und damit das Überschreiten der Reizschwelle bewirken. Eine derartige **Reizsummation** tritt auch bei überschwelligem Reizen ein. Sie fehlt allerdings, wenn die Reize in sehr kurzem zeitlichem Abstand aufeinanderfolgen, durch die kurzzeitige Unerregbarkeit der Sinneszellen unmittelbar nach der Aufnahme eines vorausgehenden Reizes.

Von besonderer Bedeutung ist das Verhalten der Sinneselemente bei Dauerreizen. In der Regel ist die Wirkung des Reizes zu Beginn besonders stark, läßt dann aber mit zunehmender Reizdauer nach. Diese Erscheinung wird als **Adaptation** bezeichnet. Sie ist bei den verschiedenen Sinnesapparaten unterschiedlich ausgeprägt.

So zeigen die Blutdruckrezeptoren keine Adaptation. Sie werden bei gleichbleibendem Blutdruck gleichmäßig erregt und geben ständig Signale an das Zentralnervensystem ab. Ganz anders dagegen reagieren bestimmte Tasthaare, die in weniger als einer Sekunde vollständig adaptieren. Werden sie gereizt, so kommt es zunächst zur Erregung der Sinneszellen und der Abgabe von Signalen. Trotz gleichbleibendem Reiz nimmt aber die Frequenz der Signale sehr schnell ab, und sie fehlen bereits nach einer Sekunde. Die beiden angeführten Beispiele stellen Extremfälle dar. Die Mehrzahl der Sinneselemente adaptiert allmählich an Dauerreize und zeigt auch nach längerer Einwirkungszeit eine zwar verringerte, aber doch noch nachweisbare Erregung.

## Die Erregung

Als Erregung bezeichnen wir die typische Antwort eines erregbaren Systems auf einen äußeren oder inneren Reiz. Dabei bildet die Reizenergie den Anstoß zur Erregung, liefert aber nicht die erforderliche Energie. Prinzipiell sind alle Zellen erregbar. Einige Zell- und Gewebetypen der Tiere stellen besonders „erregbare Strukturen“ dar: das Nervensystem einschließlich der Sinneszellen sowie die Muskel- und Drüsenzellen. Alle diese Elemente haben im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung die Eigenschaft erworben, bereits auf sehr energiearme Reize zu reagieren.

Die bei der Erregung freiwerdende Energie der erregten Zelle wird aus Stoffwechselprozessen gewonnen. An der Zellmembran lassen sich charakteristische Erscheinungen feststellen. Zahlreiche Ionen sind zwischen Zellinnerem und der umgebenden Flüssigkeit ungleich verteilt. Dies führt zur Ausbildung von Potentialen, die auch elektrisch meßbar sind.

Eine derartige ungleiche Verteilung von Ionen zwischen dem Zellinneren und außen ist keine Besonderheit der genannten erregbaren Strukturen. Selbst die roten Blutkörperchen des menschlichen Blutes enthalten die Ionen in einer anderen Konzentration als sie im Blutplasma vorliegt. So besitzen sie beispielsweise eine geringere Konzentration an Natrium-Ionen, aber eine höhere Konzentration an Kalium-Ionen als das Blutplasma. Ein ähnliches Verhältnis zwischen Kalium- und Natrium-Ionen im Vergleich zur extrazellulären Flüssigkeit ist auch bei den meisten anderen Zellen festzustellen. Früher hatte man die Vorstellung, daß die Zellmembran wie ein feinmaschiges Sieb wirke und die Ionen je nach ihrer Größe leichter oder schwerer passieren ließe. Hiermit sollte auch die ungleiche Verteilung der Ionen erklärt werden. Diese Auffassungen haben sich eindeutig als falsch erwiesen. Die Zellmembran ist keineswegs ein passives, sondern vielmehr ein äußerst aktives Zellgebilde. Sie ist nur dynamisch zu verstehen. Für die ungleiche Verteilung der Ionen ist zwar auch eine unterschiedliche Durchlässigkeit der Membran von Bedeutung, bedeutsamer sind aber zweifellos aktive Vorgänge im Bereiche der Membran, die einen Transport bestimmter Ionen bewirken.

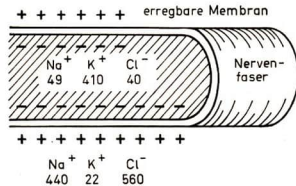
## Das Ruhepotential

Das mit der ungleichen Verteilung der Ionen im Zusammenhang stehende elektrisch meßbare Potential wird bei der nichterregten Zelle als **Ruhepotential** bezeichnet. Gleichzeitig spricht man von einer **Polarisation** der Membran.

Als Beispiel für die Polarisation einer Membran und das sich hieraus ergebende Potential seien die Verhältnisse an der Nervenfaser geschildert. Im Inneren der Faser, im Axoplasma, befindet sich etwa  $\frac{1}{10}$  der Natrium-, die zwanzigfache Menge der Kalium- und  $\frac{1}{14}$  der Chlorid-Ionen im Vergleich zum Außenmilieu (Abb. 229/1). An der derartig polarisierten Membran läßt sich ein Ruhepotential von 70 bis 80 mV messen. Wie Untersuchungen mit radioaktivem Natrium und Kalium gezeigt haben, treten ständig recht erhebliche Mengen beider Ionensorten durch die Membran hindurch. Da kein Ausgleich der vorhandenen Gradienten eintritt, muß ein aktiver Pumpmechanismus existieren, der die im Übermaß einwandernden Natrium-Ionen wieder hinausbefördert. Hierbei ist der hohe elektrochemische Gradient zu überwinden. Eine derartige „Natriumpumpe“ ist vermutlich bei der Mehrzahl der biologischen Membranen, die eine Abgrenzung von Zellen darstellen, vorhanden. Ob darüber hinaus auch andere Ionen, beispielsweise Kalium-Ionen, in der Ruhephase der Zellen aktiv durch die Membran transportiert werden, ist noch nicht geklärt.

Abb. 229/1

Vergleich der Ionenverteilung zwischen dem Inneren einer Nervenfaser und dem Außenmilieu.  
Angabe in m Mol/L



Die Polarisation biologischer Membranen ist eine der wichtigsten Voraussetzungen für die Erregbarkeit der Zellen. Die sich im Ruhepotential äußernden Ionengradienten können nur durch ständig wirksame aktive Transportvorgänge aufrechterhalten werden, deshalb benötigt die Zelle hierfür eine beträchtliche Energiemenge. Da diese Energie aus dem Zellstoffwechsel stammt, muß man mit einer unmittelbaren Abhängigkeit des Membranpotentials vom Stoffwechsel rechnen. Das wird durch zahlreiche Beobachtungen bestätigt. So sinkt das Membranpotential einer Nervenfaser bis auf Null ab, wenn der Nerv in eine Stickstoffatmosphäre gebracht wird. Hier fehlt der Sauerstoff für die wichtigsten energieliefernden, in den Mitochondrien vor sich gehenden Stoffwechselprozesse. Bringt man einen derartig behandelten Nerv wieder in sauerstoffhaltige Umgebung, so kommt es wieder zur Repolarisation der Membran, und das Ruhepotential stellt sich wieder ein. Alle diese Ruhepotentiale sind dadurch gekennzeichnet, daß das **Zellinnere** eine **negative**, das **Zelläußere** eine **positive Ladung** zeigt.

## Die Grundformen elektrischer Erscheinungen bei der Erregung

Im Zusammenhang mit der Erregung von Sinnes-, Nerven- oder Muskelzellen lassen sich zwei Grundtypen elektrischer Erscheinungen beobachten: Die **abgestuften örtlichen Erregungen** und die **explosiven fortgeleiteten Erregungen**. Die abgestuften örtlichen Erregungen sind beispielsweise für die meisten Sinneselemente charakteri-

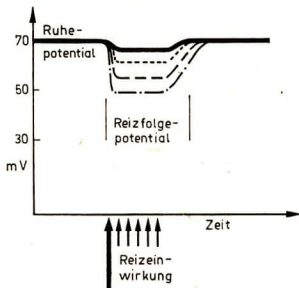


Abb. 230/1  
Schematische Darstellung der Reizfolgepotentiale eines Spannungsrezeptors bei gleichlangen aber unterschiedlich starken Reizen (— = schwach, - - - = stark)

explosive Erregung auch als „Impuls“ bezeichnet, der sich im **Aktionspotential** zeigt.

Wird das Ruhepotential der Sinneszelle eines Spannungsrezeptors um mehr als 10 mV depolarisiert, so reicht die vom erregten Membranbereich ausgehende Veränderung des elektrischen Feldes aus, um in den dazu fähigen Membranbezirken eine explosive Erregung auszulösen. Das erfolgt im allgemeinen am Ansatzteil des Neuriten am Zellkörper der Nervenzelle (Abb. 230/2). Nur wenn das abgestufte Potential einen bestimmten Schwellenwert überschreitet, reicht es aus, um eine explosive Erregung, den Impuls beziehungsweise das **Aktionspotential**, auszulösen. Dieses ist ein Vorgang, der immer in einheitlicher Weise abläuft, eine typische Alles- oder Nichts-Reaktion. Immer wenn der Schwellenwert überschritten wird, kommt es unabhängig von der Größe des Reizes zu einem gleichartigen Aktionspotential.

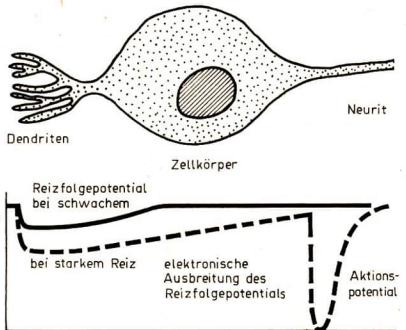


Abb. 230/2  
Schema der Zuordnung elektrischer Vorgänge zu bestimmten Teilen der Sinnes- oder Nervenzelle

## Das Aktionspotential

Jeder Nervenimpuls ist die Summe physikalischer und chemischer Vorgänge, die mit der Weiterleitung eines Signals entlang der Nervenfaser verbunden sind. Dabei entspricht die Faser hinsichtlich ihres Aufbaus annähernd einem Kabel, dessen Kern einen geringen, dessen Hülle aber einen hohen Widerstand besitzt und das sich in einem Medium von niedrigem Widerstand befindet. Der Nervenimpuls und seine Leitung in der Faser entsprechen aber keineswegs dem Stromfluß in einem elektrischen Leiter. Das zeigt sich schon an der Geschwindigkeit der Leitung, die viel geringer ist als die Geschwindigkeit des elektrischen Stromes (300 000 km/sec). Außerdem pflanzt sich der Nervenimpuls selbständig fort und zeigt keine Verringerung mit zunehmendem Abstand von seinem Ursprungsort. Weiterhin ist die erregte Membran kurze Zeit nicht für einen neuen Reiz ansprechbar. Der Nervenimpuls ist eine Alles- oder Nichts-Reaktion, was ihn gleichfalls von den Verhältnissen in einem passiven elektrischen Leiter unterscheidet.

Wie Messungen mit radioaktiven Substanzen ergeben haben, ist die Bildung des Aktionspotentials mit einem schnellen Transport bestimmter Ionen durch die Membran hindurch verbunden. Offensichtlich wird die Membran schlagartig für diese Ionen durchlässig, während sie anderen Ionen gegenüber kaum Veränderungen in der Durchlässigkeit zeigt. Wie schnell alle diese Prozesse ablaufen müssen, geht daraus hervor, daß die Bildung des Aktionspotentials bei der Nervenfaser weniger als 1 ms benötigt. Die Repolarisierung der Membran bis zur Herstellung des Ruhepotentials erfordert ungefähr 3 ms (Abb. 231/1). Bei der Entstehung des Aktionspotentials ist nach einer kurzen Latenzphase ein sehr schneller **Einstrom von Natrium-Ionen** von außen durch die Membran hindurch ins Innere zu beobachten. Da ja das Ruhepotential sehr entscheidend durch die ungleiche Verteilung der Natrium-Ionen – außen etwa zehnmal mehr als innen – bestimmt wird, geht mit dem Natriumeinstrom eine Depolarisierung der Membran einher, die sich in dem steilen Aktionspotential äußert. Dieser Natriumeinstrom erfolgt mit einer so hohen Geschwindigkeit, daß er nicht nur mit einer erhöhten Durchlässigkeit der Membran und dem sich hierbei ergebenden Ausgleich des Konzentrationsgefälles erklärt werden kann. Vielmehr ist ein besonderes **Natriumtransportsystem** vorhanden, welches offenbar bei der Reizung der Membran aktiviert worden ist. Dieses Trägersystem ist aber nur sehr kurze Zeit, nicht einmal 1 ms aktiv, dann

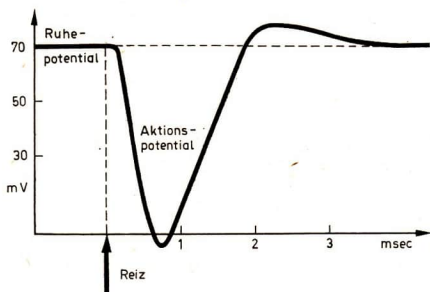


Abb. 231/1  
Verlauf  
eines Aktionspotentials



wird es wieder inaktiviert. Nunmehr beginnt die im Zusammenhang mit dem Ruhepotential bereits genannte Natriumpumpe, die ins Innere eingedrungenen Natrium-Ionen wieder durch die Membran hindurch hinauszuschaffen. Ungefähr zu dem Zeitpunkt, in dem die Inaktivierung des Natriumtransportsystems wirksam wird, läßt sich ein **Ausstrom von Kalium-Ionen** aus dem Inneren der Faser nach außen feststellen. Er erfolgt wesentlich langsamer als der vorausgehende Natriumeinstrom und überdauert die Transportprozesse der Natrium-Ionen erheblich. Schließlich setzt auch hier wieder ein Rücktransport der Kalium-Ionen ins Innere ein, so daß das ursprüngliche Ruhepotential wieder erreicht wird. Da die Verschiebung der Kalium-Ionen beträchtlich geringer ist als die der Natrium-Ionen, wird das Aktionspotential in erster Linie durch den Transport der Natrium-Ionen bestimmt. Bekanntlich ist beim Ruhepotential das Zelläußere gegenüber dem Inneren positiv. Wird nun die Membran im Zusammenhang mit dem Entstehen des Aktionspotentials stark depolarisiert, so kommt es annähernd zu einem Ausgleich der Ladungsverhältnisse zwischen außen und innen. Gleichzeitig wird aber der **erregte Membranbereich negativ gegenüber den Nachbarbezirken**, wenn die Messung an der Außenseite der Membran erfolgt. Man kann also durch das Anlegen von Elektroden auf die Membran einer Nervenfasers die Bildung des Aktionspotentials sowie die Repolarisierung der Membran ohne Schwierigkeiten verfolgen. Hierzu verwendet man vorwiegend Katodenstrahloszillographen mit geeigneten regelbaren Verstärkern.

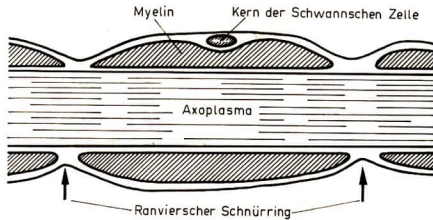
- ⑩ Der Nervenimpuls ist die Summe verschiedener physikalischer und chemischer Vorgänge. Hierzu gehören in erster Linie die spezifische Änderung der Membrandurchlässigkeit, der schnelle Einstrom von Natrium-Ionen und ihr Rücktransport durch die Natriumpumpe. Diese sowie zahlreiche weitere Prozesse laufen nur unter Zufuhr von Energie ab. Die Energie entstammt dem Stoffwechsel der Zelle.
- ⑪

## Die Erregungsleitung

Tritt im Verlaufe einer Nervenfasers an einem beliebigen Punkt eine explosive Erregung der Membran auf, so pflanzt sich der Impuls von seinem Entstehungsort in beiden Richtungen fort. Unter normalen physiologischen Bedingungen leitet die Faser aber immer nur in einer Richtung, da die Erregungen stets von einem Ende der Faser kommen. Die über die Fasermembran verlaufende Erregungswelle ist niemals zur Umkehr befähigt, da auf die Erregung eine Phase folgt, in der die Membran kurzzeitig nicht erregbar ist.

Die explosive Erregung unterscheidet sich von der örtlichen abgestuften Erregung unter anderem darin, daß sie aktiv fortgeleitet wird. Bereits seit langem herrschte die Vorstellung, daß diese Erregungsleitung eng mit dem Auftreten örtlicher Ausgleichsströmchen zwischen erregtem und unerregtem Bereich verknüpft sei. Tatsächlich kommt es zu einem elektrischen Ausgleich zwischen der erregten, depolarisierten Stelle der Membran und dem Nachbarbereich. Hierbei wirken die Ausgleichsströmchen auf die benachbarte Membran als elektrischer, depolarisierender Reiz. Er löst in dieser Membranstelle eine starke Depolarisierung mit der Bildung des Aktionspotentials aus. Das führt seinerseits erneut zum Auftreten von Ausgleichsströmchen mit dem nachfolgenden Membranbereich. Dieser wird damit elektrisch gereizt, es folgt die Depolarisierung mit dem Aktionspotential. Es handelt sich also um eine Kette von gleichartigen Prozessen, von denen immer jeder zugleich den Anstoß für die Bildung des nachfolgenden gibt. Daraus ergibt sich die aktive Leitung der explosiven Erregung entlang der Membran.

Abb. 233/1  
 Schema der Bauverhältnisse  
 einer markhaltigen  
 Nervenfaser



Dieser Prozeß der Erregungsleitung vollzieht sich nur, wenn die Membran entlang der Faser einen einheitlichen Aufbau besitzt wie bei den marklosen oder markarmen Fasern. Bei den **markhaltigen** Nervenfasern der Wirbeltiere ist eine Myelinscheide ausgebildet, die durch die Ranvierschen Schnürringe unterbrochen ist (Abb. 233/1). Die Myelinscheide wirkt wie ein hochwertiger Isolator. Damit ist die Membran nur am Schnürring, wo dieser Isolator fehlt, elektrisch reizbar. Nur hier kann eine Depolarisierung der Membran, eine explosive Erregung und das Aktionspotential auftreten. Dies äußert sich in der **sprunghaften Erregungsleitung**.

Sie geht in folgender Weise vor sich: Kommt es an einem Schnürring zur explosiven Erregung, so sucht sich der mit dem Aktionspotential zusammenhängende Ionenstrom einen Ausgleich. Er kann aber die benachbarten Membranbereiche, die von der Markscheide (Myelinscheide) umgeben sind, nicht durchqueren. Daher muß er als Längsstrom das Axon durchlaufen, bis er am nächsten Schnürring eine Austrittsstelle findet. Erst dann kann er über den Außenleiter den Ausgleich zur Ursprungsstelle herbeiführen. Gleichzeitig wird die Membran des Schnürrings, an dem der Strom nach außen gelangt ist, durch diesen depolarisiert, was zum Entstehen einer explosiven Erregung führt. Nun vollzieht sich hier der gleiche Prozeß wie am vorausgehenden Schnürring. Der mit dem Aktionspotential verbundene Ionenstrom breitet sich längs des Axons bis zum nächsten Schnürring aus, tritt durch die Membran ins Außenmedium hindurch und reizt dabei gleichzeitig die Membran. Diese ihrerseits wird depolarisiert und kommt in explosive Erregung. So springt die Erregung von Schnürring zu Schnürring fort. Da die zwischen den Schnürringen liegenden Abschnitte mit einer einfachen elektrischen Leitung überwunden werden, ist die sprunghafte Erregungsleitung schneller als die Erregungsleitung bei marklosen Fasern. Hinzu kommt eine nicht unerhebliche Energieeinsparung, da nur die Membranbereiche am Schnürring erregt werden. Eine Übersicht über verschiedene Geschwindigkeiten der Erregungsleitung gibt die Tabelle auf Seite 234.

Die außerordentlich geringe Geschwindigkeit der Erregungsleitung bei Pflanzen erklärt sich daraus, daß diese keine besonderen Strukturen hierfür entwickelt haben. In der Regel handelt es sich nur um eine Weitergabe von Wachstumsstoffen von Zelle zu Zelle. Nur in Fällen, in denen Leitungsbahnen für den Transport derartiger Stoffe genutzt werden, wird eine etwas höhere Geschwindigkeit erreicht. Daß die Mechanismen der Erregungsleitung bei Pflanzen denen bei Tieren durchaus unähnlich sind, zeigt sich auch darin, daß die Leitungsgeschwindigkeit bei Pflanzen von der Reizintensität abhängt. So kann man beispielsweise bei der Mimose durch eine kräftige Verstärkung des Reizes die Geschwindigkeit der Erregungsleitung auf etwa das Zwanzigfache erhöhen. Demgegenüber bleibt bei Tieren die Leitungsgeschwindigkeit einer bestimmten Nervenbahn immer gleich, unabhängig von der Stärke des Reizes, der zur Ausbildung der Erregung geführt hat.

## Geschwindigkeit der Erregungsleitung

Art	Gewebe bzw. Organ	Mittlere Geschwindigkeit $\text{m s}^{-1}$
Teichmuschel	Nerv	0,05
Regenwurm	Bauchmark	0,4
Hummer	Schnerv	9
Frosch	Skelettmuskel	3
Frosch	Ischiasnerv	25
Pferd	marklose Fasern	8
Pferd	markhaltige Fasern	30
Mensch	Skelettmuskel	10
Mensch	markhaltige Nerven	80 bis 100
Hafer	Keimscheide (Lichtreiz)	sehr klein
Hafer	Wurzeln (Schwerkraftreiz)	etwa $5 \cdot 10^{-6}$ ( $0,000\,005 = 0,005 \text{ mm s}^{-1}$ )
Zaunröbe	Ranken	$7 \cdot 10^{-5}$ ( $0,000\,07 = 0,07 \text{ mm s}^{-1}$ )
Sonnentau	Randentakel	$1,4 \cdot 10^{-4}$ ( $0,000\,14 = 0,14 \text{ mm s}^{-1}$ )
Mimose	Blätter	$10^{-2}$ bis $10^{-1}$ ( $0,01$ bis $0,1 = 10$ bis $100 \text{ mm s}^{-1}$ )

## Die Erregungsübertragung

Die Übergangsstellen von einem Neuron – der Nervenzelle mit allen ihren Fortsätzen – auf das nächste oder auf den Muskel beziehungsweise ein anderes Erfolgsorgan werden als **Synapsen** bezeichnet. Die Synapsen sind äußerst wichtige Punkte im Nervensystem. Sie sind besonders anfällig für chemische und pharmakologische Einwirkungen. Von den Synapsen ist abhängig, ob die betreffende Erregung zu einer Erregung des nachfolgenden Elements führt oder nicht. Die Weitergabe der Erregung vor allem bei den Synapsen im Zentralnervensystem ist keinesfalls die Regel; eine Erregung des nachfolgenden Neurons kommt vielmehr nur zustande, wenn mehrere Erregungen gleichzeitig am selben Neuron eintreffen. Man kann die Synapsen als die **strategisch wichtigsten Punkte des Nervensystems** bezeichnen.

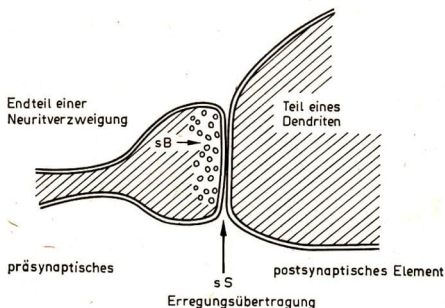


Abb. 234/1  
Schema einer Synapse  
(s B = synaptische Bläschen  
im präsynaptischen Element  
mit chemischer  
Überträgersubstanz,  
s S = synaptischer Spalt)

Die Erregung wird in der Regel chemisch von einem Neuron auf das nachfolgende Element übertragen. Es werden von den Ausläufern der einen Zelle beim Eintreffen einer Erregung besondere Stoffe, zum Beispiel **Azetylcholin** oder **Noradrenalin**, abgegeben, die zur Reizung der benachbarten Membran der nachfolgenden Zelle führen (Abb. 234/1). Diese Membran reagiert je nach der Stoffmenge, also je nach der Intensität des Reizes, mit einer mehr oder weniger stark abgestuften örtlichen Erregung. Diese wiederum führt beim Überschreiten eines Schwellenwertes zur Ausbildung einer explosiven, fortgeleiteten Erregung, also dem Impuls mit dem Aktionspotential. Die Aufeinanderfolge dieser Prozesse faßt Abbildung 235/1 noch einmal schematisch zusammen.

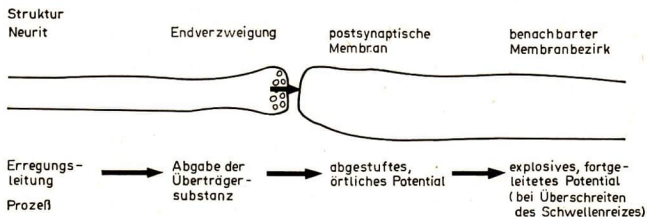


Abb. 235/1 Schema der Erregungsübertragung

## Die Reaktion

Am Ende der **Reizkette**, die sich aus **Reiz**, **Erregungsbildung** und **Erregungsleitung** zusammensetzt, steht die Beantwortung des Reizes, die **Reaktion**. Je nach der Entwicklungshöhe des jeweiligen Organismus verfügt dieser nur über eine geringe oder aber über eine Vielzahl von Reaktionsmöglichkeiten. So zeigen beispielsweise Amöben unabhängig von der Art des Reizes meist eine gleichartige Reaktion. Sie ziehen ihre Scheinfüßchen ein, gleichgültig, ob sie mechanisch, chemisch oder durch Strahlung gereizt werden. Im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung und der zunehmenden Differenzierung der Zellen und Gewebe hat die Anzahl der Reaktionsmöglichkeiten außerordentlich zugenommen. Hochentwickelte Tiere zeigen je nach der Reizart völlig unterschiedliche Reaktionen. Diese äußern sich vielfach in Änderungen des Stoffwechsels, Formveränderungen oder Bewegungen.

### Formveränderungen als Reizreaktion

In Beantwortung eines Reizes zeigen Amöben eine Formveränderung. Sie strecken bei Zugabe schwacher Basen ihre Scheinfüßchen in Richtung auf die zugegebene Substanz aus. Umgekehrt reagieren sie, wenn die Konzentration höher ist.

Auch bei Pflanzen sind Abweichungen von der normalen Gestalt als Antwort auf Reize zu beobachten. Im Keller austreibende Kartoffeln bilden beispielsweise lange, blattlose Sprosse. Diese Formänderungen bei Pflanzen sind stets mit Wachstumsvorgängen verbunden und erfolgen daher sehr langsam.



## Die Reizbeantwortung bei Tieren

Die auffälligste Form der Reizbeantwortung bei Tieren ist die Bewegung. Es kommt zu einer aktiven Fortbewegung oder zu Körperbewegungen am Ort. Bei all diesen Bewegungen treten besondere kontraktile Elemente in Aktion. Sie sind vor allem bei der Muskelbewegung deutlich zu erkennen.

**Plasmabewegungen.** Eine Strömung des Plasmas wurde in nahezu allen Zelltypen nachgewiesen. Sie vollzieht sich in vielen tierischen Zellen so langsam, daß sie nur mit Hilfe der Zeitraffung erkennbar wird. In einigen Zellen ist sie dagegen unmittelbar unter dem Mikroskop zu beobachten und vielfach auch mit einer Ortsbewegung der Zellen verbunden. Zu diesem Zelltyp gehören beispielsweise die weißen Blutkörperchen der Wirbeltiere sowie die verschiedensten, meist als Amöbozyten oder auch Wanderzellen bezeichneten Zellformen unterschiedlicher Tierstämme. Sie sind besonders dort, wo kein eigenes Kreislaufsystem vorhanden ist, für den Stofftransport im Körper von Bedeutung. Dagegen dient die Plasmabewegung der Amöben vorwiegend der Ortsveränderung und der Nahrungsaufnahme, sie läßt sich hier auch besonders gut beobachten (Abb. 236/1).

16

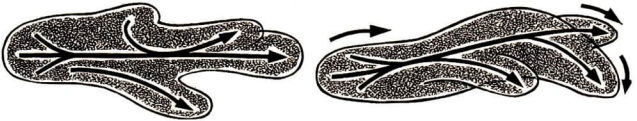


Abb. 236/1 Plasmabewegung bei einer nackten Amöbe

**Die Flimmerbewegung.** Bewegungen, die auf die Tätigkeit von Zellfortsätzen (Flimmern) zurückzuführen sind, treten bei den verschiedensten Organismengruppen auf. Zahlreiche Bakterien und Flagellaten bewegen sich mit ihren **Geißeln**, die Wimperntierchen und kleinen Bachstrudelwürmer mit Hilfe ihrer **Wimpern** fort. Eine Bewimperung tritt vielfach auch als Auskleidung von Körperhohlräumen oder Kanälen auf, da hierdurch der Transport der Inhaltsstoffe ermöglicht wird (Kiemenkorb, Darm, Luftröhre, Ausscheidungsorgane, Abb. 236/2, 236/3 u. 237/2).

Untersuchungen mit dem Elektronenmikroskop haben in den letzten Jahren ergeben, daß alle Geißeln und Wimpern sowie die Schwanzfäden der männlichen Samenzellen (Spermatozoen) einen **einheit-**

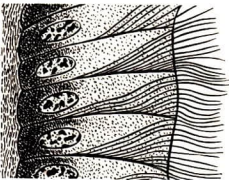


Abb. 236/2  
Flimmerzellen  
aus dem Lebergang einer Schnecke

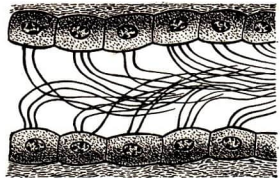
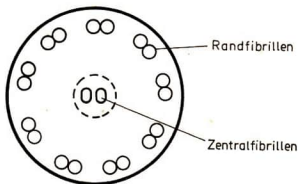


Abb. 236/3  
Flimmerzellen  
aus dem Nierenkanal eines Schwanzlurchs

Abb. 237/1

Schematischer Querschnitt durch eine Wimper oder Geißel



lichen Aufbau besitzen. Immer wieder wird ein Paar zentral gelegener Fibrillen von neun Paaren randständig in Form eines Zylinders angeordneter Fibrillen umgeben. Diese Einheitlichkeit des Aufbaues von den Bakterien bis zum Menschen kann als eine erneute Bestätigung der gemeinsamen Entwicklung aller Lebewesen unseres Planeten angesehen werden (Abb. 237/1).

Die Bewegungen der Flimmern sind mannigfaltig. Man unterscheidet Ruder-, Schlängel- und Rotationsbewegungen. Besonders Geißeln sind zu mehreren Bewegungs-

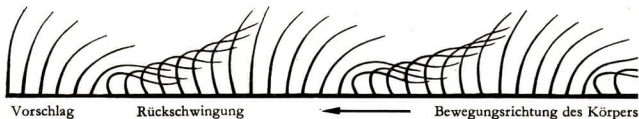


Abb. 237/2 Wimperschlag eines Pantoffeltierchens

typen befähigt. Wimpern vollführen dagegen meist Ruderbewegungen in einer Ebene. Auf einen raschen Schlag folgt hierbei ein langsames Aufrichten der Flimmern (Abb. 237/2). Die Effektivität der Flimmerbewegung läßt sich beispielsweise an der Bewegungsgeschwindigkeit eines Pantoffeltierchens ermessen. Es bewegt sich in der Minute etwa 6 cm vorwärts, in jeder Sekunde etwa das Fünffache seiner eigenen Länge.

Während die Wimpertierchen sowohl die Schlagintensität als auch die Schlagrichtung ihrer Wimpern ändern können, trifft das für die Wimperepithelien der vielzelligen Tiere meist nicht zu. Hier schlagen die Wimpern ständig mit gleichbleibender Stärke und Richtung. Sie werden durch das Nervensystem nicht beeinflusst.

Der Schlag einer Wimper wirkt als Reiz für die benachbarte, so daß ein wellenartiger Wimpernschlag zustandekommt.

**Die Muskelbewegung.** Muskelzellen sind bei nahezu allen mehrzelligen Tieren ausgebildet. Nur bei den Schwämmen fehlen sie, allerdings sind auch hier kontraktile Elemente vorhanden.

**Die Muskelkontraktion.** Werden Muskeln erregt, so kontrahieren sie sich. Unter normalen Bedingungen erfolgt die Reizung des Muskels von besonderen motorischen Nervenfasern aus. Durch Abgabe von chemischen Überträgersubstanzen wird die Erregung auf den Muskel übertragen. Dabei gelten die gleichen Gesetzmäßigkeiten wie bei den Synapsen (s. S. 234).

Unter experimentellen Bedingungen wird der Muskel in der Regel elektrisch gereizt, da hier die Verhältnisse besonders übersichtlich sind. Vom Reiz bis zum Beginn der Kontraktion vergeht eine kurze Zeitspanne, die Latenzzeit. Beim quergestreiften Muskel beträgt sie 0,001 bis 0,01 s. Die darauf einsetzende Kontraktion hat eine je nach dem

(17)

(18)

Muskel sehr unterschiedliche Zeitdauer zwischen 0,01 und etwa 1 s. Dann erschlafft der Muskel wieder und erreicht seine Ausgangsspannung. In der Kontraktionsphase ist der Muskel meist gegenüber einer weiteren Reizung unempfindlich.

Folgen Einzelreize in größerem zeitlichen Abstand aufeinander, so wird jeder von ihnen mit einer Einzelsuckung des Muskels beantwortet. Verkürzt man den Abstand zwischen den Reizen, so erreicht man schließlich einen Zeitpunkt, in dem der Muskel sich erneut kontrahiert, bevor er nach dem vorausgehenden Reiz erschlafft ist. Hierbei kommt es zu einer Überlagerung der verschiedenen Kontraktionen (Abb. 238/1). Verringert man die Abstände zwischen den Reizen weiter, so verschmelzen die Einzelsuckungen zur **Dauerkontraktion**. Eine derartige, langanhaltende Kontraktion, die durch die Summierung vieler Einzelreize zustandekommt, wird als **Tetanus** bezeichnet. Die meisten Muskelkontraktionen der Skelettmuskulatur sind solche tetanischen Kontraktionen. Echte Einzelsuckungen sind dagegen selten (z. B. einige Reflexzuckungen).



Abb. 238/1  
Aufzeichnung verschiedener Kontraktionsformen eines Muskels. Links bei drei einzelnen Reizen mit großem zeitlichem Abstand, Mitte bei einer Reizserie von 20 Reizen in der Sekunde, rechts bei 50 Reizen in einer Sekunde (die untere Linie zeigt die Reizmarkierung)

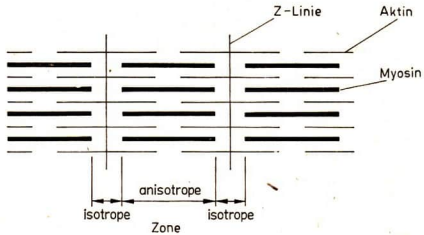
Unter **Tonus** versteht man einen anhaltenden Spannungszustand der Muskulatur. Es sind zwei Typen des Tonus zu unterscheiden, der **tetanische Tonus** und der **Dauertonus**. Der **tetanische Tonus** entsteht beispielsweise in der Skelettmuskulatur durch kontinuierlich vom Nervensystem eintreffende Erregungen. Dadurch sind bei vielen Muskeln zu jedem Zeitpunkt einige wenige Fasern erregt. Sie werden sofort danach durch andere Fasern abgelöst. So setzt sich der äußerlich gleichmäßige Spannungszustand in Wirklichkeit aus einer Vielzahl von Einzelsuckungen stets nur weniger Elemente des Muskels zusammen. Dieser Muskeltonus ist beim gesunden und körperlich kräftigen Menschen höher als beim kranken und schwachen, was sich in der Körperhaltung deutlich äußert. Der Unterkiefer wird auch durch den Tonus der Kaumuskeln gehalten. Läßt der Tonus nach, so sinkt der Unterkiefer herab (Schlaf).

Der **Dauertonus** ist eine gleichmäßige Verkürzung, die vorwiegend bei der glatten Muskulatur vorkommt. Hier sind keine ständig vom Nerven kommenden Erregungen erforderlich. Die Spannung stellt sich vielmehr automatisch gegen einen Innendruck (z. B. bei Hohlmuskeln) ein. Die Magenmuskulatur zeigt eine annähernd gleichbleibende Spannung unabhängig vom Füllungszustand des Magens. Ähnliche Verhältnisse gelten auch für die übrige Darmmuskulatur, aber auch für die Muskeln zahlreicher „hohlorganiger“ Tiere (z. B. Ringelwürmer, Seegurken). Ein Vorteil des Dauertonus gegenüber dem tetanischen Tonus liegt darin, daß für die Erhaltung eines gleichbleibenden Spannungszustandes wesentlich weniger Energie benötigt wird.

Die Kontraktion im Muskel ist in erster Linie mit Veränderungen bestimmter **Muskel-eiweiße** (Aktin, Myosin) unter gleichzeitiger **Zuführung von Energie** verbunden. Im quergestreiften Skelettmuskel liegt das Myosin in Form stärkerer, das Aktin in Form schwächerer Fadenstrukturen vor.

Abb. 239/1

Schema der Feinstruktur  
des quergestreiften Muskels  
im schwach kontrahierten  
Zustand



Die Anordnung dieser Fadenstrukturen bewirkt die charakteristische Querstreifung der Muskelfasern (Abb. 239/1). Im Verlaufe der Kontraktion schieben sich diese Strukturen unter Energieverbrauch ineinander. Die Verkürzung der Faser kommt demnach durch ein gleitendes Ineinanderschieben der Muskeleiweiße zustande.

Die für die Tätigkeit des Muskels erforderliche **Energie** stammt aus dem Abbau von Kohlenhydraten, vorwiegend vom Polysaccharid Glykogen. Allerdings kann der Muskel diese Energie nicht unmittelbar für die Kontraktion verwenden. Hierfür muß **Adenosin-triphosphat (ATP)** vorhanden sein (s. S. 188). Das ATP wird bei der Muskelkontraktion direkt verbraucht. Nur solange ATP zur Verfügung steht, kann sich der Muskel kontrahieren. Daher ist ein schneller Aufbau von ATP aus ADP erforderlich. Die hierfür notwendige Energie entnimmt die Muskelfaser vorwiegend einem anderen Energiespeicher, gleichfalls einer phosphorhaltigen Verbindung, dem Kreatinphosphat. Andererseits kann die Muskelfaser auch auf das ATP zurückgreifen, welches in dieser Zeit innerhalb der Atmungskette aufgebaut worden ist. Stets erfolgt die Auffüllung der Energiespeicher mit Hilfe der Energie, die beim Abbau der Kohlenhydrate frei wird. Wenn diese Abbauprozesse besonders intensiv ablaufen, so reicht vielfach der zugeführte Sauerstoff nicht mehr zu einer vollständigen Oxydation der Spaltprodukte aus. Damit treten anaerobe Prozesse (z. B. die Glykolyse) in den Vordergrund. Eine Folge dieses Zustands ist das vermehrte Auftreten von Milchsäure (2-Hydroxypropansäure), die auf dem Blutwege zur Leber transportiert wird. Hier wird sie, zu einem geringen Teil übrigens auch im Muskel, wieder zu Glykogen beziehungsweise Glukose umgebaut.

**Die Muskelermüdung.** Bei ständiger starker Belastung eines Muskels treten in ihm in stärkerem Maße Abbauprodukte auf, vor allem Milchsäure, Kohlendioxid und Phosphorsäure. Da bei der Muskelermüdung meist auch eine Verschlechterung der Muskeldurchblutung auftritt, können die Abbauprodukte nur unzureichend abtransportiert werden. Unter normalen physiologischen Bedingungen tritt eine Muskelermüdung nur selten ein. Die zahlreichen Fasern innerhalb eines Muskels wechseln sich in ihrer Tätigkeit ab, so daß zu einem bestimmten Zeitpunkt immer nur eine begrenzte Anzahl wirklich Arbeit leistet. Die übrigen können sich in dieser Phase erholen und ihre Energie-reserven auffüllen. Bei den meisten Arbeiten wechseln sich außerdem die beteiligten Muskeln in ihrer Tätigkeit ab und ermüden deshalb nicht so schnell. Nur eine einseitige Muskelbelastung führt zur Ermüdung, beispielsweise längeres Stehen, obwohl hierbei der gesamte Energieverbrauch gering ist. Es ist daher sowohl bei der Arbeit als auch beim Sport notwendig, die Belastung der Muskeln so zu regeln, daß sich die Muskelarbeit auf möglichst viele Muskeln verteilt und dadurch die größte Leistung bei gering-

(19)

(20)



- 21 ster Ermüdung erreicht wird. Auch durch Training läßt sich die Ermüdung eines Muskels stark verzögern. So tritt auch der „Muskelkater“, ein schmerzhaftes Anzeichen von Muskelübermüdung, bei Sportlern erst nach einer wesentlich intensiveren Beanspruchung auf als bei nichttrainierten Personen.
- 22

## Reizbeantwortung bei Pflanzen

Pflanzen besitzen keine spezialisierten Bahnen für die Erregungsleitung wie die tierischen Nerven.

Die Pflanze hat auch kein Bewegungsgewebe von der Leistungsfähigkeit eines Muskels und führt die meisten Bewegungen ohne Bewegungsgewebe aus. Die Bewegungsmechanismen bestehen entweder aus Wachstumsvorgängen („Wachstumsbewegungen“) oder aus Turgordruckänderungen („Turgorbewegungen“).

**Wachstumsbewegungen.** Beispiele für Wachstumsbewegungen sind die **Tropismen**. Das sind Krümmungsbewegungen, deren Richtung durch den auslösenden Reiz bestimmt wird. Phototropismus: Der Sproß der Pflanze krümmt sich zum Licht hin (Abb. 240/1; Zimmerpflanzen am Fenster, Kartoffelkeime im Keller); Geotropismus: Die Wurzel krümmt sich zum Schwerkraftreiz hin, der Sproß vom Schwerkraftreiz weg (Abb. 240/2; das Aufrichten liegender Getreidehalme).

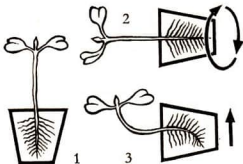


Abb. 240/1 Positiver Phototropismus eines Bohnenkeimlings (positiv: zum Reiz hin)

Abb. 240/2 Positiver Geotropismus der Wurzel und negativer Geotropismus des Sprosses (negativ: vom Reiz weg). Bringt man einen Keimling in horizontale Lage und läßt ihn langsam rotieren (2), tritt keine Reaktion ein, weil der Reiz allseitig wirkt. Ohne Rotation treten Krümmungen auf (3)

Nur junge, **wachsende Pflanzenteile** können Wachstumsbewegungen ausführen. Eine Wachstumsbewegung dauert meist mehrere bis viele Stunden.

Das ungereizte Organ wächst in der Regel gerade, weil alle seine Zellen gleich schnell wachsen. Das Wachstum der Zellen wird durch **Pflanzenhormone** (Phytohormone) gesteuert, unter denen der Wuchsstoff **Auxin** eine besondere Rolle spielt.

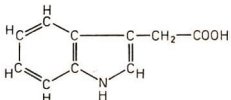


Abb. 240/3

Strukturformel des Auxins (Indol-3-Essigsäure)

Im **ungereizten Sproß** wird das Auxin, von der Spitze kommend, **zur Basis transportiert**. Jede Zelle gibt das Auxin an ihrer der Wurzel zugekehrten Seite ab, nicht aufwärts und nicht seitwärts; die Zelle besitzt eine **Polarität**. Dadurch wird das Auxin gleichmäßig verteilt, und alle Gewebe wachsen gleich schnell.

Beim **Phototropismus** ändert ein einseitiger Lichtreiz die Polarität der Zellen der Sproßspitze. Das **Auxin** wird in diesen Zellen **vom Licht weg transportiert** (Abb. 241/1). Dadurch erhält die Schattenflanke mehr Auxin und wächst stärker. Ungleiches Wachstum zweier gegenüberliegender Flanken muß zu einer Krümmung führen, im gegebenen Falle zu einer Krümmung zum Lichtreiz hin.

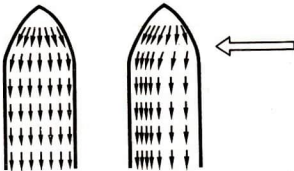


Abb. 241/1

Auxintransport in einem ungeritzten (links) und einem einseitig belichteten Sproß (rechts). Pfeil: Lichtrichtung

Den Beginn der Reizkette stellt die **Absorption des Lichts** durch bestimmte Farbstoffe dar, die in den lichtempfindlichen Zellen enthalten sind. In der Folge treten **Erregungen** auf (Aktionspotential); die weiteren Glieder der Reizkette sind die Änderung der Zellpolarität, des Auxintransports, das ungleiche Wachstum und schließlich die Krümmung.

Die auftretenden Aktionspotentiale dienen nicht zur Erregungsleitung. Trotzdem findet eine Erregungsleitung statt. Wird nur die Sproßspitze von einem einseitigen Lichtreiz getroffen, so sind nach einiger Zeit auch tiefere, unbelichtete Sproßpartien gekrümmt. Das kommt daher, daß das einmal an die Schattenflanke gelangte Auxin durch die Polarität der Zellen an der Schattenseite bleibt und dort abwärts transportiert wird (Abb. 241/1). Das **Auxin** übernimmt demnach die Funktion der Erregungsleitung.

Beim **Geotropismus** wirkt die Schwerkraft auf die Zellpolarität, und bei waagrecht oder schräg liegenden Pflanzen reichert sich das Auxin an der unten liegenden Seite an. Das führt beim Sproß zum verstärkten Wachstum dieser Seite, zur Aufkrümmung. Die hohe Auxinkonzentration wirkt aber in der Wurzel wachstumshemmend, so daß es dort zur Abwärtskrümmung kommt.

Als Rezeptoren des Schwerkraftreizes kommen winzige Stärkekörner in Frage, die in bestimmten Zellen vorkommen, und die unter Schwerkrafteinwirkung zur jeweils unteren Seite der Zelle verlagert werden.

**Turgorbewegungen.** Turgorbewegungen erfolgen viel schneller als Wachstumsbewegungen, manchmal in Sekundenbruchteilen. Als Beispiele dienen die Blattbewegungen der Sinnpflanze (Mimose), die wie die meisten Turgorbewegungen auf Veränderungen der Gewebespannung beruhen, und die Bewegungen der Schließzellen der Spaltöffnungen.

Durch die Saugkraft ihrer Zellen nehmen pflanzliche Gewebe Wasser auf und dehnen sich dabei aus. Sind Gewebe miteinander vereinigt, von denen das eine (das Schwellgewebe) eine hohe Saugkraft besitzt, während das andere (das Widerstandsgewebe) infolge größerer Festigkeit der angestrebten Dehnung nicht folgen kann, entsteht zwischen den Geweben eine Spannung, die Gewebespannung. Spaltet man Stengel mancher Pflanzen durch Längsschnitte auf und stellt die Schnittstelle ins Wasser, so krümmen sich die Spaltstücke nach außen: Das Schwellgewebe (innen) kann sich seiner Saugkraft entsprechend unter Wasseraufnahme ausdehnen, weil es durch das Widerstandsgewebe (außen) nicht mehr daran gehindert wird.

Kneift man ein Blättchen der **Mimose** mit einer Pinzette, so klappen die Blättchen der ganzen Fieder der Reihe nach zusammen. Dann beginnen die benachbarten Fiedern mit den gleichen Klappbewegungen, zuletzt senkt sich der Blattstiel nach unten (Abb. 242/1). Der Blattstiel, die Fiedern und jedes einzelne Blättchen haben an ihrer Basis ein typisches Bewegungsgewebe, ein Gelenk.

Im ungereizten **Gelenk** herrscht starke **Gewebespannung**. Zentral bilden die verfestigten Leitungsbahnen einen nicht dehnbaren Strang (Widerstandsgewebe). Ober- und unterhalb davon liegen dicke **Gewebepolster** aus großen, dünnwandigen Zellen mit **hoher Saugkraft** (Schwellgewebe). Bei einer Reizung **verlieren** im Blattstielgelenk die Plasmagrenzschichten der Zellen im unteren Polster weitgehend ihre **Semipermeabilität**, sie werden fast permeabel. Mit der Semipermeabilität, die eine Vorbedingung für die Osmose ist, geht der **Turgordruck verloren**, der Zellsaft tritt in die Interzellularen (Zwischenzellräume). Nun können sich die Zellen des oberen Polsters entsprechend ihrer Saugkraft ausdehnen, wobei sie den Blattstiel innerhalb einer Sekunde nach unten drücken. In den Gelenken der Blättchen, die nach oben klappen, sind es die Zellen des oberen Gelenkpolsters, deren Semipermeabilität nachläßt.

Nach der Reaktion wird unter verstärkter Stoffwechsellätigkeit (meßbar als erhöhte Atmung) die Semipermeabilität allmählich wiederhergestellt. Dann nehmen die erschlafte Zellen wieder Wasser auf und drücken das Blatt in seine Ausgangsstellung zurück.

Die Mimose reagiert auf Erschütterungs-, elektrische und Hitzereize (Anbrennen eines Blättchens). In der gereizten Zelle (z. B. in einem Blättchen) tritt eine **Erregung** auf, verbunden mit einem meßbaren **Aktionspotential**. Dadurch wird die Nachbarzelle erregt, erhält also ein Aktionspotential, das wiederum Reizursache für die nächste Zelle ist und so fort. An der **Erregungsleitung** nimmt aber auch eine „**Erregungssubstanz**“ teil, die bei der Reizung frei wird und die von ihr erreichten Zellen erregt.

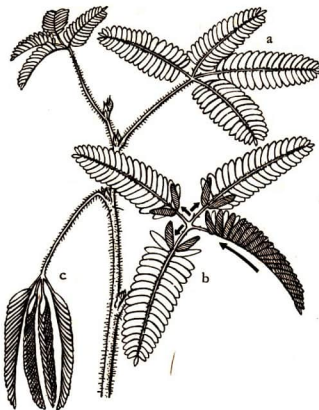


Abb. 242/1

Zweig einer Sinnpflanze (*Mimosa pudica*).

a Blatt ungereizt,

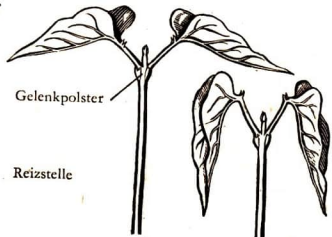
b Blatt während der Bewegung,

c Blatt nach Ablauf der Bewegung,

→ Ablaufrichtung der Bewegung

Abb. 242/2

„Schlafbewegung“ bei der Bohnenpflanze



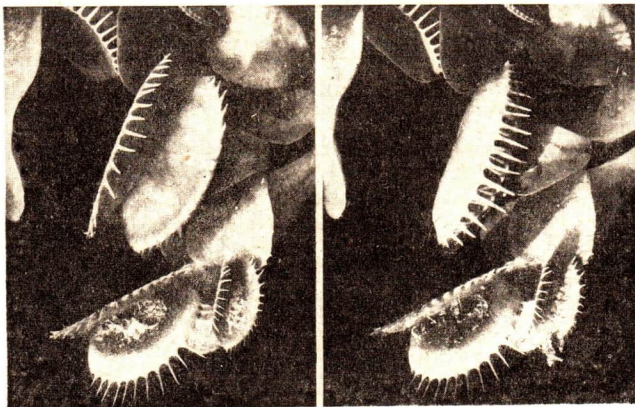


Abb. 243/1 Klappfallenblätter der nordamerikanischen Venusfliegenfalle (*Dionea muscipula*). Links mittleres Blatt geöffnet, rechts nach Berührung der reizempfindlichen Sinneshaare, die auf der Blattfläche stehen, geschlossen, Blatt unten mit Resten eines verdauten Insekts

Der Transport der Erregungssubstanz ist nachweisbar. Durchschneidet man einen Seitenzweig, verbindet die Stücke durch ein wassergefülltes Glasrohr und reizt dann die Blätter am abgeschnittenen Zweigteil, so reagieren auch die Gelenke am Haupttrieb, sobald die Erregungssubstanz durch das Glasröhrchen diffundiert ist.

Die Erregungsleitung ist direkt zu beobachten, da jedes erreichte Gelenk sichtbar reagiert. Ihre Geschwindigkeit beträgt bis zu 10 cm/s, sie ist damit höher als im Nerv der Flußmuschel.

Die Bewegungen der Mimosenblätter sind für die Pflanze ohne Nutzen. Anders die hinsichtlich des Bewegungsmechanismus vergleichbaren **Klappfallenblätter insektenverdauender Pflanzen**: Hier dient die sehr schnelle Bewegung dem Tierfang (Abb. 243/1). – Auch die „Schlafbewegungen“ vieler Pflanzen, die bei Nacht ihre Blattstiele senken (Abb. 242/2), sind Turgorbewegungen, die allerdings langsam ablaufen.

Durch die Pflanze zieht ein ständiger Wasserstrom: Die Wasseraufnahme durch die Wurzel ersetzt das Wasser, das die Pflanze durch Verdunstung zwangsläufig verliert. Durch die Spaltöffnungen verläßt der größte Teil des Wasserdampfes die Pflanze (Abb. 195/1). Ein Sonnenblumenblatt besitzt etwa 10 Millionen Spaltöffnungen. Jede Spaltöffnung besteht aus zwei Schließzellen, die einen Spalt zwischen sich frei lassen.

Durch **Bewegungen der Spaltöffnungen** wird die Wasserdampfabgabe der Pflanze reguliert. Die Schließzellen sind so gebaut, daß sie bei **hohem Turgordruck** (wenn sie mit Wasser gesättigt sind, also ein großes Volumen haben) den **Spalt öffnen** und daß sie bei niedrigem Turgordruck den Spalt schließen. Dadurch schränkt die Pflanze bei Trockenheit (niedrigem Turgordruck) den Wasserverlust ein.



## Vergleichende Betrachtung der Reizvorgänge bei Pflanzen und Tieren

Die Reizvorgänge unterscheiden sich bei Pflanzen und Tieren in mehrfacher Hinsicht voneinander.

Tiere besitzen spezielle differenzierte Zellen oder Zellteile, die durch bestimmte Reizarten besonders leicht erregt werden (Sinneszellen oder Rezeptoren). Sie sprechen bereits auf eine sehr geringe Energiemenge des adäquaten Reizes an, werden aber nur durch eine wesentlich höhere Energiemenge eines nicht adäquaten Reizes erregt. Vielfach sind Sinneszellen, die für die gleiche Reizart empfänglich sind, in einem Sinnesorgan mit Hilfseinrichtungen zusammengefaßt. Pflanzen besitzen keine Sinnesorgane. Allerdings gibt es auch am Pflanzenkörper Bereiche, die durch bestimmte Reize leichter erregbar sind, beispielsweise die Keimscheide durch Licht, die Wurzeln durch die Schwerkraft.

Die Tiere haben spezialisierte Zellen ausgebildet, die eine schnelle Erregungsleitung über große Strecken garantieren – die Nerven. Demgegenüber besitzen Pflanzen keine besonderen Bahnen für die Erregungsleitung. Bei ihnen wird die Erregung in der Regel von Zelle zu Zelle weitergegeben. Beim Transport von Erregungssubstanzen können auch Leitgewebe mit einbezogen werden. Die Erregungsleitung geht bei Pflanzen wesentlich langsamer vor sich als bei Tieren.

Bei den Tieren bilden die Sinnesorgane zusammen mit dem Nervensystem einen komplizierten Regel- und Steuerungsmechanismus, der zugleich mit dem Hormonsystem verknüpft ist. Besonders bei den hochentwickelten Tieren ergibt sich hieraus eine große Vielfalt von Reaktionsmöglichkeiten sowie eine zunehmende Unabhängigkeit von einzelnen Umweltfaktoren. Diese Entwicklungstendenz hat ihre höchste Stufe beim Menschen erreicht. – Pflanzen sind in ihren Reaktionsmöglichkeiten sehr eingeschränkt. Dies hängt sowohl mit dem Fehlen echter Sinnesorgane und besonderer erregungsleitender Strukturen als auch dem Fehlen hochentwickelter Bewegungsorgane zusammen.

### *Entwicklungsphysiologie*

## Übersicht über die Ontogenese oder Individualentwicklung bei Vielzellern

Die Ontogenese vielzelliger Tiere vollzieht sich in mehreren aufeinanderfolgenden Entwicklungsphasen. Sie umfaßt die Bildung von Keimzellen, die Befruchtung, die Furchung der Zygote, die Keimblatt- und Organbildung und die Ausbildung der Geschlechtsreife. Mit dem Altern und der Abnahme der Leistungsfähigkeit des Organismus kommt es zum Abschluß der Individualentwicklung.

### Die Bildung der Keimzellen

Während bei zahlreichen Algen und Pilzen die Keimzellen (Gameten) keinen morphologischen Geschlechtsunterschied erkennen lassen, sind sie bei den höheren Algen und Pilzen sowie den vielzelligen Pflanzen und Tieren deutlich äußerlich geschlechtlich differenziert. Der eine Gamet ist durch eine Speicherung von Nährstoffen kennzeich-

net, er ist daher groß und unbeweglich. Er wird allgemein als weiblicher Gamet oder Eizelle bezeichnet. Die männlichen Gameten (Samenzellen) sind dagegen klein und besitzen fast kein Zellplasma. Sie sind meist begeißelt und frei beweglich.

Die Bildung der Gameten erfolgt in niederen Organismen aus undifferenzierten Zellen an den verschiedensten Bereichen des Körpers. Alle höheren Organismen, Pflanzen und Tiere besitzen aber besondere Fortpflanzungsorgane, wobei meist ♂ und ♀ Fortpflanzungsorgane räumlich voneinander getrennt sind. Zwitterige Organismen bilden ♂ und ♀ Gameten in jedem Individuum aus.

## Die Reifeteilungen

Bei allen vielzelligen Organismen enthalten die Gameten nur einen einfachen Chromosomensatz, sie sind **haploid**. Demgegenüber besitzen die befruchteten Eizellen (Zygote) und die sich daraus entwickelnden Körperzellen einen doppelten Chromosomensatz, sie sind **diploid**. So enthalten die Gameten des Menschen 23, seine Körperzellen 46 Chromosomen. Aus den genannten Zahlenverhältnissen ist ersichtlich, daß bei der Bildung der Gameten eine Verringerung des Chromosomensatzes auf die Hälfte – von diploid zu haploid – erfolgen muß.

Samen- und Eizellen entstehen aus diploiden Mutterzellen meist im Inneren entsprechender Fortpflanzungsorgane. Jede Mutterzelle macht kurz nacheinander zwei Teilungen durch. Zwischen den beiden Teilungen kommt es nicht zur Ausbildung der normalen Kernstruktur, wie sie bei der arbeitenden Zelle, die sich nicht in Teilung befindet, vorliegt. **Die beiden Teilungen, in deren Verlauf aus einer diploiden Mutterzelle 4 haploide Tochterzellen gebildet werden, sind die Reifeteilungen (Meiose, s. S. 263 u. Tafel II).**

Die Reifeteilungen sind vor allem durch das deutliche Hervortreten der Chromosomen sowie deren charakteristische Veränderungen und Verlagerungen gekennzeichnet. Die genaue Kenntnis der Vorgänge bei den Reifeteilungen liefert zugleich den Schlüssel für die Weitergabe und Verteilung der Erbanlagen, da diese vorwiegend auf den Chromosomen lokalisiert sind (s. S. 260 u. Tafel I).

