

# Inhaltsübersicht

Ausführliches Inhaltsverzeichnis XV

- 1 Einführung in die Zelle 1
- 2 Die chemischen Bestandteile der Zelle 39
- 3 Energie, Katalyse und Biosynthese 81
- 4 Wie Zellen Nahrung in Energie verwandeln 115
- 5 Proteine – Struktur und Funktion 143
- 6 DNA 197
- 7 Von DNA zum Protein 225
- 8 Chromosomen und Genregulation 261
- 9 Genetische Variation 295
- 10 DNA-Technologie 333
- 11 Membranstruktur 369
- 12 Membrantransport 395
- 13 Energieumwandlung in Mitochondrien und Chloroplasten 435
- 14 Intrazelluläre Kompartimente und der Transport von Biomolekülen 479

XIV Inhaltsübersicht

15 Zellkommunikation: Zellen verständigen sich untereinander 517

16 Das Cytoskelett 551

17 Zellteilung 587

18 Zellzykluskontrolle und Zelltod 613

19 Gewebe 637

Glossar 681

Antworten 705

Register 775

# Inhalt

## **1 Einführung in die Zelle 1**

### **1.1 Zellen unter dem Mikroskop 1**

- 1.1.1 Die Erfindung des Lichtmikroskops führte zur Entdeckung von Zellen 2
- 1.1.2 Zellen, Organellen und sogar Moleküle werden im Mikroskop sichtbar 3

### **1.2 Die Eukaryontenzelle 9**

- 1.2.1 Der Zellkern ist der Informationsspeicher der Zelle 10
- 1.2.2 Mitochondrien erzeugen aus der Nahrung die Energie für die Zelle 11
- 1.2.3 Chloroplasten gewinnen Energie aus dem Sonnenlicht 13
- 1.2.4 Innere Membranen schaffen intrazelluläre Kompartimente mit unterschiedlichen Funktionen 14
- 1.2.5 Das Cytosol ist ein konzentriertes wäßriges Gel aus großen und kleinen Molekülen 16
- 1.2.6 Das Cytoskelett ist für die Bewegungen der Zelle verantwortlich 17

### **1.3 Einheit und Vielfalt von Zellen 18**

- 1.3.1 Zellen variieren beträchtlich in Erscheinung und Funktion 20
- 1.3.2 Die Biochemie aller lebenden Zellen ist sehr ähnlich 22
- 1.3.3 Alle heutigen Zellen stammen vermutlich von derselben Urzelle ab 22
- 1.3.4 Bakterien sind die kleinsten und einfachsten Zellen 24
- 1.3.5 *E. coli* wurde zum bevorzugten Studienobjekt der Molekularbiologen 26

- 1.3.6 *Giardia* könnte eine Zwischenstufe der Evolution auf dem Weg zur Eukaryontenzelle sein 26
- 1.3.7 Bierhefe ist eine einfache Eukaryontenzelle 28
- 1.3.8 Die Protozoen: Einzeller können groß und komplex sein und grimmig aussehen 28
- 1.3.9 *Arabidopsis* wurde unter 300 000 Spezies als Modellpflanze ausgewählt 30
- 1.3.10 Die Welt der Tiere wird durch eine Fliege, einen Wurm, eine Maus und *Homo sapiens* repräsentiert 30
- 1.3.11 Zellen desselben vielzelligen Organismus können total verschieden sein 33
- Zusammenfassung* 36

## **2 Die chemischen Bestandteile der Zelle 39**

- 2.1 Chemische Bindungen 39**
- 2.1.1 Zellen bestehen aus relativ wenigen verschiedenen Atomen 40
- 2.1.2 Die Elektronen der äußersten Hülle bestimmen die Reaktionen zwischen Atomen 42
- 2.1.3 Ionische Bindungen entstehen durch Gewinn und Verlust von Elektronen 44
- 2.1.4 Kovalente Bindungen entstehen durch gemeinsame Nutzung von Elektronen 46
- 2.1.5 Es gibt verschiedene Arten kovalenter Bindungen 48
- 2.1.6 Die Zelle besteht zum überwiegenden Teil aus Wasser 49
- 2.1.7 Einige polare Moleküle bilden in Wasser Säuren und Basen 54