Bei den vielzelligen Tieren und den höher entwickelten Pflanzen unterscheidet sich die Ausbildung der ♀ Gameten von der der ♂. Während bei der Bildung der ♂ Gameten aus jeder diploiden Mutterzelle 4 lebensfähige Gameten hervorgehen, kommt es bei den ♀ zur Ausbildung der Polkörper, das sind kernhaltige, aber plasmaarme Zellen, die bei den Tieren zugrunde gehen, bei den Samenpflanzen andere Funktionen übernehmen. So werden bei der ersten Reifeteilung im weiblichen Geschlecht eine plasmareiche Zelle und ein Polkörper gebildet. Die darauf folgende zweite Reifeteilung führt wiederum zu einer ungleichen Teilung der plasmareichen Zelle in die große Eizelle und einen weiteren Polkörper. Im Ergebnis der Reifeteilungen entstehen also aus einer diploiden Mutterzelle ein ♀ Gamet – die Eizelle – und zwei, vielleicht auch drei Polkörper.

## Die Befruchtung

Die Befruchtung ist die Vereinigung von zwei haploiden Gameten. Die befruchtete Eizelle und die durch Teilung entstehenden Körperzellen besitzen damit Chromosomenpaare, von denen jeweils ein Anteil vom Vater und von der Mutter stammt. Hieraus ergibt sich eine Kombination der Erbanlagen beider Elternteile.

Der Befruchtung geht meist eine aktive Bewegung der ♂ Gameten zu den ♀ voraus. So wandern die bei vielen Wassertieren ins Wasser abgegebenen Spermatozoen zu den

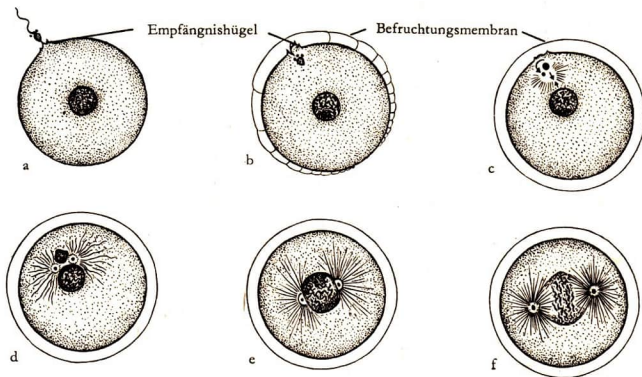


Abb. 246/1 Befruchtung des Seeigeleies

im Wasser schwimmenden Eizellen hin, von denen sie durch besondere Stoffe angelockt werden. Auch bei den Tieren mit Besamung bewegen sich die männlichen Gameten, die in den weiblichen Organismus übertragen wurden, aktiv zu den weiblichen hin. Das entspricht im Prinzip dem Wachstum des Pollenschlauches durch den Griffel bis zur Samenanlage bei den Samenpflanzen.

Der Befruchtungsvorgang wurde erstmalig beim Seeigelei beobachtet (Abb. 246/1). Da er sich hier gut verfolgen läßt, ist dieses Objekt auch später oft zum Studium der Befruchtungsprozesse verwendet worden. Die ♂ Gameten, die ebenso wie die ♀ ins Wasser entleert worden sind, schwimmen auf die Eizellen zu. Sie werden dabei von besonderen Stoffen angelockt. Sobald die erste Samenzelle die Eizelle erreicht hat, bildet die Eizelle einen Befruchtungshügel aus. In diese Vorwölbung dringt der ♂ Gamet ein. Sein Kern beginnt aufzuquellen, und das aus ihm stammende Zentralkörperchen bildet eine Plasmastrahlung aus. Andererseits hat die Eizelle unmittelbar nach dem Eindringen der Samenzelle eine Befruchtungsmembran abgeschieden. Diese und andere Veränderungen an der Eioberfläche verhindern das Eindringen weiterer Spermatozoen. Nach einem mehr oder weniger langen Zeitraum kommt es zur Vereinigung des männlichen mit dem weiblichen Vorkern zum Zygotenkern, der nunmehr diploid ist. Vom Zentralkörperchen, das sich vorher geteilt hat, wird die Bildung einer Plasmaspindel angeregt, in deren Äquatorialplatte sich die Chromosomen anordnen. Damit setzt die erste Furchungsteilung der Zygote ein.

Die Entwicklungsschritte von der Zygote bis zum Beginn eines selbständigen Lebens mit eigener Fortbewegung und Ernährung

Die Zygote durchläuft zunächst eine Vielzahl von Zellteilungen – die **Furchungsteilungen**. Es kommt zur Sonderung bestimmter Zellschichten – **Keimblattbildung**. Aus den Keimblättern bilden sich besondere Bereiche heraus, aus denen allmählich die Organe hervorgehen – **Organbildung** und **Differenzierung der Gewebe**. Mit ihrem

Abschluß endet die Keimesentwicklung, und der Keimling wird durch Ausschlüpfen aus den Eihüllen oder durch Geburt frei und selbständig.

## Die Furchung der Zygote

Unter Furchung verstehen wir eine Folge mitotischer Zellteilungen, die äußerlich durch Einschnitte (Furchen und Vorwölbungen) an der Oberfläche der Eizelle erkennbar sind. Während dieser Vorgänge vermehrt sich die Masse der Zygote nur unwesentlich, das eigentliche Zellwachstum setzt erst später ein.

Die Art und Weise, in der die Furchungsteilungen vor sich gehen, ist in starkem Maße von der Menge des vorhandenen Dotters abhängig. Die Dottersubstanzen bilden eine Nährstoffreserve. Sie gehören zu den passiven Bestandteilen der Zelle, müssen daher bei Gestaltungsbewegungen oder Strömungen innerhalb der Zelle vom Plasma transportiert werden. Daraus ergibt sich, daß sich bei befruchteten Eizellen mit hohem Dottergehalt mechanische Probleme bei der Teilung ergeben müssen, da die Dottermasse den mit der Teilung verbundenen Plasmabewegungen einen großen Widerstand entgegensetzt. Enthält die Zygote keinen oder nur wenig und gleichmäßig verteilten Dotter, so kommt es zu einer **vollständigen und gleichmäßigen Furchung**. Der aus der Furchung hervorgehende Zellhaufen, die **Morula**, besteht aus annähernd gleichgroßen Zellen (Abb. 247/1).

Besitzt die Zygote eine größere Dottermenge, die am unteren (vegetativen) Pol konzentriert ist, so ist eine **vollständige ungleichmäßige Furchung** zu beobachten, zum Beispiel bei den Amphibien (Abb. 247/2). Hier hemmt die Dottermasse die Teilungen, wird aber letzten Endes doch mit in die Fur-

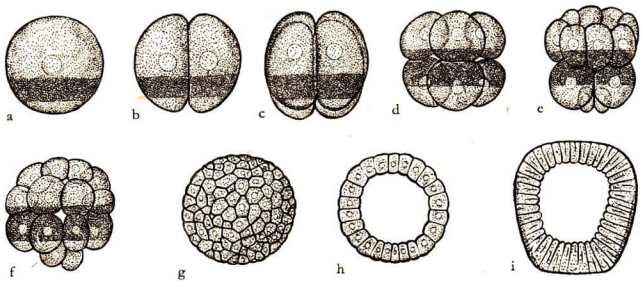


Abb. 247/1 Furchung eines dotterarmen Eies

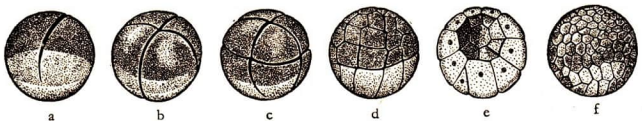


Abb. 247/2 Furchung eines Molcheies



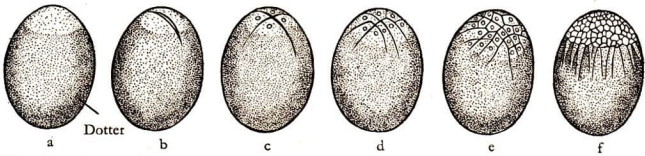


Abb. 248/1 Keimscheibenfurchung

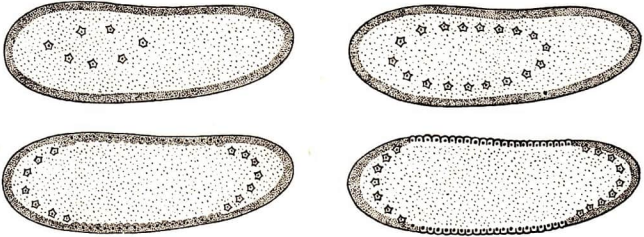


Abb. 248/2 Furchung eines Insekteneies

chungszellen einbezogen. Dadurch sind die Furchungszellen des unteren Pols wesentlich größer als die des oberen.

Ist eine sehr große Dottermenge vorhanden, die weit mehr als die untere Hälfte der befruchteten Eizelle einnimmt, tritt die **Keimscheibenfurchung** auf, beispielsweise bei den Vögeln und Kopffüßern. Hier beschränkt sich der in die Furchungsteilungen einbezogene Bereich auf den oberen (animalen) Pol (Abb. 248/1).

Besonders bei den Eiern der Insekten ist eine große Dottermasse im Zentrum angesammelt. Die durch mitotische Teilungen entstehenden Kerne wandern daher an die Oberfläche und bilden mit dem hier vorhandenen Plasma Zellen. Diese umschließen den Dotter dann als einfache Zellschicht. Der Furchungstyp wird als **Oberflächenfurchung** bezeichnet (Abb. 248/2).

## Die Keimblattbildung

- 7 Bereits im Verlaufe der Furchungsteilungen kommt es zu einer epithelialen Anordnung der Zellen. Aus der Morula entwickelt sich der Blasenkeim, die **Blastula**. Im
- 8 typischen Fall ist sie ein Bläschen mit einer einschichtigen Wandung. Bei den Schwämmen setzt hier bereits die Differenzierung ein, während alle anderen vielzelligen Tiere
- 9 Keimblätter ausbilden. Dabei entsteht aus der einschichtigen Blastula die zweischichtige **Gastrula** (Becherkeim). Auch ihre Ausbildung wird noch sehr stark von der vorhandenen Dottermenge, also vom Furchungstyp, bestimmt.

Im Anschluß an eine vollständige und gleichmäßige Furchung ist in der Regel eine Gastrulation durch **Einstülpung** zu beobachten. Die Zellen des unteren (vegetativen) Pols dringen als geschlossene Zellschicht in die Furchungshöhle vor (Abb. 249/1).

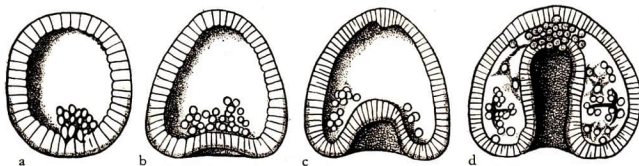


Abb. 249/1 Gastrulation durch Einstülpung (Seeigel)

a Blastula mit einwandernden Mesenchymzellen, b Beginn der Einstülpung am vegetativen Pol, c fortschreitende Einstülpung, d fertige Gastrula

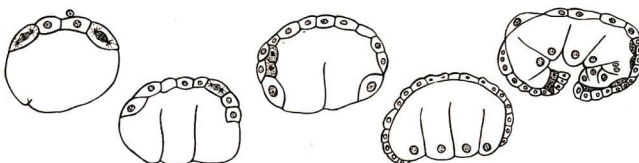


Abb. 249/2 Gastrulation durch Umwachung

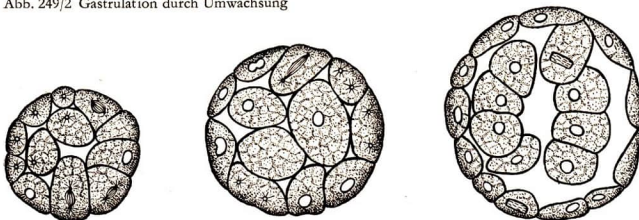


Abb. 249/3 Bildung des Entoderms durch multipolare Einwanderung

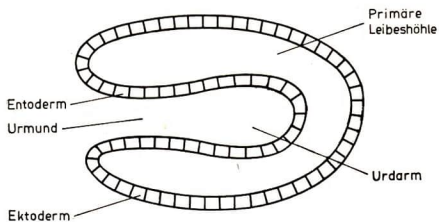


Abb. 249/4 Schematischer Aufbau einer Gastrula (Längsschnitt)

Auf die vollständige ungleiche Furchung folgt vielfach eine Gastrulation durch **Umwachsung**. Die am unteren (vegetativen) Pol liegenden Furchungszellen sind zu massiv, um ins Innere der Blastula hintransportiert zu werden. Außerdem tritt in vielen Fällen eine typische Blastula mit innerem Hohlraum gar nicht auf. Daher breiten sich die kleinen Zellen des oberen Pols seitlich immer weiter aus, bis sie schließlich die großen Zellen umwachsen und damit ins Innere aufgenommen haben (Abb. 249/2).

Einige andere Gastrulationstypen sind durch die Wanderung von Einzelzellen und ihre Zusammenlagerung zum inneren Keimblatt gekennzeichnet. Hierzu gehören die Gastrulation durch polare und durch multipolare Einwanderung. Im ersten Fall wandern die durch Teilung an einem Pol der Blastula entstehenden Zellen in deren Inneres ein. Bei der multipolaren Einwanderung entstammen die einwandernden Zellen verschiedenen Bereichen der Blastula (Abb. 249/3 u. Abb. 249/4).

Auf dem Stadium der Gastrula setzt die Differenzierung und, soweit vorhanden, die Organbildung bei den Hohltieren und den niederen Würmern ein. Die höher entwickelten Tiere bilden dagegen noch ein drittes Keimblatt, das **mittlere Keimblatt (Mesoderm)** aus, das die **sekundäre Leibeshöhle** umschließt.

- 10 Die Ausbildung des Mesoderms vollzieht sich auf drei verschiedenen Wegen. Bei einigen Tiergruppen, zum Beispiel den Ringelwürmern, sondern sich bereits bei der Furchung zwei Zellen ab, die zu den Urmesodermzellen werden. Aus ihnen gehen durch Teilung alle Zellen des mittleren Keimblattes hervor.
- 11 Andererseits kann sich das Mesoderm auch vom Entoderm ableiten, zum Beispiel bei den Stachelhäutern. Hier bilden sich durch Einstülpung vom Urdarm Taschen, die sich schließlich ablösen und das Material für das Mesoderm darstellen. Bei den Wirbeltieren liegt das Mesodermmaterial bereits bei der Blastula fest und wird als kompakte Zellenmasse während der Gastrulation eingestülpt.

## Die Organbildung

Aus den Keimblättern gehen durch Faltung und Zellvermehrung Organanlagen hervor, die einer Differenzierung der Gewebe unterliegen. Diese Prozesse verlaufen bei den einzelnen Tiergruppen sehr unterschiedlich, lediglich in der Verwendung des Materials der Keimblätter sind Übereinstimmungen feststellbar. So geht aus dem Ektoderm die Oberhaut (Epidermis) mit ihren Drüsen und Anhangsgebilden hervor. Außerdem stülpt sich das Ektoderm vielfach an Mund und After ein und liefert ein Stück des Darmkanals. Weiterhin entwickelt sich aus dem Ektoderm das Nervensystem mit den Sinneszellen.

Aus dem Entoderm geht das Darmepithel mit den Darmanhangsdrüsen hervor. Aus dem Mesoderm bildet sich das Bindegewebe, die Innenskelette sowie die Muskeln und Ausscheidungsorgane. Bei den hochentwickelten Tieren ist der größte Teil der Gewebemasse mesodermalen Ursprungs.

## Direkte und indirekte Entwicklung

Die ontogenetische Entwicklung ist in ihrem Ablauf bei den verschiedenen Tiergruppen sehr unterschiedlich. Prinzipiell unterscheidet man dabei zwischen direkter und indirekter Entwicklung. In der indirekten treten Larvenformen oder andere Zwischentypen auf, die sich vom geschlechtsreifen Tier in der Gestalt und im Stoffwechsel deutlich unterscheiden. Man bezeichnet diese Entwicklung deshalb auch als **Metamorphose** (Verwandlung).

Die charakteristischen Unterschiede zwischen der direkten Entwicklung und verschiedenen Stufen der indirekten lassen sich besonders gut am Beispiel der Insekten demonstrieren. Das zeigt ein Vergleich der ontogenetischen Entwicklung des Silber-

fischchens (auch Zuckergast genannt), des Großen Heupferdes (*Tettigonia viridissima*) und des Großen Kohlweißlings (*Pieris brassicae*).

Aus den Eiern, die das Silberfischchen abgelegt hat, schlüpfen kleine Larven aus, die dem geschlechtsreifen Tier sehr ähnlich sind. Sie wachsen im Verlaufe der Zeit zum geschlechtsreifen Tier heran, wobei sie sich wegen des nur begrenzt elastischen Chitinpanzers mehrfach häuten. Die Gestalt der Larven zeigt keine wesentlichen Änderungen gegenüber dem erwachsenen Tier (direkte Entwicklung).

Bei der Grünen Heuschrecke ähneln die aus den Eiern schlüpfenden Larven dem ausgewachsenen Tier nur zum Teil. Den Larven fehlen beispielsweise noch die Flügel. Auch die Körperproportionen weichen stark von denen des geschlechtsreifen Tieres ab. Mit jeder Häutung wird die Larve aber dem geschlechtsreifen Insekt (der Imago) ähnlicher. Seine Gestalt wird allmählich erreicht (unvollständige Verwandlung, eine Form der indirekten Entwicklung).

Eine vollständige Verwandlung, die typische Form der indirekten Entwicklung, kann man beim Kohlweißling beobachten. Hier erinnern die aus den Eiern schlüpfenden Larven, die Raupen, kaum an den Falter, der sich später aus ihnen entwickelt. Die Raupen nehmen viel Nahrung zu sich, wachsen schnell heran, häuten sich mehrfach, verändern aber dabei kaum ihre Gestalt. Erst die letzte Larvenhäutung schafft einen plötzlichen Formwandel: Es entsteht eine Puppe, die nahezu bewegungslos zum Beispiel an Pflanzen hängt und keinerlei Nahrung zu sich nimmt. Bezeichnet man die Raupe als „Freßstadium“ oder „Wachstumsstadium“, so ist die Puppe ein „Verwandlungsstadium“. In ihr werden die meisten Larvenorgane aufgelöst und die Organe der Imago völlig neu aufgebaut. Der Falter schlüpft dann fertig ausgebildet aus der Puppenhülle; lediglich die Flügel müssen noch gestreckt werden und erhärten.

(12)

(13)

(14)

## Reifephase, Altern und Tod

Die ontogenetische Entwicklung der Vielzeller geht in die **Reifephase** über. In ihr reifen die Keimzellen, und es kommt zur geschlechtlichen Vermehrung. Bei einigen Tieren ist die Reifephase sehr kurz, sie sterben unmittelbar im Anschluß an die Fortpflanzung (z. B. verschiedene Würmer, zahlreiche Insekten und einige Fische). Meist aber, besonders bei Tieren, die sich wiederholt fortpflanzen können, geht dem natürlichen Tod ein mehr oder weniger langes **Altern** voraus. Dieser Vorgang ist nur in den seltensten Fällen auf äußere Faktoren, dagegen in der Regel auf innere Ursachen zurückzuführen.

Die Körperzellen der Vielzeller sind nicht von vornherein als sterblich anzusehen. In der Gewebekultur lassen sich beispielsweise Bindegewebszellen über Jahrzehnte hinweg, möglicherweise unbegrenzt, fortzüchten. Die Zellen wachsen und teilen sich ständig. Je weniger ein Gewebe differenziert ist, desto leichter läßt es sich züchten. Auch innerhalb des Körpers der vielzelligen Tiere gibt es solche Gewebe, die teilungsfähig bleiben. Andere Gewebe, die aus teilungsunfähigen Zellen bestehen, altern aber und gehen nach einer bestimmten Zeit zugrunde. Solche Zellen, die sich nach der Embryonalentwicklung nicht mehr teilen und auch nicht durch andere Zellen ersetzt werden können, sind bei den höherentwickelten Tieren vor allem die Nervenzellen. So nimmt bei alten Säugetieren die Anzahl der Nervenzellen zum Beispiel im Kleinhirn deutlich ab.

Ein Kennzeichen alternder Zellen ist die Abnahme der Fähigkeit zur Verarbeitung von Stoffen. Es verändert sich also der Zellstoffwechsel. Weitere Veränderungen betreffen beispielsweise die Plasmastruktur. Außerdem enthalten alte Zellen weniger Wasser.

Die Zeitspanne des Alterns ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Offenbar ist die gesamte Organisation einer Art auf eine bestimmte Lebensdauer abgestimmt. So



sind zum Beispiel bei Insekten, die unmittelbar nach der Fortpflanzung sterben, die Mundwerkzeuge vielfach völlig rückgebildet.

- (15) Die Entwicklung eines Organismus von der befruchteten Eizelle bis zum natürlichen Tod ist eine Aneinanderfolge von Entwicklungsstadien. Dabei sind die einzelnen Phasen durch qualitative Veränderungen der Organisation gekennzeichnet. Die hierbei ablaufenden Prozesse sind irreversibel.
- (16)

## Regulationsvorgänge bei der Ontogenese

Die Ontogenese ist eine Folge von Vorgängen, die von inneren und äußeren Faktoren mehr oder weniger stark beeinflusst werden. Dabei entspricht die Vielfalt der Prozesse durchaus der Mannigfaltigkeit der Tierarten.

### Innere Entwicklungsbedingungen

Die wichtigsten inneren Entwicklungsbedingungen liegen als Information in den Erbanlagen. Sie bestimmen den grundsätzlichen Entwicklungsverlauf. Durch weitere innere und äußere Faktoren wird er allerdings variiert. Die Erbanlagen bestimmen somit die **Entwicklungsmöglichkeiten innerhalb einer bestimmten Variationsbreite**.

Sie determinieren die arttypische Gestalt und die arttypische physiologische Organisation. Auf welchem Wege die Gene wirksam werden, ist nur in wenigen Fällen bekannt.

Im Verlaufe der Ontogenese entsteht aus der morphologisch einfachen Zygote der gestaltlich stark gegliederte Organismus. Offensichtlich spielt hier das unterschiedliche Verhalten einzelner Zellen während der Keimesentwicklung eine wesentliche Rolle.

Da bei der Kernteilung den Tochterzellen stets die gleichen Erbanlagen zugeteilt werden, muß das unterschiedliche Verhalten der Einzelzellen darauf beruhen, daß dieselben Erbfaktoren in verschiedenen Teilen des Keimes unterschiedlichen Entwicklungsbedingungen unterliegen und dadurch unterschiedlich wirken. Wenn sich aus der Zygote der vielzellige Keimling entwickelt, gelangen die einzelnen Zellen in unterschiedliche Beziehungen zur Außenwelt. Einige Zellen liegen an der Oberfläche des Keimes, andere im Inneren. Bestimmte Zellen nehmen Nahrungsstoffe unmittelbar auf, den anderen werden diese nur mittelbar zugeführt. Derartig unterschiedliche Bedingungen können auf die Entwicklung der embryonalen Zellen wesentlichen Einfluß haben und sie determinieren.

Bei den meisten Tieren sind schon vor Beginn der Furchung die verschiedenen Stoffe oder Strukturen des Zytoplasmas der Eizelle auf bestimmte Bereiche des Zellinneren oder der Randbereiche verteilt. Im Verlaufe der Furchungsteilungen gelangen diese besonderen Plasmabezirke in unterschiedliche Furchungszellen. Somit erhalten die Zellen unterschiedliches plasmatisches Material und damit verschiedene innere Entwicklungsbedingungen.

**Mosaikkeime.** Das Ausmaß der **Frühdetermination**, der frühzeitigen Festlegung der Entwicklungsrichtung bestimmter Keimteile durch frühe Differenzierung der einzelnen Bereiche des Eiplasmas, ist bei den verschiedenen Tiergruppen unterschiedlich groß. Im äußersten Falle ist durch Frühdetermination die Ausbildung bestimmter Organanlagen und Gewebetypen bereits vorbestimmt. Das Ei enthält dann organdeterminierende Stoffe, die den Furchungszellen während der Furchung zugeteilt werden. In diesen Mosaikkeimen entwickeln sich die Teile des Keimes weitgehend unabhängig von ihrer Umgebung. Sie besitzen ein hohes Maß an **Selbstdifferenzierung**.

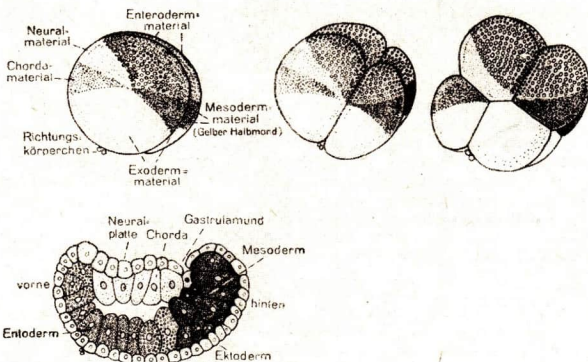


Abb. 253/1 Mosaikentwicklung der Ascidien (Seescheiden)

Als ein typisches Beispiel einer Mosaikentwicklung kann die Embryonalentwicklung der Ascidien (Seescheiden), einer Gruppe der Manteltiere (Tunikaten), gelten (Abb. 253/1). Bereits im Ascidienei ordnen sich während der Eireifung fünf verschiedene Plasmasorten in bestimmter Weise innerhalb der Zelle an. Sie lassen sich durch unterschiedlich gefärbte Plasmacinschlüsse gut voneinander unterscheiden. Diese Plasmasorten sind polar geschichtet und bilateral verteilt (Abb. 253/1). Im Verlaufe der Furchungsteilungen werden sie bestimmten Bezirken des Keimes zugeteilt. Infolge ihrer Färbung kann man sie bis in die Organe der Larve verfolgen. Sie kennzeichnen spezifische, durch das besondere Zellplasma bedingte innere Entwicklungsbedingungen der einzelnen Keimbezirke. Damit geht einher, daß die einzelnen Bereiche des Keimes bei Verlust bestimmter Teile nicht füreinander eintreten können. Isoliert man einzelne Furchungszellen oder Zellgruppen, so entwickeln sie sich lediglich zu den Keimteilen, die sie auch im Zusammenhang mit den anderen Bereichen bilden würden. So liefert bereits eine Zelle des Zweizellenstadiums nach ihrer Isolierung nur einen Halbkeim. Ebenso entwickeln die zwei vorderen oder die zwei hinteren Furchungszellen des Vierzellenstadiums nur vordere beziehungsweise hintere Teilembryonen. Daß die besonderen plasmatischen Einflüsse tatsächlich für die Frühdetermination von Bedeutung sind, läßt sich durch ein geeignetes Experiment nachweisen. Zentrifugiert man die Eier während der ersten Furchungsteilung, so werden die Plasmasubstanzen in ungewöhnlicher Weise verteilt. Trotzdem geht die Furchung der Eier weiter. Aus den Furchungszellen entwickeln sich auch Ektoderm, Entoderm und Mesoderm sowie typische Chorda- und Neuralzellen. Die Lage dieser Zellen innerhalb des Keimlings ist aber völlig unnormal. Hier haben also die „falsch“ verteilten Eisubstanzen eine „falsche“ Anordnung der Gewebetypen determiniert.

Für die Mosaikkeime ist charakteristisch, daß die Entwicklungsmöglichkeit (Entwicklungspotenz) der Embryonalzellen beschränkt ist. Sie ist im extremen Fall nicht größer als der Umfang ihrer Verwendung unter normalen Entwicklungsbedingungen. Die Embryonalzellen sind also sehr frühzeitig auf eine bestimmte Entwicklungslinie festgelegt, für einen bestimmten Zelltyp determiniert.

**Regulationskeime.** Bei den meisten Tierformen weisen die Keimlinge ein deutliches Regulationsvermögen auf. Störungen der Entwicklung, etwa durch Entfernung von Teilen des Keimes, können dadurch ausgeglichen werden, daß Embryonalzellen in anderer Weise als bei der Normalentwicklung verwendet werden. So können auch aus Teilen eines Keimes vollständige und normal proportionierte Individuen hervorgehen, allerdings sind sie wesentlich kleiner. Bei den Regulationskeimen ist demnach die Entwicklungspotenz der Embryonalzellen deutlich größer als das Ausmaß ihrer Verwendung im normalen Entwicklungsgang.

Typische Beispiele für die Regulationskeime finden wir bei den Amphibien, sowohl den Fröschen als auch den Molchen. Werden hier die beiden ersten Furchungszellen voneinander getrennt, so entwickelt sich aus jeder Zelle ein vollständiges Individuum. Auch wenn man ein späteres Furchungsstadium oder eine Blastula in ihrer Längsrichtung durchschnürt, kommt es zur Ausbildung völlig normaler Zwillinge. Wird die Trennung der Hälften des Keimes aber nicht vollständig vorgenommen, sondern der Keim nur in der Längsrichtung eingeschnürt, so entstehen Larven mit einer Verdopplung des Vorderendes.

In ähnlicher Weise erfolgt auch die Entwicklung eineiiger Zwillinge beim Menschen. Die ersten Furchungszellen werden durch meist nicht näher bekannte Faktoren voneinander getrennt und entwickeln sich selbständig weiter. Selten auftretende teilweise Verwachsungen von Zwillingen oder Doppelmißbildungen sind zweifellos auf eine unvollständige Trennung der Hälften des Keimes zurückzuführen.

Aus dem Dargestellten ergibt sich, daß die Differenzierung eines Keimteils bei den Regulationskeimen nicht durch im Keim selbst liegende Faktoren eindeutig determiniert ist. Vielmehr wird seine Entwicklung durch das Wechselspiel zwischen den Keimteilen, durch Nachbarschaftswirkungen bestimmt. Daher wird diese Form der Entwicklung auch als abhängige oder korrelative Differenzierung bezeichnet.

**Regulationsfähigkeit von Keimteilen.** Es kann als Regel gelten, daß auch in ausgesprochenen Regulationskeimen das Regulationsvermögen der Keimbereiche unterschiedlich groß ist. So zeigen einzelne Teile ein hohes, andere ein geringes oder gar kein Regulationsvermögen. Das läßt sich mit einem einfachen Experiment belegen: Ein frühes Furchungsstadium eines Molches wird in der Weise durchschnürt, daß die Teile, die später Rücken- oder Bauchregion ergeben hätten, voneinander getrennt werden. Hier liefert der Bereich, der unter Normalbedingungen den Rücken gebildet hätte, einen vollständigen Keim, er ist also voll regulationsfähig. Der Teil, der unter normalen Verhältnissen zum Bauch des Keimes geworden wäre, ist nur in geringerem Ausmaß regulationsfähig. Er liefert deshalb keinen Keimling, sondern nur ein Bauchstück mit Mesoderm, Teilen des Darmkanals und Blutgefäßen. Dafür fehlen aber alle Achsenorgane, wie die Chorda und das Neuralrohr sowie die aus mesodermalen Zellen hervorgehenden Ursegmente. Die Entwicklungspotenz (**prospektive Potenz**) des „Bauchmaterials“ ist also kaum größer als das Maß seiner Verwendung unter Normalbedingungen, seine **prospektive Bedeutung**.

## Explantation und Transplantation

In welchem Maße ein Keimbereich eines bestimmten Entwicklungsstadiums bereits determiniert ist, inwieweit er zur Selbstdifferenzierung befähigt ist, läßt sich am besten durch seine Entfernung aus dem Keim und die Übertragung in ein physiologisches Medium, meist eine Lösung verschiedener Salze, bestimmen. Man bezeichnet dieses Vorgehen als **Explantation** und den isolierten Keimteil als **Explantat**.

Explantiert man aus der Blastula eines Molches künftiges Ektodermmaterial, so zeigt das Explantat eine starke Flächenausbreitung. Sie entspricht den Bewegungen des Ektoderms bei der Gastrulation (Überwachungsgastrula), durch die das entodermale und das mesodermale Material ins Innere verlagert werden. Somit enthält das künftige Ektodermmaterial der Blastula bereits die Determination für die Gestaltungsbewegungen in sich. Das Explantat macht aber keine geweblichen Differenzierungen durch. Es kommt nicht zur Ausbildung von Zellen der Epidermis oder des Neuralgewebes, die normalerweise aus dem Material hervorgehen. Hinsichtlich der geweblichen Differenzierung ist das spätere Ektodermmaterial der Blastula des Molchkeimes demnach nicht determiniert.

Andere Verhältnisse zeigen sich im Explantat von zukünftigem Entoderm. Zwar zeigen sich auch hier Gestaltungsbewegungen. Es kommt aber eine Gewebedifferenzierung hinzu. So bilden sich Epithelien bestimmter Darmabschnitte und Darmanhangsdrüsen aus. Demnach besitzt das Material des künftigen Entoderms auch bereits eine Determination bestimmter Differenzierungen.

Ein anderes Verfahren zur Analyse der Entwicklungsprozesse ist die **Transplantation**. Hier wird einem Keim ein bestimmtes Stück entnommen und in einen anderen Keim eingepflanzt. Je nach den Lageverhältnissen kommt es nun zwischen dem überpflanzten Stück – dem **Transplantat** – und seinem Wirt zu unterschiedlichen Wechselbeziehungen, die sich in einer verschiedenartigen Entwicklung der beiden Partner zeigen.

Ein charakteristisches Beispiel hierfür bildet die Transplantation von Material aus der dorsalen Urmundlippe einer Amphibienblastula in die Furchungshöhle einer gleichartigen Blastula. Das Transplantat wird im Verlaufe der Gastrulation des Wirtskeimes zwischen Entoderm und Ektoderm verlagert. Es gliedert sich dann selbst in Chorda und Mesoderm und übt eine intensive Wirkung auf die angrenzenden Bereiche des Wirtes aus. Dies bezeichnet man als **Induktion**. Mesodermales Material des Wirtes ist an der Bildung von Ursegmenten des Transplantats beteiligt. Außerdem löst das Transplantat im darüberliegenden Ektoderm des Wirtes die Bildung eines zusätzlichen Neuralrohres aus. Daneben kann es im Entoderm zur Bildung einer überzähligen Urdarmhöhle kommen. Daraus ist zu erkennen, daß ein Transplantat aus dem Bereiche der Urmundlippe durch Selbstdifferenzierung und Induktion auf den Wirt die Anlage eines überzähligen, allerdings nicht vollständigen Embryos herbeiführt. In manchen Fällen geht seine Differenzierung unter Einbeziehung von Material des Wirtskeimes so weit, daß eine echte Doppelbildung entsteht.

Einen Keimbereich, der im Transplantat eine derartig stark induzierende Wirkung auf den Keim ausübt, bezeichnet man als einen **Organisator**. Er zeigt auch unter normalen Bedingungen eine ähnliche Induktionswirkung auf das benachbarte Material.

Die Wirkung eines Organisators darf nicht einseitig gesehen werden. Das Entwicklungsergebnis hängt keinesfalls nur vom Einfluß des Organisators auf die anderen Keimbereiche ab. Vielmehr handelt es sich dabei um eine echte Wechselwirkung zwischen den Keimteilen. Nur wenn der Organisator im Verlaufe der Gestaltungsbewegungen während der Gastrulation an die richtige Stelle im Keim gelangt, kommt es im Zusammenwirken mit seiner Umgebung zu einer starken Induktionswirkung und einer ortsgerechten Differenzierung. Hinzu kommt, daß die Induktionswirkung des Organisators nur einsetzt, wenn das zu beeinflussende Material selbst einen bestimmten Entwicklungsgrad besitzt. Nur in einer begrenzten Entwicklungsphase kann der Organisator seine Wirkung entfalten; vorher und hinterher ist er wirkungslos.

Mit verfeinerter Transplantationstechnik ließ sich nachweisen, daß ein Organisator, wie die dorsale Urmundlippe des Amphibienkeims, nicht als einheitliches Ganzes wirkt. Vielmehr geben die einzelnen Organisatorabschnitte qualitativ und quantitativ verschiedene **Induktionsstoffe** ab, die die Bildung unterschiedlicher Organe oder Körperteile auslösen. Diese Induktionsstoffe sind spezifische Eiweiße. Ihre Induktionswirkung



ist aber nicht artgebunden. So zeigt ein von einer Froschblastula entnommener und in eine Molchblastula transplantierte Organisator annähernd die gleiche Wirkung wie in einer Froschblastula. Außerdem induzieren aus einigen Bereichen von Hühnerembryonen isolierte Stoffe in Amphibienkeimen die Bildung bestimmter Körperteile. Daraus ist erkennbar, daß die Induktionswirkung des Organisators relativ unspezifisch sein muß, entscheidend für die ausgelöste Differenzierung ist offenbar der Artcharakter der beeinflussten und reagierenden Zellen.

Im Verlauf der ontogenetischen Entwicklungsvorgänge rufen auch selbst in der Entwicklung begriffene Organe durch die Abgabe von Stoffen neue, örtlich begrenzte Bildungen hervor. Man bezeichnet sie deshalb als **sekundäre Induktoren** im Gegensatz zum Organisator, der die Ausbildung ganzer Körperteile induziert. Ein solcher sekundärer Induktor ist zum Beispiel der Augenbecher. Sobald er, vom Gehirn nach vorn wachsend, unter die Epidermis gelangt, ruft er die Bildung der Augenlinse hervor. Entfernt man bei einem Keimling den Augenbecher, so bleibt auch die Linsenbildung aus. Andererseits induziert ein bei einem Molchkeim unter die Bauchhaut verpflanzter Augenbecher selbst an diesem ungewöhnlichen Ort die Bildung der Linse.

Wenn man auch begrifflich die Selbstdifferenzierung von der abhängigen oder korrelativen Differenzierung trennt, so wirken in Wirklichkeit beide Entwicklungsweisen zusammen. Je nach dem Entwicklungsstadium und dem Keim überwiegt einmal das eine, einmal das andere Prinzip. Insgesamt vollzieht sich die Ontogenese als ein enges Zusammenspiel der Teile unter der Wechselwirkung zahlreicher Faktoren.

## Die hormonale Regulation

Vorwiegend in den späten Phasen der Ontogenese sind auch Hormone als Regulatoren wirksam. So spielt das aus der Hypophyse stammende Wachstumshormon in der Jugendentwicklung der Wirbeltiere eine wichtige Rolle. Besonders auffällig ist auch der Einfluß des Schilddrüsenhormons auf die Larvenentwicklung der Amphibien. Entfernt man bei den Froschlarven die Schilddrüse, so unterbleibt die Metamorphose von der Kaulquappe zum Frosch. Es bilden sich vielmehr Riesenkaulquappen. Füttert man diese dann mit Schilddrüse (z. B. vom Schwein), so verwandeln auch sie sich in Frösche. Andererseits läßt sich durch die Einpflanzung von Schilddrüsenstückchen in Kaulquappen eine verfrühte Metamorphose und die Bildung von Zwergfröschen herbeiführen.

Die Ontogenese der Insekten ist bekanntlich sehr unterschiedlich. Sowohl die Häutungen als auch die damit verbundenen Differenzierungen werden durch bestimmte Hormone gesteuert. Den Anstoß gibt bei Schmetterlingen immer ein Hormon aus bestimmten Zellen des Gehirns. Es aktiviert eine andere Hormondrüse, die im Prothorax liegt (Prothorakaldrüse). Ihr Hormon bewirkt die Gewebeveränderungen der verschiedenen Metamorphoseschritte. Gleichzeitig werden diese Vorgänge aber noch von einer hinter dem Gehirn liegenden Hormondrüse beeinflusst. Sie produziert das „Juvenilhormon“, das die Metamorphose hemmt. Ist es in bestimmter Konzentration vorhanden, so tritt stets eine Raupenhäutung ein. Nur, wenn vom Juvenilhormon sehr wenig gebildet wurde, kommt es zur Puppenhäutung.

Das Zusammenspiel der genannten drei Hormone ist durch zahlreiche Experimente belegt worden. Entfernt man beispielsweise einer großen Raupe das Gehirn, so lebt sie zwar noch einige Wochen weiter, es kommt aber zu keiner Häutung mehr – es fehlt der Anstoß von den neurosekretorischen Zellen des Gehirns. Wird in eine derartig behandelte Raupe ein Gehirn später eingepflanzt oder Gehirnextrakt eingespritzt, so kann die Verpuppung nachträglich in Gang gesetzt werden.

## Die Wirkung äußerer Entwicklungsbedingungen

Bei allen Organismen sind bestimmte äußere Faktoren erforderlich, damit die Entwicklung vor sich gehen kann. Zu diesen Vorbedingungen gehören zum Beispiel Wasser, Sauerstoff, Nahrung und bestimmte Temperaturverhältnisse (s. S. 87). Nur wenn sie in artgemäßer Weise vorhanden sind, können die Lebensvorgänge ablaufen. Diese äußeren Faktoren ermöglichen demnach die Entwicklung, ohne ihre Richtung entscheidend zu beeinflussen. Allerdings kann beispielsweise die Entwicklungsgeschwindigkeit sehr stark durch diese Faktoren verändert werden, das gilt besonders für die Temperatur. Da die Ontogenese mit einer Vielzahl chemischer Prozesse verbunden ist, beschleunigt eine Temperaturerhöhung innerhalb des physiologischen Bereiches die Entwicklung. Das wirkt sich zum Beispiel bei der Massenvermehrung verschiedener Schädlinge aus. Hohe Temperatur kann die Ontogenese und damit auch die Generationsdauer verkürzen; während eines Sommers folgen daher mehr Generationen aufeinander, was durch die erhöhte Vermehrung Kalamitäten auslösen kann.

Da die Ontogenese durch die Aufeinanderfolge unterschiedlicher Entwicklungsphasen gekennzeichnet ist, wird verständlich, daß äußere Faktoren auf diese einzelnen Phasen einen durchaus verschiedenen Einfluß haben können. So sprechen einzelne Phasen – **sensible Phasen** – auf bestimmte äußere Faktoren leicht an. Diese Faktoren können damit zu **Entwicklungsreizen** werden. Sie beeinflussen die Entwicklungsrichtung innerhalb der von den Erbanlagen festgelegten Variationsbreite. Entwicklungsreize führen demnach zu in der Regel nicht vererbaren Abänderungen der Erscheinungsform, zu **Modifikationen**. Je nach der Tierart sind alle Bau- und Leistungsmerkmale innerhalb gewisser Grenzen modifizierbar. In der Mehrzahl der Fälle zeigt dabei die Erscheinungsform der Individuen ein **Variieren um einen Mittelwert**. Viele Individuen entsprechen nahezu dem Mittelwert, die Anzahl der modifizierten Formen nimmt mit zunehmender Größe der Modifikation ab. Dies läßt sich in einer **Modifikationskurve** darstellen (Abb. 257/1). Betrachtet man beispielsweise eine Kultur von Pantoffeltierchen, so liegt die mittlere Körperlänge bei 168  $\mu\text{m}$ . Die Mehrzahl der Individuen hat eine Länge zwischen 160  $\mu\text{m}$  und 180  $\mu\text{m}$ . Sowohl im Bereich der geringeren als auch der größeren Körperlänge nimmt die Anzahl der Individuen mit zunehmendem Abstand vom Mittelwert kontinuierlich ab. Es gibt also nur sehr wenige Pantoffeltierchen mit einer Körperlänge unter 140  $\mu\text{m}$  oder über 200  $\mu\text{m}$ . Dieser Kurvenverlauf entspricht der Zufallskurve. Die Erklärung für die Erscheinung, daß eine

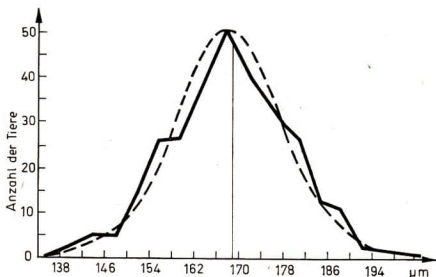


Abb. 257/1  
Modifikationskurve  
der Länge  
von Pantoffeltierchen.  
Die gestrichelte Linie gibt  
die ideale Zufallskurve an

kurvenmäßige Darstellung der Modifikation eines Merkmales der Zufallskurve entspricht, liegt darin, daß die Entwicklung des Individuums durch zahlreiche Außenbedingungen beeinflußt wird. Diese wirken auf die verschiedenen Entwicklungsprozesse teils fördernd, teils hemmend ein. Es entspricht dabei der Wahrscheinlichkeit, daß das Zusammentreffen mehrerer fördernder Faktoren oder aber zahlreicher hemmender Faktoren jeweils sehr selten ist. Am häufigsten ist eine Mischung sowohl hemmender als auch fördernder Einflüsse. Sie führt zu einer Entwicklung, die annähernd dem Mittelwert der Variationsbreite entspricht.

In einigen Fällen wird das Erscheinungsbild einer Tierart in besonders starkem Maße durch **einen bestimmten Umweltfaktor** geprägt. So hängt die Färbung einer Schlupfwespe (*Habrobracon juglandis*) vorwiegend von der Temperatur ab. Züchtet man die Tiere bei der hohen Temperatur von 35 °C, so sind sie ganz hell. Bei einer Senkung der Temperatur zeigt sich in bestimmten Bereichen des Körpers, vorwiegend am Thorax und Abdomen, aber auch an einigen Stellen des Kopfes schwarzes Pigment. Je niedriger die Zuchttemperatur ist, desto dunkler sind die ausschlüpfenden Tiere. Bei einer Zuchttemperatur von 16 °C sind sie fast völlig schwarz. Bei dieser Schlupfwespe ändert sich der Mittelwert der Pigmentierungsstärke direkt proportional zur Zuchttemperatur.

Nicht immer ergibt die Modifikabilität eine Gruppe von Formen, die durch fließende Übergänge miteinander verbunden sind und sich um einen Mittelwert gruppieren. Bei einigen Tierarten führt der Einfluß bestimmter Umweltfaktoren in einer sensiblen Phase zum Einschlagen unterschiedlicher Entwicklungswege. Je nach der Intensität des jeweiligen Faktors wird der eine oder der andere Entwicklungsweg durchlaufen. Ein typisches Beispiel hierfür bildet die Entwicklung der weiblichen Tiere bei den Bienen und Ameisen. Bekanntlich sind die Eier, aus denen sich die Bienenkönigin oder die Arbeitsbiene entwickeln, völlig gleich. Das Königinnenei liegt aber in einer wesentlich größeren Zelle, der Weiselzelle. Die aus dem Ei schlüpfende Larve wird nun, je nachdem in welcher Zelle sie liegt, von den Arbeitsbienen unterschiedlich gefüttert. So bekommt die Larve in der Weiselzelle vor allem den eiweißhaltigen, dickflüssigen „Königinnenfuttersaft“, der eine Abscheidung einer Drüse der Arbeitsbienen enthält. Die unterschiedliche Fütterung der Larven bestimmt die Entwicklungsrichtung. Einmal entsteht die Bienenkönigin, im anderen Falle eine Arbeitsbiene. Die beiden Formen sind durch zahlreiche Merkmale unterscheidbar. So ist die Königin wesentlich größer, hat infolge der voll ausgebildeten Geschlechtsorgane einen langen Hinterleib, besitzt gezahnte Oberkiefer und einen kurzen Rüssel. Bei den Arbeitsbienen sind die Geschlechtsorgane verkümmert. Sie haben aber andere Merkmale ausgebildet, die ihnen das Futtersammeln, Bauen und Brutpflegen ermöglichen. Diese Merkmale fehlen wiederum der Königin. Hierzu gehören die an den Beinen befindlichen Sammelapparate, die Wachsdrüsen, die Futtersaftdrüsen, die spatelförmigen Oberkiefer sowie verschiedene Verhaltensweisen (z. B. der Orientierungstanz). Man kann also die Arbeitsbienen keinesfalls einfach als verkümmerte Weibchen bezeichnen. In ähnlicher Weise wie bei den Bienen führt auch die unterschiedliche Fütterung der Larven bei den Ameisen zur Festlegung eines bestimmten Entwicklungsweges. In einem Fall kommt es zur Ausbildung geschlechtsreifer Weibchen, im anderen Falle entwickeln sich Arbeitsameisen.

26

27

28

# Aus der Genetik

## *Die Zelle als Träger und Überträger der Erbanlagen*

Gregor MENDEL zog aus seinen berühmten Kreuzungsexperimenten die später vielfach bestätigte Schlußfolgerung: **Nicht die Merkmale, sondern dafür verantwortliche Anlagen werden vererbt.** Diese Anlagen, die **Gene**, sind **genetische Informationen**, nach denen entsprechend den vorhandenen Umweltbedingungen eine Ausbildung der (Erb)merkmale erfolgt.

①

Die genetischen Informationen müssen

- in körper- bzw. zelleigenen Substanzen „verschlüsselt“ sein;
- so verschlüsselt sein, daß sie nicht vom Zellstoffwechsel geschädigt und nicht ständig verändert werden;
- so verschlüsselt sein, daß sie auch abgegeben, realisiert werden können;
- so verschlüsselt sein, daß sie originalgetreu kopiert („redupliziert“) und auf Nachkommenzellen verteilt werden können, daß also eine „Vererbung“ im engeren Sinne möglich ist.

Zur Entwicklung eines Organismus und zur Steuerung seiner Funktionen ist eine große Anzahl genetischer Informationen notwendig. Schon Bakterien haben etwa 1000 Gene, und man schätzt, daß der Mensch 10000 bis 100000 Gene besitzt. Um eine gleichmäßige Behandlung und vor allem eine exakte Weitergabe dieses großen Informationsschatzes zu gewährleisten, sind die genetischen Informationen in speziellen „Containern“ gespeichert. Dazu dienen solche Zellbestandteile, welche die **Fähigkeit zur Autoreduplikation** besitzen und nicht neu (de novo) entstehen, und die das zur Verschlüsselung genetischer Informationen geeignete Material enthalten.

## Das elektronenmikroskopische Bild der Zelle

Alle Zellen zeigen einen weitgehend identischen Strukturaufbau. Sie besitzen einen für alle Zellen notwendigen **Zellkern** (Nukleus), der von einer Kernmembran begrenzt ist und eine fädig-granuläre Substanz, das **Chromatingerüst** sowie ein oder mehrere **Kernkörperchen** enthält. Der Kern entsteht nie neu, sondern verdoppelt sich durch Teilung („Mitose“). Er enthält u. a. DNS und RNS.

Bakterien besitzen anstelle des Nukleus ein **Kernäquivalent** (Nukleoid), dem eine Kernmembran fehlt, das aber DNS enthält und die Rolle des Zellkernes übernimmt (s. S. 18).

Zellen besitzen in jedem Falle ein den Zellkern umgebendes **Zytoplasma**. In das Zytoplasma sind verschiedene Strukturen eingebettet. Es enthält ein mehr oder weniger ausgeprägtes **endoplasmatisches Retikulum**. In diesem röhren- bis blasenförmigen Membransystem sind die sogenannten „gebundenen“ RNS-haltigen **Ribosomen** lo-



kalisiert, im Gegensatz zu den zytoplasmatisch gelagerten „freien“ Ribosomen. Die Ribosomen werden wie die anderen Komponenten des endoplasmatischen Retikulums neu gebildet. Außerdem enthält es durch ihre charakteristischen Innenstrukturen auffällige **Mitochondrien**, die DNS und RNS enthalten und die Fähigkeit zur Autoreduplikation besitzen. In tierischen Zellen existiert ein **Zentrosom** (Zentralkörperchen), das DNS-haltig ist und durch Zweiteilung und nicht neu entsteht. In pflanzlichen Zellen befinden sich **Plastiden**, die ebenfalls nicht neu entstehen und DNS sowie RNS enthalten.

Diese Strukturen werden bei jeder Zellteilung mehr oder weniger regelmäßig auf beide Tochterzellen verteilt. Lediglich das Material des Zellkernes wird nach einer vorherigen Differenzierung in fädige Strukturen, die **Chromosomen**, mit sehr großer Präzision gleichmäßig aufgeteilt, in einem Prozeß, der **Mitose** genannt wird.

## Die Struktur der Chromosomen

Voraussetzung für den normalen Ablauf der Kernteilung ist eine Differenzierung des Kerninhaltes. Dabei bilden sich aus dem diffusen Chromatingerüst durch zunehmende Spiralisierung die **Chromosomen** heraus, und zwar in jedem Organismus in einer für ihn typischen Anzahl. Diese Anzahl ist gewöhnlich in allen Zellen dieses Organismus gleich, jeweils durch zwei teilbar und stets doppelt so groß wie die Chromosomenzahl der Keimzellen (Tab. s. u.).

Die Chromosomen bestehen in der Regel aus zwei Längseinheiten, den **Chromatiden**, die ihrerseits unterteilt sind bis zu einer nicht weiter teilbaren Grundstruktur, dem **Chromonema**, das möglicherweise in eine indifferente **Matrix** eingebettet ist (Abb. 261/1).

### Chromosomenzahlen einiger Organismen

Pferdespulwurm ( <i>Ascaris</i> )	2 × 1 = 2
Mücke ( <i>Culex pipiens</i> )	2 × 3 = 6
Roter Brotschimmelpilz ( <i>Neurospora crassa</i> )	7
Lebermoos ( <i>Sphaerocarpus donnellii</i> )	8
Taufliege ( <i>Drosophila melanogaster</i> )	2 × 4 = 8
Erbse ( <i>Pisum sativum</i> )	2 × 7 = 14
Mais ( <i>Zea mays</i> )	2 × 10 = 20
Tomate ( <i>Solanum lycopersicum</i> )	2 × 12 = 24
Frosch ( <i>Rana esculenta</i> )	2 × 13 = 26
Honigbiene ( <i>Apis mellifica</i> ) ♀	2 × 16 = 32
Weizen ( <i>Triticum</i> , verschiedene Spezies)	2 × 7 = 14
	4 × 7 = 28
	6 × 7 = 42
Mensch ( <i>Homo sapiens</i> )	2 × 23 = 46
Kartoffel ( <i>Solanum tuberosum</i> )	2 × 24 = 48
Rind ( <i>Bos taurus</i> )	2 × 30 = 60
Hund ( <i>Canis familiaris</i> )	2 × 39 = 78
Krabbe ( <i>Eupagurus ochotensis</i> )	2 × 127 = 254
Farn ( <i>Ophioglossum vulgatum</i> )	500–520

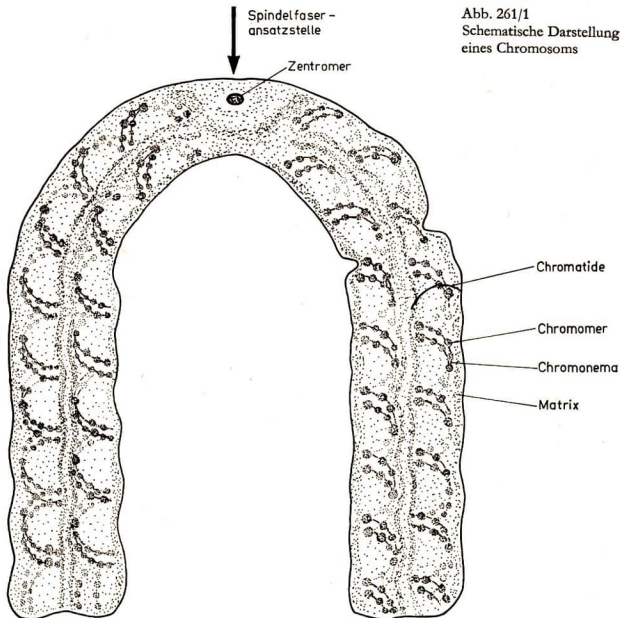
Jedes Chromosom ist von charakteristischer Gestalt, die durch die Lage des **Zentromers** bestimmt wird. Das Zentromer ist eine Region des Chromosoms, die für die geordnete Bewegung der Chromosomen während der Mitose von entscheidender Bedeutung ist.

Daneben ist jedes Chromosom durch Verdickungen, die **Chromomeren**, charakterisiert, die in charakteristischer Größe und Lokalisation auftreten (Abb. 261/1).

Zur Strukturaufklärung der Chromosomen eignen sich vor allem die sogenannten **Riesenchromosomen** in den Speicheldrüsen von Insekten, die auf Chromosomenverdoppelungen ohne anschließende Teilung zurückgehen und die Größe normaler Chromosomen um ein Vielfaches überschreiten (s. Tafel III). Sie sind trotz maximaler Entspiralisierung auch im „Interphase-Kern“ zwischen den Kernteilungen sichtbar, während die Entspiralisierung normalerweise zum Verlust der sichtbaren Chromosomenstruktur und gleichzeitig zur Ausbildung des Chromatingerüsts führt.

Die Chromosomen bestehen aus DNS, RNS sowie Proteinen; der molekulare Aufbau der Chromosomen und die Beteiligung dieser Substanzen daran konnte trotz intensiver Bemühungen bisher noch nicht aufgeklärt werden.

Abb. 261/1  
Schematische Darstellung  
eines Chromosoms



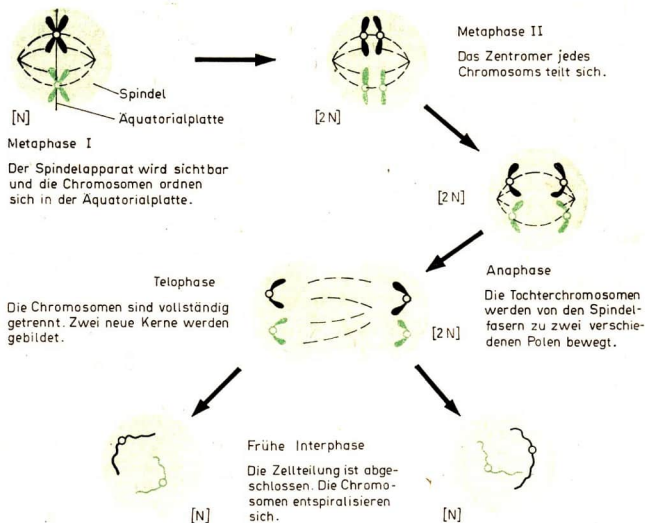


Abb. 262/1 Schematische Darstellung des Verlaufes der Mitose

## Verdopplung und Verteilung der Chromosomen

Die Verteilung der Chromosomen erfolgt während der Kernteilung, der **Mitose** (s. Tafel I). Zuvor wird während der **Interphase** das chromosomale Material verdoppelt. Die Interphase ist die Periode der physiologischen Kernaktivität.

Während der **Prophase** nehmen die einzelnen Chromosomen Gestalt an. Sie sind deutlich in jeweils zwei Chromatiden unterteilt. Im Verlauf der Prophase erfolgt – offenbar durch zunehmende Spiralisierung – eine weitere Verdickung und Verkürzung der Chromosomen. Gleichzeitig verschwinden Nukleoli und Kernmembran. Die Zentrosomen teilen sich; von ihnen aus wird der **Spindelapparat** aufgebaut.

Während der **Metaphase** ordnen sich die Chromosomen in einer Ebene an, der **Äquatorialplatte**. Diese steht senkrecht zu den beiden Zentrosomen, den Spindelpolen. Jeweils zwei Chromosomen sind von identischer Gestalt; sie kommen paarweise vor. Die Chromosomen eines solchen Paares nennt man „homologe Chromosomen“ (s. Tab. S. 260).

In der anschließenden **Anaphase** teilen sich die Zentromeren, so daß die Chromatiden als zwei vollständig getrennte Tochterchromosomen vorliegen. An deren primärer Einschnürung greifen die Spindelfasern an und verteilen sie auf die beiden Spindelpole.