## **XVI Inhalt**

### **2.2 Kleine Moleküle in Zellen 55**

- 2.2.1 Eine Zelle entsteht aus Kohlenstoffverbindungen 55
- 2.2.2 Zellen enthalten vier Grundtypen kleiner organischer Moleküle 56
- 2.2.3 Zucker sind Nährstoffe der Zellen und Bausteine der Polysaccharide 57
- 2.2.4 Fettsäuren sind Bestandteile der Zellmembranen 59
- 2.2.5 Aminosäuren sind die Bausteine der Proteine 64
- 2.2.6 Nucleotide sind die Bausteine von DNA und RNA 65
- 2.2.7 Die Untereinheiten der Makromoleküle sind in einer bestimmten Reihenfolge angeordnet 71
- 2.2.8 Nichtkovalente Bindungen bestimmen die präzise Gestalt eines Makromoleküls 73
- 2.2.9 Nichtkovalente Bindungen ermöglichen es den Makromolekülen, andere Moleküle spezifisch zu binden 76
- Zusammenfassung 78*

## **3 Energie, Katalyse und Biosynthese 81**

### **3.1 Katalyse und wie Zellen Energie nutzen 83**

- 3.1.1 Biologische Ordnung wird durch die Freisetzung von Wärme aus Zellen ermöglicht 83
- 3.1.2 Photosynthetisierende Organismen verwenden Sonnenlicht zur Herstellung von organischen Molekülen 86
- 3.1.3 Zellen gewinnen Energie aus der Oxidation organischer Moleküle 88
- 3.1.4 Oxidation und Reduktion erfolgen durch die Übertragung von Elektronen 89
- 3.1.5 Enzyme erniedrigen die Aktivierungsenergie von chemischen Reaktionen 90
- 3.1.6 Wie sich Enzyme und Substrate finden: Die Bedeutung der schnellen Diffusion 93
- 3.1.7 Die Veränderung der Freien Energie einer Reaktion bestimmt, ob sie stattfindet oder nicht 94
- 3.1.8 Die Konzentration der Reaktanten beeinflusst  $\Delta G$  95
- 3.1.9 In aufeinanderfolgenden Reaktionen sind die  $\Delta G^\circ$ -Werte additiv 99

### **3.2 Aktivierte Trägermoleküle und Biosynthese 100**

- 3.2.1 Die Bildung eines aktivierten Trägermoleküls ist an eine energetisch günstige Reaktion gekoppelt 101
- 3.2.2 ATP wird am häufigsten als aktiviertes Trägermolekül verwendet 102
- 3.2.3 Die im ATP gespeicherte Energie wird oft in der Biosynthese verwendet 103
- 3.2.4 NADH und NADPH sind wichtige Trägermoleküle für Elektronen 105

- 3.2.5 Es gibt noch viele andere aktivierte Trägermoleküle in Zellen 106
- 3.2.6 Die Synthese der biologischen Polymere benötigt Energie 108

*Zusammenfassung 111*

## **4 Wie Zellen Nahrung in Energie verwandeln 115**

### **4.1 Der Abbau von Zuckern und Fetten 116**

- 4.1.1 Die Produktion von ATP erfolgt durch einen dreistufigen Abbau von Nahrungsmolekülen 116
- 4.1.2 Glykolyse ist ein bedeutender ATP-erzeugender Reaktionsweg 119
- 4.1.3 Bei der Gärung wird ATP in Abwesenheit von Sauerstoff gebildet 119
- 4.1.4 Am Beispiel der Glykolyse läßt sich zeigen, wie Enzyme Oxidation und Energiespeicherung koppeln 121
- 4.1.5 In den Mitochondrien werden Zucker und Fette zu Acetyl-CoA abgebaut 127
- 4.1.6 Im Zitronensäurezyklus entsteht NADH durch Oxidation von Acetylgruppen zu CO<sub>2</sub> 129
- 4.1.7 Beim Elektronentransport wird das meiste ATP der Zelle produziert 131

### **4.2 Speicherung und Nutzung der Nahrung 134**

- 4.2.1 Organismen speichern Nahrungsmoleküle in besonderen Vorratskammern 134
- 4.2.2 Viele biosynthetische Reaktionen beginnen mit der Glykolyse oder dem Zitronensäurezyklus 137
- 4.2.3 Die Zelle besitzt einen organisierten und regulierten Stoffwechsel 138