Während der **Telophase** entspiralisieren sich die auf zwei Pole gleichmäßig verteilten Tochterchromosomen und bilden allmählich wieder das für den Interphasekern typische Chromatingerüst aus. Die

Spindel wird aufgelöst, es entsteht eine neue Kernmembran: Es sind zwei identische, d. h. den gleichen (Tochter-) Chromosomenbestand tragende Tochterkerne entstanden, die nunmehr auf die Tochterzellen verteilt werden können.

## Reduktion der Anzahl der Chromosomen

Alle mehrzelligen Organismen bilden geschlechtlich verschieden differenzierte Keimzellen (Gameten) aus, die bei der Befruchtung paarweise verschmelzen. Um zu vermeiden, daß bei der Befruchtung jeweils die Chromosomenzahl verdoppelt wird, erfolgt – bei verschiedenen Organismengruppen zu unterschiedlichen Zeiten, beim Menschen und bei allen höheren Tieren beispielsweise während der Bildung der Gameten – eine Reduktion der Anzahl der Chromosomen. Durch diese Reduktionsteilung (**Meiose**) werden **haploide** Gameten gebildet, die nur einen Chromosomensatz besitzen ( $n = 1$ ), während durch die Befruchtung eine diploide Zygote gebildet wird, die je einen väterlichen und einen mütterlichen Chromosomensatz besitzt ( $n = 2$ ). Beim Menschen und bei den höheren Tieren sind auch alle aus der Zygote hervorgehenden Zellen in der Regel diploid.

Die **Meiose** (Abb. 264/1 u. Tafel II) besteht aus zwei Prozessen, einer Reduktion der Chromosomenzahl (Reduktionsteilung 1) und einer sich anschließenden mitotischen Teilung. Während der **Prophase 1** treten die jeweils homologen Chromosomen paarweise zusammen und ordnen sich dann in der **Meta-phase 1** in einer Äquatorialplatte an. In der sich anschließenden **Anaphase 1** werden die homologen Chromosomen, deren Zentromeren im Gegensatz zur Mitose ungeteilt bleiben und die deshalb weiter

3

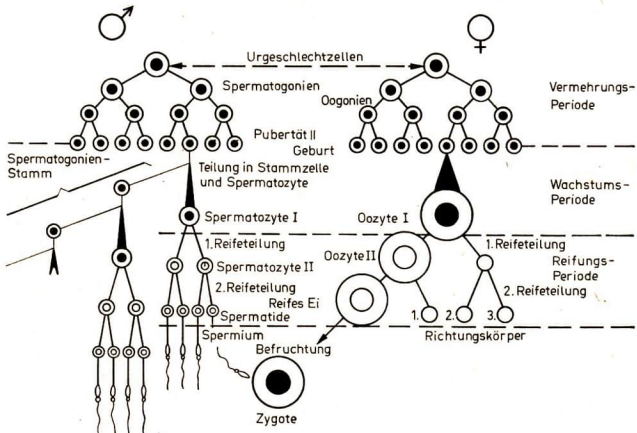


Abb. 263/1 Bildung der Keimzellen beim Säuger



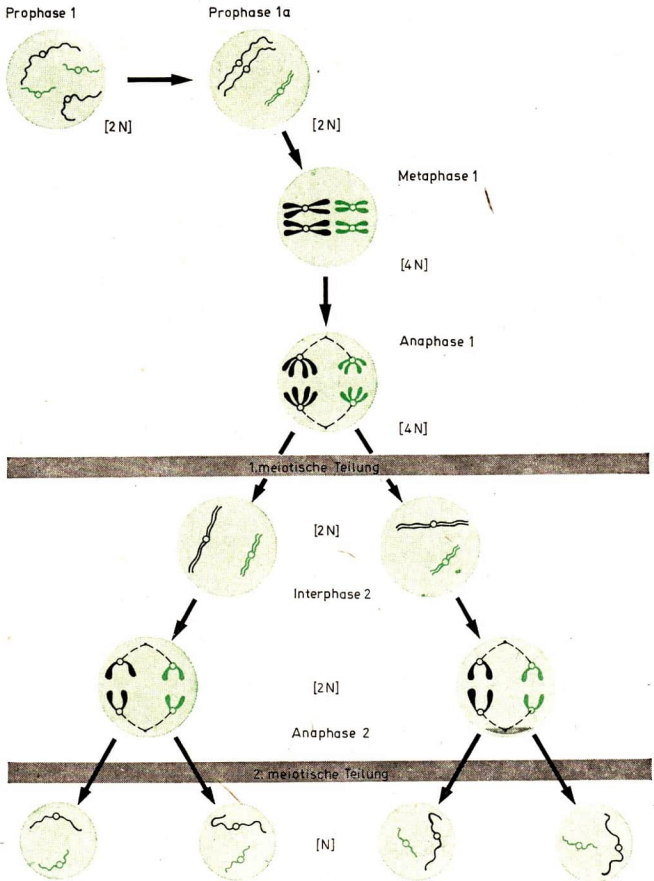


Abb. 264/1 Schematische Darstellung des Ablaufes einer Meiose bei einem Organismus mit zwei homologen Chromosomenpaaren

aus zwei Chromatiden zusammengesetzt sind, auseinander sortiert und auf die beiden Spindelpole verteilt. Im zweiten Prozeß (der Reduktionsteilung 2) werden, wie in einer echten Mitose, nach erfolgter Teilung der Zentromeren die Tochterchromosomen aufgeteilt, so daß als Produkt der Meiose vier haploide Kerne vorliegen (Abb. 263/1).

Diese Mechanismen zur präzisen Aufteilung der Chromosomen auf Tochterkerne oder Tochterzellen sowie zur Konstanthaltung der Chromosomenzahl machen die Chromosomen zu den geeigneten Trägern des genetischen Materials.

Von den übrigen Zellorganellen kommen darüber hinaus auch Mitochondrien, Plastiden und Zentrosomen als mögliche Erbtäger in Betracht, da sie wie die Chromosomen sämtlich die Fähigkeit zur Autoreduplikation haben und nicht neu entstehen. Zudem enthalten sie wie die Chromosomen – neben anderen Substanzen – DNS, welche als das eigentliche genetische Material erkannt werden konnte.

### *Die stoffliche Natur des genetischen Materials*

Obwohl die Existenz der Gene bereits durch MENDELs Beobachtungen wahrscheinlich gemacht und durch umfangreiche Untersuchungen in den zwanziger und dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts, vor allem an der Taufliege *Drosophila melanogaster*, bewiesen wurde, konnte das genetische Material erst in den fünfziger Jahren erkannt werden.

Eine Voraussetzung dafür war die Einführung von Mikroorganismen als genetische Versuchsobjekte. Dabei handelte es sich um bestimmte Pilze, in erster Linie um den Brotschimmel *Neurospora crassa*, um verschiedene Bakterienarten, wie das Darmbakterium *Escherichia coli*, den Erreger des Mäusetyphus *Salmonella typhimurium* und den Heubazillus *Bacillus subtilis* sowie um bestimmte Viren, vor allem um Bakteriophagen (Bakterien-Viren).

Mikroorganismen haben den für genetische Experimente entscheidenden Vorteil, daß man von ihnen auf kleinstem Raum außerordentlich große Individuenzahlen züchten kann (in einem ml Fleischbrühe etwa so viel *Coli*-Bakterien, wie Menschen auf der Erde leben:  $3 \times 10^9$ ),

daß sie außerordentlich kurze Generationszeiten haben (z. T. nur 30 min),

daß sie gewöhnlich haploid sind, also nur einen Satz genetischer Informationen besitzen,

daß auch bei ihnen Erbänderungen (Mutationen) auftreten und zu genetisch stabil veränderten Formen (Mutanten) führen, die dann zum Beispiel besondere Nährstoffbedürfnisse aufweisen (Mangelmutanten), resistent sind gegenüber antibakteriellen Antibiotika oder die sich durch die Wuchs- oder Kolonieform von den normalen Bakterien unterscheiden,

daß man sie, wie seit Mitte der vierziger Jahre bekannt ist, auch „kreuzen“, also mit ihnen genetische Austauschexperimente durchführen kann. ④

Voraussetzung für die Aufklärung des genetischen Materials war weiter die in den letzten beiden Jahrzehnten erfolgte außerordentliche Verfeinerung der biochemischen und physikalisch-chemischen Techniken, wie die Entwicklung der Röntgenstrukturanalyse, mit deren Hilfe die Strukturaufklärung natürlicher Makromoleküle möglich ist, die Entwicklung von Methoden zur Trennung von Zellen, Zellbestandteilen, Viren, Molekülen (Ultrazentrifuge, Chromatographie, Elektrophorese), der Einsatz von Radionukliden (wie  $^3\text{H}$ ,  $^{14}\text{C}$  und  $^{32}\text{P}$ ), von stabilen Isotopen (wie  $^{15}\text{N}$ ) und von Basenanalogen (wie 5-Bromurazil) in Untersuchungen über die Synthese und die Verteilung

natürlicher Makromoleküle, die Entdeckung von Antibiotika und ihr Einsatz zur Analyse von Synthesemechanismen.

⑤

Das hatte zur Folge, daß sich die **Molekulargenetik**, die Erforschung der Vererbungserscheinungen auf molekularer Grundlage, im Vergleich zu anderen naturwissenschaftlichen Disziplinen seit 1950 besonders stürmisch entwickelte (Tab. s. u.), was sich unter anderem auch in der häufigen Verleihung von Nobelpreisen an Molekulargenetiker ausdrückt.

### Marksteine in der Entwicklung der Molekulargenetik

Die Tabelle erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Den in ihr genannten Wissenschaftlern stand meist ein größeres Forscherkollektiv zur Seite (\* Nobelpreisträger – 13! –).

- 1941 Ein-Gen-ein-Enzym-Hypothese (G. W. BEADLE\* und E. L. TATUM\*)
- 1943 Beginn der Mikrogenetik: Nachweis des spontanen Auftretens von Mutationen bei Bakterien (S. E. LURIA und M. DELBRÜCK)
- 1944 DNS als transformierendes Agens (O. T. AVERY)
- 1946 Bakterielle Konjugation (J. LEDERBERG\* und E. L. TATUM\*)
- 1952 DNS steuert Phagen-Vermehrung (A. D. HERSHEY und M. CHASE)
- 1952 Phagen-Transduktion (N. D. ZINDER und J. LEDERBERG\*)
- 1953 Struktur der DNS (J. D. WATSON\* und F. H. C. CRICK\*)
- 1956 Transfektion mit RNS des Tabak-Mosaik-Virus (A. GIERER und G. SCHRAMM)
- 1957 Aufklärung der Primärstruktur des Insulins (F. SANGER\*)
- 1958 DNS-Synthese in vitro (Polymerase) (A. KORNBERG\*)
- 1958 DNS-Replikation in vivo (M. MESELSON und F. STAHL)
- 1961 Messenger-RNS als Matrize der Protein-Synthese (S. BRENNER, F. JACOB\* und M. MESELSON)
- 1961 DNS-abhängige RNS-Synthese in vitro (RNS-Polymerase) (S. B. WEISS, J. HURWITZ)
- 1961 Regulation der Übertragung der genetischen Informationen (JACOB\* und MONOD\*)
- 1961 bis 1966 Aufklärung des Aminosäure-Kodes (M. W. NIRENBERG\* und J. H. MATTHAEI, H. G. KHORANA\*; F. H. C. CRICK\*, S. OCHA\*, H. G. WITTMANN)
- 1965 In vitro-Synthese biologisch aktiver Q $\beta$ -Phagen-RNS (S. SPIEGELMAN)
- 1965 Aufklärung der Primärstruktur der Alanin-Transport-RNS (R. W. HOLLEY\*)
- 1967 In vitro-Synthese biologisch aktiver  $\Phi$ X 174-Phagen-DNS (A. KORNBERG\*)
- 1968 Totalsynthese eines Gens (teilweise) (H. G. KHORANA\*)

## Die Desoxyribonukleinsäure als Träger der genetischen Information

Es wurde zweifelsfrei erwiesen, daß die DNS bei allen Organismen – mit Ausnahme der RNS-haltigen Viren, die keine DNS enthalten – der stabile Träger der genetischen Information ist. Dieser Nachweis gelang mit einer Reihe verschiedenartiger Methoden.

### Transformation

Der erste direkte Beweis für die Rolle der DNS als genetischer Informationsüberträger wurde 1944 mit der Aufklärung des Mechanismus der Transformation erbracht.

Die Erscheinung der Transformation war schon 1928 entdeckt worden. Mäusen waren lebende kapsellose (und deshalb nicht krankmachende) Pneumoköken zusammen mit hitze-getöteten bekapselten (krankmachenden) Pneumokokken injiziert

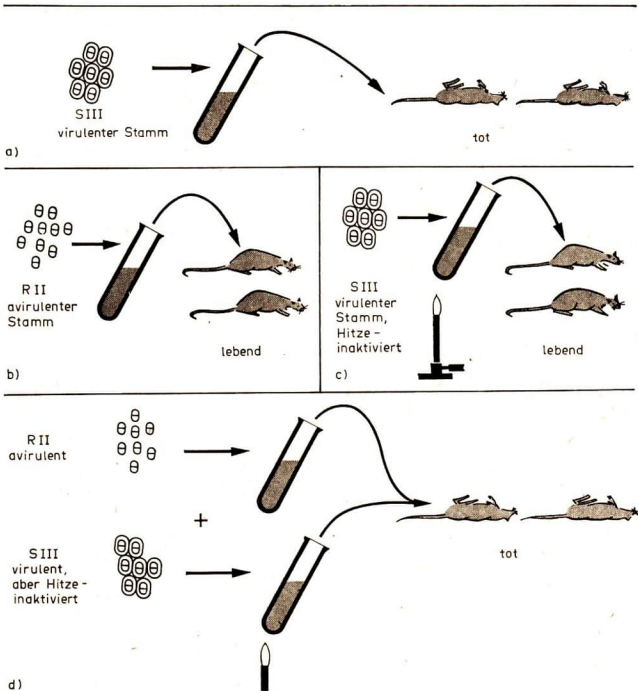


Abb. 267/1 Schematische Darstellung des Versuches, durch den die „Transformation“ entdeckt wurde: Die Versuchstiere erkrankten, als ihnen nicht krankmachende (avirulente) und hitzegetötete krankmachende (virulente) Pneumokokken injiziert worden waren

worden (Abb. 267/1). Die Folge war eine Erkrankung der Tiere, aus denen dann lebende bekapselte Pneumokokken isoliert werden konnten. Zu einer näheren Analyse dieses Phänomens fehlten jedoch die materiellen und auch die theoretischen Voraussetzungen.

Entscheidend für die Aufklärung des Mechanismus der Transformation war die Entwicklung geeigneter *in vitro*-Systeme. Damit konnte dann gezeigt werden, daß man „Empfänger-Bakterien“, die „genetisch markiert“ sind, die also beispielsweise Mangelmutanten darstellen, mit Extrakten aus „Spender-Bakterien“ der gleichen Art behandeln



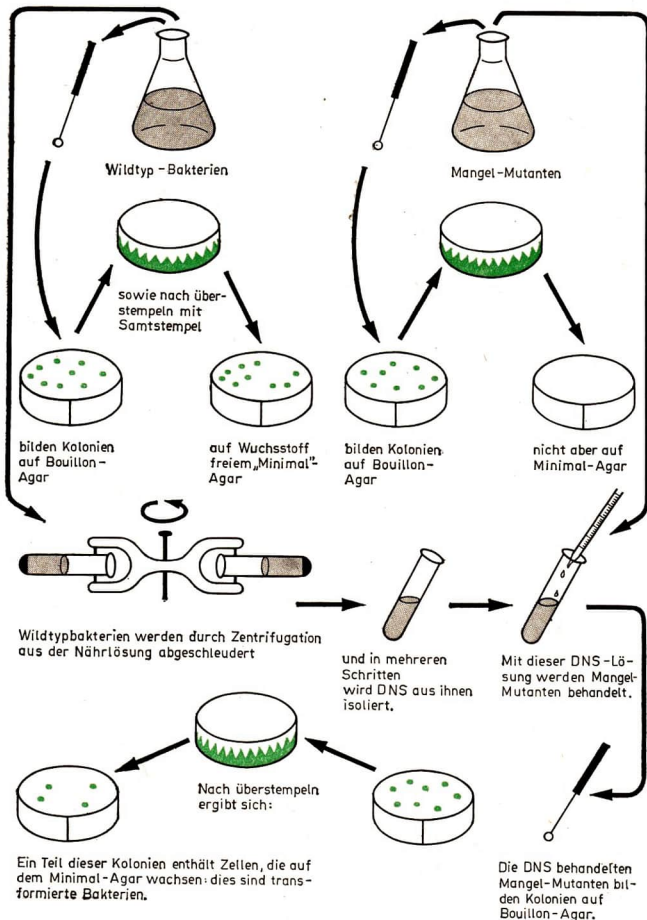


Abb. 268/1 Identifizierung des transformatorischen Prinzips als DNS

Wildtypbakterien werden  
in Nährlösung gezüchtet,

in der Zentrifuge ange-  
reichert,

in Kochsalzlösung aufge-  
schwemmt und auf 65 °C  
erhitzt, um die Enzyme zu  
inaktivieren, welche die trans-  
formierende Aktivität zer-  
stören.

Die in Kochsalzlösung ge-  
waschenen Bakterien werden  
mit dem Lösungsmittel Natrium-  
Desoxycholat geschüttelt, um  
wasserlösliche Zellbestand-  
teile zu extrahieren.

Nachdem die unzerstörten  
Zellen durch Zentrifugation  
entfernt wurden, wird dem  
Überstand Äthanol zugefügt.

Dabei entsteht ein Präzipitat,  
das gesammelt und getrocknet,  
während das Lösungsmittel  
mit dem Überstand verworfen  
wird. Das Präzipitat wird  
mit Kochsalzlösung gelöst  
und zur Entfernung der Pro-  
teine mit Chloroform ge-  
schüttelt.

Diese Fäden werden vom  
Glasstab entfernt und mit  
Äthanol-Kochsalzlösung  
gewaschen. Sie erweisen  
sich als reine DNS.

Unter Rühren wird tropfen-  
weise Äthanol zugefügt,  
bis sich um den Glasstab  
beim Rühren Fäden prä-  
zipitieren.

Durch Schütteln mit Chlo-  
roform werden die zuge-  
setzten Enzyme entfernt.

Enzyme zum Abbau von  
Polysacchariden der Bak-  
terien-Kapsel werden zu-  
gefügt; die Lösung wird er-  
neut mit Äthanol präzipi-  
tiert und das Präzipitat in  
Kochsalzlösung aufge-  
nommen.

Das Chloroform wird ent-  
fernt und die Kochsalzlö-  
sung erneut mit Äthanol  
präzipitiert. Das Präzipitat  
wird wieder in Kochsalz-  
lösung gelöst.

Abb. 269/1 Methode zur Isolierung chemisch reiner DNS für Transformationsversuche

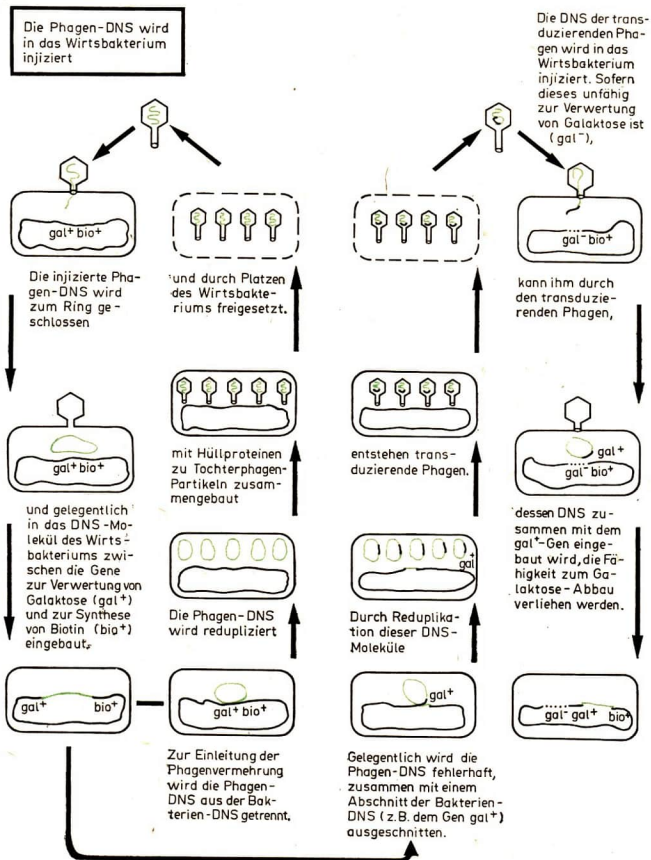


Abb. 270/1  
Entstehung und Wirkungsweise transduzierender Bakteriophagen

und ihnen dadurch genetische Eigenschaften der Spenderbakterien übertragen kann. Diese Eigenschaften werden dann sowohl von den transformierten Zellen als auch von deren Nachkommen ausgeprägt: Bei der Transformation handelt es sich also um die Übertragung von Erbanlagen durch Zellextrakte und um den Einbau dieser übertragenen genetischen Informationen in das Erbmaterial der Empfängerbakterien (Abb. 268/1).

Eine Fraktionierung der zur Transformation geeigneten Bakterien-Extrakte und eine biochemische Analyse der einzelnen Fraktionen ergibt eindeutig, daß die in den Extrakten vorhandene DNS (Abb. 269/1) die entscheidende Komponente für die Übertragung der genetischen Informationen sein muß: Behandlung der Extrakte mit dem DNS-spaltenden Enzym Desoxyribonuklease (DNase) oder mit anderen DNS-schädigenden Verfahren zerstört ihre Transformationsaktivität, während eine Einwirkung des RNS-spaltenden Enzyms Ribonuklease (RNase) oder Proteine abbauender Enzyme ohne Einfluß bleibt. Zudem gelingt es, erfolgreich transformierte Zellen selbst wieder als Spender zu verwenden und mit der aus ihnen isolierten DNS weitere Empfängerbakterien zu transformieren. Versuche mit radioaktiv markiertem Material, zum Beispiel mit  $^3\text{H}$ - (Tritium-)markierter DNS ergaben eindeutig, daß die Spender-DNS von den Empfänger-Bakterien aufgenommen und in ihre eigene DNS, das heißt, in ihr Kernäquivalent eingebaut wird.

Die Transformation ist nicht nur ein Laborphänomen, sondern erfolgt auch unter natürlichen Bedingungen mittels von Spenderbakterien ausgeschiedener DNS. Offenbar ist die Transformation der primitivste Mechanismus zur Neukombination genetischen Materials.

Die Transformation kann zur Übertragung aller nachweisbaren genetischen Informationen der Bakterien verwendet werden. Allerdings sind nur einige Bakterienarten erfolgreich transformierbar: *Bacillus subtilis* (Heubazillus), Pneumokokken, Streptokokken, Influenza-Bakterien und einige wenige mehr. Bei anderen Bakterienarten, deren Zellwand für DNS undurchlässig ist, gelingen Transformationsversuche nicht.

Bis heute ist unklar, ob auch kernhaltige Zellen transformiert werden können. Offensichtlich ist dies zumindest bei bestimmten Pilzen möglich. Eine Transformation menschlicher Zellen könnte große praktische Bedeutung für die Therapie von Erbkrankheiten gewinnen (s. S. 323 f.).

Neben der Transformation gibt es weitere Mechanismen, vermittels derer Bakterien genetisches Material austauschen können. Dies geschieht bei der **bakteriellen Konjugation** durch direkten Kontakt von Spenderbakterien mit Empfängerzellen (s. Tafel III unten), bei der **Transduktion** (Abb. 270/1) durch Übertragung bakterieller Gene mit Hilfe geeigneter Bakteriophagen oder zytoplasmatischer „Faktoren“. Durch eine spezifische radioaktive Markierung der Spenderzellen kann der Nachweis geführt werden, daß es sich dabei in jedem Falle um die Übertragung von DNS der Spenderbakterien handelt.

## Vermehrung von DNS-Viren

Ein weiterer direkter Beweis für die Rolle der DNS als genetisches Material wurde 1952 durch die Analyse der Vermehrung von *Coli*-Phagen des Typs T 2 erbracht. Diese Bakteriophagen besitzen wie alle anderen Viren eine mehr oder weniger kompliziert zusammengesetzte Proteinhülle (Abb. 272/1). Im Inneren dieser Proteinhülle ist ein DNS-Molekül eingeschlossen (s. Tafel IV oben). Durch unterschiedliche Markierung der DNS (mit  $^{32}\text{P}$ ) und des Proteins (mit  $^{35}\text{S}$ ) dieser Phagen gelang der Nachweis, daß bei der Phagen-Infektion allein die  $^{32}\text{P}$ -markierte DNS in das Wirtsbakterium gelangt und



dort allein verantwortlich ist für die Produktion mehrerer hundert Phagen-Nachkommen (Abb. 272/2). Demnach sind allein in der Phagen-DNS die genetischen Informationen verschlüsselt, nach denen das Wirtsbakterium die komplizierten Protein-hüllen für Hunderte Tochter-Phagen synthetisiert (s. Abb. 286/1) und jeweils wieder mit je einem DNS-Molekül ausstattet.

6 Inzwischen weiß man, daß gerade diese Phagen zu den Viren gehören, die am kompliziertesten gebaut sind und daß für ihre Vermehrung etwa hundert genetische Informationen notwendig sind. Alle diese Informationen sind in dem einen DNS-Molekül jedes T2-Partikels verschlüsselt!

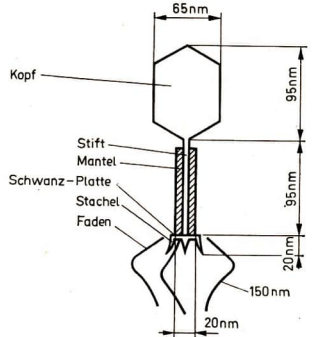


Abb. 272/1  
Struktur des Bakteriophagen T 2

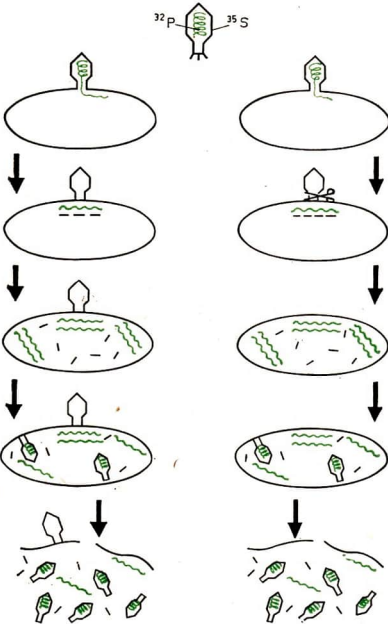


Abb. 272/2  
Die Vermehrung des Bakteriophagen T 2 erfolgt unter Kontrolle der (hier mit  $^{32}\text{P}$  markierten) Phagen-DNS, unabhängig davon, ob nach der Infektion die (hier mit  $^{35}\text{S}$  markierte) Eiweißhülle des Phagen entfernt wird oder nicht

Zum gleichen Ergebnis kam man später bei der Untersuchung der Vermehrung anderer DNS-haltiger Phagen, sowie DNS-haltiger tierischer Viren, zum Beispiel Pocken-Viren u. a.

Diese Ergebnisse wurden sehr eindrucksvoll bestätigt, als man lernte, **Transfektionen** durchzuführen (zusammengezogen aus „Transformation“ und „Virus-Infektion“), indem man geeignete empfindliche Organismen oder ihre Zellen mit isolierter Virus-Nukleinsäure infizierte: Allein die Virus-DNS vermag im infizierten Organismus eine normale Virus-Vermehrung auszulösen und dabei die typischen Symptome der Virus-Infektion hervorzurufen. (7)

Tatsächlich wurde die erste Transfektion 1956 mit der Ribonukleinsäure des Tabak-Mosaik-Virus durchgeführt. Bei den RNS-haltigen Viren (Tabak-Mosaik-Virus, Erreger der Kinderlähmung, Schnupfen usw.) übernimmt die dort anstelle von DNS allein vorkommende RNS die Rolle des genetischen Informationsträgers. Bei allen DNS-haltigen Organismen scheint jedoch die DNS der einzige stabile Informationsträger zu sein.

## Indirekte Beweise für die genetische Rolle der DNS

Zur weiteren Untermauerung der eben angeführten direkten Beweise können u. a. noch folgende Fakten herangezogen werden: (8)

DNS findet sich vorwiegend im Zellkern und dort ausschließlich in den Chromosomen, die aus genetischen und zytologischen Gründen als Träger der Gene in Frage kommen. Zellorganellen, die mutmaßliche Träger sogenannter **Plasmagene** sind, wie Plastiden und Mitochondrien, enthalten u. a. auch DNS. (9)

Der DNS-Gehalt der Kerne verschiedener Gewebe einer Art ist annähernd gleich und doppelt so hoch wie der der Gameten. Kerne gleicher Gewebe verschiedener Tierarten haben dagegen einen unterschiedlichen DNS-Gehalt (Tab. s. u.).

Mutationsauslösende Strahlen und Chemikalien haben sämtlich gemein, daß sie – zumindest auch – mit DNS-reagieren (s. S. 308).

Vom genetischen Material erwartet man eine besonders hohe Stabilität, da sonst die „Vererbung“, die genaue Übertragung der Erbanlagen von Eltern auf Nachkommen, nicht gewährleistet ist. Im Gegensatz zu allen anderen am Zellaufbau beteiligten Substanzen einschließlich der RNS unterliegt die DNS kaum einem Umbau: In die DNS eingebaute markierte Bestandteile werden normalerweise unverändert auf unmittelbare und entfernte Nachkommen verteilt. (10)

**DNS-Gehalt diploider und haploider Zellkerne** ( $10^{-13}$  g je Kern)

	Mensch	Rind	Hahn	Kröte	Forelle	Alse
Leber		64	25			20
Niere		64	24			
Pankreas		66	26			
Milz		68	26			
Erythrozyten			26	73	58	20
Granulozyten <sup>1</sup>	62					
Lymphozyten	58					
Spermien	27	33	13	37	27	9

<sup>1</sup> DNS-Gehalt je Zelle

## DNS-Nukleotid-Paare je Genom

Bakteriophage $\Phi X 174^1$	$5,5 \times 10^3$	<i>Drosophila melanogaster</i>	$8 \times 10^7$
Bakteriophage T 4	$2 \times 10^5$	Mensch	$3 \times 10^9$
<i>Escherichia coli</i>	$1 \times 10^7$	<i>Amphiuma</i> (Aalmolch)	$9 \times 10^{10}$
<i>Neurospora crassa</i> (Brotsemmel)	$4 \times 10^7$		

<sup>1</sup>  $\Phi X 174$  besitzt keine Nukleotidpaare

## Die Struktur der DNS

Die DNS besitzt eine – 1953 von WATSON und CRICK aufgeklärte – Struktur, die es ermöglicht, weitgehend stabil Informationen zu verschlüsseln und diese originalgetreu weiter- und abgeben zu können.

Die DNS-Moleküle bestehen in der Regel aus zwei schraubenförmig umeinander gewundenen („Doppel-Helix“) unverzweigten **Polydesoxyribonukleotid-Ketten** (Abb. 274/1). Eine Ausnahme bilden die DNS-Moleküle einiger Viren (z. B. des Bakteriophagen  $\Phi X 174$ ), die aus einzelnen Polydesoxyribonukleotidketten bestehen. Diese Ketten sind aus einigen Tausend ( $5,5 \cdot 10^3$  beim Phagen  $\Phi X 174$ ) bis zu mindestens

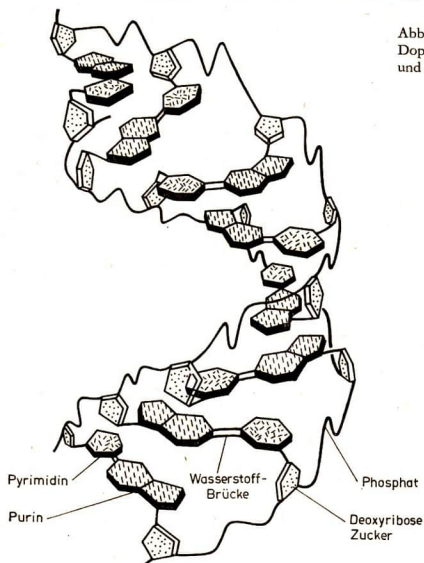


Abb. 274/1  
Doppelhelix der DNS nach WATSON und CRICK

einigen Millionen ( $10^7$  bei *Escherichia coli*) Grundbausteinen, den **Desoxyribonukleotiden**, zusammengesetzt (Tab. S. 274). Diese (Desoxyribo-)Nukleotide bestehen ihrerseits aus einer organischen stickstoffhaltigen **Base**, einem **Zuckermolekül** (2'-Desoxyribose) sowie einer **Orthophosphatgruppe** (Abb. 274/1 u. 276/1). Die einzelnen Nukleotide sind untereinander durch **3'-5'-Phosphodiesterbrücken** verbunden, die zwischen den Zucker- und den Phosphatgruppen ausgebildet werden.

Am Aufbau der DNS beteiligen sich in der Regel vier verschiedene Sorten von Desoxyribonukleotiden (Abb. 276/1), die sich untereinander lediglich in ihren Basenanteilen unterscheiden. In der DNS werden **Thymin** und **Zytosin** und **Adenin** und **Guanin** gefunden (Tab. s. u.).

### Bestandteile der Nukleinsäuren und ihre Bezeichnung

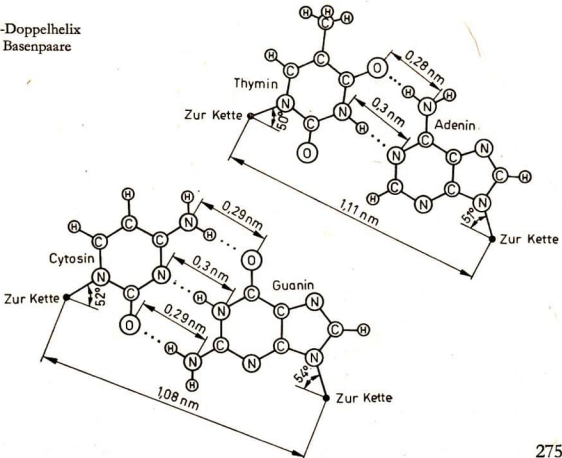
Basen	Nukleoside		Nukleotide	
	Riboside	Desoxyriboside	Ribotide	Desoxyribotide
Purine:				
Adenin (A)	Adenosin (AR)	Desoxyadenosin (AdR)	Adenylsäure (ARP) <sup>1</sup>	Desoxyadenylsäure (AdRP) <sup>1</sup>
Guanin (G)	Guanosin (GR)	Desoxyguanosin (GdR)	Guanylsäure (GRP)	Desoxyguanylsäure (GdRP)
Pyrimidine:				
Thymin (T)		Desoxythymidin (TdR)		Desoxythymidylsäure (TdRP)
Urazil (U)	Uridin (UR)	Desoxyuridin (UdR) <sup>2</sup>	Uridylsäure (URP)	Desoxyuridylsäure (UdRP) <sup>2</sup>
Zytosin (C)	Zytidin (CR)	Desoxyzytidin (CdR)	Zytidylsäure (CRP)	Desoxyzytidylsäure (CdRP)

<sup>1</sup> oder auch Adenosin-Monophosphat (AMP) bzw. Desoxyadenosin-Monophosphat (dAMP) und entsprechendes für die anderen Nukleotide

<sup>2</sup> wird in der DNS einiger Bakteriophagen anstelle von Thymin gefunden

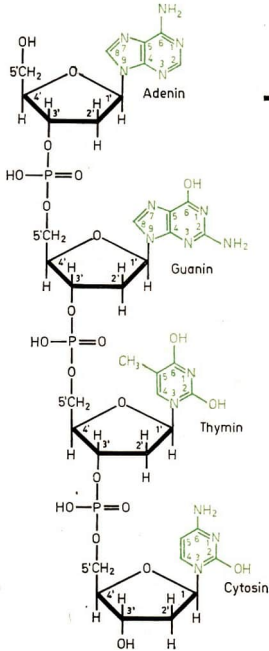
Abb. 275/1

In der DNS-Doppelhelix vorliegende Basenpaare





Tetranucleotid Fragment  
der DNS



Hydrolyse - Produkt  
der DNS

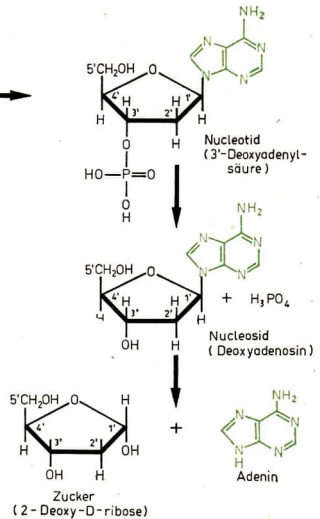


Abb. 276/1

Fragment einer DNS-Kette  
und Hydrolyse-Produkte der DNS

Die doppelkettigen DNS-Moleküle bestehen nun jeweils aus zwei derartigen um-einander gewundenen Polydesoxyribonukleotidketten. Diese sind durch Wasserstoffbrücken miteinander verbunden, die zwischen den einander zugewandten, im rechten Winkel zur Molekülachse angeordneten Stickstoffbasen ausgebildet werden. Diese Wasserstoffbrücken werden aus verschiedenen Gründen jeweils nur zwischen Adenin (A) und Thymin (T) sowie nur zwischen Guanin (G) und Zytosin (C) ausgebildet (Abb. 275/1). Damit legt die Basensequenz in einer Polynukleotidkette zwangsläufig die Sequenz in der anderen Kette fest. Dabei sind beide Ketten im Hinblick auf die Orientierung ihrer 3'-5'-Phosphodiesterbindungen mit entgegengesetzter Polarität angeordnet (Abb. 278/1).

Tetranucleotid Fragment  
der RNS

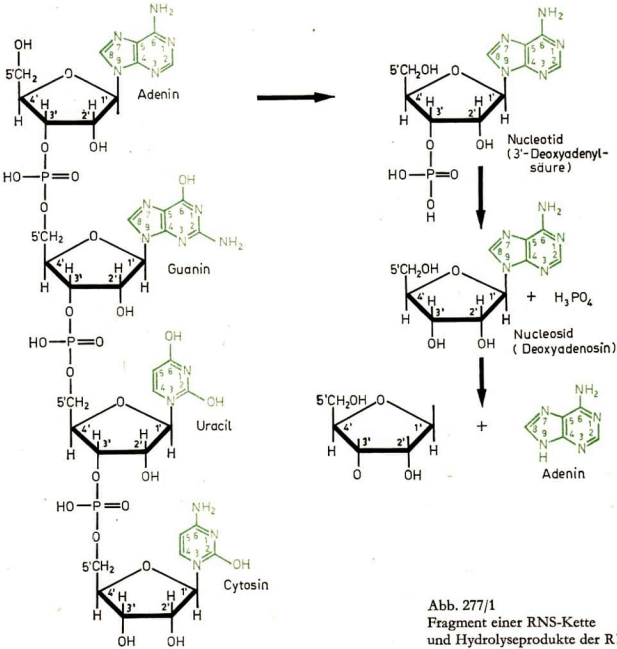


Abb. 277/1  
Fragment einer RNS-Kette  
und Hydrolyseprodukte der RNS

Die Aufeinanderfolge der Basenpaare ist nicht periodisch. DNS-Moleküle verschiedener Organismen unterscheiden sich sowohl in der Größe, also in der Anzahl der Nukleotid(paar)e wie auch in deren Reihenfolge. Bei Mikroorganismen schwankt der relative Anteil der einzelnen Nukleotid(paar)e sehr stark. Verwandte (Bakterien-) Arten haben DNS-Moleküle mit ähnlicher Basenzusammensetzung; die Darmbakterien *Escherichia coli* und *Salmonella typhimurium* besitzen je 50% AT- und GC-Paare. Der Mensch und andere Säuger haben etwa 44% GC- und 56% AT-Paare.

Der Bau der Ribonukleinsäure (RNS) ist dem der DNS weitgehend ähnlich. Die einzigen Unterschiede bestehen darin, daß normalerweise nur einkettige RNS-Moleküle vorkommen, daß diese Polyribonukleotide in der Regel aus weniger Nukleotiden be-

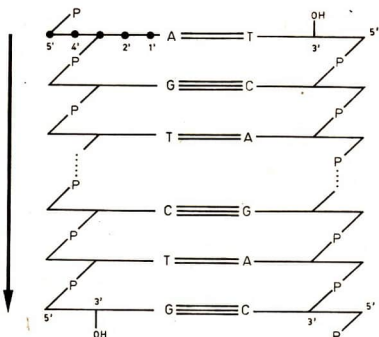


Abb. 278/1  
Die beiden  
Polydesoxyribonukleotidketten  
einer DNS-Doppelhelix  
sind mit entgegengesetzter  
Polarität angeordnet

stehen (Transport-RNS 70-80, Influenza-Virus-RNS  $2,3 \cdot 10^4$  Nukleotide), daß sie anstelle des Thymins (= 5-Methyl-Urazil) das sehr ähnliche **Urazil** besitzen, (das sich ebenfalls spezifisch mit Adenin paart (Abb. 282/2), und daß sie als Zuckerkomponente Ribose enthalten (Abb. 277/1).

Der Bau der Nukleinsäuren ermöglicht es damit, durch Variation der Nukleotid-Sequenz und, da Zucker- und Phosphatgruppen bei allen Nukleotiden identisch sind, praktisch durch Variation der Basen-Sequenz Informationen zu verschlüsseln (s. S. 274). Außerdem schafft das Prinzip der Paarung komplementärer Basen die Voraussetzung für die originalgetreue Vermehrung der Nukleinsäure-Moleküle.

## Die Reduplikation der DNS

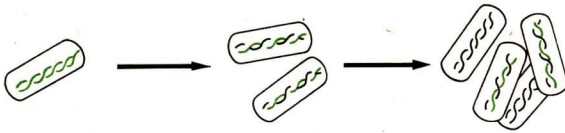
Der Bauplan der DNS-Moleküle legt einen einfachen Reduplikationsmechanismus nahe: Wegen der spezifischen Basenpaarung zwischen Adenin und Thymin sowie zwischen Guanin und Cytosin sind beide DNS-Einzelstränge einander komplementär, verhalten sich also wie Positiv und Negativ. Wenn beide Stränge voneinander getrennt würden, könnte dann jeder als Matrize (Muster) für die schrittweise Anlagerung eines komplementären neuen Stranges dienen (Abb. 280/1), und auf diese Weise würden aus der elterlichen Doppelspirale zwei neue, untereinander und mit dem elterlichen Molekül völlig identische Tochter-DNS-Moleküle entstehen.

Tatsächlich gelang es 1958, den Nachweis zu erbringen, daß die DNS von *Escherichia coli* auf diese Weise vermehrt wird: Die DNS der Bakterien wurde mit  $^{15}\text{N}$  markiert, wodurch sie schwerer wird und in der Ultrazentrifuge von nicht-markierter DNS unterschieden, weil abgetrennt werden kann. Werden die  $^{15}\text{N}$ -markierten Bakterien anschließend in einem  $^{14}\text{N}$ -haltigen Medium gezüchtet, müssen sie zur DNS-Neusynthese  $^{14}\text{N}$ -Material verwenden, und man kann „elterliche“ und „neu synthetisierte“ DNS voneinander unterscheiden. Nach einer Generation, d. h. nach einer Reduplikationsrunde, besteht die DNS der so behandelten Bakterien zur Hälfte aus  $^{15}\text{N}$ -, zur anderen aus nicht-markierter,  $^{14}\text{N}$ -haltiger, d. h. neu synthetisierter, DNS. Nach einer weiteren Generation können aus der Bakterien-Population zwei Sorten DNS isoliert werden: DNS, die zur Hälfte aus  $^{15}\text{N}$ - und aus  $^{14}\text{N}$ -markiertem Material besteht

Die DNS der in Gegenwart von  $^{15}\text{N}$  gezüchteten Bakterien ist „schwer“.

Die Bakterien werden in Nährlösung übertragen, die  $^{14}\text{N}$ -Verbindungen enthält.

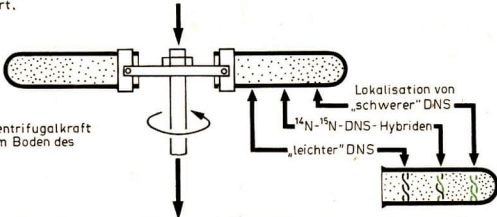
Die Bakterien werden in der  $^{14}\text{N}$ -Lösung vermehrt.



Die aus den Bakterien isolierte DNS wird mit Caesiumchlorid ( $\text{CsCl}$ )-Lösung ( $6\text{M}$ ; Dichte  $1,7$ ) gemischt und in Ultrazentrifugenröhrchen eingefüllt.



Dieses Gemisch wird bei sehr hoher Geschwindigkeit etwa 48 Stunden lang zentrifugiert.



Unter Wirkung der Zentrifugalkraft reichert sich  $\text{CsCl}$  am Boden des Röhrchens an.

Die Lokalisierung der DNS-Moleküle im Röhrchen kann durch Messung der Absorption von ultraviolettem Licht bestimmt werden.



Vor der Übertragung in  $^{14}\text{N}$ -Lösung



Eine Generation nach Übertragung in  $^{14}\text{N}$ -Lösung



Zwei Generationen nach Übertragung in  $^{14}\text{N}$ -Medium

Abb. 279/1 Nachweis der semikonservativen Reduplikation der DNS mittels der Caesiumchlorid-Dichtegradienten-Methode



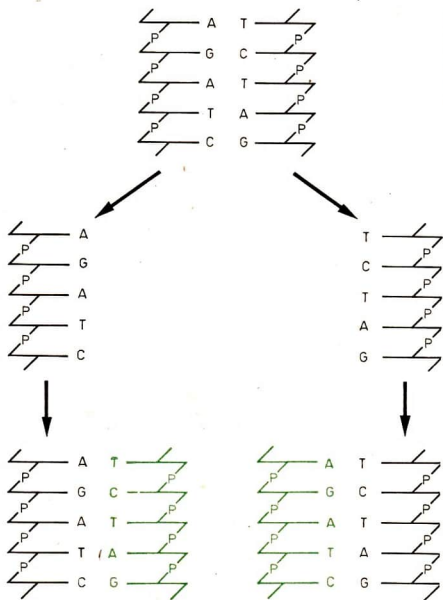


Abb. 280/1  
DNS-Replikation:  
Den (schwarzen)  
elterlichen Strängen  
werden (blaue) Tochterstränge  
angelagert

und DNS, die nur mit  $^{14}\text{N}$  markiert ist (Abb. 279/1). Diese Befunde weisen tatsächlich darauf hin, daß die DNS nach dem eben beschriebenen Modus vermehrt wird, zumal anschließend mit den verschiedensten biologischen Objekten (z. B. mit viraler, pflanzlicher und auch menschlicher DNS) ganz ähnliche Ergebnisse erhalten werden konnten.

Bei der Analyse der Vermehrung individueller DNS-Moleküle zeigte sich allerdings, daß die Reduplikation kein vorheriges vollständiges Auseinanderweichen der Einzelstränge voraussetzt, sondern daß sie „Y-förmig“ verläuft (Abb. 281/1). Das läßt sich zum Beispiel gut in autoradiographischen Darstellungen sich reduplizierender *Escherichia coli*-DNS-Moleküle erkennen (s. Tafel IV unten).

Dieser Reduplikationsmodus erklärt auch, worauf die zum Beispiel in Versuchen mit Radioisotopen nachweisbare „Stabilität“ der DNS zurückzuführen ist: Markierte Nukleotide, die einmal in die DNS eingebaut wurden, werden normalerweise mit der entsprechenden Polynukleotidkette von Generation zu Generation weitergegeben, sofern die entsprechenden Moleküle nicht genetischen Austauschprozessen oder Reparaturvorgängen (s. S. 283) unterliegen.

Gleichzeitig mit der Aufklärung der DNS-Reduplikation in vivo erfolgte eine Analyse

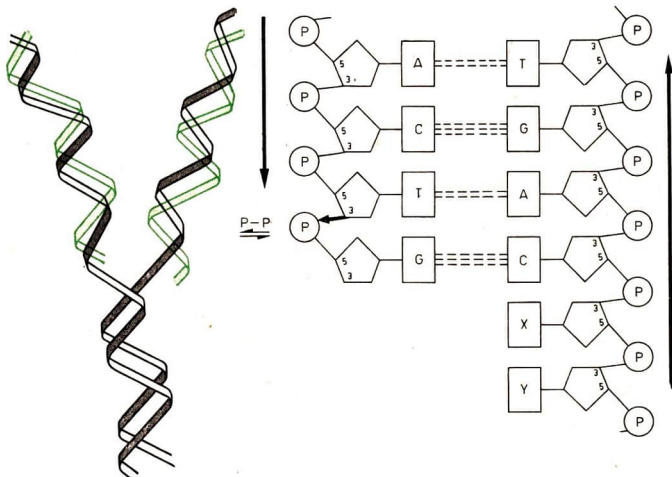


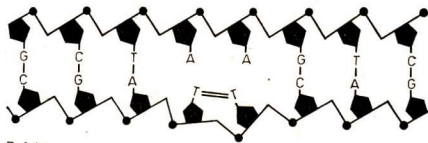
Abb. 281/1 Links: Die Reduplikation der DNS erfolgt „Y-förmig“: An den beiden Schenkeln des „Y“ werden neue Tochterstränge aufgebaut, der (zunehmend kleiner werdende) Stamm des „Y“ besteht noch aus der elterlichen Doppelhelix

Abb. 281/2 Rechts: Verlängerung eines „wachsenden“ Tochterstranges durch Anlagerung eines Desoxyribonukleosid-Monophosphates an die freie 3' OH-Gruppe des zuletzt eingebauten Nukleotids unter Abspaltung von Pyrophosphat

der DNS-Vermehrung *in vitro*. Dies gelingt mit einem 1956 erstmals isolierten DNS-replizierenden Enzym „**Polymerase**“. Dieses Enzym katalysiert den Einbau von Desoxyribonukleotiden — die beispielsweise radioaktiv markiert worden waren — in „wachsende“ Polydesoxyribonukleotidketten. Voraussetzung dafür ist unter anderem, daß alle vier DNS-Bausteine zugegen sind, und zwar als 5'-Triphosphate in energiereicher Form, und daß das Reaktionsgemisch „**Muster-DNS**“ enthält, die entsprechend dem oben skizzierten Schema die zu kopierende Nukleotid-Sequenz enthält.

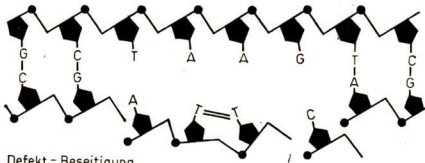
Die durch Polymerase katalysierte DNS-Synthese erfolgt nun so (Abb. 281/2), daß jeweils ein Desoxyribonukleotid-5'-Triphosphat an das 3'-Ende der wachsenden Kette anpolymerisiert wird. Dies erfolgt unter Abspaltung von Pyrophosphat. Auf diese Weise werden Polynukleotidketten synthetisiert, die der Muster-DNS völlig komplementär sind. Bei Verwendung geeigneter Muster-DNS (einsträngiger Virus-DNS) gelang es Ende 1967 sogar erstmals, auch *in vitro* biologisch aktive, d. h. in diesem Fall zur Transfektion befähigte DNS zu synthetisieren.

Versuche mit markierten DNS-Bausteinen lassen zwingend vermuten, daß nach dem gleichen Mechanismus auch die chromosomale DNS redupliziert wird, zumal ein Teil des chromosomalen Proteins als Polymerase identifiziert werden konnte. Genauere

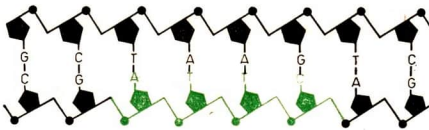


Defekt

Abb. 282/1  
Reparatur von DNS-Schäden. Durch UV-Strahlen miteinander verklebte Thymin-Basen (T = T) werden zusammen mit einigen benachbarten Nukleotiden ausgeschnitten und anschließend durch Reparatur-Synthese ersetzt



Defekt - Beseitigung



reparierte DNS

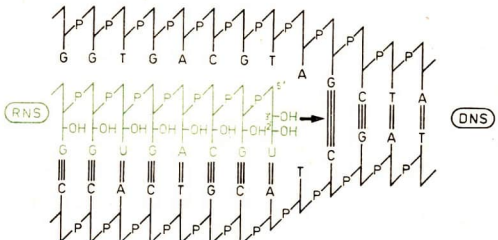
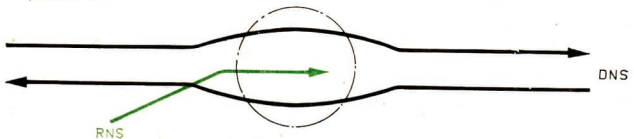


Abb. 282/2 RNS-Synthese an einem Strang einer DNS-Matrize: Transkription

Angaben über die molekularen Mechanismen der Verdopplung der Chromosomen bzw. Chromonemata liegen aber noch nicht vor, zumal bis heute die Anordnung der DNS in den Chromosomen der Eukaryonten unbekannt ist.

Die Polymerase ist möglicherweise bei **Reparaturvorgängen** beteiligt, mit deren Hilfe – zumindest in Bakterien, vermutlich aber auch in Eukaryonten – DNS-Schäden ausgebessert werden (Abb. 282/1). Dabei werden aus den DNS-Molekülen schadhafte Nukleotid-Sequenzen enzymatisch herausgeschnitten und anschließend in einem Reparatur-Synthese-Prozeß wieder ersetzt, wobei der gegenüberliegende unversehrte DNS-Strang als Matrice dient. Unter günstigen Bedingungen können damit in *Escherichia coli* mehr als 99,99% aller UV-Schäden repariert werden! Dies erklärt vielleicht, warum sich im Verlauf der Evolution die doppelkettige, derartige Reparaturvorgänge erlaubende DNS gegenüber der RNS als stabiler genetischer Informationsträger durchgesetzt hat.

Auch die **Synthese der RNS** erfolgt nach den Regeln der komplementären Basenpaarung und unter Verwendung von Ribonukleotid-5'-Triphosphaten, aber unter Beteiligung anderer Enzyme. In Normalzellen, die nicht mit RNS-haltigen Viren infiziert sind, erfolgt die Synthese aller zellulären RNS mittels der **RNS-Polymerase** („Transkriptase“) an einer DNS-Matrice (Abb. 282/2). Dieser Prozeß dient auch zur Abgabe der in der DNS verschlüsselten Informationen (s. S. 288).

16

## Die Funktion des genetischen Materials

### Enzyme als Gen-Produkte

Bei Bakterien treten relativ häufig Erbänderungen auf, die zum Verlust der Fähigkeit führen, eine bestimmte Aminosäure oder andere Verbindungen (z. B. Vitamine) zu synthetisieren. Die veränderten Bakterien bezeichnet man dann als **Mangelmutanten**. So sind beispielsweise Histidin-Mangelmutanten nicht in der Lage, die Aminosäure Histidin zu synthetisieren.

17

Eine genauere biochemische und genetische Analyse solcher Mutanten ergab, daß Histidin in *Salmonella typhimurium* normalerweise in zehn Reaktionsschritten synthetisiert wird, die durch neun Enzyme katalysiert werden (wobei eines der Histidin-Enzyme zwei Reaktionen katalysiert), und daß bei den Histidin-Mangelmutanten gewöhnlich eines dieser Enzyme ausgefallen ist, während die übrigen acht Enzyme meist noch voll funktionstüchtig sind. Das läßt sich dadurch nachweisen, daß sich gewisse Stoffwechselzwischenprodukte, die wegen des Enzymausfalls nicht weiterverarbeitet werden, anreichern und gelegentlich von den Zellen sogar ausgeschieden werden (Abb. 283/1). Andererseits erfolgt dann eine normale Synthese von Histidin, wenn den Mangel-

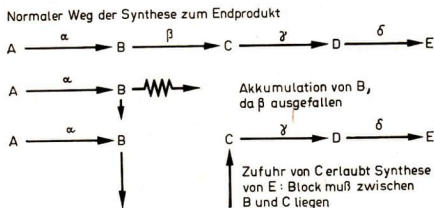


Abb. 283/1  
Identifizierung eines Blocks  
in einer Biosynthesekette





herrührt. Bei Personen, die an der sogenannten **Phenylketonurie** erkrankt sind, fehlt die für die normale Umwandlung von Phenylalanin in Tyrosin notwendige Phenylalanin-Hydroxylase, und das führt dazu, daß das Phenylalanin statt dessen zur entsprechenden  $\alpha$ -Ketosäure (Phenylbrenztraubensäure) abgebaut wird (Abb. 284/1). Phenylbrenztraubensäure und ihre weiteren Abbauprodukte sind giftig, vor allem für das sich entwickelnde Gehirn, und verursachen deshalb den auch von körperlichen Schäden begleiteten „Phenylbrenztraubensäure-Schwachsinn“, die „Phenylketonurie“.

Da auch Phenylbrenztraubensäure und deren Abbauprodukte vom Erkrankten im Urin ausgeschieden werden, ist es möglich, den Defekt schon bei Neugeborenen festzustellen (Windeltest). Dies wird seit 1967 in der DDR routinemäßig durchgeführt. Im Mittel kann je 10000 Geburten ein phenylketonurisches Kind erkannt werden; bei einer Geburtenziffer von etwa 300000 jährlich ist in der DDR demnach mit etwa 30 neugeborenen Phenylketonurie-kranken Kindern je Jahr zu rechnen. Diese Kinder werden mit einer Phenylalanin-armen Diät aufgezogen, wodurch das Auftreten der Symptome der Phenylketonurie weitgehend verhindert werden kann.

Ein weiteres Abbauprodukt des Tyrosins ist das für die Pigmentierung verantwortliche Melanin. Fehlt eines der Enzyme, welche die Melanin-Synthese katalysieren, so führt das zu **Albinismus**. Auf ähnliche Weise entstehen die Farbvarietäten einiger Blütenpflanzen: Genetisch bedingte Ausfälle in der Synthesekette der Farbstoffe verursachen eine vom Normaltyp abweichende Färbung der Kronblätter. Durch biochemische Untersuchungen solcher Farb-Mutanten werden gegenwärtig die Reaktionsketten analysiert, die zur Ausbildung der Blütenfarbstoffe führen.

Es wird somit deutlich, daß die Merkmale **nicht direkt** von den Erbanlagen gebildet werden, sondern daß in der Regel enzymgesteuerte Syntheseketten zur Ausbildung der Merkmale führen. Dabei ergaben vor allem an Mikroorganismen durchgeführte genetische Versuche, daß ganz offenbar jeweils ein Enzym unter Kontrolle eines Genes gebildet wird: Erfolgt beispielsweise eine Mutation in einem der – in Kreuzungsversuchen exakt lokalisierbaren – neun Histidin-Gene, so ist in der Regel nur eines der neun bei der Histidin-Synthese beteiligten Enzyme betroffen; fehlt hingegen ein anderes Enzym, so kann dies – wieder im genetischen Experiment – auf die Veränderung eines anderen Genes zurückgeführt werden.

Auf Grund dieser tatsächlich erstmals an Mikroorganismen aufgeklärten Beziehungen war es Anfang der vierziger Jahre möglich, die unterdessen vielfach bestätigte **Ein-Gen-ein-Enzym-Hypothese** aufzustellen.

Besonders deutlich läßt sich die Ein-Gen-ein-Enzym-Hypothese bei der Analyse der Virusvermehrung demonstrieren: So veranlaßt allein die in die Bakterienzelle eingebrungene DNS des Phagen T4 die Synthese einer ganzen Reihe von Enzymen, welche teils für die Reduplikation der Phagen-DNS, teils für eine gleichzeitige Stilllegung des Stoffwechsels der Wirtszelle benötigt werden. Außerdem steuert die Phagen-DNS die Synthese von verschiedenartigen Hüllproteinen, die für den Aufbau der – in diesem Fall höchst komplex zusammengesetzten Viren – notwendig sind (Abb. 286/1). Um diese Hüllproteine und um auch andere Strukturproteine mit zu berücksichtigen, wie sie auch zum Aufbau der kernhaltigen Zelle und des vielzelligen Organismus benötigt werden, könnte man auch von einer „Ein-Gen-ein-Protein-Hypothese“ sprechen.

Trotz der Verschiedenartigkeit der Erbmerkmale erscheinen also die unmittelbaren Genprodukte höchst gleichförmig, indem sie sämtlich zu Polypeptidketten verknüpfte Folgen von Aminosäuren darstellen. Wenn die Genprodukte trotzdem unterschiedliche Funktionen haben, wenn sie entweder als Strukturprotein formbestimmend wirken oder als Enzym biochemische Reaktionen katalysieren, und wenn die einzelnen Enzyme

(18)

(19)

(6)

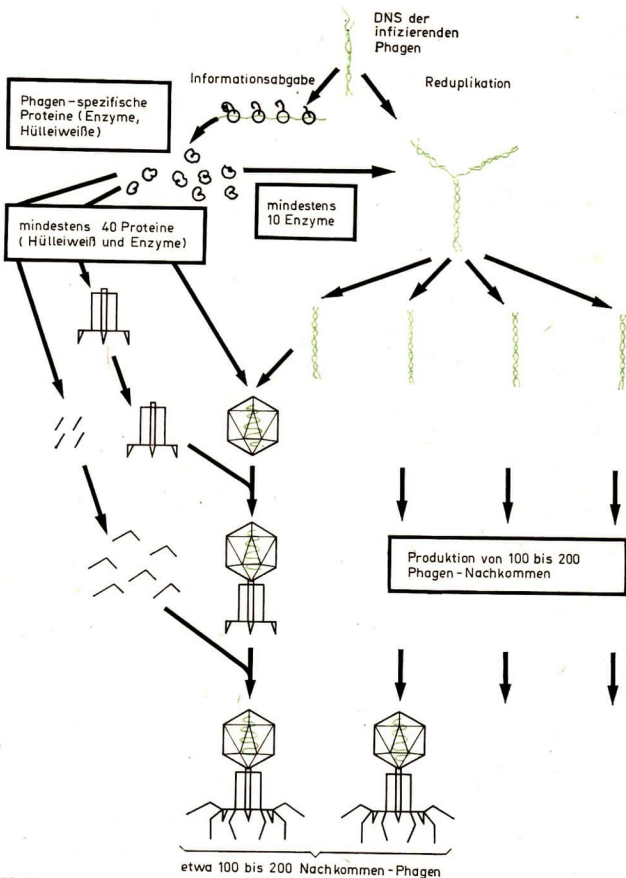


Abb. 286/1

Vermehrung eines Bakteriophagen vom Typ T 2. Die injizierte Phagen-DNS veranlaßt zunächst die Produktion phagen-spezifischer Proteine (Enzyme und Hülleweiße). Die Enzyme veranlassen die Reduplikation der Phagen-DNS und den Zusammenbau von Phagen-DNS und Hüllproteinen

höchst unterschiedliche Stoffumsetzungen katalysieren, dann ist das darauf zurückzuführen, daß die Aminosäuren in den einzelnen Gen-Produkten in jeweils unterschiedlicher Anzahl und in unterschiedlicher Reihenfolge verknüpft sind. So kann man ja auch mit einer verschiedenen Anordnung der 26 Lettern unserer Sprache Schulbuchtexte oder Abenteuerromane drucken. Beispielsweise lassen sich bereits mit den fünf Buchstaben E, E, G, N und R drei Worte mit sehr verschiedener Bedeutung, „GERNE“, „NEGER“, und „REGEN“ bilden.

Andererseits findet man in homologen Enzymen auch solcher Organismen, die stammesgeschichtlich wenig miteinander verwandt sind, zum Teil sehr ähnliche Aminosäuresequenzen, vor allem in den Abschnitten der Polypeptidketten, die direkt für die enzymatische Aktivität verantwortlich sind (Tab. s. u.).

**Vergleich der Aminosäuresequenz eines wichtigen Peptides vom Cytochrom c**

Pferd	Val.GIN.Lys.Cys.Ala.GIN.Cys.His.Thr.Val.Glu.Lys.
Rind	Lys.Cys.Ala.GIN.Cys.His.Thr.Val.Glu.Lys.
Schwein	Lys.Cys.Ala.GIN.Cys.His.Thr.Val.Glu.
Lachs	Val.GIN.Lys.Cys.Ala.GIN.Cys.His.Thr.Val.Glu.
Huhn	Val.GIN.Lys.Cys.Ser.GIN.Cys.His.Thr.Val.Glu.
Seidenraupe	Val.GIN.Arg.Cys.Ala.GIN.Cys.His.Thr.Val.Glu.
Hefe	Phe.Lys.Thr.Arg.Cys.Glu.Leu.Cys.His.Thr.Val.Glu.

Hervorgehoben ist jeweils die veränderte Aminosäure

In diesem Zusammenhang läßt sich eine **molekularbiologische Definition des Gens** entwickeln, nachdem bekannt ist, daß die genetischen Informationen in DNS-Molekülen verschlüsselt sind, und zwar jeweils mehrere Informationen in einem (z. B. Phagen-)DNS-Molekül: **Gene sind Abschnitte von DNS-Molekülen, d. h. Desoxynukleotid- (paar-) Sequenzen, welche die Synthese spezifischer Proteine steuern.**

Gleichzeitig wird verständlich, weshalb manche, vor allem durch Mutation entstandene Gen-Zustände (Allele) beziehungsweise die entsprechenden Merkmale (wie z. B. die Phenylketonurie) rezessiv sind und nicht ausgeprägt werden, wenn sie in der ersten Nachkommengeneration gemeinsam mit der Normal- (Wildtyp-) Form, dem Normal-Allel des entsprechenden Gens auftreten: Der rezessive Phänotyp resultiert daher, daß das veränderte Gen kein aktives Gen-Produkt, also beispielsweise kein

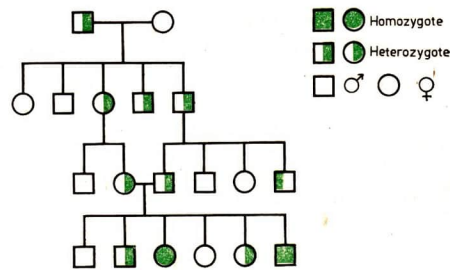


Abb. 287/1  
Stammbaum einer Familie, in der aus einer Verbindung zwischen Cousin und Cousine zwei Sichelzellerkrankte, d. h. homozygote Träger der Sichelzell-Allele hervorgingen



- ②② funktionstüchtiges Enzym bilden kann, während die Gen-Produkte des Wildtyp-Allels gebildet werden und die Merkmalsbildung veranlassen können. Der Defekt wirkt sich dann erst im homozygoten Zustand phänotypisch aus. Deshalb sei an dieser Stelle nochmals an die möglichen schwerwiegenden Folgen von Verwandtschaftsehen erinnert: Bei Verwandten besteht die sehr erhöhte Wahrscheinlichkeit, daß sie von einem gemeinsamen Vorfahren dasselbe rezessive Allel ererbt haben. Mit einer Wahrscheinlichkeit von 25 % würde dieses Allel bei ihren Kindern homozygot vorliegen und könnte sich dann phänotypisch ausprägen (Abb. 287/1).

## Die Gen-gesteuerte Protein-Synthese

Zur Synthese der Gen-Produkte ist ein hochkomplizierter Apparat erforderlich, der gewährleistet, daß die genetischen Informationen bei der Informationsabgabe nicht verbraucht werden,

daß die erforderliche Spezifität bei der Informationsabgabe erhalten bleibt (da schon die Veränderung einer einzigen Aminosäure in einem Gen-Produkt dessen biologische Wirksamkeit völlig aufheben kann)

und daß die Informationsabgabe auch kontrolliert und reguliert werden kann.

Untersuchungen (z. B. an Phagen-infizierten Bakterien) zeigen zwar, daß die Produkte der Phagen-Gene Phagen-spezifische Proteine sind (Abb. 286/1), ergeben aber auch, daß vor der Synthese der Phagen-Proteine die **Produktion einer Phagen-spezifischen RNS** erfolgen muß. Verhindert man mit geeigneten Antibiotika oder anderen Hemmstoffen diese RNS-Synthese, so unterbleibt auch eine Produktion der Phagen-Proteine, und es können keine Phagen-Nachkommen gebildet werden.

Diese für die Phagen-Vermehrung notwendige RNS wird unter Verwendung der Phagen-DNS als Matrize nach den gleichen Prinzipien synthetisiert, nach denen auch die Reduplikation der DNS erfolgt. Es werden also – katalysiert von der RNS-Polymerase – RNS-Moleküle synthetisiert mit Basen-Sequenzen, die den Sequenzen der DNS komplementär sind (Abb. 282/2). Dabei dient in vivo – zumindest abschnittsweise – immer nur einer der beiden DNS-Stränge als RNS-Matrize.

Da sich durch die DNS-abhängige RNS-Synthese am Informationsgehalt nichts ändert (von dem Ersatz des Thymins durch Uracil abgesehen), bezeichnet man diese erste Etappe der Protein-Synthese als **Transkription**, als Umschreibung – sie entspricht der Übertragung eines handgeschriebenen Textes in einen maschinengeschriebenen.

- ②③ Die im Transkriptionsprozeß synthetisierte RNS dient dann als eigentliche Matrize für die Synthese der Gen-Produkte und als Überträger der genetischen Informationen von der DNS zu den Protein-Synthese-Zentren der Zelle. Sie wird deshalb **Boten**- beziehungsweise **Botschafter-RNS** („Messenger-RNS“), genannt. An diese lagern sich nun die **Ribosomen** an. Die Ribosomen verknüpfen automatisch vorgefertigte Bauteile, die Aminosäuren, in spezifischer Reihenfolge (Abb. 289/1). Dies erfolgt nach den in der Boten-RNS verschlüsselten Informationen.

Bei diesem Prozeß, an dem eine ganze Reihe von Enzymen beteiligt ist, wandern die Ribosomen die Boten-RNS entlang und übersetzen die in dieser verschlüsselten Informationen in Aminosäure-Sequenzen. Deshalb bezeichnet man diese zweite Etappe der Protein-Synthese auch als **Translation** (engl.: Übersetzung). Die Effektivität der Translation wird dadurch erhöht, daß die Boten-RNS von mehreren Ribosomen nacheinander

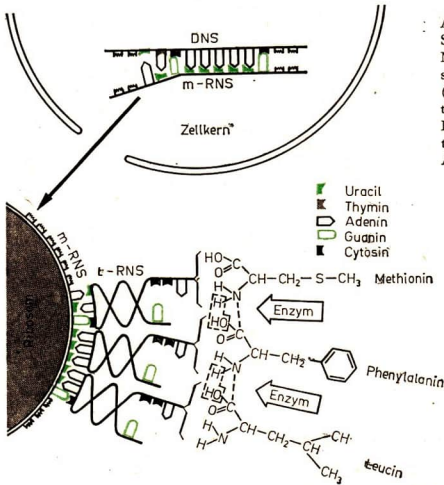


Abb. 289/1

Schematische Darstellung des Mechanismus der Protein-synthese: Die in die Boten-RNS (m-RNS) transkribierte genetische Information wird an den Ribosomen vermittels der t-RNS (engl. s-RNS) in Aminosäure-Sequenzen übersetzt

abgelesen wird, so daß sich sogenannte **Poly(ribo)somen** bilden, Komplexe aus mehreren Ribosomen, die jeweils durch ein Boten-RNS-Molekül zusammengehalten werden (s. Tafel V oben). Allerdings besitzen die Ribosomen selbst keine Vorrichtungen zum Erkennen der in der Boten-RNS enthaltenen Informationen. Vielmehr bedienen sie sich beim Übersetzungsprozeß einzelner Moleküle einer weiteren RNS-Sorte, der **Transport-RNS** (Abb. 290/1). Diese verdankt ihren Namen der Tatsache, daß mittels der Transport-RNS die einzelnen (zuvor durch enzymatische Reaktion mit dem energiereichen ATP aktivierten) Aminosäuren zu dem Boten-RNS-Ribosomen-Komplex transportiert werden. Dabei besteht eine sehr strenge Spezifität: jede Aminosäure hat ihren zugehörigen Träger, Leuzin-spezifische Transport-RNS überträgt nur Leuzin, Serin wird nur von Serin-spezifischer Transport-RNS übertragen, usw.

Die Transport-RNS vermag nun gleichzeitig spezifische Zeichen in der Boten-RNS zu erkennen. Dies beruht einfach wieder auf dem Prinzip der komplementären Basenpaarung: Ein bestimmter Abschnitt der Boten-RNS, d. h. eine bestimmte Anzahl von Nukleotiden beziehungsweise Basen, stellt die verschlüsselte Information (s. S. 291) für den Einbau einer Aminosäure dar. Da damit der Einbau eines Eiweißbausteines kodiert wird, bezeichnet man derartige Abschnitte als **Kodons**. Beispielsweise veranlaßt ein aus mehreren Uracil-Basen bestehendes Kodon den Einbau der Aminosäure Phenylalanin. Diese Aminosäure wird nun deshalb tatsächlich am richtigen Ort in die wachsende Polypeptidkette eingebaut, weil die Phenylalanin-spezifische Transport-RNS das dem Kodon entsprechende, d. h. komplementäre, „Antikodon“ enthält, das aus mehreren Adenin-Basen besteht. So wird nun unter Kontrolle der einzelnen Kodons der Boten-RNS eine beladene Transport-RNS nach der anderen an das Polyribosom geführt und

(24)

Abb. 290/1

Struktur

der Alanin-spezifischen Transport-RNS.  
t-RNS-Moleküle besitzen relativ viel  
„seltene Basen“, d. h. Derivate der  
üblicherweise vorkommenden Nukleobasen,  
wie Pseudouridin ( $\psi$ ), Methyl-Guanin ( $G^m$ ),  
Inosin (I) u. a.

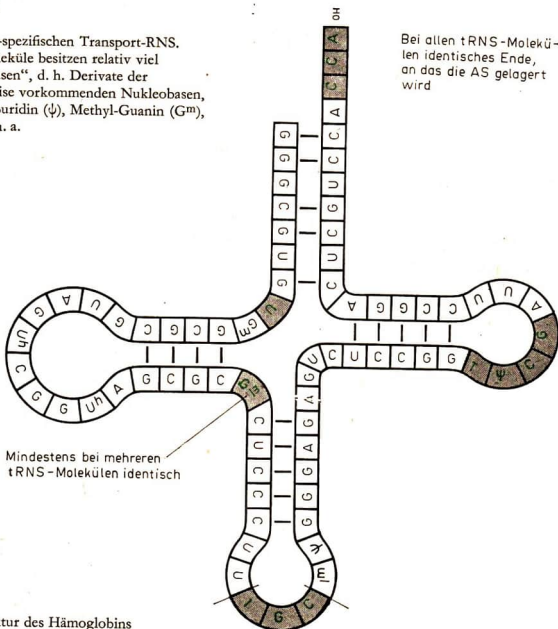


Abb. 290/2

Quartärstruktur des Hämoglobins



Alanin-Antikodon

dort wieder entladen, während gleichzeitig die Aminosäuren durch Peptidbindung verknüpft werden. Dadurch wird die wachsende Polypeptidkette entsprechend den in die Boten-RNS umschriebenen genetischen Informationen Glied um Glied verlängert (Abb. 289/1), bis ein spezifisches Gen-Produkt, d. h. eine in bestimmter Weise zusammengesetzte Polypeptidkette (Primärstruktur) entstanden ist.

Diese Polypeptidkette wird – beginnend schon während der Synthese – in spezifischer Weise gefaltet. Dazu wird die Kette streckenweise spiralisiert (Sekundärstruktur) und dann zu einer „Tertiärstruktur“ gefaltet. Das geschieht ohne zusätzliche genetische Informationen. Dabei sind „strukturbestimmende“ Aminosäuren oder bestimmte Aminosäure-Sequenzen von Bedeutung. Viele globuläre Proteine sind sogar aus mehreren Polypeptidketten zusammengesetzt („Quartär-Struktur“). So besteht das Hämoglobin aus je zwei  $\alpha$ - und  $\beta$ -Polypeptidketten (Abb. 290/2).

## Der Aminosäure-Kode

Eine der großartigsten Leistungen menschlichen Forschergeistes war die in dem verhältnismäßig kurzen Zeitraum von 1961 bis 1966 erfolgende vollständige Aufklärung des genetischen Kodes, die genaue Analyse sämtlicher zur Verschlüsselung genetischer Informationen verwendeter Kodons.

Tatsächlich war dieses Ergebnis ursprünglich erst sehr viel später erwartet worden, hatte man doch angenommen, die Aufklärung des genetischen Kodes nur durch vergleichende Analysen der Aminosäuresequenz von Gen-Produkten und der Basensequenz der entsprechenden Gene vornehmen zu können. Das ist bei Proteinen heute prinzipiell möglich (s. Tafel IV), erfordert jedoch so hohen Aufwand, daß bisher erst die Primär-Struktur von etwa zehn Proteinen aufgeklärt werden konnte. Eine Sequenzanalyse der Nukleinsäuren ist dagegen ungleich schwieriger, vor allem deshalb, weil im Gegensatz zu den aus 20 verschiedenen Aminosäuren aufgebauten Polypeptidketten zum Aufbau der Polynukleotide nur vier verschiedene Bausteine verwendet werden. Deshalb war es bisher nur möglich, die Struktur einiger Transport-RNS-Moleküle aufzuklären, die nur aus 70 bis 80 Nukleotiden bestehen und die zudem eine große Anzahl chemisch geringfügig modifizierter Basen („Seltene Basen“) besitzen, was die Sequenzanalyse sehr erleichtert. Trotzdem war für die Aufklärung der Primär-Struktur der alaninspezifischen Transport-RNS (Abb. 290/1) die siebenjährige Arbeit einer Gruppe von mehreren Forschern notwendig.

Der entscheidende Schritt für die relativ rasche Aufklärung des Aminosäure-Kodes war der 1961 erhaltene Befund, daß man mit geeigneten zellfreien Extrakten aus Bakterien, pflanzlichen oder tierischen Zellen eine *in vitro*-Translation durchführen kann: Nach Zusatz von Boten-RNS werden in diesen zellfreien Extrakten entsprechend zusammengesetzte Polypeptide synthetisiert. Dabei kann man entweder aus Zellen isolierte „natürliche“ Boten-RNS oder Virus-RNS oder auch synthetische Polynukleotide (die aus Nukleotiden einer oder mehrerer Sorten bestehen, die zufällig oder willkürlich angeordnet sind) verwenden. Polypeptide, die unter Kontrolle natürlicher Boten-RNS synthetisiert werden, können den *in vivo* hergestellten Proteinen völlig identisch sein: eine *in vitro*-Synthese biologisch aktiver Proteine ist also prinzipiell möglich (nicht zu verwechseln mit der chemischen Protein-Synthese, etwa des Insulins, die nicht unter Verwendung von Boten-RNS oder analoger Matrizen erfolgt).

Gleichzeitig gelang die experimentelle Bestätigung der zunächst rein rechnerisch aufgestellten Hypothese, daß die Kodone aus drei Basen beziehungsweise Nukleotiden bestehen dürfen: Mit Zweiergruppen der vier zur Verfügung stehenden Basen gibt es nur



- 26  $4^3 = 16$  mögliche Variationen, während mindestens 20 Kodons dafür notwendig sind, um jeder der 20 bei der Proteinsynthese verwendeten Aminosäuren (Tab. s. u.) ein Kodon zuzuordnen. Tatsächlich existiert ein **Triplet-Kode**: Jedes Kodon besteht aus drei Basen (Tab. s. u.).

### Die zwanzig Aminosäuren

Ala	Alanin	GIN	Glutamin	Leu	Leuzin	Ser	Serin
Arg	Arginin	Glu	Glutaminsäure	Lys	Lysin	Thr	Threonin
AsN	Asparagin	Gly	Glyzerin	Met	Methionin	Try	Tryptophan
Asp	Asparaginsäure	His	Histidin	Phe	Phenylalanin	Tyr	Tyrosin
Cys	Cystein	Ile	Isoleuzin	Pro	Prolin	Val	Valin

### Der Aminosäure-Kode

		Zweites Nukleotid				
		Uracil	Cytosin	Adenin	Guanin	
Erstes Nukleotid	U	UUU Phe	UCU Ser	UAU Tyr	UGU Cys	U
		UUC Phe	UCC Ser	UAC Tyr	UGC Cys	C
		UUA Leu	UCA Ser	UAA Punkt	UGA Punkt	A
		UUG Leu	UCG Ser	UAG Punkt	UGG Try	G
	C	CUU Leu	CCU Pro	CAU His	CGU Arg	U
		CUC Leu	CCC Pro	CAC His	CGC Arg	C
		CUA Leu	CCA Pro	CAA Gln	CGA Arg	A
		CUG Leu	CCG Pro	CAG Gln	CGG Arg	G
	A	AUU Ile	ACU Thr	AAU Asn	AGU Ser	U
		AUC Ile	ACC Thr	AAC Asn	AGC Ser	C
		AUA Ile	ACA Thr	AAA Lys	AGA Arg	A
		AUG Met	ACG Thr	AAG Lys	AGG Arg	G
	G	GUU Val	GCU Ala	GAU Asp	GGU Gly	U
		GUC Val	GCC Ala	GAC Asp	GGC Gly	C
		GUA Val	GCA Ala	GAA Glu	GGA Gly	A
		GUG Val	GCG Ala	GAG Glu	GGG Gly	G
		Drittes Nukleotid				

Die Angaben beziehen sich auf die in der Boten-RNS enthaltenen Kodone. In der DNS enthalten die entsprechenden Kodone Thymin anstelle von Uracil.

Bei Verwendung von je drei von vier möglichen Basen gibt es  $4^3 = 64$  Triplets. Davon sind 61 für die Kodierung jeweils einer Aminosäure festgesetzt, so daß die meisten Aminosäuren durch verschiedene Kodons determiniert werden. Diese sind dann aber immer eng verwandt, d. h. recht ähnlich zusammengesetzt: Der genetische Kode ist, in der Sprache der Informationstheoretiker, **hochgradig degeneriert**. (Wäre der Kode „nicht degeneriert“, dann dürfte jede Aminosäure nur durch ein Triplet kodiert werden.) Die drei „sinnlosen“ Triplets UAG, UAA und UGA sind „Punkt-Kodone“, sie stehen am Ende eines Gens und signalisieren: „Stopp der Translation“. Das voranstehende Kodon determiniert dann die letzte in das entsprechende Polypeptid eingebaute

Aminosäure. Dabei ist das Triplet UAA der „natürliche Punkt“, während die beiden anderen nur durch Unfälle, nämlich durch Mutationen (s. S. 298) entstehen.

Analog den Punkt-Kodons gibt es auch bestimmte „Start-Triplets“, durch die signalisiert wird: „Beginn der Translation“. Eines dieser Start-Kodons ist das Methionin-Kodon AUG.

Die zwischen einem Start- und einem Punkt-Kodon gelegene genetische, in Boten-RNS übersetzte Information wird völlig kommafrei Kodon für Kodon „gelesen“, d. h. durch Paarung mit dem jeweils komplementären Antikodon einer bestimmten Transport-RNS abgetastet, wobei keine Überlappungen auftreten: Jede Base ist an jeweils nur einem Kodon beteiligt (Abb. 295/1). Dadurch ergibt sich, wie wir sehen werden, ein gewisser „Unfallschwerpunkt“: Geht innerhalb eines Gens eine Base verloren oder wird zusätzlich eine eingeschoben, so verschiebt sich der ganze, vom Start-Kodon festgelegte Leserahmen (Abb. 294/1). Vergleichende Untersuchungen mit zellfreien Extrakten, Proteinsequenz-Analysen sowie weitere Experimente ergaben, daß der Aminosäure-Kode mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit „universell“ ist, daß also seine Regeln für Bakterien und Viren genau so gelten wie für Blütenpflanzen und Menschen. So lassen sich alle in abnormen menschlichen Hämoglobinen beobachteten Aminosäure-Austausche mit entsprechenden Kodon-Veränderungen erklären (Tab. s. u.).

(29)

#### Aminosäure-Austausche in verschiedenen abnormen Hämoglobinen des Menschen

Bezeichnung des abnormen Hämoglobins		Ort* und Art des Austausches	Mutmaßlicher Basenaustausch**	
Seattle	β 70	Alanin Glutaminsäure	GCPu	GAPu
G Philadelphia	α 68	Asparagin Lysin	AAPy	AAPu
L Ferrara	α 47	Asparaginsäure Glyzin	GAPy	GGPy
G Accra	β 79	Asparaginsäure Asparagin	GAPy	AAPy
Mexiko	α 54	Glutamin Glutaminsäure	CAPu	GAPu
Shimonoseki	α 54	Glutamin Arginin	CAPu	CGPu
C	β 6	Glutaminsäure Lysin	GAPu	AAPu
G China	α 30	Glutaminsäure Glutamin	GAPu	CAPu
San Jose	β 7	Glutaminsäure Glyzin	GAPu	GGPu
S	β 6	Glutaminsäure Valin	GAPu	GUPu
G Galveston	β 43	Glutaminsäure Alanin	GAPu	GCPu
K Ibadan	β 46	Glyzin Glutaminsäure	GGPu	GAPu
J Oxford	α 15	Glyzin Asparaginsäure	GGPy	GAPy
M Saskatoon	β 63	Histidin Tyrosin	CAPy	UAPy
Kenwood	β 143	Histidin Asparaginsäure	CAPy	GAPy
Zürich	β 63	Histidin Arginin	CAPy	CGPy
Hikari	β 61	Lysin Asparagin	AAPu	AAPy
I	α 16	Lysin Asparaginsäure	AAPu	GAPy***
N	β 95	Lysin Glutaminsäure	AAPu	GAPu
D Ibadan	β 87	Threonin Lysin	ACPu	AAPu
M Milwaukee	β 67	Valin Glutaminsäure	GUPu	GAPu

\* Nr. der vom Austausch betroffenen Aminosäure einer α- oder β-Kette des Hämoglobins.

\*\* Pu: A oder G, Py: C oder U.

\*\*\* Einziger Aminosäure-Austausch, der auf Veränderung von zwei Basen zurückgeführt werden muß (AAPu – GAPy).

# Wildtyp - Gen

ATGATGATGATGATGATGATGATG

(wird gelesen atg atg atg atg atg atg atg )

Beispiel: DIERNSISTAUFDEMWEGVOMGENZURTAT

(wird gelesen Die RNS ist auf dem Weg vom Gen zur Tat)

## Nach Basenzusatz

ATGATG **GATGATGATGATGATG**

(wird gelesen atg atg gat gat gat gat gat....)

Beispiel: DIERNSEISTAUFDEMWEGVOMGENZURTAT

(würde gelesen Die RNS eis tau fde mwe gvo mge nzu rta....)

## Nach Basenverlust

ATGATGATG **TGATGATGATG**

(wird gelesen atg atg atg tga tga tga tg.)

Beispiel: DIERNSISAUFDEMWEGVOMGENZURTAT

(würde gelesen Die RNS isa ufd emw egv omg enz urt at.)

## Nach Basenzusatz und -verlust

ATGATG **GATG** TGATGATGATG

(wird gelesen atg atg gat gtg atg atg atg )

Der Leseraster ist wieder hergestellt

Beispiel: DIERNSEISAUFDEMWEGVOMGENZURTAT

(wird gelesen Die RNS eis auf dem Weg vom Gen zur Tat)

Abb. 294/1 Durch Basenzusatz oder -verlust wird der Leseraster verschoben, aber durch Kombination beider Defekte wieder hergestellt

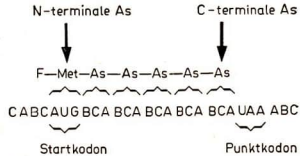
Auf diese Tatsache ist es u. a. zurückzuführen, daß bestimmte tierische Viren durch spezielle Techniken gezwungen werden können, sich in Bakterien zu vermehren: Die Proteinsynthese-Mechanismen von Bakterien und von Säugerzellen vermögen offenbar die gleichen genetischen Informationen zu erkennen und zu realisieren! Das ist einer der entscheidenden Beweise für die Einheitlichkeit der - rezenten - biologischen Materie!

20 Der oben bereits eingegangene Gen-Begriff kann nun weiter präzisiert werden: Ein Gen ist der Teil eines DNS-Moleküls, dessen Transkriptionsprodukt Boten-RNS aus einer Anzahl von je einem Start- und Punkt-Kodon begrenzten Kodons besteht.

Damit läßt sich für „das Gen“ sogar eine allgemeine Größenangabe machen: Ein Gen besteht aus  $2 + n$  Kodons. Dabei ist  $n$  = Anzahl der Aminosäuren des Genproduktes, so daß das Gen aus  $6 + 3n$  Nukleotidpaaren zusammengesetzt ist.

Abb. 295/1

Schema einer genetischen Information (m-RNS) und ihres Translationsproduktes



## Regulation der Synthese von Gen-Produkten

Zusätzlich sind im genetischen Material Informationen verschlüsselt, mit deren Hilfe die Abgabe der genetischen Informationen entsprechend den Bedürfnissen der Zelle beziehungsweise des Organismus reguliert wird: Ein *Escherichia coli*-Bakterium besitzt etwa 1000 Gene, von denen ein Großteil die Synthese von Aminosäuren, Vitaminen, Nukleinsäure-Bausteinen und anderen „Wachsstoffen“ kontrolliert. So sind allein für die Synthese der Aminosäure Histidin neun Gene notwendig. Histidin und andere Wachsstoffe findet *Escherichia coli* in seinem natürlichen Lebensraum in der Regel in ausreichender Menge, so daß es in unseren Augen höchst unökonomisch wäre, mit Hilfe von neun Genprodukten Histidin zusätzlich selbst zu produzieren. Andererseits sollten die Bakterien „störfrei“ und in der Lage sein, bei Stopp der Histidin-Zufuhr von außen sofort selbst wieder die Produktion dieser Aminosäure zu übernehmen.

Tatsächlich ist die Abgabe der genetischen Informationen höchst ökonomisch reguliert. Bei Bakterien konnten einige der dafür verantwortlichen Mechanismen bereits aufgeklärt werden: Histidin und andere Wachsstoffe werden nur dann synthetisiert, wenn sie nicht im Nährmedium angeboten werden. Nach Zusatz dieser Substanzen zum Medium wird die Synthese der für ihre Produktion notwendigen Enzyme sofort eingestellt. Andererseits werden Enzyme, die zum Abbau von Zuckern und anderen Kohlenstoff- und Energiequellen notwendig sind, nur dann gebildet, wenn der betreffende Nährstoff tatsächlich im Medium vorhanden ist: Die Gegenwart bestimmter Substanzen im Nährmedium entscheidet also darüber, ob bestimmte Enzyme synthetisiert werden (die man deshalb als **induzierbare Enzyme** bezeichnet) oder ob die Synthese anderer, **reprimierbarer Enzyme** eingestellt wird.

Diese – übrigens hochspezifische – Regulation erfolgt über eine **Kontrolle der Transkription** der betreffenden Gene. Neben den bisher besprochenen Erbanlagen, welche die Primärstruktur der Proteine determinieren und die deshalb als **Strukturgene** bezeichnet werden können, gibt es auch sogenannte „**Funktionsgene**“, die ausschließlich die Aktivität der Strukturgene, d. h. deren Transkription kontrollieren. Dies erfolgt mit Hilfe bestimmter Proteine, deren Synthese von den Funktionsgenen determiniert wird. Diese Proteine werden **Repressoren** genannt, da sie die Aktivität der Strukturgene unterdrücken (reprimieren).

Ihr molekularer Bau befähigt die Repressoren, sowohl mit bestimmten Substanzen (Nährstoffen oder Stoffwechsel-Endprodukten) als auch mit spezifischen Regionen im Chromosom zu reagieren, die den zu regulierenden Strukturgenen unmittelbar benachbart sind. Diese chromosomalen Regionen werden **Operatoren** genannt, da die Repressoren nur dank ihrer Existenz operieren können.

Die für den bakteriellen Abbau des Milchzuckers (Laktose) notwendigen Enzyme sind „induzierbar“. Sie werden nur in Gegenwart von Laktose gebildet. Enthält das Medium nämlich keine Laktose, dann lagert sich der entsprechende „Lak-Repressor“ an den „Lak-Operator“ und verhindert dadurch die Transkription jener Strukturgene, welche die Enzyme des Laktose-Abbaues determinieren (Abb. 296/1). Ist andererseits Laktose zugegen, dann vermögen die Lak-Repressoren mit einzelnen Laktose-Molekülen zu reagieren. Dadurch wird ihre Struktur so verändert, daß sie nicht mehr zur Bindung an den

(30)

(31)



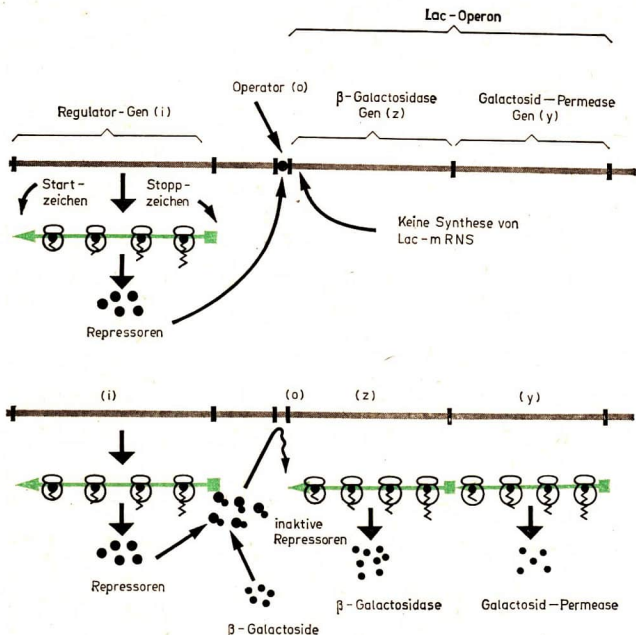


Abb. 296/1 Regulation der Synthese der „Lac-Enzyme“  $\beta$ -Galactosidase und Galactosid-Permease

Operator fähig sind. Das hat zur Folge, daß die Lac-Strukturgene nicht länger reprimiert sind und abgelesen werden können (Abb. 296/1).

Auf ganz ähnliche Weise erfolgt die Regulation der Synthese reprimierbarer Enzyme. Dazu gehören beispielsweise die für die Histidin-Synthese notwendigen Enzyme, die nur bei Fehlen von Histidin gebildet werden, nicht aber dann, wenn Histidin im Nährmedium vorhanden ist. In diesem Fall vermag sich der Histidin-Repressor nur dann mit dem His-Operator zu verbinden, wenn er zuvor mit Histidin reagiert hat. Steht hingegen kein Histidin – in ausreichender Menge – zur Reaktion mit Repressoren zur Verfügung, so kann der His-Operator nicht besetzt werden, was eine Transkription der His-Strukturgene erlaubt.

Ähnliche und andere – zum Beispiel auf die Translation einwirkende – ablaufende Regulationen erfolgen auch in eukaryontischen Zellen. Diese Regulationsmechanismen spielen auch bei der Individualentwicklung von der befruchteten Eizelle zum ausdifferenzierten Organismus eine hervorragende Rolle, indem jeweils zu den entsprechenden Entwicklungsstadien bestimmte genetische Informationen abgegeben und andere blockiert werden.

So wird die Verpuppung von Insekten dadurch ausgelöst, daß zur gegebenen Zeit ein bestimmtes,

den Keimdrüsen-Hormonen auch des Menschen ähnliches Steroid-Hormon **Ecdyson** produziert wird, das seinerseits die Produktion einer Verpuppungssubstanz auslöst. Dies äußert sich – analog des bei Bakterien beobachteten Verhältnisses – in der Neusynthese einer spezifischen Boten-RNS und eines nur zu dieser Zeit gebildeten Enzyms (das zur Produktion der Verpuppungssubstanz notwendig ist). Außerdem kann die Ecdyson-Wirkung an den Riesenchromosomen dieser Organismen zytologisch daran erkannt werden, daß sich eine ganz bestimmte Chromosomenregion aufbläht und einen sogenannten „Puff“ bildet (s. Tafel VI). Durch Verwendung radioaktiv markierter RNS-Bausteine läßt sich nachweisen, daß im Bereich derartiger Puffs eine starke RNS-Synthese stattfindet: Offenbar erlaubt erst die zur Puffbildung führende Entspiralisierung der Chromonemata dieser Riesenchromosomen die Transkription der entsprechenden DNS-Abschnitte.

## *Mutationen als Veränderungen der genetischen Informationen*

### Mutationstypen und ihre Bedeutung

Schädliche Umwelteinflüsse – Strahlen und bestimmte Chemikalien- oder Entgleisungen des Stoffwechsels sowie Fehler bei der Reduplikation der DNS führen zu mehr oder minder drastischen Störungen der genetischen Information. Diese werden als **Mutation** bezeichnet und führen zur Entstehung von **Mutanten**, mutierten Organismen, die sich in einem oder in mehreren Merkmalen von den normalen „Wildtyp“-Organismen unterscheiden. Allerdings sind die meisten Mutanten-Allele rezessiv und prägen sich in Gegenwart eines Wildtyp-Allels nicht aus, weil sie gewöhnlich den Ausfall eines Genproduktes verursachen. Bei diploiden Organismen wirken sie sich also meist erst dann aus, wenn sie im homozygoten Zustand vorliegen.

Je nach der Art des mutationsauslösenden Agens betreffen die Mutationen kleine oder größere Bereiche des genetischen Materials. Die kleinste unteilbare Einheit eines jeden Gens ist das Nukleotid(paar). Tatsächlich kann schon die Veränderung eines einzigen Nukleotid(paar)es die genetische Information entscheidend stören, denn dadurch entsteht ein neues Kodon, das zwar gelegentlich – wegen der Degeneration des genetischen Kodes – wieder die gleiche Aminosäure determiniert, aber in der Mehrzahl der Fälle eine andere Aminosäure kodiert. So können aus dem Methionin-Kodon AUG durch Ersatz jeweils einer Base durch eine der drei anderen neue Kodons entstehen, die die Aminosäuren Leuzin, Valin, Lysin, Arginin, Isoleucin oder Threonin kodieren (Abb. 297/1).

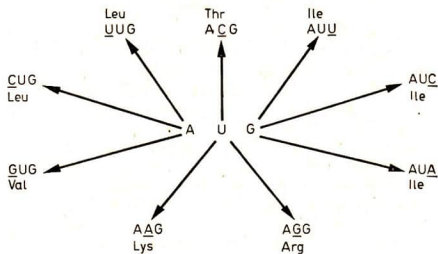


Abb. 297/1  
Durch Basenaustausch  
entstehen andere Codons

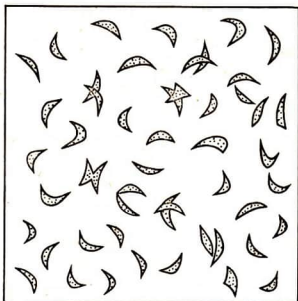


Abb. 298/1  
Sichelförmige Erythrozyten eines an Sichelzellenanämie erkrankten Patienten

Vor allem in Afrika und in den Ländern des Mittelmeerraumes ist eine erbliche, folgenschwere Blutarmut verbreitet, die wegen der sichelförmigen Verformung der roten Blutkörperchen **Sichelzellenanämie** genannt wird (Abb. 298/1 u. 298/2). Die Sichelzellenanämie ließ sich als erste Erkrankung als sogenannte „**Molekularkrankheit**“ charakterisieren: Sichelzellpatienten unterscheiden sich von Normalpersonen nur durch den Besitz eines abnormen Hämoglobins. Normales und Sichelzell-Hämoglobin unterscheiden sich nur dadurch, daß an einer bestimmten Stelle im Molekül anstelle von Glutaminsäure Valin eingebaut ist (Abb. 298/2).

Dieser Aminosäure-Austausch dürfte auf den Ersatz der zweiten Base im Glutaminsäure-Kodon GAA (oder GAG) durch U

Position der Aminosäuren	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	145	146	
Normales Hämoglobin β-Polypeptidkette	Val	His	Leu	Thr	Pro	Glu	Glu	Lys	Ser	Ala	...	Tyr	His
Sichelzell-Hämoglobin β-Polypeptidkette	Val	His	Leu	Thr	Pro	Val	Glu	Lys	Ser	Ala	...	Tyr	His

Abb. 298/2 Teil der Aminosäuresequenz der β-Kette vom Normal- und Sichelzell-Hämoglobin

- (35) zurückzuführen sein, wodurch das Valin-Kodon GUA (oder entsprechend GUG) entsteht. Auf entsprechende Basenaustausche lassen sich ganz ähnliche Aminosäure-Substitutionen zurückführen, die in zunehmender Zahl in den Polypeptidketten des menschlichen Hämoglobins beobachtet werden (Tab. S. 293).

Derartige Aminosäure-Austausche sind eine der möglichen Folgen von Basenaustausch-Mutationen, die man auch **Punkt-Mutationen** nennt, da sie punktförmig erscheinen, indem sie an den kleinsten DNS-Einheiten angreifen (früher als Gen-Mutation bezeichnet).

- (36)

Die zweite mögliche Folge einer Basenaustausch-Mutation ist die Entstehung eines **Punkt-Kodons**. Beispielsweise resultiert das Punkt-Kodon UAG durch Veränderung der ersten Base des Glutamin-Kodons CAG. Die Entstehung eines Punkt-Kodons führt dazu, daß die Translation der entsprechenden Boten-RNS an dieser Stelle, d. h. beim vorangehenden Kodon, abgebrochen wird. Die Folge davon ist, daß nur noch mehr oder weniger große Fragmente des betreffenden Gen-Produktes gebildet werden.

Zu den Punktmutationen werden auch die **Rastermutationen** gezählt. Diese sind auf den Ausfall oder auf die zusätzliche Einlagerung einzelner Nukleotid(paar)e in eine DNS-Sequenz zurückzuführen. Da bei der Translation vom Start-Kodon an jeweils drei-für-drei Basen abgelesen werden und die einzelnen Triplets nicht durch Interpunktionszeichen voneinander abgegrenzt sind, führt eine solche Veränderung natürlich zu einer Verschiebung des Leserasters: Vom Ort der Veränderung an resultiert eine sinnlose Triplett-Sequenz (Abb. 294/1).

- (37)

Mit Hilfe von Raster-Mutanten konnte übrigens der erste direkte Beweis für die Triplet-Natur des Kodes erbracht werden. Man kann nämlich den Effekt derartiger Raster-Mutationen mehr oder weniger vollständig aufheben, wenn man in der Nähe des ursprünglichen Mutationsereignisses eine zweite Raster-Mutation entgegengesetzter Auswirkung stattfinden läßt beziehungsweise eine entsprechende Basenfolge in einem genetischen Rekombinationsakt einkreuzt: Durch die entgegengesetzte Mutation wird der Leserahmen wieder hergestellt (Abb. 294/1). Ist dagegen das zweite Raster-Mutationsereignis vom gleichen Typ wie das erste, so resultiert wieder Unsinn. Hingegen kann ein funktionell aktives Gen-Produkt entstehen, wenn im entsprechenden Gen benachbart drei Raster-Mutationen gleichen Typs stattgefunden haben, d. h., wenn drei Basen eingeführt oder entfernt wurden: Die genetische Sequenz erhält dadurch ein Triplet mehr oder weniger – und das kann eben nur beim Vorliegen eines Dreier-Kodes toleriert werden. Tatsächlich läßt sich nachweisen, daß die Gen-Produkte dann eine Aminosäure mehr oder weniger besitzen.

In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß Raster-Mutationen einen sehr wichtigen Evolutionsfaktor darstellen dürften, indem sie die Schaffung völlig neuer Aminosäure-Sequenzen erlauben. Diese könnten – natürlich nur in außerordentlich seltenen Fällen und zudem nur dann, wenn das durch die Raster-Mutation entstellte Gen selbst entbehrlich ist – für den betreffenden Organismus vorteilhafte Reaktionen katalysieren.

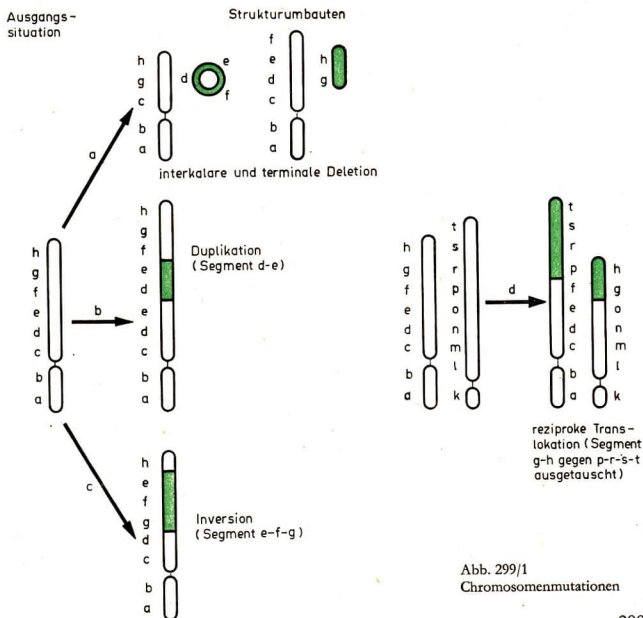


Abb. 299/1  
Chromosomenmutationen



Mutationen, die mehr als zwei Nukleotide betreffen und die zum Teil derart grobe Schäden verursachen, daß sie an geeigneten Chromosomen lichtmikroskopisch identifiziert werden können (Abb. 299/1), werden **Chromosomenmutationen** genannt. Dabei handelt es sich (s. Tafel VII) um

- Verluste von Endstücken („Defizienzen“)
- Verluste von Mittelstücken („Deletionen“)
- Verdrehungen von Chromosomenabschnitten um  $180^\circ$  („Inversionen“)
- Verdopplung von Chromosomenabschnitten („Duplikationen“)
- Kreuzweise Verlagerung von Chromosomenabschnitten auf verschiedene Chromosomen („Translokationen“).

Die Entstehung dieser Aberrationen ist noch nicht restlos aufgeklärt. Bevorzugt wird angenommen, daß sie auf Einzel- oder Doppelstrangbrüche zurückgehen, die in der DNS von physikalischen oder chemischen Agenzien ausgelöst und die mehr oder weniger inkorrekt repariert wurden. Andererseits könnten sie auch die Folge von genetischen Austauschprozessen innerhalb der Chromosomen sein. Ihre endgültige Aufklärung setzt natürlich eine genaue Kenntnis des Feinbaues der Chromosomen voraus.

Verluste von Chromosomenstücken haben verständlicherweise zur Folge, daß dem betroffenen Organismus genetische Informationen und daher die entsprechenden Gen-Produkte fehlen. Die anderen Chromosomenmutationen wirken sich mehr oder weniger schädlich, oft sogar letal (tödlich) aus, können vom betroffenen Organismus gelegentlich aber auch ausgeglichen werden, sofern die Bruchstellen nicht mitten durch Gene verlaufen.

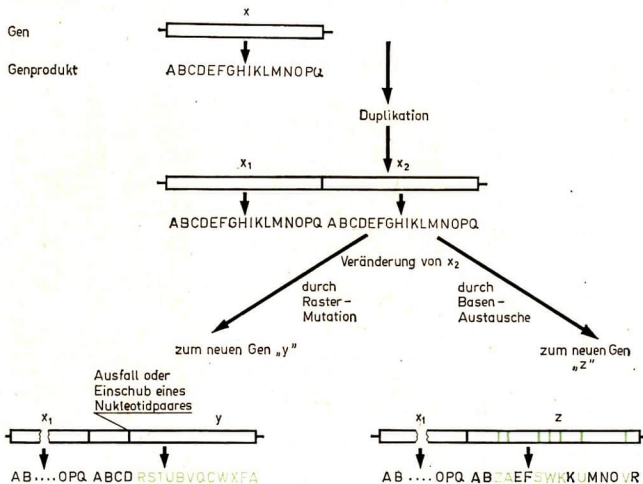


Abb. 300/1 Entstehung von „neuen“ Genen aus einer Duplikation

Duplikationen spielen nachgewiesenermaßen eine bedeutende Rolle für die Evolution, erlauben sie doch einen ungestörten Umbau durch schrittweisen Basenaustausch infolge von Basenaustauschmutationen oder aber durch Raster-Mutagenese, ohne daß dabei das entsprechende Genprodukt ausfällt (Abb. 300/1).

(38)

Veränderungen der Anzahl der Chromosomen bezeichnet man schließlich als **Genom-Mutationen**. Dabei handelt es sich entweder darum, daß die Zahl der ganzen Chromosomensätze verändert ist („**Euploidie**“) oder daß einzelne Chromosomen überzählig sind oder fehlen („**Aneuploidie**“).

Ein veränderter Chromosomensatz geht vor allem aus Spindelstörungen während der Mitose hervor, die spontan auftreten oder durch sogenannte „Spindelgifte“, vor allem durch das Alkaloid der Herbstzeitlose *Colchicum autumnale* „Kolchizin“ experimentell ausgelöst werden können. Kolchizin verhindert die Spindelbildung oder verursacht den Abbau bereits ausgebildeter Spindeln. Der Verlust der Spindel verhindert die Verteilung der in der Äquatorialplatte angeordneten Chromosomen auf beide Pole. Statt dessen entspiralisieren sich die Chromosomen nach einiger Zeit wieder, und es wird ein typischer Interphasenkern, allerdings mit nunmehr verdoppelter Chromosomenzahl, aufgebaut.

(39)

Bei der Veränderung des Chromosomensatzes, die größtenteils nur auf das Pflanzenreich beschränkt ist, kann es sich – wenn man von einem normalen diploiden Typus ( $n = 2$ ) ausgeht – entweder um eine Reduktion zur **Haploidie** ( $n = 1$ ) oder um eine Vervielfachung der Chromosomensätze ( $n \geq 3$ ) handeln. Im letzten Fall spricht man von „**Polyloidie**“. Haploide Formen normal diploider Organismen sind – vor allem wegen der bei der Meiose auftretenden Schwierigkeiten – hochgradig steril. Trotzdem spielen haploide Pflanzen für die Züchtung eine hervorragende Rolle. Auch polypleide Pflanzen sind züchterisch bedeutungsvoll, da sie größere Zellkerne und größere Zellen als Diplonten besitzen, so daß meist die ganzen Pflanzen und ihre Organe großwüchsiger werden (Abb. 301/1 u. Tafel VII).

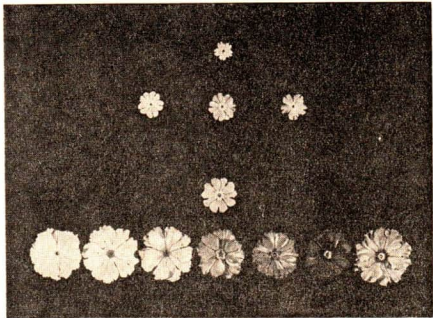


Abb. 301/1  
Polypleidieeffekt bei  
*Primula malacoides* FRANCH  
FRANCHET, dargestellt  
an Größe und Form der  
Blüte. Von oben nach  
unten: diploide Wildform,  
diploide Kulturform,  
anfängliche polypleide  
Kulturform, heutige  
polypleide Kulturform

Wie die Tabelle auf Seite 260 zeigt, besitzen unsere Weizen-Sorten 2, 4 oder 6 Chromosomensätze; auch von Tabak und Kartoffeln werden neben diploiden Sorten (mit 24 Chromosomen) tetra- und hexaploide (mit 48 bzw. 72 Chromosomen) angebaut. Insgesamt stellen etwa 50 % aller höheren Pflanzen Polypleide dar oder sind polypleiden

Ursprungs (Tab. s. u.), in arktischen und subarktischen Bereichen erreicht ihr Anteil sogar mehr als 70 %. Somit steht außer Frage, daß die Polyploidie – allerdings nur im Pflanzenreich – ganz wesentlich zur Artbildung beigetragen hat.

#### Häufigkeit polyploider Pflanzen in verschiedenen geographischen Breiten

	Anzahl der Arten in der Flora	% poly- ploide		Anzahl der Arten in der Flora	% poly- ploide
Nordsahara	300	37,8	Schweden	1 526	56,9
Cykladen	1 186	37,0	Norwegen	956	57,6
Rumänien	3 365	46,8	Finnland	1 285	57,3
Ungarn	2 039	48,6	Insel Kolgujew		64,0
Zentraleuropa	2 909	50,0	Faröer	252	71,0
Pardubice (CSSR) etwa	900	52,3	Island	394	72,1
Schleswig-Holstein	1 081	54,6	Spitzbergen	145	76,2
Dänemark	1 306	53,5	Franz-Josephs-Land	36	75,0
England	1 778	53,3	SW-Grönland	222	74,0

**Aneuploide** Organismen gehen auf die Befruchtung mit Gameten zurück, die infolge einer unregelmäßig verlaufenden Meiose (ohne korrekte Paarung und deshalb mit statistischer Aufteilung der homologen Chromosomen) ein Chromosom zuviel ( $n + 1$ ) oder eines zuwenig ( $n - 1$ ) besitzen. Durch Verschmelzung mit normalen Gameten entstehen dadurch **trisome Organismen** (mit  $2n + 1$  Chromosomen) oder **monosome** ( $2n - 1$ ), die ein Chromosom entweder in drei oder nur in einer Ausfertigung besitzen.

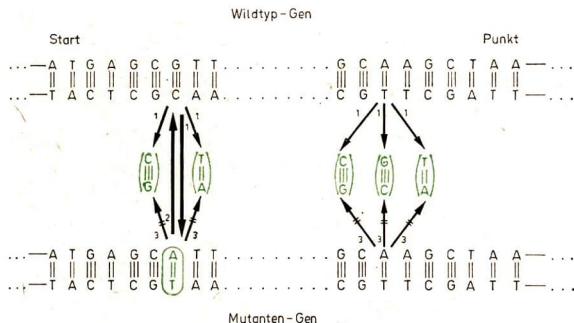
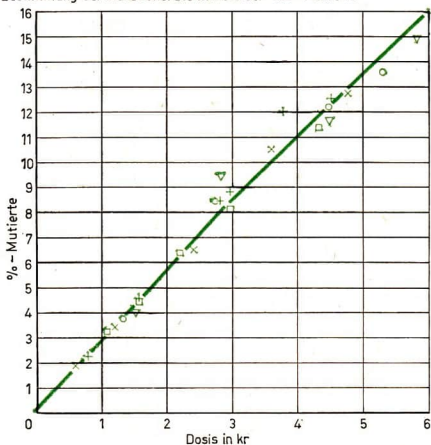


Abb. 302/1 Hin- und Rückmutationen treten mit ungleicher Häufigkeit auf. Jeder beliebige Basenpaar-austausch, der das Wildtypallel des Gens betrifft (1), führt zur Mutation. Jedes Basenpaar kann dabei durch 3 andere Konfigurationen ersetzt werden. Bei einem Gen aus  $n$  Nukleotidpaaren gibt es also  $3n$  Möglichkeiten für Punktmutationen. Auch für das mutierte Gen gibt es  $3n$  Möglichkeiten für punktförmige Veränderungen (3). Eine echte Rückmutation zum Normalallel aber setzt voraus, daß der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt wird (2). Die Wahrscheinlichkeit hierfür beträgt  $1/3n$

Abb. 303/1

Auslösung von geschlechts-  
gebundenen Mutationen  
durch verschiedene  
ionisierende Strahlungen

Bestimmung der Mutationsrate mittels der CIB-Methode



- 10 kV-Röntgenstrahlen
- + 70 kV-Röntgenstrahlen
- x 160 kV-Röntgenstrahlen
- $\gamma$ -Strahlen des Radiums
- ▽  $\beta$ -Strahlen des Radiums

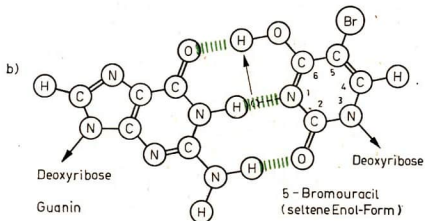
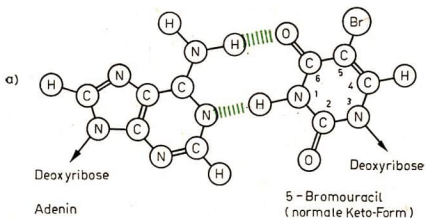


Abb. 303/2

5-Bromuracil paart sich in  
der Keto-Form mit Adenin,  
in der Enol-Form mit  
Guanin (Bromouracil,  
Deoxyribose = englische  
Schreibweise)



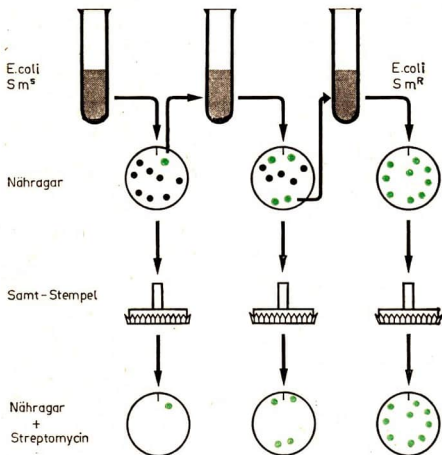


Abb. 304/1 Mit der Stempeltechnik wird das spontane Auftreten von Bakterien-Mutanten nachgewiesen, die z. B. Streptomycin-resistent sind: Von einer Kulturplatte mit sensiblen Bakterien wird auf eine Platte mit Streptomycin-Agar überstempelt. Dort wächst nur eine Kolonie, die also aus resistenten Zellen besteht. Diese können durch Kultivierung, erneutes Überstempeln und erneute Kultur in Abwesenheit von Streptomycin so angereichert werden, daß die Bakterienkultur schließlich einheitlich aus resistenten Keimen besteht

Zahlreiche **Erbkrankheiten des Menschen**, die sowohl die körperliche als vor allem auch die geistige Entwicklung der Betroffenen mehr oder weniger stark beeinträchtigen, sind auf derartige Aneuploidien zurückzuführen. Dabei sind entweder die Geschlechtschromosomen oder die Autosomen betroffen. Lediglich Monosomien, die ein Autosom oder das X-Chromosom betreffen, konnten noch nicht beobachtet werden (obwohl sie genauso häufig auftreten sollten wie Trisomien), vermutlich wirken sie letal.

Als Beispiel soll hier nur das (Langdon-) **Down-Syndrom**, die sogenannte mongoloide Idiotie, genannt werden, die eine Folge einer Trisomie des drittkleinsten menschlichen Chromosoms Nr. 21 ist (s. Tafel VIII). Das Down-Syndrom wird bei 0,15 % aller Neugeborenen festgestellt. Wie auch andere Trisomien wird es häufiger mit zunehmendem Geburtsalter der Mutter: 2,7 % der Kinder 45 bis 49 Jahre alter Mütter zeigen das Down-Syndrom; etwa 40 % aller Down-Kinder wurden von Müttern über 40 Jahre geboren! Die Ursache für diese Altersbeziehung ist noch nicht restlos aufgeklärt.

Beispiele für auf Aneuploidie der Geschlechtschromosomen zurückführende Anomalien sind in der Tabelle auf Seite 305 zusammengestellt.

Bis heute ist noch völlig unbekannt, warum im Fall der Tri- und Tetrasomien, wo es sich nur um ein **Zuviel** an genetischer Information handelt, so schwere Störungen resultieren. Man vermutet, daß es sich hier um Regulationsstörungen handelt als Folge von „Überdosierungen“, aber direkte schlüssige Beweise stehen dafür noch aus.

## Polysomie der Geschlechtschromosomen des Menschen

Chromosomen	Bezeichnung	Geschlecht	Fertilität
XX	Normaltyp	♀	+
XY	Normaltyp	♂	+
XO	Ullrich-Turner-Syndrom	♀	—
XXY	Klinefelter-Syndrom	♂	—
XXYY	XXYY-Syndrom	♂	—
XXX	Tripel-X-Syndrom	♀	±
XXXY	Tripel-X-Y-Syndrom	♂	—
XXXX	Tetra-X-Syndrom	♀	?
XXXXY	Tetra-X-Y-Syndrom	♂	—
XXXXX	Penta-X-Syndrom	♀	?

Mutationen der besprochenen Typen treten natürlich nicht nur in den Gameten und den sie produzierenden Zellen, sondern auch in den Körperzellen auf, denn auch diese enthalten genetische Informationen, verschlüsselt in ihren DNS-Molekülen. Täglich treten schätzungsweise in  $10^4$  Zellen unseres Körpers derartige „**somatische Mutationen**“ auf (s. S. 307)! Sie sind aber sehr schwierig nachzuweisen, nämlich nur dann, wenn die Mutation in sich anschließend noch teilenden Körperzellen auftrat. Außerdem muß es sich um ein mehr oder weniger dominantes Merkmal handeln, das von den betroffenen Zellen auch ausgeprägt wird. Sind diese Bedingungen erfüllt, kann eine somatische Mutation zur Bildung von Zellverbänden, die sich von den nicht mutierten Normalzellen unterscheiden, führen und sogenannte „Mosaik“ bilden, zum Beispiel flecken- oder streifen-förmige Verfärbungen der Blätter oder des Felles (s. Tafel VII unten). Möglicherweise sind die häufig anzutreffenden Augenfarbenmosaiken, beispielsweise braune Abschnitte in einer blauen Iris, auf derartige somatische Mutationen zurückzuführen. Somatische Mutationen sind vielfach auch die Folge von Veränderungen der Plasma-Gene.

Neuerdings wird auch die Entstehung **bösartiger Geschwülste** immer mehr auf somatische Mutationen zurückgeführt, zumal sich die Krebszellen in ihrer Fähigkeit zur schrankenlosen, nicht mehr den normalen Steuerungseinflüssen des Gesamtorganismus gehorchenden Vermehrung genetisch von den Normalzellen unterscheiden.

Wenngleich sich diese Hypothese bisher noch nicht beweisen läßt, wird sie doch unter anderem durch die Tatsache sehr gestützt, daß auch bestimmte DNS- und RNS-haltige Viren geschwulstauslösend wirken können und daß dies auf die Ausprägung von einigen wenigen Virus-Genen, d. h. auf die Wirkung von in die Zelle eingeführter Nukleinsäure zurückgeführt werden muß.

Insgesamt gewinnt man den Eindruck, als ob sich sämtliche Mutationen mehr oder weniger nachteilig auswirken. Aber erstens ist das eigentlich zu erwarten: Die Organismen haben sich im Verlaufe ihrer Entstehung so optimal an ihre Umwelt angepaßt, daß man von den ungerichtet auftretenden Störungen der genetischen Informationen eine Verbesserung ebenso wenig erwarten kann „wie die Verschönerung eines guten Gedichtes durch einen Druckfehler“ (BRESCH).

Zweitens kommt es bei der Wertung der Mutationen oft auch auf den Standpunkt des Betrachters an: So können bakterielle Krankheitserreger durch Mutationen unempfind-

(40)

(41)

lich gegen Penizillin oder andere Arzneimittel werden. Das ist für uns höchst unangenehm, für die Bakterien dagegen lebensrettend.

Schließlich darf drittens nicht vergessen werden, daß Züchter auch eine Reihe für uns nützlicher Mutationen aufzählen können, u. a. die in mehreren Mutationsschritten herangezüchteten Hochleistungsstämme von Antibiotika-produzierenden Pilzen (Tab. s. u.),

#### Erhöhung der Penizillin-Produktion durch Selektion spontaner und induzierter Penizillin-Mutanten

Penicillium-Stamm	Herkunft	Penizillin-Ausbeute je ml Kulturflüssigkeit
<i>Penicillium notatum</i>	Wildform	30 E
<i>P. chrysogenum</i>	Wildform	100 E
Stamm NRRL 1951		
<i>P. chrysogenum</i>	natürliche Mutante vom Stamm NRRL 1951	250 E
NRRL 1951 B 25		
<i>P. chrysogenum</i>	Röntgen-induzierte Mutante von NRRL 1951 B 25	500 E
X 1612		
<i>P. chrysogenum</i>	UV-induzierte Mutante von X 1612	900 E
Wis. Q. 176		
<i>P. chrysogenum</i>	Dichloräthylmethylamin-induzierte Mutante von Wis. Q. 176	1 350 E
<i>P. chrysogenum</i>	UV-induzierte Mutante von Wis. Q. 176	3 000 E
<i>var. breviserigma</i>		

durch spontane Mutationen entstandene Zierpflanzen- und Obstsorten und Tierrassen, wie das kurzbeinige Anconschaf oder der Platin-Nerz. So konnten in den letzten Jahren mindestens acht neue Kulturpflanzenarten entwickelt werden (von Sojabohne, Reis, Pfirsich, Weizen, Gerste und Chrysantheme), die auf experimentell ausgelöste Mutationen zurückgehen. Man arbeitet also nicht mehr nur mit „spontan“, d. h. ohne menschliches Zutun aufgetretenen Mutationen, sondern betreibt zunehmend „Mutationszüchtung“.

Die Tatsache, daß die Mehrzahl der Mutationen für ihren Träger nachteilig ist – wobei die Rezessivität meist nie vollständig ist, so daß sich rezessive Allele oft auch schon bei den Heterozygoten geringfügig auswirken – führt dazu, daß die Mutanten-Allele allmählich wieder aus dem Gesamtgen-Bestand eliminiert werden und nur dann erhalten bleiben oder sich sogar gegenüber den unveränderten Normalallelen durchsetzen, wenn natürliche oder künstliche **Selektionsmechanismen** wirksam werden. So ist die starke Zunahme antibiotikaresistenter krankheitserregender Bakterien nicht darauf zurückzuführen, daß die betreffenden Arzneimittel mutationsauslösend wirken und das Auftreten „gerichteter Mutationen“ (s. S. 307f.) induzieren, sondern darauf, daß allein sich die in jeder Bakterienpopulation mit gewisser Wahrscheinlichkeit spontan auftretenden resistenten Mutanten dann vermehren können, wenn das Antibiotikum die Vermehrung aller sensiblen Keime hemmt. Entsprechend erfolgt auch die Durchsetzung der neuen genetischen Typen im Verlaufe der Evolution, oder die relative Häufung bestimmter Allele in bestimmten Regionen. So ist das Sichelzellanämie-Allel deshalb so häufig im Mittelmeerraum und in ähnlichen Klimazonen vertreten, weil es seinen Trägern eine Malaria-Resistenz verleiht, so daß hier die Heterozygoten sogar einen

Selektionsvorteil gegenüber den Normalpersonen haben. Gleicher Prinzipien bedient sich der Züchter, wenn er solche Bedingungen schafft, unter denen sich bevorzugt die ihn interessierenden Mutanten ausprägen können.

## Auslösung von Mutationen

Die Häufigkeit, mit der in den einzelnen Genen Mutationen auftreten (**Gen-Mutationsrate**), schwankt zwar von Gen zu Gen, liegt aber etwa in der gleichen Größenordnung. Durchschnittlich treten pro Gen in jeder Zellgeneration  $10^{-5}$  bis  $10^{-6}$  Mutationen auf. Das bedeutet, daß je menschliche Keimzelle – bei Berücksichtigung der entsprechenden Maximalwerte, d. h. einer Mutationsrate von  $10^{-5}$  und 1000000 Genen – jeweils eine Neumutation auftritt. Da die Mutationsraten in Körper- und Keimzellen gleich sind, bedeutet das weiterhin, daß wir bei einer täglichen Anzahl von  $10^{11}$  Zellteilungen täglich mit  $10^4$  somatischen Mutationsereignissen zu rechnen haben (s. o.).

Dabei hängt die Gen-Mutationsrate von der Größe des entsprechenden Genes ab: Je größer der betreffende DNS-Abschnitt ist, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß mindestens eines der an seinem Aufbau beteiligten Nukleotidpaare verändert wird (Abb. 302/1). Theoretisch könnten bei  $n$  Nukleotidpaaren  $3n$  Mutationen auftreten, die sich aber wegen der Degeneration des Kodes, d. h. wegen der Wahrscheinlichkeit, daß ein „mutiertes“ Kodon die gleiche Aminosäure kodiert wie das Wildtyp-Kodon, nicht alle manifestieren.

Sehr viel seltener sind echte **Rückmutationen**, da es hierbei auf die Veränderung des einen Nukleotidpaares ankommt, das beim ursprünglichen Mutationsakt betroffen war, und zwar auf die Veränderung zum ursprünglichen Status: Von  $3n$  möglichen Veränderungen stellt nur eine eine echte Rückmutation dar (Abb. 302/1). (42)

Außer durch eine echte Rückmutation kann der Wildtyp auch durch eine zweite Mutation („Suppressor-Mutation“) wiederhergestellt werden, die den Effekt der ersten Mutation kompensiert.

Echte Rückmutationen können fast ausschließlich nur bei Punktmutationen beobachtet werden und sind daher deren wichtigstes Kriterium: Mutanten, die – echt – rückmutieren, sind Punktmutanten.

Die Mutationsrate kann durch Behandlung der Organismen mit entsprechenden physikalischen oder chemischen Toxinen bedeutend erhöht werden. Derartige mutationsauslösende Agenzien werden als „**Mutagene**“ bezeichnet. Mutagen wirken zum Beispiel ionisierende Strahlen ( $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ - und Röntgenstrahlen sowie Neutronen), ultraviolette Licht (soweit es nicht vom umgebenden Gewebe absorbiert wird); Senfgas, Stickstoff-Lost und andere alkylierende Agenzien; Wasserstoffperoxid und organische Peroxide, Urethan; salpetrige Säure.

Zum Teil erwiesen sich zumindest bei Mikroorganismen und *Drosophila* solche Substanzen als mutagen, die als Bestandteile von Genußmitteln (Koffein), als Arzneimittel (Krebschemotherapeutika, Beruhigungsmittel auf Hydrazin-Basis, Antimalaria-Mittel), Lebensmittelzusätze, Fungizide, Herbizide o. ä. mit Mensch oder Tier in Kontakt kommen können. Diese Substanzen müssen natürlich, sowie ihre mutagene Aktivität bekannt wird, sofort aus dem Verkehr gezogen und entsprechend den Giftbestimmungen behandelt werden. Handelt es sich um Arzneimittel, dann sollten sie – soweit sie nicht überhaupt durch genetisch inaktive Substanzen ersetzt werden können – nur solchen Patienten verabreicht werden, die nicht mehr fortpflanzungsfähig sind. (32)

Allerdings ist von den meisten mit dem Menschen in Kontakt kommenden Substanzen bis heute noch nichts über ihre genetische Aktivität bekannt; entsprechende Überprü-



fungen sind dringend erforderlich und laufen auch in der DDR an. Leider sind diese Untersuchungen sehr aufwendig, da wirklich sichere Aussagen nur mit dem genetischen Material des Menschen oder höherer Tiere gemacht werden können, also beispielsweise an Gewebekulturzellen. Die Genetik der Gewebekulturzellen ist aber noch kaum entwickelt. Andererseits scheint es, als ob das genetische Material von Säugern empfindlicher ist als das der *Drosophila* und viel empfindlicher als das von Bakterien: Theoretisch droht die Gefahr, daß Substanzen, die bei Bakterien und bei *Drosophila* als genetisch harmlos erkannt werden, beim Säuger doch mutagen sind.

Bei der Aufklärung der 1927 zuerst durch MULLER beobachteten Mutagenese durch Röntgenstrahlen ergab sich, daß die Mutationen in Abhängigkeit von der eingestrahlten Dosis und – zumindest bei manchen Strahlungen – unabhängig von der Strahlenqualität (Abb. 303/1) auftreten (obwohl man neuerdings bei manchen biologischen Objekten eine Abhängigkeit davon beobachtet, in welchem Zeitraum die Dosis appliziert wird, was auf die teilweise Ausbesserung von Strahlenschäden durch intrazelluläre Reparaturmechanismen (s. S. 283 u. Abb. 282/1) zurückzuführen sein dürfte). Damit ist erwiesen, daß es bei der Mutagenese – und das gilt nicht nur für die strahleninduzierte Mutationsauslösung – hinsichtlich der genetischen Schäden praktisch keinen Schwellenwert gibt. Diese Erkenntnis ist um so schwerwiegender, als geringe Strahlendosen beim betreffenden Organismus selbst keine erkennbaren physiologischen Schädigungen zur Folge haben und man deshalb geneigt ist, sogenannte „Toleranzdosen“ festzulegen: Für die Gesamtheit des genetischen Materials der Menschheit, für den **Genpool** (pool, engl. = gemeinsame Kasse), gibt es keine Toleranzdosis.

Soweit ionisierende Strahlen diagnostisch und therapeutisch verwendet werden (wobei gewöhnlich besonderer Wert auf die Abschirmung der Keimdrüsen gelegt wird), ist dies auch aus heutiger Sicht sicher zu tolerieren. Nicht zu tolerieren ist jedoch eine zusätzliche Strahlenbelastung durch Versuchs-Kernexplosionen usw., selbst wenn – wieder vor allem wegen der Rezessivität der aufgetretenen Defekte – derartige Explosionen bisher noch nicht nachweisbar zu einer Häufung genetischer Schäden führten.

Auch vom genetischen Standpunkt ist es deshalb zu begrüßen, daß das Atom-Test-Stop-Abkommen die Anreicherung von radioaktiven Spaltprodukten – die Quellen sind für die hoch mutagenen  $\gamma$ -Strahlen und Neutronen – einschränkt, wenn auch nicht aufhebt, da sich ja bedauerlicherweise immer noch nicht alle Kernwaffen produzierenden Staaten dem Übereinkommen angeschlossen haben. Zudem muß auch von unterirdischen Kernwaffenexplosionen eine gewisse Gefährdung des Genpools erwartet werden, so daß auch diese Versuche so bald wie möglich mit in die Übereinkunft einbezogen werden sollten.

Gerade die gewaltigen Fortschritte bei der Enträtselung der Geheimnisse der Vererbung verpflichten besonders, über die Integrität des genetischen Materials auch der kommenden Generationen zu wachen! Und das gilt auch hinsichtlich der Anwendung von chemischen Verbindungen mit mutagener oder nicht eindeutig nichtmutagener Wirkung, soweit diese als Nahrungsmittelzusätze o. ä. mit dem Menschen in Kontakt kommen und so sein genetisches Material direkt beeinflussen können.

Die Punktmutationen auslösende Wirkung einiger dieser Agenzien ist inzwischen gut bekannt. So ist die Wirkung der **salpetrigen Säure**  $\text{HNO}_2$  u. a. auf die Desaminierung der „Aminobasen“ Adenin, Guanin und Zytosin zurückzuführen (Abb. 309/1), wobei die „Oxybasen“ Hypoxanthin, Xanthin und Uracil entstehen. Wenn die behandelte DNS während der nächsten Reduplikationsrunde als Matrize dient, verhalten sich zwei der Oxybasen hinsichtlich ihrer Paarungseigenschaften anders als die Aminobasen: Hypoxanthin paart sich nicht mit Thymin, sondern mit Zytosin, und – das dem Thymin



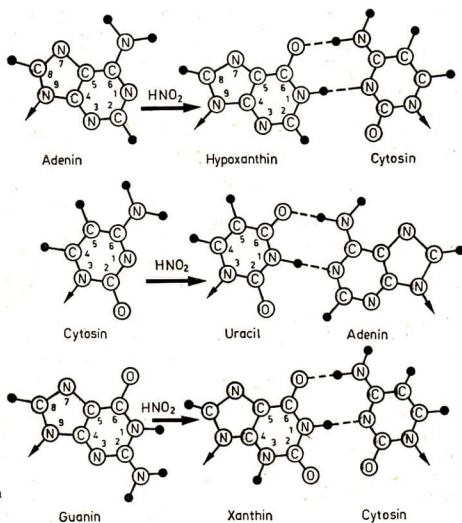
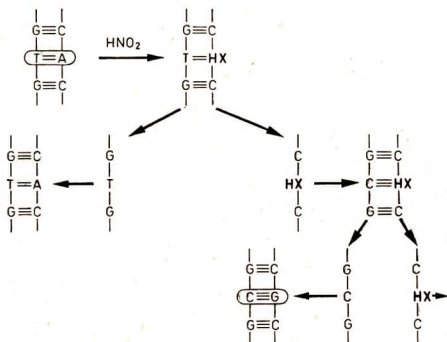


Abb. 309/1  
Desaminierung der Aminobasen und Paarungsverhalten der entstandenen Oxybasen

Abb. 309/2  
Entstehung eines C-G-Paares aus einem T-A-Paar als Folge der Desaminierung von Adenin



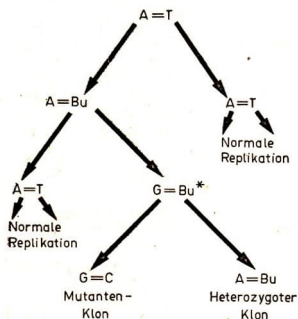
sehr ähnliche – Urazil paart sich mit Adenin und nicht mit Guanin (Abb. 309/1). Auf diese Weise entstehen unter dem Einfluß von salpetriger Säure Basenaustausch-Mutationen, indem  $\frac{A}{T}$  Paare durch  $\frac{G}{C}$ -Paare ersetzt werden und umgekehrt, so daß Mutanten, die durch Behandlung mit salpetriger Säure erzeugt wurden, durch das gleiche Agens auch rückmutiert werden können.

Auf ganz ähnliche Weise wirken **Hydroxylamin, Senfgas** und andere **alkylierende Substanzen, Basenanaloge** sowie **ultraviolettes Licht**. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß die seit den dreißiger Jahren bekannte mutationsauslösende Wirkung des ultravioletten Lichtes als einer der ersten indirekten Hinweise auf die Natur des genetischen Materials diente: Das UV-Wirkungsspektrum stimmt auffällig mit dem Absorptionsspektrum der Nukleinsäuren überein, d. h. mutagen sind vor allem die Wellenlängen um 250 bis 260 nm, die von den Nukleinsäuren maximal absorbiert werden.

Besonders interessant ist die mutagene Wirkung der Basenanaloge. Bei ihnen handelt es sich um geringfügig abgewandelte Derivate der normalen Basen. So unterscheidet sich das Thymin-Analogon 5-Bromurazil vom Thymin (5-Methyl-Urazil) nur dadurch (Abb. 303/2), daß es anstelle der Methylgruppe ein Brom-Atom trägt. Dadurch sind die Paarungseigenschaften nicht beeinträchtigt, so daß sich Bromurazil wie Thymin mit Adenin paart. Wenn Bromurazil trotzdem mutagen wirkt, so liegt das daran, daß das Analogon anstelle von Thymin in die DNS eingebaut wird, und daß es sich gelegentlich nicht mehr mit Adenin, wohl aber mit Guanin paaren kann, da bei ihm zuweilen intramolekulare Umlagerungen auftreten (Abb. 303/2). Das hat dann die gleiche Folge wie

die Wirkung der salpetrigen Säure und führt zum Ersatz von  $\frac{A}{T}$ -Paaren durch  $\frac{G}{C}$ -Paare und umgekehrt (Abb. 310/1). Interessanterweise finden derartige innermolekulare Umlagerungen gelegentlich auch beim Thymin und bei anderen Basen statt, wenn auch sehr viel seltener als bei den Basenanalogen, so daß man hierin eine der möglichen Ursachen für das „spontane“ Auftreten von Basenaustausch-Mutationen sehen kann.

Eine weitere Ursache der **spontanen Mutationsauslösung** dürfte in der entscheiden-



\* Seltene Enol-Form

Abb. 310/1  
Entstehung eines G-C-Paares aus einem A-T-Paar durch einen „Replikationsfehler“ eingebauten 5-Bromuracils

den Rolle der Polymerase bei der DNS-Replikation liegen: Man vermutet, daß die Polymerase sehr gelegentlich „Fehler“ macht und die Matrizen-DNS nicht ganz exakt kopiert: Wenn die Polymerase selbst durch eine Mutation im Polymerase-Gen etwas verändert (z. B. empfindlich für höhere Temperaturen) ist und nicht mehr ganz genau oder aber exakter als das Wildtyp-Enzym arbeitet, treten mehr beziehungsweise weniger „spontane“ Mutanten auf.

## Perspektiven: Ist eine gerichtete Veränderung des genetischen Materials möglich?

Mutationen treten völlig „ungerichtet“, d. h. ohne Beziehung zum auslösenden Agens und ohne Berücksichtigung einer möglichen Nützlichkeit auf. Besonders ein-(44)drucksvoll hat dies die Analyse der Entstehung der bakteriellen Antibiotika-Resistenz gezeigt: Das betreffende Antibiotikum wirkt lediglich als Selektionsfaktor, der die normalen, Antibiotika-empfindlichen Keime beeinträchtigt und nur den spontan entstandenen und entstehenden Mutanten eine ungestörte Vermehrung erlaubt. Mit speziellen Techniken kann sogar eine Anreicherung sicher mutierter Bakterien in Abwesenheit des Antibiotikums demonstriert und damit der eindeutige Beweis für ihre spontane Entstehung erbracht werden (Abb. 304/1).

Tatsächlich bedingt der Bau des genetischen Materials, daß keine gerichteten Veränderungen nur bestimmter Gene möglich sind: Alle Gene enthalten die gleichen oder ähnliche Kodons, alle Gene bestehen aus den gleichen Nukleotid(paar)en – nur in unterschiedlicher Anzahl und Reihenfolge. Und selbst ein Mutagen, das unter bestimmten Umständen nur mit einer speziellen Base reagiert – wie das mit Zytosin reagierende Hydroxylamin – wirkt doch unspezifisch auf alle Gene, da Zytosin in allen Genen vorkommt.

Zur spezifischen Therapie von Erbkrankheiten, sowie für die Zwecke der Züchtung wäre es natürlich wünschenswert, wenn man doch einmal gerichtete Veränderungen des genetischen Materials vornehmen könnte. Tatsächlich kann man sich vorstellen, daß es künftiger Forschung doch möglich werden könnte, ganz spezifisch bestimmte Gene zu mutieren. Voraussetzung hierfür wäre das „Erkennen“ dieser Gene durch das verwendete Mutagen.

Das wird von einem herkömmlichen mutationsauslösenden Agens kaum erwartet werden können. Aber vielleicht lernt man, sich der Tatsache zu bedienen, daß in vivo solche Erkennungsprozesse eine recht große Rolle spielen: Repressoren „erkennen“ spezifische DNS-Abschnitte, bestimmte Enzyme reagieren nur mit bestimmten Transport-RNS-Molekülen usw. Vielleicht wird es eines Tages möglich, sich derartiger biologischer Strukturen zu bedienen und sie mit entsprechenden mutagenen Agenzien zu beladen, die dann erst am Erkennungsort wirksam würden.

Allerdings erscheint es zunächst aussichtsreicher, von den Gen-Übertragungsmechanismen der Mikroorganismen zu lernen und beispielsweise mit Hilfe geeigneter Viren (analog den transduzierenden Phagen, s. Abb. 270/1) Normalallele in das genetische Material von Erbgeschädigten einzuführen oder damit neue züchterische Erfolge zu erzielen. Bei Bakterien kann man damit heute schon einen hochspezifischen Gen-Austausch durchführen: Mit Hilfe des Bakteriophagen *lambda* zum Beispiel können die zum Abbau des Zuckers Galaktose notwendigen Gene in solche Bakterien eingeführt werden, die mutierte Allele dieser Gene tragen und deshalb nicht zum Abbau der Galaktose befähigt sind. Analoge Transduktions-ähnliche Prozesse bei eukaryotischen Zellen

wären vor allem auch deshalb aussichtsreich, weil sie nicht unbedingt den präzisen Einbau des genetischen Spender-Materials in das Empfänger-Chromosom voraussetzen. Insofern sind solche Versuche erfolgversprechender als die Transformation, da bei dieser – wie wir von Bakterien her wissen – der direkte Einbau der transformierenden DNS in das Empfänger-Genom notwendig ist. Zudem gibt es bis heute keine Hinweise, daß bei höheren, kernhaltigen Zellen Transformationen möglich sind. Das aber kann methodisch bedingt sein und daran liegen, daß die Gesamtmenge DNS beziehungsweise Gene im Vergleich zu dem zu übertragenden Gen zu groß ist und ja etwa im Verhältnis 1 : 10000 bis 1 : 100000 steht. Vielleicht wird man künftig lernen, auf bereits vorhandenen Erfahrungen aufbauend, nicht nur einzelne DNS-Moleküle, sondern einzelne Gene durch entsprechende Techniken voneinander zu trennen und sie dann mittels des Polymerase-Systems in vitro in so großen Mengen zu synthetisieren, daß Transformationsversuche mit reinen Gen-Präparaten durchgeführt werden können und dann eventuell erfolgreich verlaufen würden.

Damit zeichnet sich jedenfalls schon heute deutlich die Vision eines „genetischen Ingenieurwesens“ ab, das eine noch gar nicht ganz abzusehende Bedeutung für die Bekämpfung von Erbschäden und bei der Tier- und Pflanzenzüchtung gewinnen könnte. Das wird allerdings nur in einer auf sozialistischen Prinzipien aufgebauten Menschengemeinschaft möglich sein. Zu bedenklich sind die Gefahren, die aus einem verbrecherischen, gewissenlosen Mißbrauch dieser potentiellen Möglichkeiten beim Eingreifen in das genetische Material erwachsen können!

# Die Bedeutung der Biologie für die Gesellschaft

## Biologie – Wissenschaft von der lebenden Natur

Die Biologie ist die Wissenschaft von den Gesetzmäßigkeiten der lebenden Natur, also jenes Bereiches der außerhalb und unabhängig von der menschlichen Gesellschaft existierenden objektiven Realität, der durch die Lebewesen (Tiere, Pflanzen und Mikroorganismen) gebildet wird. Vom **gesellschaftlichen** Menschen, der selbst aus der lebenden Natur hervorgegangen ist und für den sie notwendige Existenzbedingung ist, wird sie genutzt und verändert und dabei erkannt. Aus dem Erwerb von Wissen über die lebende Natur bei ihrer Nutzung und Veränderung entstand als Ergebnis gesellschaftlicher Arbeitsteilung die Biologie, die nunmehr das von der Gesellschaft benötigte Wissen über die lebende Natur gewinnt. Durch die Lehre (zu der auch der Biologieunterricht gehört) finden die in der Forschung erarbeiteten Erkenntnisse Eingang in das Bewußtsein der Gesellschaft und bestimmen ihr praktisches Verhalten zur lebenden Natur.

Aus dem bisherigen Biologieunterricht kennen wir das wissenschaftliche Bild von der lebenden Natur und ihrer Entwicklung, das die biologische Forschung bisher erarbeitet hat und an dem sie weiterschafft. Dabei haben wir auch Methoden und Arbeitstechniken kennengelernt und selbst angewandt, durch deren Einsatz die Forscher zu dem Wissen kamen, das wir gelernt haben, und wir haben erfahren, wie biologische Kenntnisse praktisch genutzt werden und wie Biologie und Weltanschauung in innigem Zusammenhang stehen. Wir haben Einsichten in den Aufbau und die grundlegenden Lebensvorgänge von Pflanze, Tier und Mensch gewonnen. Wir haben Beziehungen der Pflanzen und Tiere untereinander und mit ihrer nichtlebenden Umwelt kennengelernt. Wir haben uns mit der Vielfalt der Pflanzen- und Tiersippen und ihrer stammesgeschichtlichen Verwandtschaft beschäftigt. Wir haben uns mit den Vorgängen der Vererbung und erblichen Veränderung vertraut gemacht und verstehen gelernt, warum sich die Lebewesen stammesgeschichtlich entwickeln. Diese Entwicklung haben wir bis in die fernste Vergangenheit der Erde zurückverfolgt, in der das Leben entstanden ist, und wir haben erkannt, daß sich der gesellschaftliche Mensch aus der Tierheit herausgearbeitet hat.

In keinem anderen naturwissenschaftlichen Unterrichtsfach begegnet uns eine solche Mannigfaltigkeit der Gesichtspunkte, Probleme, Fragestellungen und Methoden wie in der Biologie. Der Gegenstandsbereich der biologischen Wissenschaft mit allen ihren Disziplinen reicht hinsichtlich der in ihm auftretenden räumlichen Dimensionen von Atomen, Ionen und Molekülen bis zum als Biosphäre den Planeten Erde umspannenden System des Lebendigen. Hat sie es doch in zeitlicher Hinsicht bei der Wechselwirkung der Moleküle mit Ereignissen zu tun, deren kürzeste in wenigen millionstel Sekunden ablaufen, und mit der Evolution der Organismen, die vor zwei bis vier Milliarden Jahren begonnen haben dürfte.



Was die Anzahl ihrer Objekte betrifft, wurden bisher mehr als ein und eine halbe Million verschiedener Arten von Lebewesen entdeckt, jedes Jahr kommen neue hinzu. Das weite Feld biologischer Forschung, das damit abgesteckt ist, bedingt die Aufgliederung der Biologie in zahlreiche Spezialdisziplinen und Forschungsrichtungen, die sich von vielen Seiten her den allgemeinen, wesentlichen und notwendigen Zusammenhängen in der lebenden Natur nähern. Dadurch werden Erkenntnisse gewonnen, die vor allem der Land-, Forst- und Fischereiwirtschaft, der Industrie, der Medizin sowie Naturschutz und Landeskultur dienen.

Jahrhundertlang trugen die Befunde biologischer Forschung in erster Linie dazu bei, wissenschaftlich zu erklären, was Bauern, Tier- und Pflanzenzüchter, Forstwirte, Fischer, Winzer, Bierbrauer, Pharmazeuten und Ärzte durch praktische Erfahrung zu tun gelernt hatten und Wissen an die Stelle vor- und unwissenschaftlicher Vorstellungen zu setzen. Im Dienste der Medizin sowie der Erzeugung von Nahrungsgütern und Rohstoffen für Industrie und Handwerk half und hilft die Biologie praktische menschliche Tätigkeiten rationeller und effektiver zu gestalten. Aber heute geht es um mehr als diese Art von Nützlichkeit. Die Biologie ist dabei, die Herrschaft über das Leben auf der Erde einschließlich des Lebensgeschehens im menschlichen Organismus in die Hand des gesellschaftlichen Menschen zu legen, wie ihm die Physik die Kräfte des Atoms erschlossen hat. Damit wird eine qualitativ neue Epoche gesellschaftlicher Naturbeherrschung eröffnet, die noch unabsehbare Möglichkeiten in sich birgt. Ihre Grundlagen werden in der revolutionären Entwicklung geschaffen, welche die Biologie gegenwärtig durchläuft.

Im bisherigen Verlauf des zwanzigsten Jahrhunderts, besonders in den letzten Jahrzehnten, wurden bereits mehr grundlegende Einsichten in die Gesetzmäßigkeiten der lebenden Natur gewonnen als in ihrer gesamten vorhergehenden Geschichte. Die theoretischen und methodischen Errungenschaften von Physik und Chemie, Mathematik und Kybernetik sind Voraussetzungen dafür. Mit ihrer Hilfe erfolgt die Rekonstruktion der Biologie von unten auf, von der molekularen Basis des Lebens her, nachdem der Vorstoß zu ihr erfolgt ist und ausgebaut wird. Die Tendenz, alte Probleme und Gebiete mit neuen Fragestellungen, Methoden und technischen Hilfsmitteln anzugehen, zeichnet sich ab. So vermag der Entwicklungsphysiologe heute den stofflichen Bestand der Blastomeren und den Chemismus der Organisatorwirkung zu analysieren, der Hormonphysiologe die Funktion des Thyroxins im Zellstoffwechsel. Dessen Wirkung auf den Gesamtorganismus wird dadurch nicht uninteressant, vielmehr erhält die Analyse des Chemismus der Hormonwirkung ihren Sinn dadurch, daß sie dem tieferen Verständnis des organismischen Gesamtverhaltens dient. Zugleich behalten bewährte Mittel und Methoden der Forschung ihre Bedeutung, denn sie leisten ihren spezifischen Beitrag bei der Erkenntnis, und diese ist auch mit den herkömmlichen Methoden nirgends abgeschlossen. Sowenig das Elektronenmikroskop das Lichtmikroskop ersetzt, sowenig macht die Biochemie die vergleichende Anatomie überflüssig. Die verschiedenen Disziplinen und Methoden der Biologie ergänzen sich in der Erforschung des Lebens. Arbeitsgebiete der Biologie, die es schon gab, ehe Molekularbiologie oder Biokybernetik entstanden, werden nicht überflüssig oder bedeutungslos. So müssen alle Biologen beispielsweise mit taxonomisch zuverlässig bestimmten Objekten arbeiten, während die Taxonomen auch Besonderheiten im stofflichen Bestand der Sippen für ihre Klassifikation mit heranziehen.

Überlegungen über bevorstehende Forschungsergebnisse und praktische Nutzungsmöglichkeiten haben zu der Annahme geführt, daß die Proteinsynthese im Organismus bis zum Jahre 2000 restlos aufgeklärt sein wird und die gewonnenen Erkenntnisse für

die industrielle Produktion von synthetisiertem Eiweiß genutzt werden können. Weiter wird man Arzneimittel wesentlich gezielter zum Heilen von Krankheiten einsetzen können, weil ihre Wirkungen im Organismus ebenso bekannt sein werden wie die krankhaften Veränderungen des Organismus. Ökologie und Populationsgenetik werden dank ihrer vor auszusehenden Erkenntnisfortschritte zur theoretischen Grundlage für die bewußte Steuerung der Biozöten werden, um Schädlingsbekämpfung, wirtschaftliche Nutzung der Naturreichtümer und Naturschutz rationeller und effektiver als bisher zu handhaben. Die kühnsten Erwartungen der Forscher gehen bis zur Synthese von primitivem Leben zur Zeit der bevorstehenden Jahrtausendwende.

Ausweitung des Forschungsbereiches und tieferes Eindringen in die Gesetzmäßigkeiten der lebenden Natur haben mit den dafür erforderlichen technisch-apparativen Hilfsmitteln die Art und Weise, wie biologische Forschung organisiert und betrieben wird, insgesamt grundlegend verändert. Der Biologe früherer Zeit sammelte auf Wanderungen und Reisen die Objekte seiner Forschung und untersuchte sie im Studierstübchen. Er beherrschte meist das gesamte biologische Wissen seiner Zeit, brauchte nur wenige Zeitschriften zu verfolgen und verkehrte brieflich mit den wenigen Kollegen, die am gleichen Problem arbeiteten. Heute arbeitet der Biologe vorwiegend als Spezialist unter Spezialisten, als Angehöriger von Forschungsgruppen zusammen mit anderen Naturwissenschaftlern sowie Mathematikern in großen Laboratorien und Instituten. Er bedient sich der modernen Technik, beispielsweise wurden für die Berechnung aller Vektoren der Myoglobin-Makromolekel allein hundert reine Rechenstunden an einem der schnellsten Computer benötigt. Die Lösung von Forschungsaufgaben wird mit Hilfe von Methoden der Operationsforschung geplant. Die persönlichen, baulichen, technisch-apparativen, finanziellen u. a. Voraussetzungen haben die moderne Forschung zu einem Faktor gemacht, der vielfältig mit dem übrigen gesellschaftlichen Geschehen verflochten ist und mit dem in der Volkswirtschaft gerechnet werden muß. Rationelle Organisation, Planung, Profilierung und Schwerpunktbildung der Forschung sowie internationale Arbeitsteilung und Abstimmung gehören zu den notwendigen Konsequenzen dieser Entwicklung. So wird durch die Hochschul- und die Akademiereform in der DDR der Zustand überwunden, daß jeweils einzelne oder wenige Forscher für sich ein Forschungsthema bearbeiten. Stattdessen werden sich jeweils ganze Universitätssektionen und Akademieinstitute mit Problemen der Molekularbiologie, Mikrobiologie, Immunbiologie, Neurobiologie, Grundlagen der pflanzlichen Stoffproduktion, Genetik und Züchtung, Physiologie der Tiere und des Menschen u. a. Forschungsvorhaben beschäftigen. Die ständig wachsende Flut von Forschungsergebnissen, die herkömmlicherweise auf bedrucktem Papier festgehalten werden, läßt die Übermittlung, Speicherung und Auswertung wissenschaftlicher Informationen zum dringlichen Problem werden, für dessen Lösung die maschinelle Datenverarbeitung grundsätzliche Bedeutung besitzt.

Die hier charakterisierte Entwicklung der Biologie erfolgt in der Epoche des Übergangs der Menschheit vom Kapitalismus zum Sozialismus und spielt angesichts der Bedeutung der Forschungsergebnisse für die gesellschaftliche Praxis eine wichtige Rolle im Klassenkampf mit dem Imperialismus, der sich auf die Bewältigung der naturwissenschaftlich-technischen, wirtschaftlichen, sozialen und geistigen Probleme konzentriert, welche der gegenwärtigen Menschheit durch die wissenschaftlich-technische Revolution in den verschiedenen Gesellschaftsordnungen auf die Tagesordnung gesetzt worden sind. Die sozialistische Gesellschaftsordnung ermöglicht es, die biologische Forschung wohlproportioniert, planmäßig und im Rahmen der sozialistischen Völkergemeinschaft aufeinander abgestimmt voranzutreiben, die Ergebnisse auszutau-

3

4

5

schen und in die Praxis überzuführen und ausschließlich zum Wohle des Menschen wirksam werden zu lassen. Die sachlich bedingte Arbeit in Forschungsgruppen entwickelt sich als bewußte sozialistische Gemeinschaftsarbeit. In der marxistisch-leninistischen Philosophie besitzt die moderne Biologie eine solide weltanschauliche und ethische sowie erkenntnistheoretische und wissenschaftstheoretische Grundlage, die den Fortschritt mit Erkenntnis fördert und auf die Anwendung ihrer Ergebnisse auf die sozialistische Menschengemeinschaft orientiert. Kapitalistisches Privateigentum und Profitstreben, die Entwicklung der Forschung und Nutzung der Forschungsergebnisse im Dienste konkurrierender Konzerne hemmen dagegen in vielfältiger Weise die Wissenschaftsentwicklung und führen zum menschenfeindlichen Mißbrauch von Forschungsergebnissen.

⑥

## Der Systemcharakter der lebenden Natur und die Struktur der Biologie

Trotz ständig zunehmender Spezialisierung der Biologen und immer stärkerer Aufgliederung der Arbeitsgebiete ist die biologische Wissenschaft eine Einheit. Die wissenschaftliche Arbeit in den verschiedenen Spezialdisziplinen erweist sich als Fortschreiten auf ein gemeinsames Ziel hin, auf die Erkenntnis der Gesetzmäßigkeiten der lebenden Natur. Diese bildet insgesamt ein überaus kompliziertes materielles System, das sich entwickelt. Es besteht wie jedes System aus Elementen, zwischen denen Beziehungen bestehen, deren Gesamtheit die Struktur des Systems ist. Das System „lebende Natur“ ist hierarchisch aufgebaut, wir haben es also mit einer Stufenfolge von Strukturebenen zu tun, wobei die Elemente jeder Strukturebene ihrerseits als Systeme aufgefaßt werden können. Die verschiedenen Strukturebenen befinden sich nicht einfach über- und untereinander wie die Stufen einer Treppe, sondern sind ineinandergeschachtelt, wie man kleinere in größere Pappkartons verpacken kann. Die lebende Natur ist als enkaptische Hierarchie (ineinandergeschachtelte Stufenfolge) von in spezifischer Weise raum-zeitlich organisierten und sich entwickelnden materiellen Systemen strukturiert.

⑦

Befassen wir uns zuerst mit dem räumlichen Aufbau der lebenden Natur. Die naturgegebene Basis der Hierarchie bilden die einzelnen Organismen, die organismischen Individuen. Ihnen sind Qualitäten eigen wie Stoffwechsel, Reizbarkeit, Wachstum usw., auf Grund deren wir sie als „lebend“ bezeichnen. Auf ihnen bauen sich die überorganismischen Systeme der lebenden Natur auf.

Durch sexuelle Beziehungen und Fortpflanzung bilden die Organismen einer Art Populationen, d. h. materielle Systeme, deren Elemente die organismischen Individuen sind. Durch die stofflich-energetischen Beziehungen zwischeneinander bilden die Populationen verschiedener Arten Biozönosen, d. h. materielle Systeme, deren Elemente Populationen sind. Durch den Stoff- und Energieaustausch zwischen den nebeneinander befindlichen Biozönosen verschiedener Biotope sind diese zum Biostroma, zum Gewebe des Lebendigen, verbunden, das sich um die Erdoberfläche herum erstreckt, als Biosphäre unseren Planeten einhüllt. Die Biosphäre als Gesamtsystem ist durch stofflich-energetische Beziehungen mit den anderen Hüllen der Erdoberfläche, der Lithosphäre (Gesteinshülle), der Hydrosphäre (Wasserhülle) und der Atmosphäre (Lufthülle) verbunden, die ebenfalls Systemcharakter besitzen. Ergebnis und Vermittlung der Wechselbeziehungen zwischen Biosphäre, Lithosphäre, Hydrosphäre und Atmosphäre ist der Boden, der die Pedosphäre bildet. Die elementare Einheit der Wechselwirkung dieser



verschiedenen Erdhüllen, der Wechselwirkung von lebender und nichtlebender Natur, ist die Biogeozönose. Das ist die Gesamtheit der in einem bestimmten Bereich der Erdoberfläche gleichartigen Naturerscheinungen (Atmosphäre, Gestein, hydrologische Bedingungen, Organismenwelt und Boden), die eine spezifische Struktur aufweisen, in bestimmter Art und Weise Stoff und Energie untereinander und mit anderen Naturerscheinungen austauschen und sich entwickeln.

Biostroma, Biozönonen, Populationen und Individuen bilden also eine Reihe miteinander verbundener, hierarchisch geordneter Einheiten. In dieser Systemhierarchie bilden die Systeme mit gleichen Organisationsprinzipien eine bestimmte Strukturebene – die Biozönonen als Elemente des Gesamtsystems Biosphäre, die Populationen als Elemente der Biozönonen und die Individuen als Elemente der Populationen. Alle diese Systeme sind stofflich-energetisch offen, selbstregulierend und wechselseitig voneinander abhängig. Von der jeweils höheren Strukturebene her gesehen sind die Systeme der niederen Strukturebene (d. h. ihre Elemente) Untersysteme, in umgekehrter Richtung gesehen ist das System der höheren Strukturebene für seine Untersysteme Gesamtsystem. Höchstes Gesamtsystem der lebenden Natur ist die Biosphäre. Die Begriffe „lebende Natur“ und „Biosphäre“ sind umfangsgleich, inhaltlich unterscheiden sie sich: „lebende Natur“ bedeutet die Existenz eines qualitativ abgegrenzten Bereiches der Naturwirklichkeit, „Biosphäre“ die Existenz dieses Bereiches als strukturiertes Ganzes, als System. Grundformen der Organisation der lebenden Natur sind: das organismische Individuum, die Art (Gruppe von Populationen), die Biozönose und das Biostroma. Strukturebenen und damit ihnen entsprechende Klassen von Elementen sind die Strukturebenen der organismischen Individuen, der Populationen und Arten, der Biozönonen und des Biostromas.

Beschäftigen wir uns mit den Elementen der naturgegebenen basalen Strukturebene, der organismischen Strukturebene, so stellen wir fest, daß sie ihrerseits komplizierte Systeme sind, auf die sich die gleiche Betrachtungsweise anwenden läßt wie auf die Hierarchie vom Organismus bis zur Biosphäre. In Abhängigkeit von der Stellung der Organismen in der gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit der Lebewesen, die im natürlichen Klassifikationssystem der Organismen abgebildet wird, lassen sich verschiedene innerorganismische Strukturebenen unterscheiden: die der Molekeln, der innerzellulären Strukturen, der Zellen, der Gewebe, der Organe, der Organsysteme und des Gesamtorganismus bei höheren Organismen, während beispielsweise bei Einzellern die Strukturebenen der Zelle und des Gesamtorganismus zusammenfallen. Die in jedem Falle vorhandene basale Strukturebene aller Lebewesen ist die molekulare. Von ihr aufwärts durch die innerorganismischen und überorganismischen Strukturebenen der lebenden Natur hindurch läßt sich die enkaptische Hierarchie als allgemeines räumliches Ordnungsprinzip verfolgen.

In zeitlicher Hinsicht sind den inner- und überorganismischen Strukturebenen der lebenden Natur nach ihrer unterschiedlichen Dauer verschiedene Klassen von Prozessen zuzuordnen (wobei die Grenzen fließend sind):

1. Molekulare Prozesse, die sich in Zeiten von einer hunderttausendstel bis zu einer Sekunde vollziehen. Typische Beispiele dafür sind die Umwandlung eines Laktose- und eines Wassermoleküls in ein Glukose- und ein Galaktosemolekül oder die Verbindung eines Hämoglobinmoleküls mit ein bis vier Sauerstoffmolekülen zu Oxihämoglobin.

2. Physiologische Prozesse, die etwa in der Größenordnung von einer hundertstel Sekunde bis zu mehreren Stunden liegen. Typische Beispiele dafür sind die Kontraktion eines Muskels oder die Kontraktion und Entspannung zahlreicher Muskeln beim Gehen.

3. Ontogenetische Prozesse, die einen beträchtlichen Teil des Lebens eines Organismus andauern und jedenfalls nicht länger. Typische Beispiele sind die Entwicklung eines Organs oder die Ausbildung der Nestbauinstinkte im Leben eines Vogels.

4. Intraspezifische (mikroevolutionäre) Prozesse, die über mehrere Generationen andauern und Tausende oder Millionen von Organismen erfassen. Typische Beispiele dafür sind die Domestikation des Goldhamsters oder die Ausbreitung der Türkentaube.

5. Transspezifische (makroevolutionäre) Prozesse, die dazu führen, daß bei den Nachkommen einer Gruppe von Organismen grundlegende morphologische, physiologische und psychische Unterschiede gegenüber den Vorfahren auftreten. Beispiele dafür sind die Evolution des Hauspferdes und seiner Verwandten aus vielzähligen, kurz-zahnigen Vorfahren oder die viel raschere Evolution der Kulturweizenarten aus primitiven Wildarten.

Wesentlich bei dieser Einteilung von Prozessen in der lebenden Natur ist, daß jeder der betrachteten Prozesse aus sehr vielen Prozessen besteht, die schneller als er selbst ablaufen. Eine Muskelkontraktion ist das Ergebnis von Milliarden Molekulartransformationen. Das Wachsen eines Organs ist das Ergebnis von Milliarden Zellteilungen und die Aneignung einer Fertigkeit das Ergebnis von Millionen vom Nervensystem gesteuerter Muskelkontraktionen.

Ein intraspezifischer Prozeß ist das Ergebnis von Millionen individueller Leben und ein transspezifischer Evolutionsprozeß das Ergebnis vieler intraspezifischer Prozesse.

Es ist also das gleichzeitige Nebeneinander und Ineinandergreifen vieler Vorgänge, die zur jeweils vorher aufgeführten Klasse gehören, durch das die Prozesse der danach angegebenen Klasse gebildet werden. Wobei vor und nach den Prozessen im Bereich der lebenden Natur andere kommen – vorher die Bewegung der Atomkerne und Elektronen, nachher die geologischen Prozesse, zu deren Komponenten die Evolution der Organismen gehört, und die ihrerseits in kosmische Prozesse einbezogen sind, in denen der Planet Erde als Komponente des Sonnensystems am Rande der Milchstraße steht. Setzen wir nun die Einteilung der Prozesse in der lebenden Natur zu deren inner- und überorganismischen Strukturebenen in Bezug, so finden wir, daß sich die molekularen Prozesse in den Zellen, gebunden an die innerzellulären Strukturen und sie bildend, abspielen und über die Zellen hinauswirken. Die physiologischen Prozesse finden in den Geweben, Organen und Organsystemen statt und wirken sich auf den Gesamtorganismus aus, die ontogenetischen Prozesse gestalten die Organismen als Ganzes, durch diese werden die Populationen gebildet. Auf der Strukturebene der Populationen und Arten erfolgt die intraspezifische Evolution, die sich in den Biozönosen auswirkt und über die Artgrenzen hinausführt in die transspezifische Evolution, welche als Gesamtprozeß das Biostroma gestaltet.

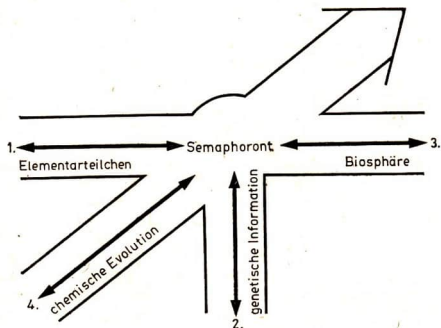
Den Zugang zu den verschiedenen Strukturebenen und Prozessen gewinnt die biologische Forschung von Ausschnitten aus der Lebensdauer organischer Individuen. Sie sind die unmittelbaren sinnlich-gegenständlichen Erkenntnisobjekte der Biologie. Man nennt sie Merkmalsträger (Semaphoronten). Im Prozeß der Erkenntnis der lebenden Natur ist der Semaphoront der Knotenpunkt, an dem der Weg bis hinab zum molekularen Niveau innerorganismischer Strukturen ebenso beginnt wie das Verfolgen des vermaschten Netzwerkes intraspezifischer, biozönotischer und biostromatischer Beziehungen. Ein Semaphoront ist ein organisches Individuum während einer bestimmten Zeitspanne seines Lebens, in der seine zu erforschenden Eigenschaften und Beziehungen relativ unverändert bleiben. Die Zeitspanne kann unendlich klein gedacht werden (minimaler Grenzfall) oder mit der Lebensdauer des Individuums zusammenfallen (maximaler Grenzfall).



Gehen wir vom Semaphoronten aus, so zeichnen sich vier allgemeine Richtungen biologischer Forschung ab, die ihren Ausgang von vier allgemeinen, auf jeden Semaphoronten anwendbaren, Gesichtspunkten nehmen und zu den verschiedenen Strukturebenen der lebenden Natur führen (Abb. 319/1)

1. der hierarchisch-inkapselnde morpho-physiologische Aufbau jedes Semaphoronten in jedem Augenblick seiner Existenz;
2. die Zugehörigkeit des Semaphoronten zu einem Ontogenesezyklus;
3. die Zugehörigkeit des Semaphoronten zu überorganismischen Systemen;
4. die Stellung des Semaphoronten in der Evolution.

Abb. 319/1  
Beziehungen innerhalb einer  
Biogeozönose (generelle  
Aspekte des Semaphoronten)



In der angegebenen Reihenfolge hebt jeweils der nachfolgende den vorhergehenden Gesichtspunkt dialektisch in sich auf, ohne ihm seine relative Eigenständigkeit und seinem Verfolgen den Erkenntniswert zu nehmen. Der zweite Aspekt bezieht den ersten zeitlich in sich ein, d. h. unter ihm werden zusammengehörige Semaphoronten als Teile **eines** Ontogenesezyklus erfaßt und erforscht.

Der dritte Gesichtspunkt bezieht den zweiten räumlich in sich ein, der vierte schließlich den dritten wiederum zeitlich. Er übergreift insofern die anderen drei Aspekte, als sich diese gleichsam auf die Prozeßfront der darüber hinausführenden Evolution beziehen, auf den Zeithorizont der Gegenwart, und bezieht sie letztlich in sich ein. Unter jedem der vier allgemeinen Gesichtspunkte wird ein spezieller und unentbehrlicher Beitrag zur Erforschung des Lebendigen geleistet, erst gemeinsam sind sie für sein wissenschaftliches Begreifen hinreichend. In den mit dem ersten und dem dritten Gesichtspunkt gegebenen Richtungen der biologischen Forschung erfolgt der gedankliche Übergang zwischen den verschiedenen möglichen innerorganismischen und überorganismischen Strukturebenen, in den mit dem zweiten und vierten Aspekt gegebenen Forschungsrichtungen wird das reale Werden und Vergehen der Strukturebenen, die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung, erfaßt.

Damit haben wir wichtige Grundlagen für das Verständnis der inneren Gliederung der Wissenschaft Biologie gewonnen. So ist offensichtlich, daß Molekularbiologie, Anatomie und Physiologie der Zellen, Gewebe und Organe dem ersten Gesichtspunkt zugeordnet werden können und sich dort auf die verschiedenen innerorganismischen

- ⑧ Strukturebenen beziehen. Wird z. B. die Zelle als System betrachtet, wird Zytologie betrieben, wird sie als Element gefaßt, betreibt man Histologie. Entsprechend verhält es sich mit Ökologie, Geobotanik und Zoogeographie bezüglich des dritten Gesichtspunktes. Entwicklungsphysiologie und biologische Altersforschung gehören zum zweiten Gesichtspunkt, die Abstammungslehre zum vierten. In der Bestandsaufnahme der Mannigfaltigkeit von Dingen und Erscheinungen in der lebenden Natur in jeder der vier Richtungen und ihrem vergleichend-ordnenden Studium, in der Analyse des räumlichen Aufbaus und der zeitlichen Abläufe an ausgewählten Objekten und der Verallgemeinerung der Befunde für die Mannigfaltigkeit, in der Beantwortung der Fragen nach dem inneren Mechanismus der Erscheinungen, nach ihrer Funktion für das Ganze sowie nach ihrem Werden in Ontogenese und Phylogenese vollzieht sich das Vordringen zum Wesen der Dinge in der Biologie.

Verfolgt man die vier vom Semaphoronten ausgehenden Richtungen nach außen, gelangt man an die Grenzen der Biologie, an denen sie anderen Wissenschaften begegnet und an denen sich im Ergebnis dieser Begegnung Grenzwissenschaften herausgebildet haben. Bei der Erforschung der organismischen Hierarchie tritt die Biologie in fruchtbare Kontakte mit verschiedenen Disziplinen der Chemie und Physik bis hin zur Quantenmechanik in der „submolekularen Biologie“, z. B. bei der Untersuchung der elementaren Reaktionen bei der Photosynthese der grünen Pflanzen. Diese Beziehungen werden in den zweiten Aspekt mit aufgenommen. Dem dritten Gesichtspunkt folgend begegnet die Biologie der Geographie, wobei sich zwischen beiden die Biogeozönologie als Grenzwissenschaft entwickelt. Unter dem vierten Gesichtspunkt schließlich trifft sich die Biologie beim Beantworten der Frage nach der Entstehung des Lebens mit Astronomie und Geologie. Beim historischen Verfolgen der Evolution der Organismen in der Erdgeschichte verbindet sich die Biologie weiterhin mit der Geologie, wobei die Paläontologie als Grenzwissenschaft zwischen beiden vermittelt.

- ⑨ Eine Disziplin der Biologie fügt sich nicht in unser Schema ein: die Genetik. Zugleich ist sie in gewisser Weise überall mit enthalten, verfolgt sie doch das mit der Erbinformation verbundene Geschehen durch alle Strukturebenen hindurch, im ontogenetischen Zyklus und in der Evolution. Sie tendiert dahin, ihren Umfang über das Gesamtgebiet der Biologie auszudehnen und überall Anschluß an das vorhandene Wissen zu gewinnen, indem sie es durch eine neue Betrachtungsweise ergänzt: zu den Begriffen des Stoffes und der Energie bringt sie den Begriff der (genetischen) Information hinzu. Dieses Identischwerden von Genetik und übriger Biologie auf höherer Ebene ist nichts anderes als der durch die Revolution in der Biologie eingeleitete neue Aufbau des wissenschaftlichen Bildes der lebenden Natur, der von unten, von der molekularen Basis, und von vorn, von der chemischen Evolution her beginnt, die Ontogenese als Transformation in Basensequenzen der Nukleinsäuren kodierter Information und die Evolution als Schaffen von neuer genetischer Information begreift. Eben dadurch legt die Biologie die Herrschaft über das Leben auf der Erde in die Hand des gesellschaftlichen Menschen, der aus der Evolution der Organismen hervorgegangen ist und sie begreift.

⑩ In dieser Richtung weisen die Worte des sowjetischen Genetikers N. P. DUBININ den Weg: „Die Steuerung des Lebens, die auf der Erkenntnis seines Wesens beruht, halten wir für das zentrale Problem der modernen Biologie. Das Hauptziel der Biologie ist die Lösung praktischer Aufgaben der Landwirtschaft und der Medizin sowie die Steuerung der Evolution des Lebens insgesamt auf unserem Planeten. Es sind Bedingungen für eine beträchtliche Leistungssteigerung der Pflanzen, Tiere und Mikroorganismen zu schaffen; wir müssen Verfahren für den Kampf um die Gesundheit, eine lange Jugend und ein langes Leben des Menschen beherrschen lernen und Methoden ausarbeiten, mit

denen sich die der Evolution der Arten zugrunde liegenden genetischen Prozesse steuern lassen ... Da die Vererbung die Reproduktion des gesamten Lebens bestimmt, ist es völlig verständlich, daß die Steuerung der Vererbung der Schlüssel zur Steuerung des Lebens ist.“

## Biologie und sozialistischer Gesundheitsschutz

Als Produkt der biologischen Evolution unterliegt der gesellschaftliche Mensch den Naturgesetzen organismischen Lebens, im Produktionsprozeß schafft und gestaltet er die Bedingungen seines Daseins. Durch die Entwicklung seiner gesellschaftlichen Produktivkräfte wächst die Herrschaft des Menschen über die Natur, im dialektischen Widerspruch von Produktivkräften und Produktionsverhältnissen vollzieht sich der gesellschaftliche Fortschritt. Mit dem Sturz des Kapitalismus und dem Aufbau des Sozialismus gewinnt der Mensch auch die Herrschaft über seine eigene Vergesellschaftung. Durch die bewußte und planmäßige Gestaltung des entwickelten gesellschaftlichen Systems des Sozialismus wird in den vor uns liegenden Jahren der umfassende Aufbau des Sozialismus in der DDR vollendet werden. Das Hauptkettenglied für die Lösung dieser historischen Aufgabe durch die von der SED geführte und an den Ideen des Marxismus-Leninismus orientierte sozialistische Menschengemeinschaft ist es, die wissenschaftlich-technische Revolution zu meistern. Wachsende Herrschaft des Menschen über die außergesellschaftliche Natur und seine eigene Vergesellschaftung bedingen dabei einander und schließen wachsende Herrschaft auch über die in der Evolution gewordenen organismischen Fundamente des menschlichen Daseins ein, über die Lebensvorgänge des menschlichen Organismus.

Beherrschung der Lebensvorgänge des menschlichen Organismus bedeutet die Förderung von Gesundheit, Leistungsfähigkeit und Lebensfreude. Diese sind Voraussetzung und Aufgabe beim Vollenden des Sozialismus, durch ihre Förderung beweist sich der sozialistische Humanismus. Im Programm der SED heißt es dazu: „Im Sozialismus ist die Gesellschaft unmittelbar an der allseitigen Entwicklung eines jeden Bürgers interessiert. Deshalb wird die Sorge um die Gesundheit, um die harmonische geistige, moralische und körperliche Entwicklung jedes einzelnen zur Sache des ganzen Volkes ... Die Pflege der Volksgesundheit ist von größter Bedeutung für das Wohl und die Lebenserwartung der Bürger. Die Sorge um die Gesundheit, für gute Arbeits- und Lebensbedingungen ist eine der vornehmsten, zutiefst humanistischen Aufgaben der Arbeiter-und-Bauern-Macht.“

Jegliche menschliche Aktivität – einschließlich der den Menschen auszeichnenden und sein gesellschaftliches Dasein vermittelnden Aktivitäten des Arbeitens, Sprechens und Denkens – besteht in Funktionen des menschlichen Organismus. Gesellschaftliche Gesamtsysteme existieren und entwickeln sich in der Wechselwirkung arbeitender, sprechender und denkender Lebewesen untereinander und mit der Umwelt des Gesellschaftssystems. Die Menschen stehen in gesellschaftlichen Systembezügen, die sie durch ihre Aktivität realisieren. Zugleich sind sie selbst überaus komplizierte materielle Systeme, die alle möglichen Strukturebenen innerorganismischer enkaptischer Hierarchie aufweisen. Im Austausch von Stoffen und Energien mit seiner Umwelt erhält sich der Organismus durch die selbstregulatorische Wechselwirkung seiner Strukturelemente im Fließgleichgewicht und entwickelt sich gemäß der mit dem Idiotypus ererbten Reaktionsnorm auf Wirkungen aus seiner Umwelt. Auf dieser fundamentalen organismischen Aktivität beruhen als spezifische Differenzierungen die zielbewußte

11



(12)

praktische Tätigkeit, die sprachliche Kommunikation und die innere geistige Tätigkeit. Das menschliche Verhalten ist die Einheit all dieser Aktivitäten, die jeweils mit unterschiedlichen Proportionen beteiligt sind. In Gesundheit und Krankheit äußern sich diese Aktivitäten unterschiedlich; ob der Mensch gesund oder krank ist, offenbart sich in seinem Verhalten. „Was ist jede Krankheit anderes als in seiner Freiheit gehemmtes Leben?“, fragt Karl Marx. Wie Zwang von außen beschränkt die Krankheit von innen her die Möglichkeiten des menschlichen Verhaltens, zumeist ist sie mit Schmerzen verbunden, sie kann das Leben vorzeitig enden lassen. Der Kranke steht in anderen Beziehungen zu seiner Umwelt, im gesellschaftlichen System, als der Gesunde; in der Gesundheit von ihm realisierte gesellschaftliche Beziehungen, u. a. im Produktionsprozeß, fallen aus, er bedarf gesellschaftlicher Fürsorge und Betreuung. Damit hat die Krankheit ihren Platz in den Zusammenhängen der gesellschaftlichen Produktion und Reproduktion des menschlichen Daseins. Seit eh und je steht sie im Zentrum individueller und gesellschaftlicher Interessen und hat bereits sehr früh in der Menschheitsgeschichte zum Entstehen der Medizin geführt.

Im Lösen ihrer Aufgabe ist die Medizin vom Entwicklungsstand der Erkenntnis von Natur und Gesellschaft und vom Entwicklungsstand der Technik abhängig, ihre Entwicklung ist ein Teilprozeß der gesellschaftlichen Gesamtentwicklung.

Seit dem vorigen Jahrhundert ist die Entwicklung der Medizin vor allem dadurch charakterisiert, daß einerseits ihre naturwissenschaftlichen und technischen Grundlagen und Hilfsmittel rasch anwachsen und andererseits ein immer größerer Anteil der Bevölkerung in die medizinische Versorgung einbezogen wird. Letzteres wird im Kapitalismus entscheidend durch den Kampf der Arbeiterklasse für die Verbesserung ihrer Lebenslage mitbestimmt und stößt auf dem kapitalistischen System innewohnende Schranken. Die Schwerpunktverlagerung der medizinischen Aufgaben zur Prophylaxe, die Integration der Individualmedizin, die sich in den Beziehungen zwischen dem Arzt und den einzelnen Patienten vollzieht, in die Sozialmedizin wird zunehmend als gesellschaftliche Notwendigkeit erkannt, um die Kontinuität der gesellschaftlichen Produktion und Reproduktion zu sichern. Es hat sich erwiesen, daß dieses gesellschaftliche Erfordernis erst unter den Bedingungen der sozialistischen Gesellschaftsordnung verwirklicht werden kann. Ihm steht das kapitalistische Privateigentum an den Produktionsmitteln mit der dadurch bedingten Struktur des kapitalistischen Gesamtsystems im Wege. Dadurch ist auch die medizinische Versorgung kommerzialisiert, ist Geschäft, das Gewinn bringen soll, und damit vom finanziellen Einkommen, d. h. der sozialen Stellung desjenigen, der medizinischer Versorgung bedarf, abhängig. Konfrontiert man diesen Sachverhalt mit dem hohen wissenschaftlichen und technischen Entwicklungsstand der Medizin, werden Glanz und Elend der modernen Medizin in den Fesseln des staatsmonopolistischen Kapitalismus sichtbar.

(13)

Die wissenschaftlich-technische Revolution bringt tiefgreifende Veränderungen aller Bereiche des gesellschaftlichen Zusammenlebens und -wirkens der Menschen mit sich, die sich bis in die Details der individuellen Lebensgestaltung erstrecken. Sie verändert Arbeit und Freizeit, Wohnverhältnisse, Nahrung und Kleidung sowie alle Gegenstände des täglichen Bedarfs und wirkt sich auf das geographische Milieu der Gesellschaft aus.

(14)

Damit hat sie Folgen für menschliche Gesundheit und Krankheit, die rechtzeitig erkannt und zum Wohle des Menschen gelenkt und gesteuert werden müssen. Aus der wissenschaftlich-technischen Revolution ergeben sich neue Möglichkeiten für den aktiven Gesundheitsschutz, aber auch neue Möglichkeiten der Gesundheitsgefährdung, die es vorherzusehen und abzuwehren gilt. Angesichts des Umfangs, der Komplexität und Dynamik der wissenschaftlich-technischen Revolution wird offensichtlich, daß so-



zialistischer Gesundheitsschutz nicht alleinige Aufgabe des staatlichen Gesundheitswesens und seiner Mitarbeiter ist, sondern eine komplexe Aufgabe, für deren Lösung alle anderen Bereiche der sozialistischen Gesellschaft, besonders auch die Biologie, mit der Medizin zusammenarbeiten müssen, die ihren fachspezifischen Beitrag leistet. (15)

Eine höhere Stufe der Herrschaft des gesellschaftlichen Menschen über die Lebensvorgänge seines Organismus wird durch die Krankheitsvorbeugung erreicht, die den Menschen im Beziehungsgefüge seines Daseins so unter Kontrolle nimmt und zu Veränderungen führt, daß Krankheiten gar nicht erst entstehen. Bekanntlich haben die Krankheiten des Menschen physikalische (einschließlich mechanischer), chemische, organismische u. a. äußere Ursachen. Die Arbeits- und Lebensbedingungen gehen vermittelnd, fördernd oder hemmend, in die Zusammenhänge der Krankheitsentstehung ein, ihre Komponenten können selbst pathogen wirken. Die menschliche Individualität bedingt Besonderheiten der Auswirkungen äußerer Krankheitsursachen und des Krankheitsverlaufes. Dabei liegt zwischen den durch Veränderungen im Idiotypus bedingten Erbkrankheiten, den anatomischen Folgen eines Autounfalles oder den mit den modernen Lebensverhältnissen zusammenhängenden einseitigen Be- und Überlastungen des Organismus, die sich im Herz-Kreislaufsystem und im Nervensystem manifestieren, ein weites Feld. Für das Vorbeugen von Krankheiten ergeben sich zunächst prinzipiell zwei Möglichkeiten, soweit diese Krankheiten in der Wechselwirkung genetisch intakter Individuen mit ihrer Umwelt entstehen: einmal in der gesundheitsfördernden Gestaltung der Umwelt, der Arbeits- und Lebensverhältnisse; zum anderen kann die Anpassungsfähigkeit des Organismus gefördert, können seine inneren Bedingungen in dieser Richtung beeinflußt werden – von der aktiven und passiven Immunisierung gegen bestimmte Krankheitserreger bis zur allgemeinen Konditionssteigerung durch Körperkultur und Sport. In diesem letzten Punkt klingt bereits eine weitere Komponente des Vorbeugens gegen Krankheiten an, die sich auf die vernünftige Einsicht jedes einzelnen, seine Verantwortlichkeit für seine Gesundheit gründet. (16)

Wenn das Primat der Krankheitsvorbeugung auch eindeutig in den dem Individuum vorgegebenen Verhältnissen liegt, kann es sich in diesen selbst dann noch gesundheitsgefährdend verhalten, wenn sie optimal beschaffen sind. Andererseits vermag es vorhandene Gefährdungen zu meiden oder auszugleichen, wenn sie ihm genügend tief bewußt geworden und in Normen seines Verhaltens umgesetzt worden sind. Falsche Ernährung, Bewegungsarmut und Genußmittelmißbrauch sollen hier nur als Beispiele genannt werden! Daher schließt Gesundheitsschutz die Erziehung zu gesunder Lebensführung notwendig ein, die sich auch auf adäquates Verhalten zur Gesamtheit der sonstigen Maßnahmen des Gesundheitsschutzes bezieht. Denn auch ihnen gegenüber ist der Mensch nirgends bloß passives Objekt, immer hängt ihr Erfolg auch von jedem einzelnen selbst mit ab.

Besonders schwerwiegende Probleme verbinden sich mit den zahlreichen Erbkrankheiten des Menschen. Hier geht es darum, daß Idiotypen auf die normale Umwelt der Population, der ihre Träger angehören, mit der Ausbildung eines schlecht angepaßten Phänotypus reagieren. Dafür gibt es recht verschiedenartige Ursachen, beispielsweise können sie auf Allele dominanter Gene, auf die Homozygotie rezessiver Gene durch Kombination oder das Auftreten überzähliger Chromosomen zurückzuführen sein. Bei Erbkrankheiten, die auf dominante oder rezessive Gene zurückgehen, läßt sich auf Grund der Mendelschen Vererbungsgesetze vorhersagen, mit welcher objektiven Wahrscheinlichkeit bei der Heirat von Erbkranken, deren Krankheit auf dominanten oder rezessiven Genen beruht, untereinander oder mit Erbgesunden oder bei der Heirat von (17)

phänotypisch Gesunden mit rezessiven Genen, deren Kombination eine Erbkrankheit zur Folge hat, kranke Kinder unter den Nachkommen sein werden, soweit das Vorhandensein der Gene bekannt ist. Durch diese Kenntnis ist die Möglichkeit biologisch-medizinischer Eheberatung gegeben. Sie stellt die Ehegatten vor die konfliktgeladene Entscheidung, die ihnen niemand abnehmen kann, entweder auf eigene Kinder zu verzichten oder damit rechnen zu müssen, kranke Kinder zu haben. Dabei läßt der statistische Charakter der Mendelschen Gesetze bekanntlich keine eindeutige Voraussage zu, d. h. auch erkrankte Eltern können gesunde Kinder haben. Biologisch-medizinische Eheberatung kann dazu beitragen, das Auftreten von Erbkrankheiten einzuschränken. Ihre notwendige Ergänzung ist das Ausschalten von mutagenen Agentien aus der Umwelt des Menschen als besonders wichtige Komponente der gesundheitsfördernden Gestaltung der Umwelt.

Die Möglichkeiten, welche der Fortschritt von Biochemie und Molekulargenetik der Medizin im Kampf gegen die Erbkrankheiten eröffnet, zeigen sich beispielhaft an der Entwicklung von Erkenntnis und Behandlung der Phenylketonurie (s. S. 285). In der DDR wird seit einigen Jahren jeder Säugling im Alter von sechs und im Alter von acht Wochen auf diese Krankheit hin untersucht und durch die Früherfassung und entsprechende Ernährung der an Phenylketonurie erkrankten Säuglinge ihre Entwicklung als phänotypisch gesunde Menschen gesichert. Dies erfolgt durch die Veränderung eines Umweltfaktors, eben der Nahrung.

Als nächster Schritt im Kampf gegen die Phenylketonurie zeichnet sich der Ausgleich des Stoffwechseldefektes durch die Zufuhr des vom Organismus nicht gebildeten Enzyms aus der Umwelt bei normaler Ernährung ab. Weder durch Diät noch durch diesen zukünftigen Schritt wird allerdings die genetische Grundlage der Krankheit angetastet. Nun gelangen die hochgradig schwachsinnigen Phenylketonuretiker, ihr Leben in Heilanstalten verbringend, kaum zur Fortpflanzung. Dadurch blieb der Bestand des defekten Gens im heterozygoten Auftreten auf die angegebene Häufigkeit in der Population einreguliert. Durch die Maßnahmen zur phänotypischen Gesundung, durch die Gestaltung besonderer Umweltbeziehungen für die Erbkranken, gewinnen sie nun gleiche Fortpflanzungschancen wie die anderen Menschen. Hier setzt zunächst die Funktion der biologisch-medizinischen Eheberatung ein. Die radikale Lösung des Problems aber besteht darin, die Gene unmittelbar zu beeinflussen, defekte Gene durch normal funktionierende zu ersetzen. Bei Bakterien ist dergleichen heute schon möglich, beim Menschen ist diese Möglichkeit bis zur Jahrtausendwende zu erwarten.

## Die Biologie und die Zukunft der Menschheit

Wissenschaftliche Voraussicht besteht darin, zu sagen, was sein kann, also Möglichkeiten und optimale Varianten von Problemlösungen aufzuzeigen. In Plänen wird festgelegt, was getan werden soll. Durch schöpferische Tätigkeit werden die Pläne zur Wirklichkeit. Der weiteste Rahmen wissenschaftlicher Voraussicht auf Möglichkeiten menschlichen Tuns ist durch die Beziehungen zwischen der Menschheit und ihrem Planeten, der Erde, gegeben. Der Vorstoß des Menschen in den Kosmos hängt davon ab und wirkt darauf zurück. Von der gesellschaftlichen Entwicklung der Menschheit und ihren Beziehungen zur Erde hängt ab, wieviel Menschen zukünftig auf ihr satt werden und wie es um ihre Gesundheit, Leistungsfähigkeit und Lebensfreude bestellt sein wird. Grundlage aller wissenschaftlichen Voraussicht auf die Welt von morgen ist der Übergang der menschlichen Gesellschaft vom Kapitalismus zum Sozialismus. Das

Problem, das im weitesten Rahmen wissenschaftlicher Voraussicht erscheint, ist die bewußte Gestaltung der Noosphäre.

„Mit dem Erscheinen eines vernunftbegabten Lebewesens auf unserem Planeten geht der Planet in ein neues Stadium seiner Geschichte über. Die Biosphäre geht in die Noosphäre über“, schreibt der sowjetische Geochemiker WERNADSKI. Damit wiederholt sich auf höherer Ebene, was als Folge der Entstehung des Lebens auf der Erde geschah. Das Leben entstand in der Hydrosphäre und führte zur Ausbildung der Biosphäre. Als ein Ergebnis der Evolution der Organismen entstand der Mensch, infolge der Entwicklung der menschlichen Gesellschaft entstand und entwickelt sich die Noosphäre. Der Planet erhielt eine neue Hülle, die durch die größer werdenden und in Kontakt tretenden Gruppen des gesellschaftlichen Menschen und die durch die Arbeit vergegenständlichten Resultate ihres Denkens gebildet wird. Spezifische Wirkungen des Menschen auf seine Umwelt sind seit dem Neolithikum nachweisbar, sie ergaben sich zuerst und über lange Zeit vor allem aus dem Ackerbau und der Haltung von Haustieren. Danach entstand kein neuer Produktionszweig, der nicht mehr oder minder dauerhafte Spuren auf der Erde hinterließ. Entstehung, Ausbreitung und Entwicklung der Noosphäre bedeutet, daß Naturlandschaft zur Kulturlandschaft wird oder zunächst bei geringem menschlichen Einfluß noch naturnahe Landschaft bleibt und daß Tiere und Pflanzen zu Haustieren und Kulturpflanzen werden oder doch ihre weitere Existenz und Evolution zum vom Menschen abhängigen, beeinflussen und kontrollierbaren Vorgang wird. Heute umspannt die Noosphäre die gesamte Erdoberfläche, dringt in die Tiefen des Festlands und der Meere vor und beginnt über die Grenzen des Planeten hinauszuwachsen, zunächst zum Mond, aber auch zu Mars und Venus.

Der Mensch ist Geschöpf und Gestalter der Erde, er beginnt im Maßstab des Sonnensystems zu wirken. Die Zukunft der Erde, die seine Zukunft auf ihr ist, und seine eigene biologische und gesellschaftliche Zukunft liegen in seinen Händen. Boden, Luft und Wasser, Fauna und Flora sind ständige und unersetzbare Naturbedingungen menschlicher Existenz. Sie existieren als Elemente materieller Systeme der Erdoberfläche, der Biogeozönosen. Diese sind in den Wirkungsbereich des Menschen, in die Noosphäre, einbezogen. In ihnen bewegt sich der Mensch, unter seinem Zugriff wandeln sie sich zu seinem Nutzen, möglicherweise aber auch zu seinem Schaden. Von ihrer Beschaffenheit hängt sein physisches und psychisches Wohlbefinden ab, da durch sie Möglichkeiten der Lebensgestaltung vorgegeben sind. Entwicklung der Technik, Kenntnis der Naturzusammenhänge und Gesellschaftsordnung sind für die Ausbreitung der Noosphäre und ihre Beschaffenheit bestimmend. Aus der im einzelnen bewußten und mehr oder minder weitsichtigen, aber insgesamt spontanen Veränderung der Natur durch den Menschen folgte die bisherige Entwicklung der Noosphäre. Dabei ergab sich, wie Karl Marx vermerkte, daß „die Kultur, wenn naturwüchsig vorschreitend und nicht **bewußt beherrscht**, ... Wüsten hinter sich zurückläßt“. Nur kann sich die heutige Menschheit keine neuen Wüsten mehr leisten, die auf ihre Vorfahren zurückgehenden machen ihr noch genug zu schaffen. Heute hat die Erde keinen Raum mehr zum Ausweichen aus verwüsteten Territorien. Andererseits besitzt der Mensch die Macht, die ganze Erdoberfläche in eine lebensfeindliche Wüste zu verwandeln. Die herkömmlichen Beziehungen des Menschen zur Natur haben eine bedrohliche, besorgniserregende Situation herbeigeführt. So haben Kernbombenversuche, Anwendung von Radioisotopen und Entwicklung von Kernkraftwerken ein andauerndes – inzwischen als Folge des Moskauer Teststoppabkommens von 1963 sehr verlangsamtes – Ansteigen der radioaktiven Strahlung auf der Erdoberfläche mit sich gebracht, unter deren Einwirkung Menschen, Tiere und Pflanzen ständig leben. In allen industriell entwickelten Ländern zeigen sich tief-



gehende Veränderungen der Beschaffenheit von Boden, Luft und Wasser durch staubförmige, flüssige und gasförmige Abfälle der Produktion, die Pflanzen, Tiere und Menschen schädigen können. Auf der Erde wird insgesamt mehr Ackerboden zerstört als sich neu bildet, mehr Holz geschlagen als nachwächst. Durch den Menschen wurden bis zum Jahre 1900 etwa 65 Säugetierarten und etwa 140 Vogelarten zum Aussterben gebracht. Rund 600 Wirbeltierarten stehen gegenwärtig kurz vor der endgültigen Ausrottung oder sind doch bereits so stark gefährdet, daß ihre zukünftige Existenz fraglich ist. Mit dem großen Nutzen, den die Verwendung von Erdöl bringt, verbindet sich die gefährliche Tatsache, daß 1 Liter davongelaufenes Erdöl 1 Million Liter Süßwasser ungenießbar machen kann und an der mit dem Erdöltransport über die Ozeane verbundenen Möglichkeit des Auftretens von Ölpest viele Seevögel sterben. Die chemische Schädlingsbekämpfung hilft bei der Sicherung der menschlichen Ernährung, gleichzeitig hat sie dazu geführt, daß sich beispielsweise 6 Milligramm DDT je Kilogramm Fett im menschlichen Organismus befinden (in den USA 12 Milligramm), und daß sich auf dem Wege der natürlichen Auslese DDT-resistente Schädlinge entwickelt haben. Diese hier nur mit wenigen Beispielen illustrierte Situation soll nicht etwa die Verfehltheit des Weges menschlicher Naturveränderung beweisen, sondern ihre Mängel und damit die Notwendigkeit aufzeigen, die Beziehungen der Menschheit zur Natur an der Oberfläche ihres Planeten neu zu ordnen, d. h. zur bewußten Gestaltung der Noosphäre überzugehen.

Zur gleichen Schlußfolgerung führt auch die Aufgabe, der anwachsenden Erdbevölkerung zu ermöglichen, sich zu ernähren und zu kleiden, zu wohnen und ein in Arbeit und Freizeit sinnerfülltes Leben zu führen. Im Jahre 500 unserer Zeitrechnung waren es 150 bis 200 Millionen, im Jahre 1000 waren es 300 Millionen, im Jahre 1500 waren es 500 Millionen und im Jahre 1965 schon 3 Milliarden 355 Millionen Menschen, die auf der Erde lebten. Nach Berechnungen der UNO wird die Zahl der Menschen bis zum Jahre 1985 auf 5 Milliarden und bis zum Jahre 2000 auf 6 Milliarden ansteigen. Damit hält das Anwachsen der Weltnahrungsmittelproduktion noch nicht Schritt. Die Anzahl der hungernden Menschen wird gegenwärtig zwischen ein und zwei Drittel der Gesamtbevölkerung der Erde geschätzt, in jeder Viertelstunde sterben etwa 200 Menschen an Hunger. Naturverwüstung und Bevölkerungsentwicklung lassen die Frage nach Boden, Luft und Wasser für die kommenden Generationen und nach der Landschaft, in der sie leben, und den Tieren und Pflanzen, die dort mit ihnen leben, zu Recht stellen.

Die sachliche Analyse der Probleme genügt, um eine optimistische Haltung zu begründen, die im Vertrauen auf die progressiven Kräfte der Menschheit wurzelt und zum gemeinsamen Handeln aktiviert. Denn sie führt letzten Endes nicht zu Naturbedingungen und -gesetzen hin, sondern zu sozialökonomischen Verhältnissen und weist nach, daß die Erde weitaus mehr Raum hat und Möglichkeiten bietet, Nahrung, Kleidung und andere Bedarfsgüter zu produzieren, als die Menschheit im Jahre 2000 benötigt. Sie entlarvt den Imperialismus als schuldig am Hunger der Millionen in Asien, Afrika und Südamerika und orientiert die Völker der Entwicklungsländer auf den antikapitalistischen Entwicklungsweg. Sie beweist, daß den arbeitslosen und hungernden Massen dauerhaft nur durch die planmäßige Entwicklung der Produktivkräfte zur Verbesserung des Lebensstandards, Entwicklung des Bildungs- und des Gesundheitswesens geholfen werden kann. Durch Industrialisierung und Verstädterung, durch wachsenden Wohlstand und steigende Bildung wird sich dann auch die „Bevölkerungsexplosion“ einregulieren, denn die Geburtenziffern hängen von den sozialökonomischen Bedingungen ab, nicht umgekehrt. In diesen Zusammenhängen finden dann auch Empfängeris-



regelung und Familienplanung ihren Platz, wobei deren Anwendung mit vom Bildungsniveau abhängt.

Die bewußte Gestaltung der Noosphäre setzt den Übergang der Menschheit vom Kapitalismus zum Sozialismus voraus, da sie mit kapitalistischem Privateigentum an den Naturreichtümern und Produktionsmitteln sowie den Profitinteressen einzelner unvereinbar ist und die gemeinschaftliche Arbeit der gesamten Menschheit erfordert. Sie benötigt Denken und Handeln im Maßstab des Planeten und wird zum Hauptinhalt des Lebens der sozialistisch vergesellschafteten Menschheit. Egoistische Nutzung der Natur für kurzfristigen Gewinn auf Kosten andauernder Schäden ist für die antagonistische Klassengesellschaft nicht minder kennzeichnend wie die Naturverwüstung als Mittel kriegereischer Aggression, wie es derzeit vom USA-Imperialismus in Vietnam praktiziert wird. Aber auch mit besten Absichten vorgenommene Eingriffe in das Gefüge der Naturzusammenhänge und Formen produktiver Ausnutzung von Naturkräften können sich schädigend und gefährlich für das menschliche Leben und die Existenz der Menschheit auswirken, wenn sie in Unkenntnis ihrer späteren Folgen durchgeführt werden. Angesichts des derzeitigen Wissens über die in die Noosphäre einbezogenen Naturzusammenhänge ist damit ein weites Aufgabengebiet für die wissenschaftliche Forschung gegeben. An den verschiedenen Wissenschaften von der Erde und vom Leben, vom Menschen und der Gesellschaft, an Geologie und Geographie, Biogeozönologie, Biologie, Anthropobiologie, Psychologie und medizinischer Wissenschaft, an Ökonomie und Soziologie sowie an den technischen Wissenschaften liegt es, im komplexen Zusammenwirken den Vorlauf an Erkenntnissen – bis zur kybernetischen Modellierung des Gesamtgefüges und seiner Entwicklungsmöglichkeiten – zu erbringen, den die bewußte Gestaltung der Noosphäre voraussetzt.

Forschungsvorhaben wie das im Juli 1967 angelaufene **Internationale Biologische Programm (IBP)** „Die biologischen Grundlagen der Produktivität und der menschlichen Wohlfahrt“, an dem die DDR beteiligt ist, sind dafür von außerordentlicher Bedeutung. Auf ihnen beruht die Gestaltung der Erde für den Menschen jenseits von Ausbeutung und Unterdrückung, Imperialismus und Krieg. Das Ziel des IBP ist es, die biologische Produktivität der verschiedenen Organismengruppen und Ökosysteme (Biogeozönosen) auf der Erde quantitativ abzuschätzen. Hunderte von Wissenschaftlergruppen arbeiten koordiniert, um ein für fünf Jahre geplantes großes Programm zu erfüllen, durch das der Bestand an biologischen Reserven für die Menschheit aufgenommen und Vorschläge für ihre rationelle Nutzung und ihren Schutz erarbeitet werden sollen. Themen des IBP sind die primäre biologische Produktivität (Photosynthese) sowie die biologische Bindung des Stickstoffs und seine Zirkulation in den Lebewesen, die Produktivität der Bodengemeinschaften, der Süßwasser-Gemeinschaften und des Meeres, die genetische Anpassungsfähigkeit des Menschen, der Schutz der Lebensgemeinschaften und die Erforschung der optimalen Nutzung biologischer Vorräte.

Wir haben die Biosphäre als enkaptisch aufgebaute Systemhierarchie kennengelernt. Mit der Ausbildung der Noosphäre tritt der Mensch aus diesen Systemzusammenhängen heraus und greift unmittelbar in diese Systemzusammenhänge ein. Dabei muß dafür gesorgt werden, daß derartige Eingriffe, die zum Nutzen des Menschen vorgenommen werden, in fernerer Zukunft keine schädlichen Auswirkungen haben (s. S. 325). Er integriert sie in die Noosphäre als übergreifendes System. Die Auswirkungen der Spontanität dieses Prozesses erzwingen die Neuordnung der Beziehungen des gesellschaftlichen Menschen zu der in seine Wirkungssphäre einbezogenen lebenden und nichtlebenden Natur. Sie tritt zunächst als Reaktion auf die anwachsenden negativen Auswirkungen menschlicher Naturveränderung auf und erscheint damit im Naturschutz.

18 Dieser wächst über seine immer notwendige konservierende Funktion hinaus und geht über in die umfassende konstruktive Aufgabe der Landeskultur. Mit Naturschutz und Landeskultur kommt eine neue Komponente in die Beziehungen des Menschen zur Natur. Sie ist zunächst das Gegenstück zum Produktionsprozeß, dessen Wachstum die bewußte Sicherung seiner natürlichen Bedingungen erfordert. Das bedeutet nicht Einschränkung und Begrenzung der Herrschaft des Menschen über die Natur, sondern die Überwindung jener Spontaneität der Kulturentwicklung, die Wüsten zur Folge hat, von der Marx sprach. Sie bedeutet die ganze Herrschaft des Menschen über die in seine Wirkungssphäre einbezogenen und veränderten Naturbedingungen seiner Existenz. Nutzung und Schutz der Natur werden zu zwei Seiten eines einheitlichen Prozesses wissenschaftlich vorausschauender Naturbeherrschung zum Wohle des Menschen. Es geht um ein bewußt konzipiertes und verwirklichtes System des Schutzes, der rationalen Nutzung und – soweit möglich – der erweiterten Reproduktion der natürlichen Reichtümer, um Maßnahmen zur Pflege und Verbesserung der ständigen Produktionsgrundlagen Boden, Luft und Wasser, Flora und Fauna mit dem Ziel wirtschaftlicher Dauernutzung und der Förderung menschlicher Gesundheit und Lebensfreude gemäß den naturgewordenen Bedingungen.

19 Die bewußte Gestaltung der Noosphäre als Neuordnung der Beziehungen von  
20 Mensch und Natur beginnt durch die sozialistische Gesellschaft, wenn Gesundheits-  
21 schutz, Naturschutz und Landeskultur als gesamtgesellschaftliche Aufgabe erkannt und  
22 in allen Teilsystemen der Gesellschaft erfüllt werden. Durch die wissenschaftlich-  
23 technische Revolution wird diese Aufgabenstellung unabweisbar und zum notwendigen Gesichtspunkt aller Prognostik, Planung und Praxis.

# Aufgaben und Fragen

## Aus der Systematik der Pflanzen und Tiere

1. Aus welchen Gründen werden die Viren nicht zu den Lebewesen gerechnet?
2. Weshalb gibt es bisher noch kein phylogenetisch begründetes System der Viren?
3. Wodurch unterscheidet sich die Bakterienzelle von der Zelle der Grünalgen?
4. Worauf beruht die Bedeutung der saprophytischen Bakterien für den Stoffkreislauf in der Natur?
5. Nennen Sie einige industriell erzeugte Produkte, die unter Verwendung von Bakterien hergestellt werden!
6. Aus welchen Gründen können wir die morphologischen Typen der **rezenten** Grünalgensippen als Beispiele für die Stufenfolge der phylogenetischen Entwicklung im Bereich der Grünalgen ansehen?
7. Welche Merkmale haben die Grünalgen mit den grünen Landpflanzen gemeinsam?
8. Begründen Sie, weshalb die Flechten als selbständige systematische Gruppe angesehen werden können!
9. Wodurch unterscheiden sich Thallus und Kormus?
10. Was ist Kernphasenwechsel, was ist Generationswechsel?  
Nennen Sie Pflanzen, bei denen die eine oder die andere Fortpflanzungsbesonderheit auftritt!
11. Erläutern Sie die Merkmale der Farnpflanzen, die ihre Angepaßtheit an das Landleben demonstrieren!
12. Vergleichen Sie den Generationswechsel bei Tüpfelfarn und Schwimmpflanzen! Stellen Sie besonders die Entwicklungstendenzen heraus!
13. Welche fossilen Formen heute bei uns vorkommender Farnpflanzen sind Ihnen bekannt? Welche wirtschaftliche Bedeutung kommt den Ablagerungen fossiler Farnpflanzen zu?
14. Erläutern Sie, welche Kennzeichen der Höherentwicklung bei nacktsamigen Pflanzen gegenüber Sporenpflanzen auftreten!
15. Begründen Sie, daß die Fortpflanzungsverhältnisse der Samenpflanzen Anpassungen an das Landleben darstellen!
16. Erläutern Sie anhand des Baues der Fortpflanzungsorgane bei Nacktsamern und bei Bedecktsamern die wesentlichen Unterschiede zwischen beiden Sippen!
17. Nennen Sie Beispiele für die Beziehung zwischen dem Bau der Fortpflanzungsorgane und der Art der Bestäubung!
18. Stellen Sie eine Übersicht der Pflanzenfamilien zusammen, die Sie insgesamt im Biologieunterricht kennengelernt haben! Nennen Sie zu jeder Familie mindestens drei Vertreter mit großer wirtschaftlicher Bedeutung!
19. Kennzeichnen Sie die Unterscheidungsmerkmale von Thallophyten und Kormophyten!

### *Aus der Systematik der Pflanzen und Tiere (Fortsetzung)*

20. Geben Sie einen tabellarischen Überblick über die zunehmende Gewebedifferenzierung bei Pflanzen beim Übergang vom Wasser- zum Landleben! Wählen Sie besonders typische Sippen als Beispiel aus!
21. Erläutern Sie an Beispielen die Zunahme der relativen Umweltunabhängigkeit bei Pflanzen!  
Begründen Sie, warum es sich nur um eine relative Unabhängigkeit handeln kann!
22. Erläutern Sie die homonome und die heteronome Segmentierung an Beispielen!
23. Setzen Sie die Unterschiede des Blutkreislaufes von Anneliden, Fischen, Lurchen und Säugern in Beziehung zu ihrer Lebensweise!
24. Erläutern Sie den Zusammenhang zwischen dem Bau der Atmungsorgane und dem Blutkreislauf bei Insekten!
25. Stellen Sie eine Tabelle auf, in der Sie die Atmungsorgane der Tiere als homologe und analoge Organe einordnen!  
Begründen Sie!
26. Stellen Sie Beziehungen zwischen dem Bau der Atmungs- und Kreislauforgane und der Körpertemperatur bei Wirbeltieren her!
27. Erläutern Sie an einem Beispiel die Veränderungen in Bau und Funktion der Organe beim Übergang vom Wasser- zum Landleben!
28. Setzen Sie bei Coelenteraten, Arthropoden und Wirbeltieren den Bau der Nervensysteme in Beziehung zum Leistungsvermögen (Reizreaktion)!

### *Aus der Ökologie*

1. Begründen Sie, weshalb feuchte Böden kühler sind als trockene!
2. Charakterisieren Sie das Verhalten der Luft in Bodennähe am Tage und in der Nacht bei wolkenlosem Himmel!
3. Begründen Sie, warum für viele Pflanzen die Frostgefahr im Herbst und im Frühjahr größer ist als im Winter!
4. Durchfeuchten Sie während einer längeren sommerlichen Trockenzeit die Erde eines Beetes recht stark und ermitteln Sie den Tagesgang der Bodentemperaturen (30 cm, 10 cm, 2 cm Tiefe) und der Lufttemperaturen (Bodenoberfläche, 20 cm, 2 m Höhe) auf diesem Beet und auf einem trockenen Beet! Stellen Sie die Ergebnisse in einem Kurvendiagramm dar und begründen Sie die Unterschiede!
5. Ermitteln Sie den Gang der Tagestemperaturen (Messung stündlich, möglichst auch nachts einige Messungen) bei Strahlungswetter unter einer Kunststoffhaube und an einem unbedeckten Ort eines Beetes. Stellen Sie die Ergebnisse in einem Kurvendiagramm dar und begründen Sie die Unterschiede!
6. Erläutern Sie die Formen der Wärmeregulation des Tierkörpers!
7. Ermitteln Sie mit Hilfe phänologischer Beobachtungsergebnisse die phänologischen Jahreszeiten des Beobachtungsjahres und vergleichen Sie diese mit den Kalenderterminen der Jahreszeiten!
8. Stellen Sie mit Hilfe der Abbildung 96/1 die Landschaften der DDR mit dem frühesten und spätesten Beginn der Roggenernte zusammen und ermitteln Sie die zeitliche Differenz!
9. Betrachten Sie unter dem Mikroskop Spaltöffnungen in der Aufsicht und an einem Blattquerschnitt!



10. Berechnen Sie annähernd die jährliche Verdunstung einer in der Nähe der Schule liegenden Wald- oder Grünlandfläche (s. Tab. S. 89)!
11. Berechnen Sie annähernd den Wasserverbrauch für die Stoffproduktion auf einem Kartoffel-, Weizen-, Rüben- oder Maisfeld in der Nähe des Schulortes (Auskunft über Flächengröße und Ertrag bei der LPG)!
12. Stellen Sie in einer Tabelle die verdunstungshemmenden bzw. verdunstungsfördernden Einrichtungen der Xerophyten und Hygrophyten zusammen!
13. Betrachten Sie unter dem Mikroskop Blattquerschnitte von krautigen Pflanzen der Trockenrasen und der Stümpfe und Teichränder! Zeichnen Sie Ausschnitte! Erläutern Sie die Unterschiede!
14. Stellen Sie eine Übersicht über die Einrichtungen des Tierkörpers zusammen, die Wasserverluste verhindern!
15. Untersuchen und zeichnen Sie das Wurzelwerk einiger Stauden der nassen (z. B. Sumpf-Dotterblume, Gilb-Weiderich), feuchten (z. B. Brustwurz, Kohl-Kratzdistel), frischen (z. B. Bärenklau, Wiesen-Kerbel, Wilde Möhre) und trockenen (z. B. Odermennig, Kleine Bibernelle, Stengellose Distel) Standorte! Vergleichen Sie die Wurzelsysteme und begründen Sie die Unterschiede!
16. Betrachten Sie Blattquerschnitte von krautigen Pflanzen dieser Standorte unter dem Mikroskop! Zeichnen und vergleichen Sie! Begründen Sie die Unterschiede!
17. Bestimmen Sie den pH-Wert der Böden, auf denen Pflanzen wachsen, die in der Tabelle Seite 1 genannt sind. Vergleichen Sie die pH-Werte mit den dort angeführten Reaktionsgruppen!
18. Ziehen Sie in Töpfen Pflanzen (Sonnenblumen, Bohnen)! Gießen Sie die Pflanzen nach einiger Zeit mit Kochsalzlösungen folgender Konzentration: 0,5 %, 1,0 %, 3 %, 6 %! Beobachten Sie das weitere Verhalten der Pflanzen! Begründen Sie!
19. Bestimmen Sie den pH-Wert von Bodenproben aus Primärdünen, Weißdünen, Graudünen und Braundünen! Vergleichen Sie die Werte!
20. Geben Sie einen Überblick über die Formen der Beziehungen zwischen Tieren verschiedener Arten!
21. Begründen Sie, warum eine Vielzahl ausgeglichener Nahrungsketten ein wesentlicher Bestandteil des biologischen Gleichgewichtes in einer Lebensgemeinschaft ist!
22. Legen Sie Herbarblätter mit Pflanzenteilen an, die der Anlockung von Bestäubern dienen (Kronblätter, Kelchblätter, Hochblätter, Staubblätter)! Begründen Sie Ihre Auswahl!
23. Nennen Sie pflanzliche Parasiten, Symbionten und Saprophyten! Charakterisieren Sie deren unterschiedliche Lebensweise!
24. Stellen Sie eine Sammlung pflanzlicher Parasiten bzw. ihrer Schadbilder mit Hilfe von Herbarblättern (Brandpilze, Rostpilze, falscher Mehltau, Kartoffelfäule, Schorfkrankheit, Mutterkorn, Schuppenwurz, Sommerwurz, Klappertopf-, Läusekraut-, Wachtelweizen- und Augentrostarten, Misteln), Flüssigkeitspräparaten (Seide) oder von Zweigen (Hexenbesen, Mistel, Kiefernblasenrost) zusammen! Berichten Sie über die wirtschaftliche Bedeutung der von Ihnen gewählten Beispiele!
25. Präparieren Sie feine Wurzeln von Nadelhölzern, Eichen, Rot-Buche und Hainbuche heraus! Betrachten Sie mit der Lupe die Mykorrhiza!
26. Präparieren Sie feine Wurzeln von krautigen und holzigen Leguminosen und von Erlen! Betrachten Sie die Wurzelknöllchen! Fertigen Sie eine Zeichnung an!
27. Betrachten Sie Wurzelknöllchen unter der Lupe und unter dem Mikroskop!
28. Charakterisieren Sie die Veränderung der Vegetation, vor allem der Waldvegetation, von der Naturlandschaft bis zur heutigen Kulturlandschaft!

29. Charakterisieren Sie die Veränderung des Wasserhaushaltes von der Naturlandschaft bis zur heutigen Kulturlandschaft!
30. Ermitteln Sie in der Heimatlandschaft Erscheinungen der Bodenerosion!
  - a) Suchen Sie nach Erosionsrinnen und fotografieren Sie diese!
  - b) Bestimmen Sie den Anteil der abschlämmbaren Teilchen im Boden auf einer Kuppe und am Hangfuß eines Ackerschlaes! Stellen Sie das Ergebnis graphisch dar und begründen Sie es!
31. Ermitteln Sie die Mächtigkeit der Humusschicht und den Humusgehalt auf einer Kuppe und am Hangfuß oder in einer Vertiefung innerhalb eines Ackerschlaes! Stellen Sie das Ergebnis graphisch dar und begründen Sie es!
32. Definieren Sie die Begriffe Kulturfolger und Kulturflüchter! Nennen Sie Beispiele für beide Begriffe!
33. Geben Sie eine kurze Charakteristik der Biotope bekannter Kulturflüchter! Erläutern Sie, weshalb diese Biotope in der Kulturlandschaft gefährdet sind!
34. Erläutern Sie die Formen der Samenverbreitung durch Tiere! Nennen Sie für jede Form eine Tiergruppe, die als Verbreiter wirkt! Stellen Sie den Sachverhalt in einer Tabelle dar!
35. Fertigen Sie eine Dia-Serie von Samen und Früchten an, die von Tieren verbreitet werden (Zwischenringe)!
36. Erkunden und deuten Sie lokale Verbreitungsgrenzen von Pflanzen in Ihrer Heimatlandschaft (Bodenfeuchtigkeit, trockener warmer Südhang, luftfeuchter Nordhang, armer Sandboden, Nutzungsgrenzen usw.)!
37. Vergleichen Sie die Verbreitung der Fichte und der Stein-Eiche (Abb. 130/2) mit den Vegetationsgürteln der Erde (Abb. 132/1)! Begründen Sie Ihre Feststellungen!
38. Erläutern Sie die Bedeutung von Ausbreitungshindernissen für die Verbreitung von Tieren und Pflanzen! Nennen Sie Beispiele!
39. Charakterisieren Sie die Klimate der Haupt-Vegetationsgürtel der Erde mit Hilfe der Klimadiagramme (Abb. 133/2)!
40. Definieren Sie die Begriffe Biozönose, Biotop und Ökosystem! Begründen Sie, warum ein jedes Ökosystem ein offenes System darstellt!
41. Erläutern Sie, wodurch das dynamische Gleichgewicht, die Stabilität eines ausgeglichenen Ökosystems zustande kommt!
42. Ermitteln Sie die verschiedenen Schichten eines naturnahen Waldbestandes in der Umgebung des Heimortes! Ermitteln Sie ihre Höhe und stellen Sie diese in einer schematischen Zeichnung dar!
43. Präparieren Sie das Wurzelsystem einiger Sträucher und Pflanzen der Krautschicht heraus! Ermitteln Sie den Tiefgang, die Durchwurzelungsintensität und den Wurzelverlauf! Stellen Sie die Schichtungen im Wurzelbereich fest! Zeichnen Sie ein Wurzelprofil!
44. Erläutern Sie die Auswirkung einer oberirdischen und unterirdischen Schichtung der Biozönose im Hinblick auf Wärmefaktor, Wasserfaktor, Lichtfaktor, chemische Faktoren und biotische Faktoren!
45. Beobachten Sie in einer ausgeglichenen Wald-Biozönose folgende phänologische Stadien:  
Blütezeit der Frühlingsblüher,  
Blattentfaltung der Straucharten und Baumarten, Blattfärbung

Zeit funktionstüchtiger Blattorgane von Frühblühern

Blattentfaltung von Strauch- und Baumarten

Blütezeit von Sommerblühern

Zeit funktionstüchtiger Blattorgane von Sommerblühern

Blattfärbung und Blattfall von Strauch- und Baumarten!

46. Stellen Sie die Ergebnisse ähnlich wie in Abbildung 135/2 graphisch dar! Begründen Sie die Zweckmäßigkeit der zeitlichen Beziehungen zwischen diesen Arten im Hinblick auf das dynamische Gleichgewicht in der Biozönose!
47. Erläutern Sie das Nahrungskettengefüge eines ausgeglichenen Ökosystems!
48. Erläutern Sie den Mineralstoffkreislauf im Wald! Benutzen Sie dabei die Abbildung 141/1!
49. Erläutern Sie den Energiefluß in einem ausgeglichenen Ökosystem!
50. Ermitteln Sie die Pflanzen der Krautschicht an einer lichten und einer stark schattigen Stelle eines Waldstückes!  
Vergleichen Sie die Artenzusammensetzung beider Orte! Begründen Sie Ihre Feststellungen!
51. Ermitteln Sie die Bodenpflanzen in einer Schonung, im Stangenholz und in einem Altbestand der gleichen Baumart! Vergleichen Sie den Bestand der drei Orte miteinander! Begründen Sie Ihre Feststellungen!
52. Ermitteln Sie mit einem Belichtungsmesser einmal im Monat bei Sonnenschein während eines Jahres die Beleuchtung des Bodens in einem Laubwald an genau markierten Stellen!  
Vergleichen Sie das Ergebnis der Messung mit den phänologischen Beobachtungen (Aufgabe 45)!
53. Ermitteln Sie den Tagesgang der Beleuchtungsstärke, der Boden- und Lufttemperatur, der Luftfeuchtigkeit und den Jahresgang der Bodenfeuchtigkeit auf einem Kahlschlag und in einem benachbarten Waldstück! Stellen Sie die Ergebnisse graphisch dar! Begründen Sie die Unterschiede!
54. Ermitteln Sie den pH-Wert in einer Nadelholz-Monokultur und in einem naturnahen Waldbestand in 5 cm, 20 cm, 50 cm und 100 cm Tiefe! Stellen Sie die Ergebnisse graphisch dar! Erläutern und begründen Sie die Unterschiede!
55. Erläutern Sie grundsätzliche Unterschiede naturnaher Ökosysteme und der „Ökosysteme“ landwirtschaftlich intensiv genutzter Standorte!
56. Erläutern Sie den Nährstoffkreislauf auf den landwirtschaftlich intensiv genutzten Standorten!
57. Orientieren Sie sich beim Rat für landwirtschaftliche Produktion und Nahrungsgüterwirtschaft des Kreises nach den geplanten Meliorationsprojekten, ihrer genauen Lage, dem vorgesehenen Kostenaufwand und dem zu erwartenden Nutzen!
58. Geben Sie einen Überblick über die Aufgaben des modernen Naturschutzes in unserer sozialistischen Gesellschaft! Benutzen Sie zu Ihrer Vorbereitung das „Gesetz zur Erhaltung und Pflege der heimatlichen Natur – Naturschutzgesetz“ und die Verfassung der DDR!
59. Erläutern Sie in einem Kurzvortrag die Bedeutung der Naturschutzgebiete (NSG)! Benutzen Sie zur Vorbereitung das „Gesetz zur Erhaltung und Pflege der heimatlichen Natur – Naturschutzgesetz“!
60. Geben Sie in Form von Kurzvorträgen eine Charakteristik der Naturschutzgebiete Ihres Heimatkreises! Gehen Sie dabei vor allem auch auf die Begründung für die Unterschutzstellung und die vorgesehenen Pflegemaßnahmen ein (Kontaktaufnahme und Zusammenarbeit mit dem Kreisnaturschutzbeauftragten)!

61. Stellen Sie gemeinsam mit dem Naturschutzbeauftragten Farbdias in den Naturschutzgebieten Ihres Kreises her (Gesamtaufnahmen, charakteristische Biotope und Biozöosen, geschützte Tiere und Pflanzen)! Beachten Sie dabei streng die Forderungen des Naturschutzgesetzes und die Hinweise des Naturschutzbeauftragten des Kreises!
62. Erläutern Sie in einem Kurzvortrag die Aufgaben der Landschaftsschutzgebiete (LSG)! Benutzen Sie zur Vorbereitung das Naturschutzgesetz und die von der für Ihren Bezirk zuständigen Zweigstelle des Institutes für Landesforschung und Naturschutz herausgegebene Zeitschrift!
63. Stellen Sie den Charakter der Landschaftsschutzgebiete Ihres Heimatgebietes dar! Arbeiten Sie dabei eng mit dem Naturschutzbeauftragten zusammen!
64. Erläutern Sie den Begriff Naturdenkmale und stellen Sie mit Hilfe des Naturschutzbeauftragten die Naturdenkmale Ihres Heimatkreises nach ihrem Charakter zu Gruppen zusammen!  
Tragen Sie dazu die Naturdenkmale in Form verschiedener Symbole für die einzelnen Gruppen in eine Kreiskarte ein!
65. Geben Sie einen Überblick über die geschützten Tiere und Pflanzen und stellen Sie die im Heimatgebiet vorkommenden Arten besonders heraus (Zusammenarbeit mit dem Naturschutzbeauftragten)!
66. Stellen Sie mit Hilfe des Kreisnaturschutzbeauftragten eine Übersicht der geschützten Parks Ihres Heimatkreises zusammen, tragen Sie deren Lage in eine Kreiskarte ein und stellen Sie in Form eines Kurzvortrages deren Bedeutung dar!
67. Erläutern Sie in einem Kurzvortrag die Aufgaben des Naturschutzes zur Erhaltung und sinnvollen Nutzung der natürlichen Reichtümer! Benutzen Sie zur Vorbereitung das Naturschutzgesetz und das Buch von L. Bauer und H. Weinitschke: Landschaftspflege und Naturschutz, Jena 1967!
68. Erläutern Sie die wesentlichsten Bestimmungen der Bodennutzungsverordnung!
69. Ermitteln Sie den Flächeninhalt der Wege, Wohnstätten und Produktionsanlagen Ihres Kreisgebietes (Liegenschaftsdienst beim Rat des Kreises) und vergleichen Sie diesen mit dem Anteil in der gesamten DDR!
70. Ermitteln Sie in Ihrem Heimatgebiet Erscheinungen der Bodenerosion (frische oder alte Erosionsrinnen, Feinerdeanschwemmungen auf Wegen und Straßen nach heftigen Regenfällen, helle und dunkle Stellen auf Ackerflächen mit bewegtem Relief, Untersuchung des Humusgehaltes und der abschlembaren Teilchen des Bodens auf Kuppen, in Vertiefungen und an Hangfüßen von Ackerschlägen), fertigen Sie Dias an und stellen Sie die Untersuchungsergebnisse graphisch dar!
71. Informieren Sie sich beim Rat für landwirtschaftliche Produktion und Nahrungsgüterwirtschaft über Maßnahmen zum Schutz gegen Bodenerosion, die im Zuge der Flurneuordnung und der Schaffung großer Produktionsflächen im Kreisgebiet vorgesehen sind!
72. Erläutern Sie die Maßnahmen zur Erhaltung und Pflege des Bodens als des wichtigsten landwirtschaftlichen Produktionsmittels!
73. Besichtigen Sie einen aufgelassenen Tagebau aus der kapitalistischen Zeit und berechnen Sie den jährlichen Ausfall der landwirtschaftlichen und forstlichen Produktion!
74. Besichtigen Sie rekultivierte oder für das Erholungswesen erschlossene ehemalige Tagebauanlagen!
75. Erläutern Sie den Verbleib der Niederschläge mit Hilfe der Abbildung 158/1!



76. Erläutern Sie die Herkunft des Brauchwassers im Haushalt und in der Industrie und den Verbleib des genutzten Wassers mit Hilfe der Abbildung 157/11
77. Legen Sie in einem Kurzvortrag die wesentlichsten Gesichtspunkte des am 17. 3. 1963 erlassenen Gesetzes über den Schutz, die Nutzung und die Instandhaltung der Gewässer dar!
78. Stellen Sie die Auswirkungen einer starken Luftverschmutzung zusammen!
79. Legen Sie in einem Kurzvortrag die wesentlichsten Gesichtspunkte der Anordnung zur Begrenzung und Ermittlung von Luftverunreinigungen dar (28. 6. 1968)!
80. Erläutern Sie den fortschrittlichen Charakter der Naturschutzgesetzgebung in der UdSSR!
81. Nehmen Sie Kontakt mit Arbeitsgemeinschaften in Ihrem Heimatkreis auf, die sich mit Problemen des Naturschutzes beschäftigen! Orientieren Sie sich über deren Arbeit und informieren Sie im Unterricht Ihre Klasse über die Arbeitsergebnisse!

### Stoffwechselphysiologie

1. Welche Bedeutung hat das Kausalitätsprinzip in der Physiologie?
2. Schildern Sie die Bedeutung der Physik und Chemie für die Physiologie sowie ihre Grenzen!
3. Nennen Sie Besonderheiten der lebenden Materie!
4. Wiederholen Sie Ihre Kenntnisse aus dem Physikunterricht über Röntgenwellen und das Elektronenmikroskop und wenden Sie sie auf biologische Untersuchungsmethoden an!
5. Vergleichen Sie die pflanzliche und die tierische Zelle!  
Erläutern Sie!
6. Fertigen Sie ohne Vorlage eine schematische Skizze über den submikroskopischen Bau einer Zelle an!
7. Erläutern Sie, welche kolloidalen Eigenschaften im Protoplasma eine Rolle spielen!
8. Inwiefern ist das Protoplasma ein dynamisches System?
9. Schildern Sie die Bedeutung des Zellkerns für den Zellstoffwechsel, die Fortpflanzung und die Vererbung!
10. Welche Zusammenhänge bestehen zwischen Zellkern und Ribosomen?
11. Vergleichen Sie Chloroplasten und Mitochondrien (Bau, Funktion)!
12. Weshalb kann die Diffusion für den Wassertransport über größere Strecken (z. B. von der Wurzel in das Blatt) keine Rolle spielen?
13. Weshalb kann man die Durchwanderung durch eine semipermeable Membran als „behinderte Diffusion“ bezeichnen?
14. Die Wassermoleküle dringen durch ihren eigenen Diffusionsdruck in eine Pfefferische Zelle (oder eine Pflanzenzelle) ein, sie werden nicht durch die Zuckerlösung (den Zellsaft) hineingesogen. Welche Rolle spielen dann die Zuckermoleküle (die gelösten Teilchen im Zellsaft)?
15. Suchen Sie beim Osmometer das Äquivalent für den Wanddruck der Pflanzenzelle!
16. Interpretieren Sie ausführlich die Abbildung 177/2!
17. Wie kann die Zelle regulierend in den osmotischen Wassertransport eingreifen?
18. Erklären Sie am Beispiel von Dissimilation und Assimilation den Zusammenhang von Stoffwechsel und Energiewechsel!
19. Inwiefern ist die lebende Zelle ein dynamisches System?
20. Vergleichen Sie Katalysatoren und Enzyme!

21. Wie spiegeln sich Protein-Eigenschaften in den Eigenschaften von Enzymen wider?
22. Geben Sie eine möglichst vollständige Aufstellung über die Möglichkeiten, die Aktivität eines Enzyms zu beeinflussen!
23. Definieren Sie die Begriffe Substratspezifität und Reaktionsspezifität eines Enzyms!
24. Welche Wechselbeziehungen bestehen zwischen den autotroph und heterotroph lebenden Organismen auf der Erde?
25. Welche Bedingungen müssen für die Kohlendioxidassimilation erfüllt sein?
26. Vergleichen Sie Photo- und Chemosynthese! Suchen Sie nach Gemeinsamkeiten und nach Unterschieden!
27. Welche Beziehungen bestehen zwischen Licht- und Dunkelreaktion der Photosynthese?
28. Welchen Dienst leisten Isotope bei der Erforschung der Photosynthese?
29. Durch welche Substanzen werden im Verlaufe der Photosynthese Elektronen, Wasserstoff und Energie übertragen?
30. Nennen Sie die Produkte der photolytischen Wasserspaltung!
31. Was sind und welche Bedeutung haben Redoxketten?
32. Erläutern Sie, in welcher Form in der Photosynthese  $\text{CO}_2$  reduziert wird!
33. Warum ist die Regeneration der Akzeptorverbindung Voraussetzung für den kontinuierlichen Photosyntheseverlauf?
34. Erläutern Sie die Energieumwandlung in der Licht- und in der Dunkelreaktion!
35. Was würden Sie als primäre und was als sekundäre Photosyntheseprodukte bezeichnen? Erläutern Sie die Beziehungen zwischen beiden!
36. Welche Beziehungen bestehen zwischen der Wellenlänge des Lichts und der Photosynthese?
37. Welche Funktionen haben Karotinoide?
38. Erklären Sie das Prinzip der begrenzenden Faktoren! Suchen Sie Beispiele!
39. Suchen Sie nach Beziehungen zwischen Bau und Funktion bei Licht- und Schattenblättern!
40. Beschreiben Sie Wechselwirkungen zwischen Licht, Kohlendioxid, Temperatur und Wasser bei der Beeinflussung der Photosynthese!
41. Welche äußeren Bedingungen kann man variieren, um Erntezuwachs zu erzielen?
42. Welche Bedeutung hat die Chemosynthese?
43. Beschreiben Sie die biologische, wirtschaftliche und industrielle Bedeutung der Photosyntheseprodukte!
44. Erläutern Sie Ihre Vorstellungen über die zukünftige Entwicklung von Ernährung, Landwirtschaft und Industrie im Hinblick auf die Photosynthese!
45. Weshalb können die Mistel und der Sonnentau nicht als heterotrophe Pflanzen bezeichnet werden?
46. Nennen Sie einige Pflanzenfresser unter den Säugetieren!
47. Welche Vögel sind Nahrungsspezialisten?
48. Ist der Mensch ein Nahrungsspezialist? Begründen Sie Ihre Meinung!
49. Nennen Sie die Abschnitte des Verdauungskanal beim Menschen!
50. Welche Verdauungsdrüsen geben ihre Sekrete in den Dünndarm ab? Erläutern Sie deren Wirkungsweise!
51. Erläutern Sie, welche Sinnesorgane beim Menschen für die Nahrungswahl von Bedeutung sind!

52. Nennen Sie die wichtigsten pflanzlichen Polysaccharide!
53. Welche Disaccharide sind Ihnen bekannt?
54. Geben Sie an, welche Zucker Monosaccharide sind!
55. Geben Sie an, welches Enzym den Abbau der Stärke bewirkt!
56. Welche Bezeichnung muß das Enzym haben, das den Rohrzucker (Sacharose) spaltet, und zu welcher Gruppe von Enzymen gehört es?
57. Welche Proteasen werden im Verlaufe des Verdauungsvorgangs im menschlichen Darmkanal abgegeben?
58. Welche Bildungen im Eiweißmolekül werden durch Proteasen gespalten?
59. Welches ist die typische Protease des Wirbeltiermagens?
60. Worin besteht die Wirkung von Lipasen?
61. In welchem Abschnitt des menschlichen Darmkanals erfolgt die Resorption von Nährstoffen?
62. Auf welchen Wegen werden die resorbierten Stoffe abtransportiert?
63. Erläutern Sie den Unterschied im Gasaustausch grüner Pflanzen in Licht und Dunkelheit!
64. Nennen Sie Beispiele für Tiere mit Kiemenatmung!
65. Beschreiben Sie den Weg der Atemgase beim Menschen!
66. Wie verlaufen die Atembewegungen beim Menschen?
67. Vergleichen Sie Atmung und Photosynthese im Hinblick auf folgende Einzelheiten:  
a) Bruttoformel, b) Zweistufigkeit der Prozesse, c) Rolle des Wasserstoffs, d) gemeinsame Zwischenprodukte, e) Karboxylierung/Dekarboxylierung, f) Oxydation und Reduktion, g) Redoxketten, h) Energieumwandlung, i) Rolle von ATP, k) Rolle von Phosphotransferasen, l) Lokalisation in der Zelle.
68. Erläutern Sie, wodurch sich die biologische Oxydation von den Oxydationsvorgängen in der nichtlebenden Natur unterscheidet!
69. Welche Größe hat der respiratorische Quotient bei der Veratmung niederer Karbonsäuren wie beispielsweise Ameisensäure (Methansäure  $\text{HCOOH}$ ) oder Oxalsäure (Äthandisäure  $\text{HOOC-COOH}$ )?  
a) Schätzen Sie! b) Stellen Sie die Oxydationsgleichung auf, und berechnen Sie den RQ!
70. Erläutern Sie, auf welche Weise man bei lagernden Ernteprodukten Substanzverluste vermindern kann!
71. Erklären Sie, auf welchem Wege der Wassergehalt der Zelle die Atmungsintensität beeinflusst!
72. Welche Gemeinsamkeiten und welche Unterschiede bestehen zwischen Atmung und Gärungen?
73. Verfolgen Sie den Weg des Wasserstoffs bei den Ihnen bekannten Gärungen!
74. Begründen Sie, warum man bei der alkoholischen Gärung dem Gärballon einen Gärverschuß aufsetzen muß!
75. Welchen Sinn hat das feste Zusammenpressen des Silagegutes bei der Silofutterbereitung?
76. Weshalb findet bei der Milchsäuregärung (stille Gärung) keine Gasentwicklung statt im Unterschied zu der „stürmisch“ verlaufenden alkoholischen Gärung?
77. Inwiefern bedingen sich Atmung und Photosynthese gegenseitig?
78. Wie verschiebt sich bei Pflanzen das Gleichgewicht zwischen Assimilation und Dissimilation im Wechsel zwischen Tag und Nacht?
79. Studieren Sie die Abbildung 219/1 gründlich, und geben Sie zu jedem der in der Abbildung enthaltenen 10 Pfeile eine Erklärung in ein bis zwei Sätzen!

80. Erweitern Sie in einer eigenen Skizze die Abbildung 219/1 durch Hinzufügen der (pflanzlichen und tierischen) Parasiten!
81. Beschreiben Sie, vom Nitrat-Ion ausgehend, die Biosynthese von Proteinen!
82. Welche Bedeutung haben Bakterien im Stickstoffhaushalt der Natur?
83. Studieren Sie die Abbildung 220/1 gründlich, und geben Sie zu jedem der in der Abbildung enthaltenen 10 Pfeile eine Erklärung in ein bis zwei Sätzen!
84. Wie verändert sich der respiratorische Quotient, wenn aus der Atmungskette Wasserstoff abgezweigt und zur Reduktion von Nitrat verwendet wird?
85. Nennen Sie Verzweigungsstellen im Grundstoffwechsel!
86. Welche Verwendung kann der aus der Atmungskette stammende Wasserstoff finden?
87. Begründen Sie die Zentralstellung des Atmungsgeschehens im Stoffwechsel!
88. Studieren Sie die Abbildung 224/1 gründlich, und geben Sie zu jedem der in der Abbildung enthaltenen 39 Pfeile eine Erklärung in ein bis zwei Sätzen (34 Erklärungen, da die 6 parallelen „Oxydationspfeile“ zusammenzufassen sind)!

### Reizphysiologie

1. Erläutern Sie, was wir unter Reizbarkeit verstehen!
2. Was ist ein adäquater Reiz?
3. Definieren Sie den Begriff „Reizschwelle“!
4. Wie zeigt sich die Adaptation eines Sinneselements?
5. Geben Sie an, woher die für die Erregung erforderliche Energie stammt!
6. Welche Mechanismen sind für die ungleiche Verteilung der Ionen zwischen Zellinnerem und extrazellulärer Flüssigkeit verantwortlich?
7. Nennen Sie die zwei Grundtypen der Erregung und ihre Charakteristika!
8. Erläutern Sie, welche Beziehung zwischen Reizstärke und Reizfolgepotential besteht!
9. Wann entsteht das Aktionspotential?
10. Kennzeichnen Sie den zeitlichen Verlauf eines Aktionspotentials!
11. Nennen Sie die wesentlichen mit dem Nervenimpuls zusammenhängenden Vorgänge!
12. In welcher Richtung können Nervenfasern die Erregung leiten?
13. Welcher Unterschied besteht zwischen der marklosen und der markhaltigen Nervenfasern bei der Erregungsleitung?
14. Aus welchen Teilen setzt sich eine Reizkette zusammen?
15. Nennen Sie Beispiele für Formveränderungen bei Pflanzen in Abhängigkeit vom Licht!
16. Nennen Sie Beispiele für Zellen des menschlichen Körpers mit deutlicher Plasmaströmung!
17. Welche Eigenschaft aller Flimmern spricht für ihre einheitliche Herkunft?
18. Welche Funktionen haben Wimperepithelien bei vielzelligen Tieren?
19. Wie erfolgt die Reizung von Muskelfasern im Körper?
20. Wie kommt die tetanische Dauerkontraktion eines Skelettmuskels zustande?
21. Nennen Sie die direkte und indirekte Energiequelle der Muskelkontraktion!
22. Erläutern Sie, unter welchen Bedingungen es leicht zur Muskelermüdung kommt!
23. Nennen Sie die Unterschiede in der Erregungsleitung bei Pflanzen und Tieren!



24. Geben Sie an, worauf die Vielfalt der Reaktionsmöglichkeiten höherer Tiere im Vergleich zu den Pflanzen beruht!

### Entwicklungsphysiologie

1. Geben Sie einen Überblick über die Phasen der Ontogenese bei den vielzelligen Tieren!
2. Worin liegt die Bedeutung der Reifeteilungen?
3. Kennzeichnen Sie die Unterschiede bei der Bildung der weiblichen und der männlichen Gameten!
4. Kennzeichnen Sie das Wesen der Befruchtung!
5. Erläutern Sie an Beispielen, wie der Kontakt zwischen weiblichen und männlichen Gameten herbeigeführt wird!
6. Geben Sie einen Überblick über die Vorgänge, die unmittelbar nach dem Eindringen der Samenzelle in der Eizelle vor sich gehen!
7. Was versteht man unter „Furchung“?
8. Welche Eigenschaft der Eizelle beeinflusst die Art und Weise der Furchung besonders stark?
9. Kennzeichnen Sie die Keimscheibenfurchung!
10. Beschreiben Sie die Gastrulationstypen!
11. Nennen Sie Beispiele für Tiergruppen, die ein Mesoderm entwickeln!
12. Kennzeichnen Sie Merkmale einer indirekten Entwicklung!
13. Nennen Sie Beispiele für die indirekte Entwicklung!
14. Würden Sie die Embryonalentwicklung des Menschen als direkte oder als indirekte Entwicklung bezeichnen?  
Begründen Sie Ihre Meinung!
15. Was ist das Kennzeichen der Reifephase?
16. Nennen Sie Merkmale alternder Zellen!
17. Welches sind die wichtigsten inneren Entwicklungsbedingungen?
18. Nennen Sie Faktoren, die die unterschiedliche Entwicklung der Furchungszellen hervorrufen!
19. Erläutern Sie, was man unter Frühdetermination versteht!
20. Kennzeichnen Sie den Unterschied zwischen Mosaik- und Regulationskeimen!
21. Worauf beruht die Entstehung eineiiger Zwillinge?
22. Worauf beruht die Wirkung eines Organisators?
23. Nennen Sie Beispiele für eine Induktion in der Ontogenese!
24. Nennen Sie Hormone, die auf die Ontogenese von Wirbeltieren Einfluß haben!
25. Kennzeichnen Sie das Wechselspiel der in der Ontogenese von Insekten wirkenden Hormone!
26. Welche äußeren Faktoren sind Vorbedingungen für die Entwicklung?
27. Nennen Sie Beispiele für die Modifikabilität!
28. Erläutern Sie, welche Faktoren die Entwicklung eines befruchteten Bieneneggs zur Königin bestimmen!

## Genetik

1. Erklären Sie, warum man aus den Mendelschen Gesetzen auf die Existenz von Genen schließen kann!
2. Erläutern Sie die Unterschiede zwischen Zentrosom, Zentromer und Chromomer!
3. Stellen Sie Gemeinsamkeiten und Unterschiede von Mitose und Meiose heraus!
4. Welche Bedeutung haben Mikroorganismen für die Entwicklung der modernen Genetik?
5. Welche neuen Untersuchungsmethoden erwiesen sich bei der Entwicklung der Molekulargenetik als besonders wichtig?
6. Beschreiben Sie den Verlauf einer Bakteriophageninfektion!
7. Zählen Sie die wichtigsten direkten Beweise für die Rolle der DNS als stabiler Erbträger auf!
8. Zählen Sie DNS-haltige Zellbestandteile auf!
9. Kommen Ribosomen als Erbträger in Betracht? Begründen Sie Ihre Meinung!
10. Nennen Sie einige indirekte Beweise für die Rolle der DNS als stabiler Erbträger!
11. Erläutern Sie die Unterschiede zwischen DNS und RNS!
12. Warum ist die DNS als genetisches Material besonders geeignet?
13. Beschreiben Sie das Prinzip, auf dem die identische Reduplikation der DNS beruht!
14. Worauf ist die „Stabilität“ der DNS zurückzuführen?
15. Warum braucht man eine „Muster-DNS“, wenn man in vitro DNS synthetisieren will?
16. Erklären Sie, warum die RNS – außer bei den RNS-Viren – keine Rolle als stabiler Erbträger spielen kann!
17. Erläutern Sie den Begriff „Mangelmutante“!
18. Welche Möglichkeiten stehen heute zur Bekämpfung von Erbkrankheiten zur Verfügung?
19. Leiten Sie die „Ein-Gen-ein-Enzym-Hypothese“ ab!
20. Definieren Sie den Begriff „Gen“!
21. Worauf ist es nach Ihrer Meinung zurückzuführen, daß manche Allele dominant sind und andere rezessiv? Begründen Sie Ihre Meinung!
22. Warum sind Verwandtenehen abzulehnen?
23. Beschreiben Sie die Unterschiede zwischen Messenger-RNS und Transport-RNS!
24. Welche Beziehungen bestehen zwischen Kodons und Antikodons?
25. Vergleichen Sie die Gen-gesteuerte Proteinsynthese mit einer vollautomatischen Produktionsanlage!
26. Warum war bei der Aufklärung des genetischen Kodes von vornherein zu erwarten, daß die Kodons aus mindestens 3 Basen bestehen?
27. Was versteht man unter einem „degenerierten“ Kode?
28. Erläutern Sie die Grundprinzipien des genetischen Kodes!
29. Inwiefern darf man molekulargenetische Erkenntnisse, die an Mikroorganismen gewonnen wurden, verallgemeinern? Geben Sie einige Beispiele!
30. Was ist ein Repressor?
31. Erläutern Sie das Prinzip der Regulation induzierbarer Enzyme!
32. Zählen Sie mutagene Reize aus unserer Umwelt auf!
33. Warum entstehen durch Mutation meist rezessive Allele?
34. Müssen sich Basenaustausche immer in einer Veränderung des entsprechenden Genproduktes auswirken? Denken Sie an die Degeneration des genetischen Kodes!
35. Warum kann man die Sichelzellanämie als eine „Molekularkrankheit“ bezeichnen?

36. Welche Folgen können Basenaustausch-Mutationen haben?
37. Wie äußern sich Rastermutationen?
38. Inwiefern könnten Duplikationen für die Evolution wichtig sein?
39. Erläutern Sie die Unterschiede zwischen Punkt-, Chromosomen- und Genom-Mutationen!
40. Werden Veränderungen, die auf somatische Mutationen zurückzuführen sind, vererbt? Begründen Sie Ihre Meinung!
41. Warum wirken sich Mutationen meist nachteilig für den betreffenden Organismus aus?
42. Warum sind Hin-Mutationen häufiger als Rück-Mutationen?
43. Erläutern Sie den grundsätzlichen Unterschied in der mutagenen Wirkung von salpetriger Säure und 5-Bromurazil!
44. Wie entsteht die Antibiotika-Resistenz der Bakterien?
45. Ist zu erwarten, daß die Ergebnisse der Molekulargenetik Erfolge bei der Bekämpfung der Erbkrankheiten zeitigen werden? Begründen Sie Ihre Meinung!

### Bedeutung der Biologie

1. Zeigen Sie an drei von Ihnen ausgewählten Beispielen, wo und wie biologische Forschungsergebnisse in der Produktion materieller Güter angewandt werden!
2. Zeigen Sie an drei von Ihnen ausgewählten Beispielen, wie biologische Forschungsergebnisse entweder theoretisches Wissen aus anderen Naturwissenschaften oder apparativ-technische Hilfsmittel, in denen Erkenntnisse anderer Naturwissenschaften vergegenständlicht sind, zur Voraussetzung hatten!
3. Begründen Sie die Überlegenheit sozialistischer Gemeinschaftsarbeit gegenüber dem „team-work“ der Spezialisten im Kapitalismus!
4. Erläutern Sie, wie und unter welchen Bedingungen Ihres Erachtens hochspezialisierte Forscher zugleich allseitig entwickelte sozialistische Persönlichkeiten sein können und sein müssen!
5. Begründen Sie die Notwendigkeit, die biologische Forschung in der DDR schwerpunktmäßig auf bestimmte Forschungsvorhaben zu konzentrieren, um internationale Spitzenleistungen zu erreichen, und diese Profilierung mit der Sowjetunion und den anderen sozialistischen Ländern abzustimmen!
6. Weisen Sie den menschenfeindlichen Mißbrauch biologischer Erkenntnisse an Beispielen nach!  
Erläutern Sie dabei die Abhängigkeit der Nutzung wissenschaftlicher Forschung vom gesellschaftlichen System!
7. Erläutern Sie das Prinzip der enkaptischen Hierarchie an der bildlichen Darstellung eines Muskelquerschnittes!
8. Tragen Sie in ein Schema die Strukturebenen der lebenden Natur ein! Tragen Sie die Ihnen bekannten Disziplinen der Biologie ein!
9. Nennen Sie Organismen, die den Genetikern seit Gregor MENDEL bevorzugt als Versuchsobjekte gedient haben, und die Gründe dafür! Wieso kann man von den verwendeten Individuen auf die Vererbungsvorgänge bei den übrigen Individuen der Art und sogar bei allen Organismen schließen, von denen man bisher mehr als ein und eine halbe Million Arten kennt?
10. Nehmen Sie zu der These von John D. BERNAL Stellung: „Es wird jetzt immer offensichtlicher, daß in der Biologie neue Verallgemeinerungen von großer Tragweite heranreifen. Die zentralen Entdeckungen der Biochemie, die auf die dem

Leben zugrunde liegende chemische Natur und auf den chemischen Ursprung des Lebens hindeuten, müssen noch zu einer allgemeinen biologischen Theorie zusammengefaßt werden. Eine derartige Theorie muß ihrem Wesen nach evolutionär sein; d. h., sie muß das Gegenwärtige als Resultat des in biologischen Strukturen und Funktionen verkörpertem Vergangenen erkennen lassen. Zum Begriff der Evolution war man auf Grund der sichtbaren Formen und Merkmale gekommen; die neue Auffassung muß die ganze Stufenleiter bis zu Atomen berücksichtigen, ohne die größeren Einheiten Organismus und Gemeinschaft aus den Augen zu verlieren. Gerade weil sie die Materie und die Geschichte gleichzeitig umfassen muß, kann sie nur auf der Grundlage des dialektischen Materialismus entwickelt werden.“

11. Setzen Sie sich mit der Auffassung des westdeutschen Arztes und Schriftstellers Peter Bamm auseinander: „Für den heiligen Augustin ist Krankheit eine von Gott gesandte Prüfung der Seele und somit eine Brücke, welche den Menschen mit dem Himmel verbindet ... Wenn der heilige Augustin eine Kenntnis dessen gehabt hätte, was wir heute über die Natur der Krankheiten wissen, hätte er nichts von seinen Lehren zu ändern brauchen. Vielleicht hätte er sich dann des eigentümlichen Problems bemächtigt, was die Krankheiten der Tiere im Plan der Schöpfung für einen Sinn haben ... Diesem Problem steht die gesamte Naturwissenschaft hilflos gegenüber!“
12. Setzen Sie sich mit der Auffassung des westdeutschen Arztes und Schriftstellers Thomas Regau auseinander: „Während die naturwissenschaftliche Medizin mit steigenden Erfolgen die individuellen Krankheitsfaktoren analysierte und ausschaltete, erschuf die gleiche Naturwissenschaft in der technischen Zivilisation einen Krankheitsfaktor von universellem Ausmaß!“
13. Nehmen Sie zu dem Satz „Weil du arm bist, mußt du früher sterben“ Stellung!
14. Begründen und erläutern Sie den Ausspruch von Maxim Zetkin: „Der Sozialismus ist die beste Prophylaxe!“
15. Informieren Sie sich über die Aufgaben des Deutschen Roten Kreuzes, der Massenorganisation des sozialistischen Gesundheitsschutzes in der DDR!
16. Informieren Sie sich über die Entwicklung der medizinischen Versorgung der Bevölkerung in Ihrem Kreis seit der Gründung der DDR!
17. Zeigen Sie am Kampf gegen die Erbkrankheiten die wachsende Verantwortung der Biologen und Ärzte gegenüber der Gesellschaft! Begründen Sie, daß nur die sozialistische Gesellschaftsordnung den menschenfeindlichen Mißbrauch der Herrschaft über die Lebensvorgänge des menschlichen Organismus auszuschließen vermag!
18. Zeigen Sie den Zusammenhang zwischen der Lösung des Problems der Vererbung und der bewußten Gestaltung der Noosphäre an Hand der Erklärung von N. P. Dubinin: „Wir werden Tier-, Pflanzen- und Mikrobenarten von ungeahnter Produktivität schaffen, märchenhafte Blumen, Bäume, Sträucher, Moose, Wasserpflanzen, Fische, Vögel sowie andere Tiere und Mikroorganismen, die die Erde verschöneren sollen. Schadorganismen, in erster Linie Mikroben und Viren, werden in neutrale oder nützliche Lebewesen verwandelt werden. Eine der schlimmsten Geißeln der Menschheit, der Krebs, wird vollständig ausgerottet werden, weil wir die Möglichkeit erhalten, die Gewebe an der Entartung zur Krebszelle zu hindern. Die Erbkrankheiten des Menschen werden verschwinden. Wir werden weder unter infektiösen, noch unter inneren Krankheiten zu leiden haben. Der Mensch wird unter Beibehaltung von Jugend und Gesundheit lange leben!“ Begründen Sie mit Ihren Kenntnissen der Genetik, daß es sich bei der Erklärung N. P. Dubinins nicht um



leere Versprechungen oder bloße Wunschträume handelt, sondern um reale Möglichkeiten!

19. Begründen Sie die Notwendigkeit von Naturschutz- und Landschaftsschutzgebieten! Erläutern Sie Artikel 15 der Verfassung der DDR!
20. Diskutieren Sie das Verhältnis von a) chemischer und b) biologischer Schädlingsbekämpfung sowie c) Resistenzzüchtung und d) standortgerechter Sortenwahl landwirtschaftlicher Kulturpflanzen!
21. Wägen Sie die Bedeutung a) der herkömmlichen Nahrungsmittel, b) der Erschließung neuer naturgegebener Nahrungsquellen, z. B. Algen, c) der Simulierung von tierischem Eiweiß durch pflanzliches Eiweiß, z. B. Sojaeiweiß, und d) der unmittelbaren chemischen Synthese von Nahrungsmitteln aus anorganischen Stoffen auf industriellem Wege für die zukünftige menschliche Ernährung ab!
22. Setzen Sie sich mit der Auffassung von USA-Präsident Johnson auseinander, daß in den Entwicklungsländern „weniger als 5 Dollar für Geburtenkontrolle besser investiert seien als 100 Dollar in der Wirtschaft“!
23. Begründen Sie die These W. I. Lenins: „Zusammenarbeit von Wissenschaftlern und Arbeitern – nur eine solche gemeinsame Arbeit wird imstande sein, die ganze Last des Elends, der Krankheiten und des Schmutzes zu beseitigen. Und das wird geschehen. Dem Bündnis von Wissenschaft, Proletariat und Technik wird keine noch so finstere Gewalt widerstehen können!“

# Versuche

## 1. Beobachtung lebender und gefärbter Zellen, Protoplasmaströmung

**Untersuchungsmaterial:** Sprosse der Wasserpest (*Elodea canadensis* oder besser *E. densa*), Küchenzwiebeln.

**Geräte und Reagenzien:** Mikroskop, Objektträger, Deckgläser, Pinzette, Schere, Küchen- oder Taschenmesser, neue Rasierklinge, Glasschälchen, Glasstab, Uhr mit Sekundenzeiger oder Stoppuhr.

96 %iges Äthanol, Methylgrün-Fuchsin (0,5 %ige wäßrige Methylgrünlösung mit 5 %iger Fuchsinlösung im Verhältnis 4 : 1 gemischt).

**Dauer:** 45 min.

### **Durchführung:**

a) Vorbereitung der Blätter der Wasserpest

Jüngere, saubere, algenfreie Blättchen abzupfen (Pinzette) und quer halbieren (Schere), Blatthälften für einige Zeit in Wasser legen. Durch die Verletzung wird die Plasmaströmung gefördert.

b) Untersuchung der lebenden Zwiebelzelle

Eine Zwiebel durch 2 Längsschnitte in 4 Teile teilen. Eine Zwiebelschuppe herauslösen. Mit der Rasierklinge die obere (konkave) Epidermis kreuzweise einschneiden, so daß Quadrate von 2 bis 3 mm Seitenlänge entstehen. Ein Quadrat abziehen (Pinzette) und auf einen Objektträger bringen, Wassertropfen und Deckglas aufsetzen. Mikroskopieren.

Beobachten: Zellwand, Vakuole (nimmt fast den ganzen Innenraum ein), Zellkern (eine Zelle wählen, in der der Kern einer seitlichen Zellwand anliegt!), Protoplasma (als dünner Wandbelag nur deutlich in der Nähe des Kerns zu erkennen).

c) Färben der Zwiebelzellen

Einige Epidermis-Quadrate für etwa 10 min in Methylgrün-Fuchsin legen.

d) Beobachten der Protoplasmaströmung bei der Wasserpest

Eine Blatthälfte mit der Blattoberseite nach oben auf einen Objektträger legen, Wassertropfen und Deckglas aufsetzen. Mikroskopieren.

Beobachten: Wandern der von der Protoplasmaströmung mitgerissenen Chloroplasten (am besten in der Nähe der Schnittfläche und der Blattmittlerippe). Für einen Zellaufbau benötigte Zeitdauer abstoppen.

e) Beobachten der gefärbten Zwiebelzelle

Gefärbte Quadrate mehrmals abwechselnd in Wasser und Äthanol waschen. Auf Objektträger bringen, 96 %iges Äthanol und Deckglas aufsetzen. Mikroskopieren. Zellwände und Zellkerne blaugrün, Plasma rot.

**Aufgabe:** Zeichnungen der beiden Objekte anfertigen.

## 2. Beobachtung der Zellwandschichtung und Tüpfelkanäle bei Steinzellen

**Untersuchungsmaterial:** Eine reife, möglichst holzige Birne.

**Geräte und Reagenzien:** Mikroskop, Objektträger, Deckgläser, Küchen- oder Taschenmesser, neue Rasierklinge, Gläser mit Leitungswasser und Glasstab.

**Dauer:** 15 min.

**Durchführung:** Birne aufschneiden, mit der Rasierklinge dünne Schnitte aus dem Fruchtfleisch anfertigen und auf Objektträger bringen. Das Gewebe darf beim Schneiden zerrissen werden. Wassertropfen aufsetzen. Wenn die Schnitte zu dick sind, kann man sie zwischen 2 Objektträgern zerquetschen. Deckglas aufsetzen. Mikroskopieren. Gewebe nach dickwandigen Steinzellen durchsuchen, die in auffälligen Nestern zu mehreren vereinigt sind. Beobachten: Zellwandschichtung und Tüpfelkanäle (s. Abb. 174/1).

**Aufgabe:** Zeichnung anfertigen.

## 3. Nachweis verholzter Zellwände (Ligninnachweis) mit Phlorogluzin-Salzsäure

**Untersuchungsmaterial:** Holzwole oder Hobelspäne, holzfreies (Filtrierpapier) und holzhaltiges (Zeitung) Papier, verschiedene Papiersorten, Stengel von Mais (*Zea mays*).

**Geräte und Reagenzien:** Mikroskop, Objektträger, Deckgläser, Pinzette, scharfes Küchen- oder Taschenmesser, neue Rasierklinge, Glasschälchen, Glasstab. – Phlorogluzin-Salzsäure: Stark verdünnte Lösung von Phlorogluzin (1, 3, 5-Trihydroxybenzol) (Spuren genügen) vermischt mit konzentrierter Salzsäure im Verhältnis 1 : 2.

**Dauer:** 25 min.

**Durchführung:** Holzwole, Papier usw. mit Phlorogluzin-Salzsäure befeuchten; sofortige Rotfärbung zeigt das Vorhandensein von Lignin an.

Querschnitt durch Maisstengel anfertigen: Mit scharfem Messer eine glatte Schnittfläche anlegen, mit der Rasierklinge mehrere möglichst dünne Querschnitte anfertigen (den 1. Schnitt werfen), für kurze Zeit in Phlorogluzin-Salzsäure legen (wenige Sekunden bis Minuten, je nach Schnittdicke). Nicht auswaschen, auf Objektträger bringen, Wassertropfen und Deckglas aufsetzen. Mikroskopieren.

**Vorsicht:** Nie Salzsäure an die Optik oder andere Teile des Mikroskops bringen!

**Aufgabe:** Betrachten eines Leitbündels, Begründen der Erscheinungen!

## 4. Plasmolyse

**Untersuchungsmaterial:** Blätter von *Rhoeo discolor*, Küchenzwiebeln (*Allium cepa*).

**Geräte und Reagenzien:** Mikroskop, Objektträger, Deckgläser, Pinzette, Küchen- oder Taschenmesser, neue Rasierklinge, Glasschälchen, Glasstab, Streifen aus Filtrierpapier. – 0,6 mol Rohrzuckerlösung, 0,6 mol Kaliumchlorid-Neutralrotlösung 1 zu 10000.

**Dauer:** Je nach Ausführung, mit oder ohne Deplasmolyse, 15 bis 45 min.

**Durchführung:**

a) Ausführung mit *Rhoeo discolor*

*Rhoeo* ist wegen des violett gefärbten Zellsaftes (Anthozyan) besonders geeignet. Nicht zu dünne Flächenschnitte der unteren Epidermis herstellen (Rasierklinge), auf einen Objektträger bringen, Wasser und Deckglas aufsetzen. Mikroskopieren.

Lebende Zellen beobachten (geschädigte Zellen sind am Verlust des violetten Zellsaftes

zu erkennen)! An einer Kante des Deckglases einen Tropfen Rohrzuckerlösung zusetzen, an der gegenüberliegenden Kante das Wasser mit Filtrierpapier wegsaugen. Beobachten: Allmählich fortschreitende Plasmolyse (s. S. 116). Nach beendeter Plasmolyse die Rohrzuckerlösung auf dieselbe Weise, aber langsam, durch Leitungswasser ersetzen (Deplasmolyse).

**b) Ausführung mit *Allium cepa***

Die Zellen der Zwiebelepidermis sind ungefärbt, daher ist der Plasmolyseverlauf nicht so gut zu beobachten. Quadrate aus der oberen Epidermis der Zwiebelschuppe nach Versuch 1 isolieren. Im übrigen wie bei *Rhoeo* verfahren. Man kann statt der Rohrzuckerlösung Kaliumchlorid verwenden, da durch eindringende Kalium-Ionen das Protoplasma quillt und besser zu erkennen ist.

**c) Ausführung mit gefärbten *Allium*-Zellen**

Eine dem Plasmolyse-Versuch vorangehende Lebendfärbung ermöglicht auch bei Zwiebelzellen eine gute Beobachtung. Quadrate aus der Epidermis (siehe Ausführung b) in ein Schälchen mit Neutralrotlösung übertragen. Nach 15 min in einem Schälchen mit Wasser auswaschen. Auf Objektträger bringen, Wasser und Deckglas aufsetzen. Mikroskopieren.

Anschließend plasmolisieren und deplasmolisieren wie in Ausführung a und b.

**Aufgabe:** Zeichnen des Plasmolyseverlaufes (Umrisszeichnungen von Zelle und Vakuole).

## 5. Nachweis der Saugkraft pflanzlicher Gewebe

**Untersuchungsmaterial:** Kartoffelknollen

**Geräte und Reagenzien:** Reagenzglasständer, Reagenzgläser, Pipette, scharfes Messer oder Rasierklinge, Millimeterpapier oder Lineal, nach Möglichkeit Korkbohrer. – Destilliertes Wasser, Rohrzuckerlösung.

**Dauer:** Ansatz 20 min, Wartezeit 3 h, Auswertung 5 min.

**Durchführung:** Mit Korkbohrer 11 gleichstarke, zylindrische Stifte aus dem Kartoffelgewebe ausstechen oder (ohne Korkbohrer) 11 gleichstarke Stifte von quadratischem Querschnitt ausschneiden. Stifte auf genau 5 cm Länge zuschneiden. Je 1 Stift in ein Reagenzglas stellen und sofort mit Rohrzuckerlösungen abgestufter Konzentration übergießen, die durch Mischen von destilliertem Wasser mit 1 mol Rohrzuckerlösung hergestellt wurden.

Reagenzglas Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Rohrzucker-Konzentration (mol/l)	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
1 molare Zuckerlösung (ml)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
dest. Wasser (ml)	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0

Nach 3 h Kartoffelgewebe herausnehmen und Länge messen. In verdünnten Lösungen haben sich die Stifte verlängert, in konzentrierten Lösungen verkürzt. Der Stift ohne Längenänderung befand sich in einer Zuckerlösung, deren osmotischer Druck genau so groß ist wie die Saugkraft des Kartoffelgewebes (beides in Atmosphären).



### **Aufgabe:**

- a) Erklären Sie, warum Verkürzungen und Verlängerungen der Stifte stattgefunden haben!
- b) Stellen Sie die Längenänderung der Stifte in Abhängigkeit von der Konzentration der Zuckerlösung graphisch dar!

## **6. Nachweis des Turgordrucks pflanzlicher Gewebe**

**Untersuchungsmaterial:** Frische Zweige beliebiger Pflanzen.

**Geräte:** Bechergläser, scharfes Messer oder Rasierklinge, Uhr.

**Dauer:** Wenige Minuten. Wartezeit: mehrere Stunden.

**Durchführung:** Zweige teils in Gefäße mit Wasser, teils ohne Wasser einstellen; beim Einstellen in Wasser Stengel unter Wasser um mehrere Zentimeter kürzen. Zeitdauer bis zum Welkwerden der Pflanzen ohne Wasser feststellen (meist mehrere Stunden, je nach Pflanzenart). Einige der angewelkten Zweige in Wasser stellen, Stengel unter Wasser um mehrere Zentimeter verkürzen. Zeitdauer feststellen bis zur Wiederherstellung des Turgordrucks (gleiches Aussehen der erhaltenen Zweige wie der Kontrollpflanzen, die von Anfang an in Wasser standen).

**Aufgabe:** Protokollieren der Zeitdauer bis zum Verlust und bis zur Wiederherstellung des Turgordrucks in Abhängigkeit von der untersuchten Pflanzenart.

## **7. Eigenschaften von Enzymen am Beispiel der Amylase**

**Untersuchungsmaterial:** Amylaselösungen und Stärkelösung

**Geräte und Reagenzien:** Reagenzgläser, Reagenzglasständer, Tüpfelplatten aus Porzellan, Glasstäbe und Pipetten, Bechergläser 400 ml, Bunsenbrenner, Dreifuß und Drahtnetz. – Stärkelösung 1 %ig (Stärke kalt mit wenig Wasser anrühren, in kochendes Wasser eingießen, nach dem Verquellen abkühlen), Jodkaliumjodidlösung (Lugolsche Lösung), Fehlingsche Lösungen I und II, Eis, Gefrier Mischung (1 kg zerkleinertes Eis mit 100 bis 150 g Kochsalz vermischt) oder Gefrierfach im Kühlschrank, Natriumfluorid oder Monojodäthansäure (bzw. deren Natriumsalz).

**Dauer:** 45 min.

**Durchführung:**

a) Reaktionsdauer bei unterschiedlicher Enzymkonzentration

5 Reagenzgläser mit 4 ml, 2 ml, 1 ml, 0,5 ml oder 0 ml Amylaselösung, mit Wasser auf 4 ml auffüllen. Mit 2 ml Stärkelösung versetzen, umschütteln, Zeit notieren (Versuchsbeginn). Verlauf der enzymatischen Reaktion durch „Tüpfeln“ verfolgen: In regelmäßigen Abständen aus jedem Glas mit einem Glasstab 1 Tropfen auf die Tüpfelplatte bringen und durch Zusatz von 1 Tropfen Jodkaliumjodidlösung auf Vorhandensein von Stärke prüfen. Wenn keine Stärke mehr feststellbar: Zeit notieren (Versuchsende).

Nach Versuchsende: Reaktionsprodukte mit Fehlingscher Lösung prüfen. Ergebnis?

b) Verhalten der Amylase nach Erhitzen und Gefrieren

3 Reagenzgläser mit je 4 ml Amylaselösung. Erstes Glas 5 min in kochendes Wasser halten (gelegentlich schütteln), zweites Glas in Kältemischung einfrieren, drittes Glas unbehandelt lassen. Alle Gläser wieder auf Zimmertemperatur bringen; 2 ml Stärkelösung zusetzen, umschütteln, Stärkeabbau durch Tüpfeln verfolgen (s. Versuch a). Wenn Stärkeabbau in einer Probe beendet ist, alle Proben durch Zusatz gleicher Mengen Jodkaliumjodidlösung zur Reaktionslösung prüfen.

c) Enzymhemmung durch Enzyminhibitoren

4 Reagenzgläser mit je 4 ml Amylaselösung und 2 ml Stärkelösung füllen.

Zusatz zu Glas 1 bis 3: etwas Kupfersulfat (Fehlingsche Lösung I), Jodkaliumjodidlösung bzw. Natriumfluorid oder Monojodäthansäure, viertes Glas ohne Zusatz. Umschütteln, Reaktionsdauer durch Tüpfeln (s. Versuch a) verfolgen. Kupfer-, Jod-, Fluor- und Monojodäthansäure sind Inhibitoren der Amylase.

**Aufgabe:** Graphische Auswertung: Reaktionsdauer in Abhängigkeit von der Enzymkonzentration (Koordinatenkreuz). Ergebnis? Erklären, weshalb die Jod-Stärke-Reaktion mit zunehmender Versuchsdauer abnimmt und welche Beziehungen zwischen der Enzymkonzentration und der Geschwindigkeit der enzymatischen Umsetzung bestehen. Erklären des unterschiedlichen Verhaltens der Enzymaktivität gegen Kochen und Einfrieren! Erklären des unterschiedlich raschen Stärkeabbaus bei verschiedenen Temperaturen!

## 8. Stärkebildung bei Belichtung

### Untersuchungsmaterial:

a) getopfte Pflanzen der Bohne oder der Kapuzinerkresse,

b) panaschierte (weißgefleckte) Blätter, z. B. von Weißbrandpelargonien.

**Geräte und Reagenzien:** Aluminiumfolie („Stanniol“) oder schwarzes Papier, Briefklammern, Glasschalen, Dunkelsturz oder Dunkelkammer, 100-Watt-Lampe, kochendes Wasser, 96 %iges Äthanol oder Azeton (Propanon), Jodkaliumjodidlösung (Lugolsche Lösung).

**Dauer:** 20 min, 1 Tag später nochmals 30 min.

### Durchführung:

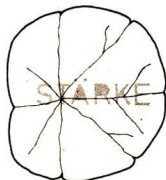
a) Notwendigkeit des Lichtes

Getopfte Pflanzen stehen vor Versuchsbeginn 24 h im Dunkeln. Aus Aluminiumfolie oder schwarzem Papier Schablonen schneiden, einige Blattoberseiten damit bedecken, Blattunterseiten mit Folie oder schwarzem Papier abdecken, mit Briefklammern lichtdicht zusammenhalten. Etwa 24 h belichten (100 W). Blätter abschneiden, kurz in kochendes Wasser tauchen, Blattfarbstoffe durch Schwenken in warmem Äthanol oder Propanon-2 (Azeton) extrahieren. Die nunmehr farblosen Blätter in einer Glasschale mit Jodkaliumjodidlösung „entwickeln“.

Abb. 349/1

Stärkebildung bei Belichtung.

Links Schablone, rechts Versuchsergebnis, Stärkeschrift im Blatt



b) Notwendigkeit des Chlorophylls

Gut (möglichst 24 h) belichtete panaschierte Blätter ebenso behandeln wie in Versuch a: abschneiden, aufkochen, extrahieren, entwickeln.

**Aufgabe:** Erläutern der Ergebnisse

## 9. Gaswechsel bei der Photosynthese

**Untersuchungsmaterial:** Wasserpest oder Wassermooß (*Fontinalis*).

**Geräte und Reagenzien:** 4 Erlenmeyerkolben (50 ml) mit passenden, unten abgeschrägten Gummistopfen, 2 Pipetten, schwarzer Stoff zum Verdunkeln. – Gasfreies Wasser (Herstellung s. u.) in verschlossenem Gefäß, frisch angesetzte 10%ige Pyrogallolösung (1,2,3-Trihydroxybenzol) in gasfreiem Wasser, darf höchstens schwach gelb gefärbt sein, 30%ige Natriumhydroxidlösung, Selterswasser oder Natriumhydrogenkarbonat ( $\text{NaHCO}_3$ ).

**Dauer:** 45 min.

### Durchführung:

Herstellung von gasfreiem Wasser: Wasser einige Zeit aufkochen, unter Luftabschluß abkühlen lassen. 4 Erlenmeyerkolben mit gasfreiem Wasser füllen und folgendermaßen beschriften:

1	2	3	4
Pflanze	Pflanze	Pflanze	—
—	Kohlendioxid	—	—
Licht	Licht	dunkel	Licht

Pflanze: etwa gleich viel Sproßstückchen in die Kolben tun; Kohlendioxid: etwas Selterswasser oder Natriumhydrogenkarbonat als Kohlendioxid-Quelle zusetzen.

Alle Kolben luftdicht verschließen: abgeschrägte Stopfen so auf die gestrichen vollen Kolben setzen, daß keine Gasblasen unter den Stopfen bleiben. Licht bzw. dunkel: Kolben für 30 min an möglichst helles Licht stellen bzw. ganz verdunkeln, nach 30 min Kolben öffnen, 1 ml Pyrogallolösung und 1 ml Natriumhydroxidlösung zusetzen, verschließen, umschütteln. Die entstehende Braunfärbung ist das Maß der vorhandenen Sauerstoffmenge. Kolben 4 dient als Kontrolle, mit der die übrigen Kolben verglichen werden: Sauerstoffentwicklung (Photosynthese) oder -verbrauch (Atmung, Kolben 3).

### Aufgabe:

a) Nennen Sie die Ursachen für den unterschiedlich hohen Sauerstoffgehalt in den verschiedenen Versuchsansätzen!

b) Erläutern Sie, weshalb die Photosyntheseintensität der grünen Pflanzen auf dem Umweg über Sauerstoff nachgewiesen werden kann und weshalb das bei grünen Bakterien nicht möglich ist!

## 10. Die Wirkung verschiedener Spektralbereiche des Lichtes bei der Photosynthese

**Untersuchungsmaterial:** Wasserpest.

**Geräte und Reagenzien:** Kleinbildprojektor, Farbfilter rot und blau (oder als Ersatz: gesättigte Kaliumdichromatlösung, 5%ige Kupfersulfatlösung, welcher bis zur Auflösung des Niederschlages Ammoniak zugegeben wurde), Stoppuhr, Zollstock, Belichtungsmesser, 2 Küvetten, 1%ige Kaliumhydrogenkarbonatlösung.

**Dauer:** 30 min

**Durchführung:** Küvette mit Kaliumhydrogenkarbonatlösung füllen, einen Sproß der Wasserpest mit seiner schrägen Schnittfläche nach oben einsetzen. Küvette in den Strahl des Bildwerfers bringen. 5 Minuten lang die entstehenden Sauerstoffbläschen zählen! Lichtintensität an der Stelle, wo die Küvette stand, messen. – Rotes Farbfilter (oder

Kaliumdichromatlösung in einer Küvette) in den Bildwerferstrahl bringen, mit Belichtungsmesser denjenigen Ort suchen, wo gleiche Lichtintensität herrscht wie im Versuch mit weißem Licht. Dort die Küvette mit der Wasserpest aufstellen und die 5-Minuten-Zählung wiederholen! – Dasselbe Experiment mit Blaufilter (oder Kupfersulfatlösung) wiederholen!

Zur Demonstration für die ganze Klasse kann man den Bildwerferstrahl durch die Küvette auf eine Leinwand projizieren und den Klassenraum etwas abdunkeln.

#### Auswertung:

a) Weshalb wurde Kaliumhydrogenkarbonatlösung (und nicht Wasser) verwendet?

b) Erläutern Sie an diesem Versuch die Abhängigkeit der Photosyntheseaktivität von der Lichtqualität bei ungefähr gleicher einfallender Lichtmenge!

### 11. Blattfarbstoffe: Extraktion, papierchromatographische Trennung, Chlorophyllfluoreszenz

**Untersuchungsmaterial:** Blätter der Brennnessel oder andere chlorophyllreiche Blätter.

**Geräte und Reagenzien:** Mörser mit Pistill, kleine Abdampfschale, Becherglas, Glasplatten zum Abdecken der Schale und des Becherglases, großes Reagenzglas oder kleine Mensur mit passendem Gummistopfen, in den von unten ein kleines Drahthäkchen gesteckt wurde, Schere, Chromatographiepapier, evtl. Sammellinse oder besser Kleinbildprojektor. Propanon-2 (Azeton) oder Trichlormethan (Chloroform), Benzin, Benzol, Quarzsand.

**Dauer:** Extrakterstellung 10 min, Auftragen 15 min, Laufzeit maximal 1 h, währenddessen Fluoreszenznachweis 10 min.

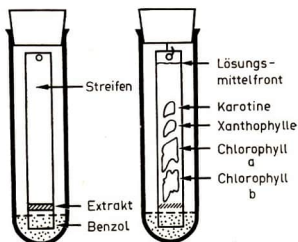
#### Durchführung:

a) Herstellung der Chromatographiekammern und -streifen

Siehe Abbildung 351/1! Papierstreifen soll so breit sein, daß er beim Einhängen nicht an den Seitenwänden anstößt, und so lang, daß die untere Kante etwa 8 mm über dem Gefäßboden hängt.

Abb. 351/1

Anordnung zur papierchromatographischen Trennung der Blattfarbstoffe  
links Streifen vor Beginn der Entwicklung  
in der Chromatographiekammer,  
rechts Streifen nach Ende der Trennung



b) Herstellung des Extraktes

Mehrere Blätter in der Reibschale mit Quarzsand und Propanon-2 oder Trichlormethan zerreiben. Rückstände absetzen lassen. Den deutlich dunkelgrünen Extrakt vorsichtig teilweise in das Becherglas, teilweise in die Abdampfschale gießen, beide gut abdecken (Vermeidung des Verdunstens des Lösungsmittels).



c) Papierchromatographische Farbstofftrennung

Untere Kante des Chromatographiestreifens in den Extrakt in der Abdampfschale eintauchen, Farbstoff etwa 1 cm aufsteigen lassen, Streifen trocknen lassen. Dasselbe 2 bis 3mal wiederholen, so daß 1 cm über der Unterkante eine grüne Farbstoffzone entsteht. Chromatographiekammer (Reagenzglas oder Mensur) etwa 1 cm hoch mit dem Lösungsmittel Benzol oder Benzin/Benzol-Gemisch (Verhältnis 1:1) füllen, Streifen in die Kammer hängen, etwa 2 mm tief in das Lösungsmittel eintauchen lassen (Abb. 351/1). Während nun das Lösungsmittel im Streifen aufwärts steigt, werden die verschiedenen Blattfarbstoffe voneinander getrennt. Nach beendeter Trennung (bevor die Lösungsmittelfront die obere Kante des Streifens erreicht hat) Streifen herausnehmen und trocknen lassen. (Karotine sind orangefarbene, Xanthophylle gelbe Farbstoffe der Plastiden – Sammelbegriff für beide: Karotinoide). Die Karotine befinden sich oft direkt in der Lösungsmittelfront. Da die Plastiden mehrere Xanthophylle enthalten, beobachtet man oft mehrere gelbe Xanthophyll-Zonen.

d) Fluoreszenz des Chlorophylls

Den „Roh-Chlorophyllextrakt“ (= Chlorophylle und Karotinoide) im Becherglas im durchfallenden Licht betrachten: grün. Im auffallenden Licht (Sonnenlicht, evtl. mit Sammellinse konzentriert, besser Kleinbildprojektor) betrachten: prächtig rote Fluoreszenz.

**Aufgabe:** Welche physikalischen Grundlagen könnte der papierchromatographische Trennvorgang haben? Denken Sie an Unterschiede in der Löslichkeit und in der Adsorbierbarkeit an Zellulose!

## 12. Stärkespaltung durch Enzyme im Speichel des Menschen

**Untersuchungsmaterial:** Brotstücke.

**Geräte und Reagenzien:** Reagenzgläser im Gestell, Mörser mit Pistill, destilliertes Wasser, Jodkaliumjodidlösung, Fehlingsche Lösungen I und II.

**Dauer:** 10 min.

**Durchführung:** Ein Brotstückchen wird mit Jodkaliumjodidlösung betropft; die tiefblaue Färbung zeigt Stärke an. Ein anderes Brotstück wird etwa 5 min gut durchgekaut und dann in den Mörser gebracht. Mit etwas destilliertem Wasser versetzen und den Überstand nach gutem Durchmischen abgießen. In einer Probe davon erneut auf Anwesenheit von Stärke prüfen. Die Prüfung fällt bei ausreichender Durchspeichelung negativ aus. Eine zweite Probe wird in üblicher Weise mit Fehlingscher Lösung auf reduzierenden Zucker getestet, die Probe ist in der Regel positiv.

**Aufgabe:** Erklären Sie die Ursache für die Veränderungen im gekauten Brot!

## 13. Eiweißverdauung durch Pepsin

**Untersuchungsmaterial:** Karminfibrin.

Fibrin erhält man am einfachsten, indem man Säugetier- oder Vogelblut gerinnen läßt, den Blutkuchen in ein Tuch wickelt und ihn unter ständigem Kneten in fließendem Wasser auswäscht. Dadurch werden die Erythrozyten zerstört, und nur das Fibringerüst bleibt zurück. Nach kurzem Trocknen färbt man das Fibrin in einer beliebigen Karminfarbe, zum Beispiel Boraxkarmin oder Alaunkarmin. Die Differenzierung wird mit Salzsäure versetztem Äthanol – 3 Tropfen konzentrierte Salzsäure auf 100 ml 70%iges Äthanol – vorgenommen, bis keine Farbwolken mehr abgehen. Karminfibrin ist in Glycerin unbegrenzt haltbar. Es muß vor Verwendung in Wasser ausgewaschen werden.

**Geräte und Reagenzien:** Reagenzgläser im Gestell, großes Becherglas, Brenner, Dreifuß, Thermometer, 0,2%ige Salzsäure, 1%ige Pepsinlösung.

**Dauer:** 5 min und nach 1 Stunde 5 min Auswertung.

**Durchführung:** Man kennzeichnet 4 Reagenzgläser und bringt in:

Glas 1 = 1 kleine Fibrinflocke, 1 ml Pepsinlösung und 10 ml Wasser

Glas 2 = 1 kleine Fibrinflocke, 10 ml Salzsäure

Glas 3 = 1 kleine Fibrinflocke, 1 ml Pepsinlösung und 10 ml Salzsäure

Glas 4 = 1 kleine Fibrinflocke, 10 ml Salzsäure und 1 ml Pepsinlösung, die vorher aufgekocht wurde.

Die Reagenzgläser in ein großes Becherglas stellen, welches als Wasserbad dient. Die Temperatur wird 1 h lang etwa bei 37 °C gehalten.

**Aufgabe:** Beobachten Sie die Veränderungen am Fibrin und erklären Sie die Unterschiede in den 4 Reagenzgläsern!

#### 14. Fettemulgierung mit Galle

**Untersuchungsmaterial:** Pflanzenöl, Gallensaft. (Man bezieht diesen Gallensaft entweder frisch vom Schlachthof oder verwendet ihn in getrockneter Form. Gallensaft ist nach Eintrocknen bei etwa 60 °C unbegrenzt haltbar.)

**Geräte und Reagenzien:** Reagenzgläser im Ständer, destilliertes Wasser.

**Dauer:** 5 min.

**Durchführung:** In 2 Reagenzgläser je eine kleine Probe Pflanzenöl gießen und mit Wasser zur Hälfte auffüllen. Einem der beiden Gläser Gallensaft zusetzen. Beide Gläser gut durchschütteln.

**Aufgabe:** Beobachten Sie nach kurzer Zeit das Verhalten des Öles! Leiten Sie aus dem Versuch die Wirkung des Gallensaftes bei der Fettverdauung ab!

#### 15. Sauerstoffverbrauch bei der Atmung

**Untersuchungsmaterial:** Blüten oder Blütenstände von Pfingstrosen, Kuhlblume, Dahlien o. ä.

**Geräte und Reagenzien:** 1 Standzylinder (etwa 30 bis 40 cm hoch und 8 bis 10 cm Durchmesser), Schale oder Wanne aus Glas, Steingut oder Blech, kleines Schälchen von geringerem Durchmesser als der Zylinder, konzentrierte Kaliumhydroxidlösung.

**Dauer:** 10 min, 4 bis 24 h nach Ansatz beobachten.

**Durchführung:** Zylinder zu 1/3 bis 1/2 mit Blüten füllen. Einen vielfach durchbohrten Korken einsetzen, Wanne zur Hälfte mit Wasser füllen, Uhrgläsern mit Kaliumhydroxidlösung auf dem Wasser schwimmen lassen, Zylinder umgestürzt darüber stülpen. Dem Sauerstoffverbrauch entsprechend steigt das Wasser im Zylinder an. (Stärkere Temperaturschwankungen während des Versuchs vermeiden. Temperaturänderungen würden das Luftvolumen im Zylinder beeinflussen!)

**Aufgabe:** Begründen Sie die Verwendung des Kaliumhydroxids! Erläutern Sie, wie das Versuchsergebnis ohne Kaliumhydroxid ausfallen würde!

#### 16. Wärmeentwicklung bei der Atmung

**Untersuchungsmaterial:** Blüten oder Blütenstände (Rosen, Pfingstrosen, Schafgarbe, Margueriten, Klee) oder Getreidekeimlinge (2 bis 3 Tage angekeimt).

**Geräte und Reagenzien:** Dewargefaß oder Thermosflasche oder wärmeisolierte

(watteverpackte) Büchse mit durchbohrtem Stopfen, 2 Thermometer (lange Form) 0–50 °C.

**Dauer:** Ansetzen 10 min, Beobachtung: einige Stunden.

**Durchführung:** Untersuchungsmaterial dicht in das Dewargefäß (Thermosflasche, Büchse) stopfen, Thermometer einführen. Zweites Thermometer zur Registrierung der Umgebungstemperatur verwenden. Beide Thermometer wenigstens stündlich ablesen, Temperaturdifferenz berechnen.

**Auswertung:** Graphische Darstellung des Zeitverlaufes der Temperatursteigerung im Koordinatenkreuz.

## 17. Alkoholische Gärung

**Untersuchungsmaterial:** 15 g Bäckerhefe.

**Geräte und Reagenzien:** 11 Gärkolben mit Gummischlauch, 2 Bechergläser 200 ml, 8 Bechergläser 50 ml, Meßzylinder 10 ml, 5 Wasserbäder (oder Behelfswasserbäder) mit Thermometer, 1 Schüssel mit Rührlöffel, 10 %ige Lösungen von Glukose, Fruktose, Galaktose, Sacharose, Laktose, Maltose, Mannit, 1 %ige Stärkelösung, Weizenmehl.

**Dauer:** 45 min.

### Durchführung:

a) Vergärbarkeit verschiedener Kohlenhydrate

10 g Bäckerhefe in 150 ml Wasser fein aufschlemmen. Je 10 ml davon mit 10 ml der Kohlenhydratlösungen im Becherglas mischen und in Gärkolben einfüllen; der geschlossene Schenkel muß gefüllt sein. Gärkolben in ein Wasserbad bei 40 °C einstellen. Nach 30 min die Vergärbarkeit der einzelnen Kohlenhydrate anhand der Intensität der Kohlendioxid-Entwicklung im geschlossenen Schenkel der Gärkolben prüfen und protokollieren.

b) Temperatureinfluß auf die Gärung

Genau wie bei a) verfahren. 4 Gärkolben mit Sacharoselösung und Hefe füllen; in Wasserbäder bei 20, 30, 40, 50 °C stellen. Nach 30 min Kohlendioxid-Entwicklung quantitativ ablesen (Stricheinteilung am geschlossenen Schenkel). Ergebnis graphisch im Koordinatenkreuz darstellen und interpretieren.

c) Bedeutung der Hefe für die Teigauflockerung

2 Teigklöße herstellen durch Verrühren von Weizenmehl in etwas Sacharoselösung; einer dieser Klöße enthält ein haselnußgroßes Stück Hefe, das in der Zuckerlösung aufgeschlemmt wurde. Beide Klöße in ein großes Becherglas mit lauwarmem Wasser geben. Nach wenigen Minuten steigt der hefehaltige Kloß hoch. Ursache?

## 18. Nachweis der Gewebespannung

**Untersuchungsmaterial:** Stengel von Kuhblume bzw. Blüten- oder Blattstiele vom Alpenveilchen.

**Geräte und Reagenzien:** Scharfes Messer oder neue Rasierklinge, 2 Bechergläser. – 10 %ige Natriumchloridlösung.

**Dauer:** 10 min.

**Durchführung:** Die Stengel längs der Achse kreuzweise einschneiden, Schnittstelle in Wasser stellen. Die auftretende Krümmung zeigt Gewebespannung an. Nunmehr aus dem Wasser in die Natriumchloridlösung übertragen: Das Verschwinden der Krümmung beweist, daß es sich um eine osmotische Erscheinung gehandelt hat.

**Aufgabe:** Erklären Sie die Ursachen für das Auftreten und Verschwinden der Krümmung!

## 19. Nachweis des Photo- und des Geotropismus

**Untersuchungsmaterial:** Keimpflanzen von Hafer, Erbse und Gartenkresse (*Lepidium sativum*).

**Geräte und Reagenzien:** Petrischalen, Filtrierpapier, Schere, Blumentöpfe mit Erde bzw. Sand, Becherglas. – Für a: Dunkelkammer, Glühlampe 60 W. – Für b: Glasgefäß mit Deckel und Glasscheibe, die in dem Gefäß senkrecht stehen kann; schwarzes Papier, Zwirn. – Für c: Weites Glasgefäß mit Korkdeckel (oder anderem Deckel, der unten mit Kork, Holz oder dicker Pappe beklebt ist), Dunkelsturz (umgestülpter Karton, unten mit Sand oder schwarzem Stoff gegen Licht abdichten).

**Dauer:** Ansetzen 30 min, Beobachtung: mehrere Stunden (a) bzw. mehrere Tage (b und c).

### Durchführung:

a) Phototropismus der Hafer-Keimscheide

Keimpflanzen mit etwa 2 cm langen Keimscheiden in der Dunkelkammer in verschiedenen Abständen um eine Glühlampe aufstellen. Krümmungsverlauf halbstündlich beobachten. Krümmungswinkel schätzen.

**Aufgabe:** Krümmungsverlauf zeichnerisch festhalten. Dabei Reizleitung beachten. – Beziehung zwischen Lichtintensität (quadratische Abnahme der Strahlung mit der Entfernung!) und Krümmungsstärke feststellen.

b) Phototropismus des Kressekeimlings

Glasplatte mit Filtrierpapier überziehen, einen dünnen Faden um die Platte legen. Hinter dem Faden einen Kressekeimling senkrecht aufhängen. Glasplatte mit Keimling senkrecht in Glasgefäß mit etwas Wasser stellen, Gefäß verschließen, mit schwarzem Papier lichtdicht umhüllen. Einseitig einen schmalen Schlitz in die Verdunkelung schneiden, so daß Licht parallel zur Glasplatte einfällt. Am hellen Fenster aufstellen. Krümmungsverlauf von Sproß und Wurzel täglich beobachten.

c) Geotropismus der Erbsenwurzel

Glasgefäß mit Filtrierpapier auskleiden und mit etwas Wasser füllen. Samen mit etwa 1 cm langer Keimwurzel, aber noch ohne Keimspieß, mit einer Stecknadel so am Gefäßdeckel befestigen, daß die Keimwurzel horizontal liegt. Gefäß schließen und unter Dunkelsturz stellen. Krümmungsverlauf täglich 2mal beobachten.



# Übersicht über das Pflanzenreich

Stamm	Klasse
<i>Schizophyta</i> (Bakterien)	<i>Schizomycetes</i> (Bakterien und Strahlenpilze)
<i>Cyanophyta</i> (Blualgen)	<i>Cyanophyceae</i> (Blualgen)
<i>Pyrrhophyta</i> (Feueralgen)	
<i>Chrysophyta</i>	<i>Bacillariophyceae</i> (Kieselalgen)
<i>Euglenophyta</i>	<i>Chlorophyceae</i> (Grünalgen)
<i>Chlorophyta</i>	<i>Conjugatophyceae</i> (Jochalgen)
	<i>Charophyceae</i> (Armleuchtergewächse)
<i>Phaeophyta</i> (Braunalgen)	
<i>Rhodophyta</i> (Rotalgen)	
<i>Mycophyta</i> (Pilze)	<i>Phycomycetes</i> (Algenpilze)
	<i>Ascomycetes</i> (Schlauchpilze)
	<i>Basidiomycetes</i> (Ständerpilze)
<i>Lichenophyta</i> (Flechten)	
<i>Bryophyta</i> (Moose)	<i>Hepaticae</i> (Lebermoose)
	<i>Musci</i> (Laubmoose)
<i>Pteridophyta</i> (Farnpflanzen)	<i>Psilophytopsida</i> (Urfarne)
	<i>Lycopodiopsida</i> (Bärlappgewächse)
	<i>Equisetopsida</i> (Schachtelhalmgewächse)
	<i>Pteropsida</i> (Farne)
<i>Spermatophyta</i> (Samenpflanzen)	<i>Pteridospermopsida</i> (Samenfarnen)
Unterstamm <i>Gymnospermophytina</i>	<i>Cycadopsida</i> (Farnpalmen)
(Nacktsamer)	<i>Bennettitopsida</i> (Blütenzapfenträger)
	<i>Ginkgoopsida</i> (Ginkgobäume)
	<i>Cordaitopsida</i> (Bandblattbäume)
	<i>Taxopsida</i> (Eibenhölzer)
	<i>Ephedropsida</i> (Meerträubchensträucher)
	<i>Coniferopsida</i> (Nadelhölzer)
Unterstamm <i>Angiospermophytina</i>	<i>Dikotyledonopsida</i> (Zweikeimblättrige)
(Bedecktsamer)	<i>Monokotyledonopsida</i> (Einkeimblättrige)

**Aberration:** Abweichung, fehlerhafte Lage

**abiotisch:** nicht lebend, ohne Leben; Gegensatz - biotisch

**Agens (Agenzien):** wirksames Mittel

**Allel:** Zustandsform eines → Gens. Allele sind in homologen Chromosomen am gleichen Ort lokalisiert. Unterschiedliche Allele (→ rezessiv, → dominant) entstehen durch → Gen-Mutation oder Punkt-Mutation aus einem Ausgangsallel und können zu neuen Phänotypen führen

**Analogie:** Übereinstimmung von Organen hinsichtlich ihrer Funktion, unabhängig von ihrem Ursprung und ihrer Struktur

**Antheridium (Pl. Antheridien):** spezielles Organ der Moose und Farne, in dem die Spermatozoen gebildet werden

**Antibiotika (Sing. Antibiotikum):** vorwiegend von Mikroorganismen gebildete Substanzen, die bestimmte andere Mikroorganismen in ihrer Entwicklung hemmen, sie schädigen oder töten

**appliziert:** angewandt, verabreicht, aufgetragen

**Archegonium (Pl. Archegonien):** spezielles Organ der Moose und Farne, das die Eizelle enthält und in dem die Befruchtung stattfindet

**Areal (Pl. Areale):** Siedlungsgebiet einer Sippe

**Askomyzeten (Sing. Askomyzet, m.):** Schlauchpilze, Klasse innerhalb des Stammes der Pilze (Mykophyta)

**Autoradiographie:** Methode zur Bestimmung

radioaktiver Substanzen in Materialien mit

Hilfe photographischer Schichten, die durch

Strahlung geschwärzt werden

**Autoreduktion (Reduktion):** originalgetreue Vermehrung von Nukleinsäure-Molekülen mittels bestimmter polymerisierender Enzyme (Polymerasen). Zur Autoreduktion sind nur DNS und Virus-RNS befähigt; Nicht-Virus-

RNS wird in einem A.-ähnlichen Prozeß (Transkription) an einer DNS-Matrize synthetisiert.

**Autosomen:** alle Chromosomen außer den Geschlechtschromosomen

**Axon:** zentraler, erregungsleitender Teil des langen Fortsatzes (Neurit) der Nervenzellen

**Basenanalogue:** Purine und Pyrimidine, die sich in ihrer Struktur von der normaler N-Basen etwas unterscheiden. Einige Analoge (z. B. 5-Bromurazil) können an Stelle der normalen Bestandteile in die Nukleinsäuren eingebaut werden

**Basidiomyceten (Sing. Basidiomyzet):** Ständerpilze, Klasse innerhalb des Stammes der Pilze (Mykophyta)

**Biosphäre:** Teil der Erdoberfläche, in dem das Leben existiert und der sich deshalb durch eine besondere geologische und physiko-chemische Organisation auszeichnet; durch die Lebewesen und ihre Beziehungen untereinander und zur Gesteins-, Wasser- und Lufthülle der Erde gebildete besondere Erdhülle

**biotisch:** lebenden Ursprungs; Gegensatz - abiotisch

**Chorologie:** Arealkunde

**Chromatographie:** Verfahren zur Trennung ähnlicher, in Lösung befindlicher Stoffe auf Grund ihrer verschieden starken Adsorption in Pulvern oder in senkrecht in die Lösung eingetauchten Spezialpapieren

**Chromosomenmutation:** mehr oder weniger drastische Veränderung der Chromosomenstruktur

**de novo (lat.):** von neuem

**dominant:** sind → Allele beziehungsweise Merkmale eines Elters, die im Bastard die rezessiven

- Merkmale oder Allele des anderen Elters an der Ausprägung hindern**
- Ektoderm:** äußeres Keimblatt, aus dem die Oberhaut mit ihren Drüsen und Anhängen, das Nervensystem und die Sinneszellen entstehen
- Elektrophorese:** Wanderung von Kolloidteilchen unter dem Einfluß von elektrischem Strom
- Element:** das, woraus etwas besteht; Bestandteil von Zusammengesetztem, speziell von Mengen, Klassen und Systemen
- Endemiten:** auf ein bestimmtes, natürlich begrenztes Gebiet beschränkte Arten
- Endosperm (Pl. Endosperme):** Nährgewebe, das aus dem Embryosack hervorgeht
- Enkapsis:** Einschachtelung, Ineinanderschachtelung
- Enkaptische Hierarchie:** allgemeines Strukturprinzip der Materie, wonach Systeme niedriger Ordnung in Systemen höherer Ordnung enthalten sind
- Entoderm:** inneres Keimblatt, welches im wesentlichen Teile des Darmes und dessen Anhangsdrüsen liefert
- Epithel:** flächenhaft ausgebreitetes, äußere und innere Oberflächen des tierischen Körpers bekleidendes Gewebe
- essentiell:** wesentlich
- Eukaryont:** Organismus, dessen Zellen im Gegensatz zu den → Prokaryonten einen echten Zellkern mit echten, durch Mitose oder Meiose verteilten Chromosomen besitzen
- Evaporation:** Verdunstung
- Exoderm:** → Ektoderm
- fertil:** fruchtbar, Fortpflanzungsorgane bzw. Fortpflanzungszellen tragend
- fossil:** aus vergangenen geologischen Zeiten erhalten (z. B. versteinert), Gegensatz – rezent
- Funktionsgen:** → Gen
- Gametangium (Pl. Gametangien):** spezifische Zelle bzw. Organ, in dem die ♀ oder ♂ Gameten gebildet werden (bei Algen und Pilzen)
- Gametangiogamie:** geschlechtliche Vermehrung durch Verschmelzung der vielkernigen ungeteilten ♀ und ♂ Gametangien, ohne Ausbildung von Gameten; kennzeichnend für Ascomyzeten
- Ganglion:** Nervenzellenkomplex (Ganglienknoten)
- Gen:** Abschnitt des genetischen Materials (DNS oder Virus-RNS), in dem durch eine spezifische Sequenz von Basen(paaren) die Information zur Synthese eines bestimmten Gen-Produktes, z. B. eines Enzyms (Strukturgen) oder eines Repressors (Funktionsgen) verschlüsselt ist und durch → Transkription und → Translation abgegeben wird
- Genmutation:** → Punktmutation oder kleine, sich auf den Bereich eines → Gens beschränkende → Chromosomenmutation
- Genömmutation:** zu Euploidie oder Aneuploidie führende Veränderung der Chromosomenzahl
- Genpool:** Gesamtheit der Gene einer Population
- Generationswechsel:** gesetzmäßige Folge verschiedener Fortpflanzungsarten, z. B. Wechsel zwischen einer sich geschlechtlich und einer sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Generation
- Geophyten:** ausdauernde krautige Pflanzen, die ungünstige Lebensbedingungen mittels unterirdischer Organe überdauern können, z. B. Rhizom-, Knollen-, Zwiebel- und Rübengeophyten
- Guttation:** aktive Ausscheidung von flüssigem Wasser aus zu Wasserspalten umgebildeten Spaltöffnungen
- Halteren:** Schwingkölbchen der Zweiflügler
- Heterozygotie:** Ungleicherbigkeit, auf Vereinigung von Gameten zurückzuführen, die sich in Qualität und Quantität oder Anordnung ihrer Gene unterscheiden
- Hierarchie:** Rangordnung, Stufenfolge
- Homologie:** Übereinstimmung von Organen hinsichtlich ihrer Lage, Struktur und Entwicklungsgeschichte, nicht aber ihrer Funktion
- Homozygotie:** Gleicherbigkeit nach Vereinigung von Gameten mit sich nicht unterscheidenden Genen
- Hydrophyten:** Wasserpflanzen
- Hygrophyten:** Landpflanzen, die an ständig feuchten Standorten vorkommen und an diese angepaßt sind
- hypertonisch:** (Zellsaft) mit höherem osmotischem Druck
- hypotonisch:** (Zellsaft) mit geringerem osmotischem Druck

**Idiotypus:** Gesamtheit der im Genom, Zytoplasma Mitochondrien und bei grünen Pflanzen in den Plastiden lokalisierten Erbanlagen

**Imago:** voll entwickeltes Insekt

**Integrität:** Vollständigkeit, Ganzheit, Unversehrtheit

**Interzellulare:** Zwischenzellräume

**intrazellulär:** im Inneren der Zelle

**in vitro:** im Reagenzglas, unter künstlichen Bedingungen (z. B. Proteinsynthese in zellfreien Bakterienextrakten, Kultivierung von Zellen in der Gewebekultur)

**in vivo:** im lebenden Organismus, unter natürlichen Bedingungen

**Kolonie:** dauernde Vergesellschaftung von Individuen einer Art

**Konstellation:** Stellung; Lage von Dingen

**Konstitution:** jedem Organismus eigene, in der Anlage ererbte, durch Umweltwirkung beeinflussbare Körperverrfassung

**Konvergenz:** Formähnlichkeit bei nicht näher verwandten Lebewesen oder ursprünglich verschieden ausschenden Organen auf Grund der Anpassung an gleiche Lebensweise und Funktion

**Kormus:** Pflanzenkörper, der in Wurzel und Sproß (Sprossachse und Blätter) gegliedert ist

**Kosmopoliten:** über die ganze Erde verbreitete Pflanzen- und Tierarten

**Leibeshöhle:** Hohlraum im Körper der Tiere; primäre Leibeshöhle ist Hohlraum zwischen Ekto- und Entoderm; sekundäre Leibeshöhle → Zölom, tertiäre Leibeshöhle → Mixozöl

**letal:** tödlich wirkend

**Mangelmutante:** (meist Mikro-) Organismus, der durch Mutation die Fähigkeit zur Synthese eines Wuchsstoffes (Aminosäure, Vitamin o. ä.) verloren hat und nur noch in Gegenwart dieses Wuchsstoffes zu existieren vermag

**Meiose:** eine in zwei Etappen (Meiose I und II) ablaufende, modifizierte Form der Kernteilung (Mitose), in deren Verlauf jede Tochterzelle nur die Hälfte der ursprünglichen Chromosomenzahl zugeteilt erhält (Reduktionsteilung, Reifeteilung). Die Meiose ist obligat mit der geschlechtlichen Fortpflanzung verknüpft und kann in Abhängigkeit von der jeweiligen Organismengruppe an verschiedenen Stellen in den

Entwicklungszyklus eingefügt sein. Sie führt zur Entstehung von Keimzellen (Gameten)

**Mesoderm:** mittleres Keimblatt; aus ihm gehen Bindegewebe, Muskeln, Innenskelett und Ausscheidungsorgane hervor

**Mesophyten:** Landpflanzen, die an mäßig feuchten Standorten vorkommen und zwischen Hygrophyten und Xerophyten vermitteln

**Mitose:** im Gegensatz zur Meiose ein Kernteilungsmodus, in dessen Verlauf die beiden Chromatiden jedes Chromosoms voneinander getrennt sind und auf die Tochterkerne und -zellen verteilt werden. Die Mitose stellt sicher, daß die Tochterzellen eine untereinander und mit der Ausgangszelle identische chromosomale und genetische Ausrüstung erhalten

**Mixozöl:** zwischen Darm und Epidermis gelegene Leibeshöhle der Arthropoden; sie entsteht durch Verschmelzung der primären mit der sekundären Leibeshöhle; eine epitheliale Auskleidung fehlt

**monophyletisch:** einstämmig; Abstammung einer Organismengruppe von gemeinsamen Ahnen bzw. aus einer gemeinsamen Urform, Gegensatz – polyphyletisch

**Morphologie:** Wissenschaft von der Gestalt und vom Bau der Organismen

**Mykorrhiza:** das enge Zusammenleben von Pilzen mit den Wurzeln höherer Pflanzen (meist zum gegenseitigen Nutzen)

**Nephridien:** segmental angeordnete Exkretionsorgane, die mit einem offenen Flimmertrichter im Zölom beginnen und im nachfolgenden Segment nach außen münden

**Noosphäre:** Teil der Erdoberfläche, in dem die menschliche Gesellschaft existiert und der durch ihre bewußte Aktivität gestaltet wird. Mit der fortschreitenden Beherrschung der Natur durch die menschliche Gesellschaft erweitert sich die Noosphäre, dringt in das Erdinnere ein und in den Weltraum hinaus

**Ontogenese:** individuelle Entwicklung eines Tieres oder einer Pflanze vom Keim bis zur Fortpflanzungsreife

**Organell:** Differenzierung des Zellplasmas, das eine besondere Struktur hat und eine bestimmte Funktion ausübt



**parakristallin:** kristallähnlich

**pathogen:** krankheitserregend

**Phänologie:** Lehre von den Eintrittszeiten bestimmter Lebenserscheinungen bei Pflanzen und Tieren im Verlaufe eines Jahres in Abhängigkeit von der Witterung

**Phylogene:** Stammesentwicklung

**Phylogenie:** Stammesgeschichte

**Plankton:** Lebensgemeinschaft im freien Wasser schwebender Organismen mit fehlender oder geringer Eigenbewegung

**Plasmagene:** Einzelfaktoren innerhalb der Gesamtheit der plasmatischen Erbfaktoren

**polyphyletisch:** vielstämmig; Abstammung einer Organismengruppe von unterschiedlichen Ahnen bzw. von verschiedenen Urformen; Gegensatz – monophyletisch

**Polypeptid(kette):** Kette aus miteinander verknüpften Aminosäuren, Grundstruktur aller Proteine; Transkriptions- und Translationsprodukt eines Strukturgens

**Potenz:** in einem Entwicklungsstadium anlagenmäßig vorhandene Entwicklungsmöglichkeit

**Pro(to)karyont:** in der Regel einzelliger Organismus, der im Gegensatz zu Eukaryonten keinen echten Zellkern aufweist und bei dem Mitose und Meiose fehlen. Bei Prokaryonten ist das genetische Material (DNS) in nicht durch eine Membran vom Zytoplasma abgegrenzten Kernäquivalenten, den Nukleosiden, konzentriert

**Punktmutation:** auf Basenaustausch- oder Rastermutation zurückzuführende, ein Nukleotid(paar) betreffende Veränderung eines Gens

**Rastermutation:** → Punktmutation

**Reduplikation:** → Autoreduplikation

**Repressor:** (Funktions-)Genprodukt, mit dem Transkription oder Translation von Strukturgenen reguliert wird

**Respiration:** Atmung

**rezent:** in der geologischen Jetztzeit lebende Tiere und Pflanzen; Gegensatz – fossil

**rezessiv:** Allel, das sich im Gegensatz zum entsprechenden dominanten Allel in Heterozygoten nicht oder kaum ausprägt

**Semaphoront:** raum-zeitlicher Ausschnitt aus dem Lebensablauf eines Organismus, der unmittel-

bares Objekt der Forschung ist. Kann im Grenzfall entweder unendlich klein gedacht werden oder mit der Lebensdauer eines Individuums zusammenfallen

**Sequenz:** Folge, z. B. von Nukleotid(paar)en oder Aminosäuren

**Sippe:** → Taxon

**steril:** unfruchtbar, keine Fortpflanzungsorgane bzw. Fortpflanzungszellen tragend

**Struktur:** Gesamtheit der wesentlichen räumlichen und/oder zeitlichen Beziehungen zwischen den Elementen eines Systems

**Strukturgen:** Gen

**Syndrom:** Komplex von für ein Krankheitsbild typischen Symptomen

**System:** Gesamtheit miteinander in Beziehung stehender Elemente, die ein Ganzes bilden. Man kann Systeme nach verschiedenen Gesichtspunkten einteilen: materielle Systeme (z. B. Lebewesen) – ideelle Systeme (z. B. natürliches System der Organismen, Periodensystem der chemischen Elemente), offene Systeme – geschlossene Systeme, kybernetische Systeme usw.

**Taxon (Pl. Taxa):** Bezeichnung für eine systematische Einheit unabhängig von ihrer Kategorie (z. B. Familie, Gattung, Art usw.)

**Thallus (Pl, Thalli):** Pflanzenkörper, der nicht in Wurzel, Sprossachse und Blätter gegliedert ist

**Therophyten:** einjährige Kräuter

**Transkription:** DNS-abhängige (Messenger-) RNS-Synthese als erster Schritt der Abgabe der genetischen Information

**Translation:** Messenger-RNS-abhängige Polypeptid-Synthese als zweiter Schritt der Abgabe der genetischen Information

**Wirtswechsel:** ein im Verlauf der Entwicklung eines Organismus erfolgender Übergang von einem Wirt auf den anderen; vielfach mit Formwechsel verbunden

**Xerophyten:** Pflanzen, die an trockene Standorte angepasst sind

**Zölon:** ein von mesodermalem Epithel ausgekleideter Hohlraum im Körper der Tiere – Leibeshöhle

- Abgase 105, 161\*  
 Abwässer 160  
 Ackerunkrautvegetation 108  
 Adaptation 228  
 adäquater Reiz 227  
 Adenin 275\*, 309\*  
 Aktin 238  
 Aktinomyzeten 16  
 Aktionspotential 230, 231\*  
 aktiver Transport 176  
 Aktivierungsenergie 182, 183\*  
 Albinismus 285  
 Algen 20\* ff., 30\*  
 Alkaloide 226  
 Alkaptonurie 284  
 alkoholische Gärung 215, 216\*  
 Allantoin 222  
 Allele 287, 302\*  
 Allesfresser 201  
 Altern 251  
 Aminierung 221, 225\*  
 Aminosäuren 220, 221\*, 287  
 —kode 291  
 —sequenzen 287, 289\*, 298\*  
 Ammoniak 199, 220, 222  
 Amylase 208, 216, 348, 352  
 Anaphase 262  
 Aneuploidie 301  
 Antheridium 37  
 Antibiotika-Resistenz 311  
 Antikodon 289  
 Apoenzym 182\*  
 Archacophyten 124  
 Archegonium 37  
 Areale 129, 130\*, 131  
 Arealgrenzen 133  
 Art 316, 318  
 Artbildung 302  
 Arzneimittel 307  
 Assimilation 180, 183, 217  
 Assimilationsstärke 193  
 Atemgase 206  
 Atmosphäre 316  
 Atmung 206, 208, 211\*, 225, 353  
 Atmungsintensität 213  
 —kette 210, 223, 226  
 —messung 212  
 —organe 74 ff., 75\*  
 —wärme 353  
 ATP (Adenosintriphosphat) 188,  
 192, 208, 212  
 Augentierchen 49  
 Ausbreitungshindernisse 131  
 Außenskelett 59, 61  
 Autoreduktion 259  
 autotroph 184  
 autotrophe Assimilation 185  
 —Ernährung 185  
 —Kohlenstoffassimilation 184  
 ätherische Öle 226  
 Bakterien 16, 17\*  
 —denitrifizierende 223  
 bakterielle Konjugation 271  
 Bakteriophagen 13, 265, 270\*,  
 271, 272\*, 286\*, 311  
 Base 275\*  
 Basenanalogie 310  
 Basenaustausch 297\*, 298, 302\*  
 Basenpaarung 276  
 Basensequenz 276  
 Basenzusammensetzung 277  
 Bärlappgewächse 36  
 Bauchmark 60  
 Becherkeim 248  
 Bedecktsamer 40\*, 41\*  
 Befruchtung 245, 246\*  
 Bestäubung 117  
 Bewegungsphysiologie 166  
 Bindungsenergie 188  
 Biogeozönologie 320  
 Biogeozönosen 134, 317, 325, 327  
 biologische Oxydation 210  
 —Selbstreinigungskraft 160  
 Biosphäre 313, 316, 325, 327  
 Biostroma 316, 317, 318  
 Biotop 134  
 Biozönose 128, 134, 315 ff.  
 biozönotisches Gleichgewicht  
 138  
 Blastula 54  
 Blattfarbstoffe 171, 351  
 Blaualgen 30  
 Blutgefäßsystem, geschlossenes  
 59, 78\*  
 Boden 105, 155  
 Bodenerosion 156  
 —fruchtbarkeit 147 ff.  
 —hafter 113  
 —kriecher 113  
 —melioration 123  
 —organismen 107, 112  
 —reaktion 107  
 —saugkraft 179  
 —schwimmer 113  
 —wühler 113  
 Borke 175  
 Boten — RNS 288, 289\*  
 Botschafter — RNS 288  
 Brenztraubensäure 209, 215, 216,  
 225  
 5-Bromurazil 303\*, 310\*  
 Brownsche Molekularbewegung  
 176  
 Brutfürsorge 113  
 Brutpflege 113  
 Bryophyta 26  
 bösartige Geschwülste 305  
 Caulerpa 24\*  
 Chemosynthese 198, 222  
 Chitin 61 ff.  
 Chlamydomonas 20

- Chlorella 22  
 Chlorophyll, „angeregtes“ 189  
 Chlorofluoreszenz 190, 351  
 Chlorophyta 20  
 Chloroplasten 170, 171\*, 186 f., 193\*  
 Chordatiere 69 ff.  
 Chromatiden 260  
 Chromatingerüst 259  
 Chromomeren 24  
 Chromonema 260  
 Chromoplasten 171\*  
 Chromosomen 11, 170, 260, 261\*  
 Chromosomenmutationen 299\*, 300  
 Chromosomenzahlen 260  
 Cladophora 23\*  
 Cyanophyta 30  
  
 Defizienzen 300  
 Degeneration des Kodes 292  
 Dekarboxylasen 209, 215  
 Dekarboxylierung 209  
 Deletionen 300  
 Denaturierung 183  
 Deplasmolyse 346  
 Desaminierung 308, 309\*  
 Desoxyribonukleinsäure 266  
 Desoxyribonukleotide 275  
 Desoxyribose 275  
 Differenzierung der Flora 134  
 Differenzierungsmerkmale 9  
 Diffusion 176  
 Diffusionsdruck 176  
 Dissimilation 180, 206, 217  
 DNS 221, 269\*, 276\*, 281\*  
 Doppel-Helix 274\*, 275  
 Down-Syndrom 304  
 Drogen 125  
 Drosophila melanogaster 265  
 Dunkelreaktion der Photosynthese 186, 187\*, 191\*, 192\*  
 Duplikationen 300  
 Dünen 111\*  
 Düngung 146, 147, 148\*  
 Düngungsmaßnahmen 123  
  
 Ecdyson 297  
 Edaphon 112  
 Ein-Gen-ein-Enzym-Hypothese 285  
 Einjährige 98  
 Eisenbakterien 199  
 Eiweiß 13, 168, 219, 221\*  
 Eiweißabbau 222\*  
 Eiweißstoffwechsel 223  
 Ektoparasiten 114  
 Elektronenmikroskopie 167  
 Elementarmembran 172, 173\*  
 Elemente 316 ff.  
 Empfänger-Bakterien 267  
 Endemiten 132  
 Endoplasmatisches Retikulum 172, 259  
 Energieaustausch 87  
 energiereiche Bindung 188, 192  
 Energieumwandlung 190 ff.  
 —übertragung 188, 195  
 Enkaptische Hierarchie 316 ff.  
 Entoderm 54, 249\*  
 Entoparasiten 114  
 Entwicklung, direkte 250  
 Entwicklungsbedingungen, äußere 257  
 —, innere 257  
 Entwicklung, indirekte 250  
 Entwicklungsphysiologie 166, 244  
 —reize 257  
 —ruhe 94  
 —stufen 29  
 Enzyme 181, 221, 283, 286\*, 348  
 Epithelmuskelzellen 55  
 Erbinformation 320  
 Erbkrankheiten 323  
 — des Menschen 302  
 erbliche Stoffwechselstörung 284  
 Erdöl 200  
 Erhaltungsenergie 180  
 Erholungsgebiete 123  
 Erregung 227 ff.  
 Erregungsleitung 227, 232  
 Erregungsübertragung 234, 235\*  
 Escherichia coli 265  
 Essigsäure 217  
 Essigsäurebakterien 217  
 Essigsäuregärung 217  
 Euploidie 301  
 Evaporation 97  
 Evolution 301, 306, 319 ff.  
 Evolutionsfaktor 299  
 Exoenzyme 182, 205  
 Explantation 254  
 extrazelluläre Verdauung 202  
  
 Faktoren, chemische 105, 148  
 Faktorkombinationen 128  
 Farnpflanzen 32\*, 36\*  
 Fächerlungen 63  
 Fäulnis 214  
 Fäulnisbakterien 199, 205, 222  
 Fäulnisbewohner 205  
 Fette 225  
 Fettsäure 225  
 Feuchtlufttiere 101  
 Feuchtwiesen 98  
 Fieder-Zwenken-Halbtrockenrasen 103, 104\*  
 Flachmoore 109  
 Flagellatenkolonien 54  
 Flechten 28  
 Fließgleichgewicht 129, 134  
 Flimmerbewegung 236\*  
 Fluoreszenz 190  
 Flurneueordnung 123  
 Forstwirtschaft 162  
 fraktionierte Zentrifugation 167  
 Frosthärte 91  
 Fruktose 193, 209\*  
 Frühdetermination 252  
 Funktionsgene 295  
 Furchung 247\*, 248\*  
  
 Gameten 263  
 Gametophyten 35, 40\*  
 Gastrula 54, 248, 249\*  
 Gärungen 206, 214, 354  
 Geißeln 17\*, 18  
 Geißeltierchen 53\*  
 Geißelträger 49  
 Gel 169  
 Gemüse- und Futterpflanzen 40  
 Gen-Begriff 294  
 Gene 259, 300\*, 302\*  
 Gen, Definition 287  
 Generationswechsel 31 ff., 33\*, 34\*, 37  
 genetischer Kode 291  
 Genetik 320  
 Gen-Mutationsrate 307  
 Genom-Mutation 301  
 Genpool 308  
 Gen-Produkte 283  
 Genußmittel 307  
 Geophyten 98  
 Geotropismus 240\*, 355  
 Gerbstoffe 226  
 Gesamtsystem 317  
 geschützte Parke 153  
 — Pflanzen 153  
 — Tiere 153  
 geschwulstauslösende Viren 305

- gesunde Lebensführung 323  
 Gesundheit 321  
 Gesundheitsschutz 323, 328  
 Gesundheitswesen 323, 326  
 Getreideanbau 123  
 Gewebekulturzellen 308  
 Gewebespannung 354  
 Glatthafer-Frischwiesen 103, 104\*  
 Gleichwarme 92  
 Gliederfüßer 61  
 Glukose 193  
 Glutaminsäure 223, 225\*  
 Glykogen 218  
 Glykolyse 209\*, 215 ff., 225  
 Glycerin 225  
 Glycerinaldehyd 192, 209\*, 215, 218  
 Glycerinsäure 192, 209\*, 215, 218  
 Großklima 131  
 Grundplasma 168  
 Grundstoffwechsel 223, 224\*  
 Grundwassersenkung 149  
 Grünalgen 20\*  
 Grüne Bakterien 185  
 Grünlandwirtschaft 149  
 Guanin 275, 303\*  
 Guttation 98  
  
 Halbparasiten 120, 206  
 Halophyten 108  
 Hämoglobine, abnorme 293  
 Haploide 301  
 Harn 222\*  
 Harnsäure 222  
 —stoff 222  
 Harze 226  
 Hautatmung 207  
 Hefe 215  
 Hepaticae 26  
 heteronome Segmentierung 61  
 Heterosporie 35  
 heterotroph 184, 201  
 heterotrophe Ernährung 201, 205  
 — Pflanzen 205  
 Heterotrophie 201  
 Hierarchie 320  
 Hochmoore 110\*  
 Hohltiere 54  
 Holz 175, 200, 346  
 Holzgewächse 40  
 homonome Gliederung 59  
 hormonale Regulation 256  
  
 Huminsäuren 107  
 Humusbildung 106  
 Humusstoffe 122  
 Hydrodictyon 23  
 Hydromelioration 123  
 Hydrosphäre 316, 325  
 Hygrophyten 100  
  
 Individualentwicklung 216  
 Individuen 316 ff.  
 Induktion 255  
 Induktionsstoffe 255  
 induzierbare Enzyme 295  
 Infektionskrankheiten 126  
 Information 221  
 Innenskelett 59  
 Insekten 61\*, 62\*, 65 ff., 67\*, 75\*, 76\*, 78\*  
 insektenverdauende Pflanzen 116\*, 206, 368\*  
 Insektivoren 116  
 Internationales Biologisches Programm (IBP) 327  
 Interphase 262  
 Interphase-Kern 261  
 intrazelluläre Verdauung 202  
 Inversionen 300  
 in vitro 183  
 Isosporie 35, 191  
 Isotope 186  
  
 Kahl Schlag 144  
 Karotine 171  
 Karotinoide 171, 195  
 Katalysator 182, 183\*  
 Kausalität 165  
 Kautschuk 226  
 Keimblattbildung, 248  
 Keimung 90  
 Keimzellen 263\*  
 — Bildung 244  
 Kernäquivalent 259  
 Kernkörperchen 259  
 Kernphasenwechsel 31  
 Kiemen 63  
 Klimadiagramme 133\*, 134  
 Klimalinien 130\*  
 Knöllchenbakterien 223  
 Kodons 289, 297\*  
 Koenzym 182\*  
 Kohldistel-Feuchtwiesen 102, 104\*  
 Kohle 200  
 Kohlendioxid 195  
 —hydrate 208  
  
 —monoxid 199  
 —stoffassimilation 183  
 Kolloid 168  
 Kontrolle der Transkription 295  
 Kormus 31  
 Korkstoff 175  
 Krankheitserreger 126, 205  
 Krebszellen 305  
 Kreislauf des Kohlenstoffs 218, 219\*  
 — des Stickstoffs 219, 220\*  
 — mineralischer Stoffe 140, 142\*  
 —, offener 63  
 —system 77 ff., 80\*  
 Kraushaarialge 23  
 Kulturflüchter 123 ff.  
 —folger 123 ff.  
 —landschaft 122  
 —pflanzen 123  
 Kutikula 175  
 Kutin 175  
  
 Landeskultur 328  
 —, sozialistische 150  
 Landschaftspflege 149  
 Landschaftsschutzgebiete 152  
 Landwirtschaft 162  
 Laubmoose 26  
 Leben 15  
 Lebendfärbung 347  
 Lebensmittelzusätze 307  
 Lebermoose 26  
 Leguminosen 223  
 Leukoplasten 171\*, 172  
 Lichenes 28  
 Lichtpflanzen 197  
 Licht-Photosynthese-Kurve 196\*  
 —quanten 189, 195  
 —reaktion der Photosynthese 186, 187\*, 189, 190\*, 191\*  
 —blätter 197  
 Lignin 106, 175, 226, 346  
 Lithosphäre 316  
 Luft 160  
 Luftstickstoff 222  
 Luftverunreinigung 161  
  
 Malz 216  
 Mangelmutanten 265, 283  
 Matriz 278  
 Medikamente 125  
 Medizin 322  
 Meduse 56



- Meersalat 23  
 Meiose 263, 264\*  
 Melanin 285  
 Melioration 149  
 Membransysteme 172  
 Merkmalskombination 10  
 Merkmalskomplex 9  
 Mesoderm 58, 250  
 Mesophyten 100  
 Messenger-RNS 288  
 Metamorphose 250  
 Metaphase 262.  
 Methan 199  
 Mikroklima 131  
 Mikroorganismen 106  
 Milchsäurebakterien 216  
 Milchsäuregärung 216  
 Mineralisation 19  
 Mitochondrien 172, 212, 260  
 Mitose 260, 262  
 Mittellamelle 173, 174\*  
 Modifikationskurve 257\*  
 Molekularkrankheit 298  
 mongoloide Idiotie 304, 368\*  
 Monokarbonsäure 225  
 Monokulturen 122, 146  
 Moore 109  
 Moorvegetation 109  
 Moose 26\*  
 Moränen 111  
 Morula 247  
 Mosaik 305  
 Mosaikkeime 252, 253\*  
 Mull 107  
 Musci 26  
 Muskelbewegung 237\*  
 —eiweiße 238  
 —ermüdung 239  
 —kontraktion 237\*  
 Mutagene 307  
 Mutagenese 308  
 Mutanten 265, 297  
 Mutationen 265, 297, 302\*, 304 ff.  
 —, Auslösung 303\*, 307  
 Mutationsauslösung, spontane 310  
 —rate 307  
 —züchtung 306  
 Mycophyta 27  
 Mykorrhiza 120\*  
 Myosin 238  
  
 Nacktsamer 37 ff., 40\*  
 NAD (Nikotinsäureamid-Adenin-Dinukleotid) 210, 215 f., 216\*  
 NADP (Nikotinsäureamid-Adenin-Dinukleotid-Phosphat) 188, 192, 210  
 Nahrungsketten 115, 141\*  
 —quellen 115  
 —spezialisten 201  
 —wahl 201  
 Natriumtransportsystem 231  
 Naturdenkmale 153  
 —landschaft 150  
 Naturschutz 149, 155, 162 ff., 315, 328  
 —gebiete 151 ff.  
 —gesetz 151 ff.  
 —in der Sowjetunion 162 ff.  
 natürliches Klassifikationssystem der Organismen 317  
 Nebenstoffwechsel 226  
 Neophyten 124  
 Nervensystem 81 ff., 82\*  
 Nesseltiere 55  
 Netto-Photosynthese 196  
 Neurospora crassa 265  
 Niedermoore 109  
 Nierenkörperchen 60  
 Nitratbakterien 199  
 nitrifizierende Bakterien 199, 222  
 Nitritbakterien 199  
 Noosphäre 325, 327  
 Nukleinsäure 13  
 Nukleolus 170  
 Nukleus 169  
 Nutzpflanzen, Herkunft 40  
  
 Oberschlundganglion 60  
 Ökologie 87  
 ökologische Konstitution 128, 129, 130  
 ökologisches Gleichgewicht 134  
 öko-physiologisches Faktorengefüge 130  
 Ökosystem 134\* f., 139 f.  
 Ontogenese 252, 319 f.  
 ontogenetische Prozesse 318  
 Operationsforschung 315  
 Operatoren 295  
 Optimumkurve 197  
 Organbildung 250  
 Organellen 50  
 Organisator 255  
 organische Substanz, Abbau 106  
  
 — Säuren 223  
 Organismen, monosome 302  
 trisome 302  
 Organismengesellschaft 134  
 Organismen stickstoffbindende 223  
 Osmometer 177\*  
 Osmoregulation 179  
 Osmose 177\*  
 osmotischer Druck 178  
 — Wert 98  
 Oxalessigsäure 209  
 Oxydative Gärung 217  
 Oxydoreduktasen 187, 190, 208, 210  
  
 Pandorina 22  
 Papierchromatographie 351  
 Parasiten 119, 205  
 Parasitismus 114  
 Pedastrum 21\*, 23  
 Pedosphäre 316  
 Pektin 173  
 Penizillin-Produktion 326  
 Peptidbindung 221\*  
 Pfeffersche Zelle 177  
 Pflanzendecke 162  
 Pflanzengemeinschaften 97, 104, 134  
 Pflanzengesellschaft 148  
 Pflanzenschädlinge 126  
 pflanzliche Rohstoffe 125  
 Phagen-Vermehrung 271 ff., 286\*  
 Phänologie 94  
 phänologische Karten 95  
 — Stadien 95  
 Phenylketonurie 285  
 Phenylbrenztraubensäure-Schwachsinn 285  
 Phosphoglyzerinaldehyd 192, 209  
 Phosphoglyzerinsäure 192, 209  
 Phosphorsäureester 192  
 Phosphotransferasen 193, 208  
 Photolyse 186, 189  
 Photosynthese 186, 199, 223, 225, 349 f.  
 — Tagesgang 197  
 —intensität 197  
 —produkte 193  
 Phototropismus 240\*, 355  
 Phylogeneese 320  
 Physiologie 165

- Pigmente 194  
 Pilze 27  
 Plasmabewegungen 236\*  
 Plasma-Gene 273, 305  
 Plasmalemma 172  
 Plasmaströmung 168  
 Plasmodesmen 175  
 Plasmolyse 179, 346  
 Plastiden 170, 171\*, 260  
 Polarisation 229  
 Polymerase 281  
 Polyp 55\*, 56  
 Polypeptide 221  
 Polypeptidketten 287  
 Polyploidie 301\*  
 Polyribonukleotide 277  
 Poly(ribo)somen 289  
 Populationen 316 ff.  
 Polydesoxyribonukleotidketten 274, 278\*  
 primäre Leibeshöhle 63  
 Primärwand 174\*  
 Prinzip der begrenzenden Faktoren 196  
 Prokariota 30  
 Prophase 262  
 Prophylaxe 322  
 prospektive Bedeutung 254  
 — Potenz 254  
 Protein-Synthese 288, 289\*  
 Protoplasma 167  
 Protoplasmaströmung 345  
 Proteine 221  
 Prothallium 37  
 Punkt-Kodone 292  
 Punkt-Mutationen 298, 302\*  
  
**Rasengemeinschaften** 105  
 —abfolge 102  
 —vegetation 108  
 Rastermutationen 298  
 Reaktion 227, 235  
 Reaktionsgruppen 107  
 Reaktionsspezifität 182  
 Redoxkette 190, 210  
 Redoxpotential 190, 212  
 Reduktionsteilung 40\*, 263  
 Reduplikation 278, 281\*, 286\*  
 Regenwurmtätigkeit 106  
 Regulation 181, 293  
 Regulationskeime 254  
 Regulationsvorgänge 252  
 Reifephase 251  
 Reifeteilungen 245  
  
 Reiz 227, 230\*  
 —barkeit 226  
 —physiologie 166  
 —vorgänge bei Pflanzen und Tieren 244  
 —schwelle 227  
 —summation 228  
 Rekultivierung 156  
 Reparatur-Synthese 281  
 Reparaturvorgänge 281, 282\*  
 Repressoren 295  
 reprimierbare Enzyme 295  
 respiratorischer Quotient (RQ) 212 f.  
 Ribose 278  
 Ribosomen 17\*, 172, 259 f., 288, 289\*  
 Ribulose 191  
 Riesenchromosomen 261  
 Ringelwürmer 58, 59\*, 60\*, 78\*  
 RNS als genetischer Informationsträger 273  
 RNS-Polymerase 281  
 Rohhumus 107  
 Rohrzucker 193, 217  
 rote Blutkörperchen 298  
 Röntgenanalyse 167  
 Röntgenstrahlen 308  
 Ruhepotential 229  
 Ruhezustand 181, 213  
 Rückmutationen 302\*, 307  
  
 Saatgutreinigung 124  
 Samenpflanzen 37  
 Sacharose 192, 217  
 Saisonhe 113  
 Salzboden 108  
 Salzvegetation 109  
 Samenverbreitung 118  
 Saprophyten 120, 205, 222  
 Saugkraft 347  
 — der Zelle 178  
 Säurezyklus 209, 210\*, 226  
 Scenedesmus 21\*, 23  
 Schachtelhalmgewächse 36  
 Schattenpflanzen 197  
 Schimmelpilze 205  
 Schizophyta 16  
 Schlafgemeinschaften 113  
 Schmarotzer 205  
 Schwefelbakterien 199  
 Schwefelwasserstoff 199  
 Schwellenreiz 227  
  
 Schwingel- und Federgras-Trockenrasen 103  
 Seggen-Naßwiesen 102, 104\*  
 sekundäre Leibeshöhle 59, 250  
 Sekundärwand 174\*  
 Selbstdifferenzierung 252  
 Selbstreinigung der Gewässer 199  
 Selektionsmechanismen 306  
 Semaphoronten 318 f., 319\*  
 semipermeabel 176  
 Senfgas 307, 310  
 sensible Phasen 257  
 Sequenzanalyse 291  
 Sichelzellanämie 298\*  
 Sichelzell-Hämoglobin 298\*  
 Siebröhren 39  
 Silofutter 217  
 Sippen 9 ff.  
 Sklerenchym 100  
 Sol 169  
 somatische Mutationen 305  
 Sozialmedizin 322  
 Spaltöffnungsapparat 97, 100\*  
 Speicherstärke 193  
 Spender-Bakterien 267  
 Spindelgifte 301  
 Spindelstörungen 301  
 Sporangien 34 ff.  
 Sporentierchen 54  
 sprunghafte Erregungsleitung 233  
 Stabilität der DNS 280  
 Standort 98, 100, 134  
 —beurteilung 108  
 —bedingungen 123  
 Start-Kodone 293  
 Staueinrichtungen 159  
 Stärke 193\*, 217  
 Steuerung 181  
 Stickstoff 220  
 —binder 223  
 —düngung 220  
 —faktor 149  
 —Lost 307  
 Stockbildung 113  
 Stoffaustausch 87, 175  
 Stoffbilanz 196  
 Stoffproduktion 198  
 Stoffwechsel 180  
 Stoffwechselphysiologie 166  
 Strickleiternnervensystem 60  
 Strukturebene 316 ff.  
 Struktur der DNS 274 f.

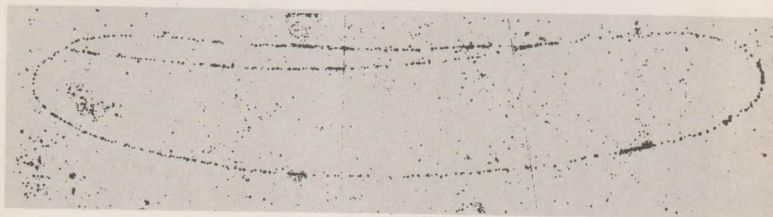
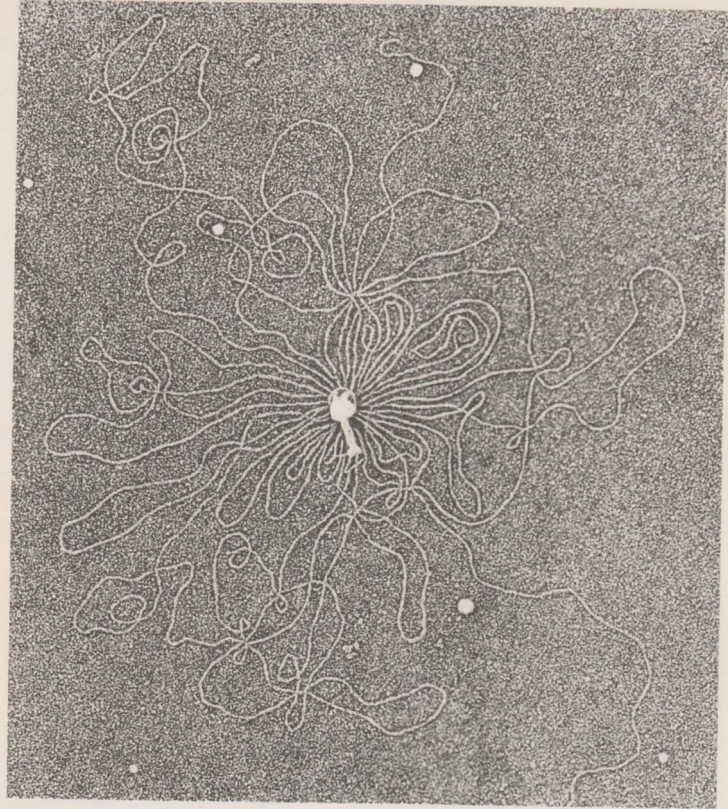
- Strukturgene 295  
 Suberin 175  
 Substratspezifität 182  
 Sukkulente 99  
 Symbiose 114\*, 120, 223  
 Synapsen 234\*  
 Synthese der RNS 281  
 Systeme 12, 317  
 Systematik 9 ff.  
  
 Tageslichtlänge als Zeitgeber 94  
 Telophase 262  
 Temperatur 87\*, 213  
 —minimum 90  
 —optimum 90  
 —schichtung 90  
 Tetanus 238  
 Thallophyten 97  
 Thallus 31  
 Therapie von Erbkrankheiten 311  
 thermobiologische Typen 91  
 Therophyten 98  
 Thymin 275  
 tierfressende Pflanzen 115  
 Tiefwurzler 99  
 Tiergemeinschaften 113  
 tierische Rohstoffe 125  
 Tierstaaten 114  
 Tierstöcke 56  
 tier- und pflanzengeographische Regionen 132 ff.\*  
 Toleranzdosen 308  
 Tonkolloide 107, 122  
 Tonoplast 172  
 Tonus 238  
 Torf 27, 109  
 —moose 110  
 Tracheensystem 63, 75\*, 76\*  
 Tracheiden 39  
 Transduktion 271  
 Transfektionen 273  
 Transferasen 192  
 Transformation 266, 268\*  
 Transkription 282\*, 288  
 Translation 288, 295\*  
 Translokationen 300  
 Transplantation 254  
 Transpiration 97  
  
 Transport-RNS 289\*, 290\*  
 Triplett-Kode 292  
 Trockenlufttiere 101  
 Trockenschäden 91  
 Turgordruck 175, 178, 348  
 Tüpfel 175  
 Tüpfelkanäle 346  
  
 Überwinterungsgesellschaften 113  
 Ulothrix 21\*, 23  
 ultraviolettes Licht 307, 310  
 Umweltfaktoren 87\*, 128, 130, 148  
 Universalität des Kodes 293  
 Unkrautbekämpfung 123  
 Urazil 278  
 Urdarm 54  
 Urfarne 35\*  
 Urmund 54  
 Urtierchen 49\*, 50\*, 52\*  
  
 Vakuole 175  
 Van't Hoff'sche Regel 213  
 Vegetationsdifferenzierung 104  
 Vegetationsgürtel 132\*, 133\*, 134  
 Verdauung 203  
 Verdunstung 89, 97  
 Verlandung 109\*  
 Verpuppung 296  
 Verwandtschaftsehen 288  
 Verwitterung 105  
 Viren 12 ff., 271, 368\*  
 Viruskrankheiten 16  
 —Vermehrung 271 ff., 285  
 Vitamine 182  
 Volkswirtschaft 315  
 Volvox 22\*  
  
 Wald 122  
 —vegetation 108  
 —Ökosysteme 140 ff.  
 Wanddruck 178  
 Wasser 97, 157  
 —bedarf 157  
 —bilanz 97 ff., 157\*  
 —faktor 97, 104  
 —gütwirtschaft 160  
  
 —speicherung 98  
 —stoffbrücken 276  
 —transport 179  
 —verbrauch 98  
 —vorrat 123  
 —wirtschaft 159  
 Wärmeausstrahlung 87\*, 89\*  
 Wärmeregulation 93  
 Wärmeverlust 212  
 Wechselwärme 92\*  
 Weltanschauung 313  
 Wildpflanzen 123  
 Wimpertierchen 54  
 Winterkleid 94  
 Winterruhe 94  
 Wirbeltiere 69\*, 70 ff., 71\*, 72\*  
 wissenschaftlich-technische Revolution 315, 321 f.  
 Witterung 94  
 Wurzelfüßer 54, 236\*  
  
 Xanthophylle 171  
 Xeromorphie 109  
 Xerophyten 100  
  
 Zeigerpflanzen 107  
 Zellatmung 206  
 Zelle 166, 169\*, 170\*  
 zellfreie Extrakte 291  
 Zellkern 169, 259  
 Zellmembran 14, 173  
 Zellorganellen 50, 170  
 Zellulose 174\*, 175  
 Zellsaft 175  
 Zellstoff 175, 200  
 Zellteilung 260  
 Zellwand 173, 174\*, 346  
 Zentralkörperchen 172  
 Zentromer 260  
 Zentrosom 260  
 Zersetzer 222  
 Zitronensäure 209  
 —zyklus 209  
 Zivilisationslandschaft 150  
 Zucker 217  
 Züchtung 301  
 Zygote 263  
 Zytochrome 210  
 Zytoplasma 14, 168, 259  
 Zytosin (Cytosin) 275

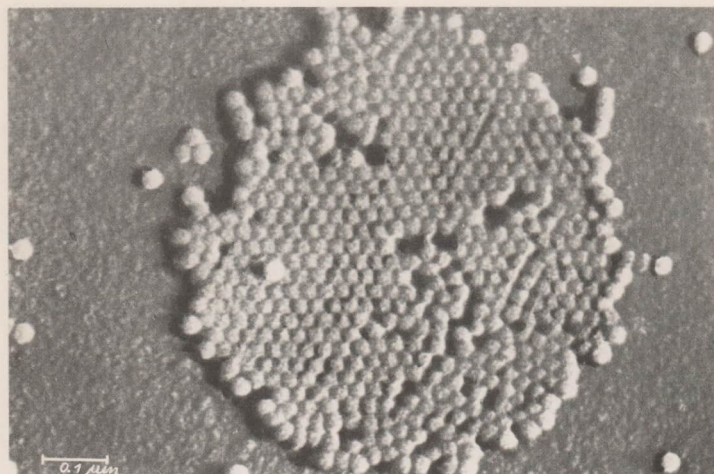
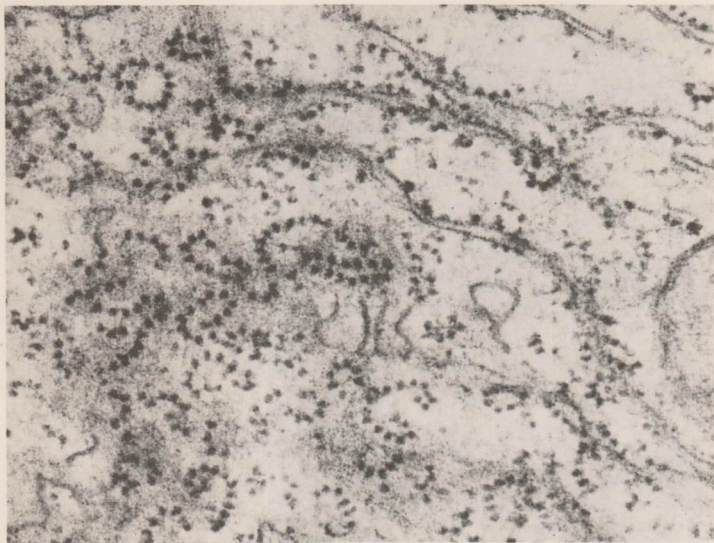
## ERLÄUTERUNG ZU DEN BILDTAFELN

- Tafel I: Mitose in den Zellen der Wurzelspitzen von *Lilium regale*; a Interphase; b, c frühe und späte Prophase; d Metaphase; e Metaphase nach Kolchizinbehandlung der Chromosomen; f, g frühe Anaphase; h, i, k späte Anaphase; l, m Telophase (2400fache Vergrößerung)
- Tafel II: Meiose in den Pollenmutterzellen von *Lilium regale*; a Ruhekern; b, c Herausbildung der Chromosomen; d, e abgeschlossene Paarung der stark verkürzten homologen Chromosomen zu Bivalenten; f, g, h, i erste Reifungsteilung; k, l zweite Reifungsteilung; m fertige Pollentetrade
- Tafel III: Oben: Riesenchromosomen aus der Speicheldrüse von *Drosophila hydei*; unten: Elektronenmikroskopische Darstellung der Konjugation zwischen zwei *Escherichia coli* K 12-Zellen. Die „Geschlechtshaare“ der „männlichen“ Hfr-Zelle sind mit Partikeln des Bakteriophagen MS 2 bedeckt, die sich nur an solche Geschlechtshaare anlagern
- Tafel IV: Oben: Etwa 50 µm langes DNS-Molekül (1:72000), aus dem geplatzten Kopf eines T2-Bakteriophagen ausgetreten; unten: Autoradiographische Darstellung eines sich reduplizierenden DNS-Moleküls von *Escherichia coli* CR34. In die DNS war radioaktives (Tritium-markiertes) Thymin eingebaut worden. Durch beim radioaktiven Zerfall des Tritiums freierwerdende Elektronen werden während einer 75tägigen Exposition die Silberkörner einer Photoemulsion getroffen und durch anschließende Entwicklung geschwärzt
- Tafel V: Oben: Elektronenmikroskopische Darstellung von Polyribosomen aus Leberzellen (1:100000); unten: Poliomyelitis-Virus
- Tafel VI: Oben: Abschnitt (75–79) aus dem Chromosom Nr. 4 von *Drosophila hydei* (inaktiver Zustand, a). Nach Zugabe von Ecdyson bildet Region 78 B einen Puff aus (aktiver Zustand, b). Durch autoradiographische Messung des Einbaues von Tritium-markiertem Uridin läßt sich zeigen, daß RNS bevorzugt im Puff synthetisiert wird (c); unten: Ausschnitt aus einer meristematischen Pflanzenzelle (1:17000). Kernmembran und endoplasmatisches Retikulum sind deutlich als Doppelmembran erkennbar
- Tafel VII: Oben: Großwüchsigkeit bei Pflanzen durch Polyploidie; unten: unterschiedliche Pigmentierung von Maiskörnern infolge des Auftretens somatischer Mutationen
- Tafel VIII: Oben: Normaler Chromosomenbestand des Menschen; unten: Chromosomenbestand bei einem weiblichen Patienten mit Langdon-Down-Syndrom



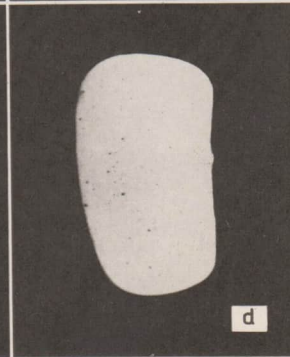
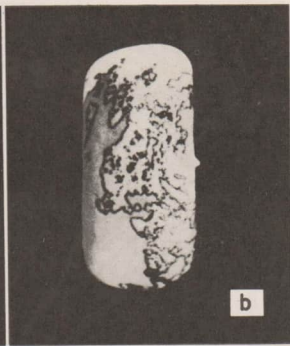
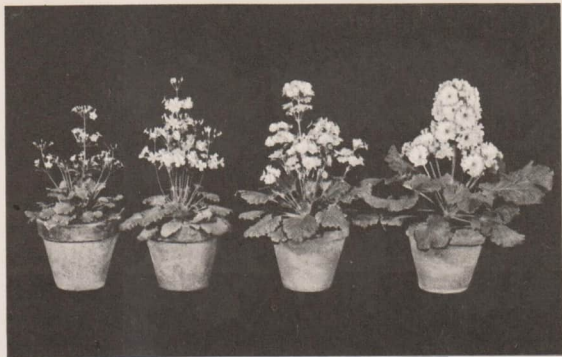


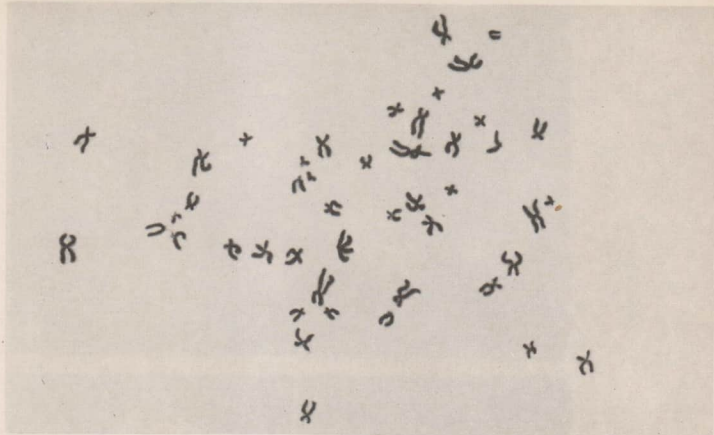




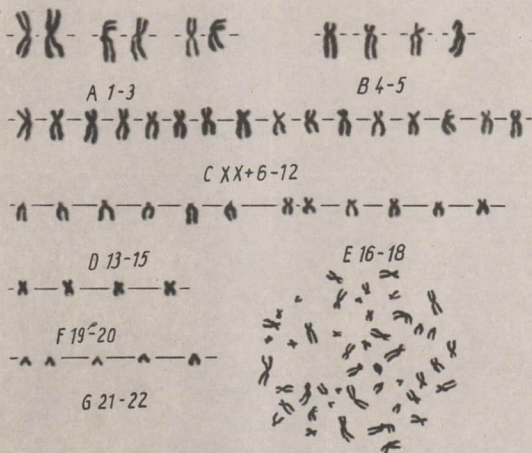


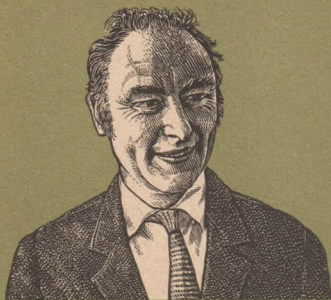






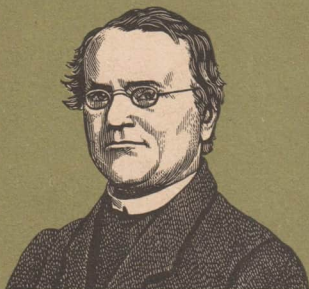
Trisomie G (21-22)





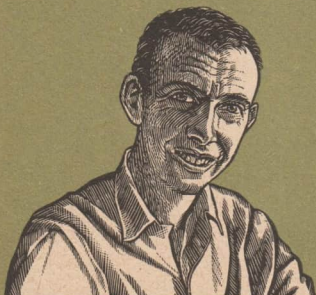
*Francis H. C. Crick (geb. 1916)*

Englischer Molekularbiologe; arbeitet an einem Forschungszentrum in Cambridge. Gemeinsam mit Watson deckte er 1953 die Doppelhelix-Struktur der DNS auf und erhielt dafür 1962 mit Watson und Wilkins den Nobelpreis. Gegenwärtig arbeitet er an der weiteren Aufklärung des genetischen Codes und der genetischen Informationsübertragungsmechanismen.



*Johann Gregor Mendel (1822 bis 1884)*

Abt des Augustinerklosters in Brunn (jetzt Brno/ČSSR). Beschäftigte sich mit Kreuzungsversuchen an Pflanzen. Als erster verfolgte er dabei den Erbgang einzelner Merkmale, formulierte auf Grund mathematischer Analysen der Kreuzungsergebnisse drei Erbgesetze („Mendelsche Gesetze“) und schloß erstmalig auf die Existenz von Erbanlagen.



*James Dewey Watson (geb. 1928)*

Amerikanischer Biologe; arbeitet an der Erforschung des Mechanismus der Proteinsynthese und der Replikation von Viren. 1953 gelang ihm und F. Crick die Aufdeckung der Doppelhelix-Struktur der Desoxyribonukleinsäure. Dafür erhielt Watson zusammen mit Crick und Wilkins 1962 den Nobelpreis für Medizin und Physiologie.

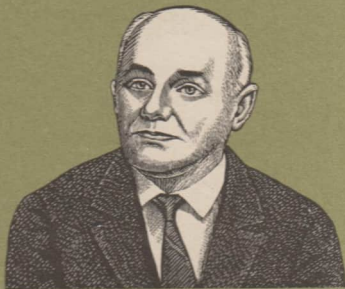
*Melvin Calvin (geb. 1911)*

Amerikanischer Chemiker; tätig in Berkeley. Für seine umfassenden Arbeiten und weitreichenden Entdeckungen auf dem Gebiet des chemischen Verlaufs der Kohlenstoffassimilation in den Pflanzen erhielt Calvin im Jahre 1961 den Nobelpreis für Chemie.



*Iwan Petrowitsch Dubinin (geb. 1906)*

Genetiker; Korrespondierendes Mitglied der Akademie der Wissenschaften der UdSSR. Dubinin befaßt sich vor allem mit den zytogenetischen Grundlagen der Evolution und dem Wesen der Mutationen. Er erforscht Probleme der Populationsgenetik, der Strahlen-genetik und der kosmischen Genetik. Dubinin ist Lenin-Preisträger.



*Nikolai Iwanowitsch Wawilow (1887 bis 1943)*

Genetiker; befaßte sich mit der Erforschung von Entwicklungszentren der Kulturpflanzen, der Theorie der homologen Reihen und mit Problemen der Modifikation und Mutation. Große internationale Anerkennung fanden seine Arbeiten über Immunitätsprobleme und über die theoretischen Grundlagen der Selektion.