*Zusammenfassung 139*

## **5 Proteine – Struktur und Funktion 143**

### **5.1 Die Gestalt und Struktur von Proteinen 144**

- 5.1.1 Die Form eines Proteinmoleküls wird durch seine Aminosäuresequenz bestimmt 146
- 5.1.2 Proteine falten in eine Konformation, die einem Energieminimum entspricht 149
- 5.1.3 Proteine kommen in einer Vielzahl komplizierter Formen vor 150
- 5.1.4  $\alpha$ -Helix und  $\beta$ -Faltblatt sind häufig vorkommende Faltungsmuster 151
- 5.1.5 Proteine haben mehrere Organisationsebenen 156

- 5.1.6 Nur wenige der vielen möglichen Polypeptidketten sind überhaupt sinnvoll 158
- 5.1.7 Proteine werden in Familien eingeteilt 158
- 5.1.8 Größere Proteinmoleküle bestehen häufig aus mehr als einer Polypeptidkette 159
- 5.1.9 Proteine können zu Filamenten, Schichten oder Kugeln assemblieren 162
- 5.1.10 Die Helix ist ein weitverbreitetes Faltungsmotiv in biologischen Strukturen 163
- 5.1.11 Manche Arten von Proteinen haben eine langgestreckte fibröse Gestalt 164
- 5.1.12 Extrazelluläre Proteine werden häufig durch kovalente Quervernetzung stabilisiert 165
  
- 5.2 Wie Proteine arbeiten 166**
- 5.2.1 Proteine binden andere Moleküle 166
- 5.2.2 Die Bindungsstellen von Antikörpern sind besonders vielseitig 168
- 5.2.3 Die Gleichgewichtskonstante ist ein Maß für die Bindungsstärke 169
- 5.2.4 Enzyme sind starke und hochspezifische Katalysatoren 179
- 5.2.5 Lysozym illustriert die Arbeit eines Enzyms 180
- 5.2.6  $V_{\max}$  und  $K_M$  sind ein Maß für die Enzymleistung 183
- 5.2.7 Fest gebundene kleine Moleküle verleihen Proteinen zusätzliche Funktionen 183
- 5.2.8 Die katalytische Aktivität von Enzymen wird reguliert 185
- 5.2.9 Allosterische Enzyme haben zwei Bindungsstellen, die miteinander wechselwirken 185
- 5.2.10 Proteinphosphorylierung kann Konformationsänderungen bewirken 188
- 5.2.11 GTP-bindende Proteine können drastische Konformationsänderungen eingehen 189
- 5.2.12 Motorproteine erzeugen große Bewegungen in Zellen 189
- 5.2.13 Proteine bilden oft große Komplexe, die als Proteinmaschinen wirken 191
  
- Zusammenfassung 193*

## **6 DNA 197**

- 6.1 Struktur und Funktion von DNA 198**
- 6.1.1 Gene bestehen aus DNA 199
- 6.1.2 Ein DNA-Molekül besteht aus zwei komplementären Nucleotidsträngen 199
- 6.1.3 Vererbung basiert auf der Struktur von DNA 202
  
- 6.2 DNA-Replikation 203**
- 6.2.1 Die DNA-Synthese beginnt am Replikationsursprung 204

- 6.2.2 Die Synthese neuer DNA erfolgt an den Replikationsgabeln 205
- 6.2.3 Die Replikationsgabeln sind asymmetrisch 206
- 6.2.4 Die DNA-Polymerase korrigiert sich selbst 208
- 6.2.5 Kurze RNA-Stücke dienen als Primer für die DNA-Synthese 210
- 6.2.6 Die Proteine der Replikationsgabel arbeiten in Form einer Replikationsmaschine zusammen 211

**6.3 DNA-Reparatur 212**

- 6.3.1 Veränderungen in der DNA sind die Ursache von Mutationen 213
- 6.3.2 Ein DNA-Fehlpaarungs-Korrektursystem entfernt Replikationsfehler, die von der Replikationsmaschine verursacht wurden 214
- 6.3.3 DNA unterliegt dauernden Beschädigungen in der Zelle 216
- 6.3.4 Die Stabilität der Gene ist von der DNA-Reparatur abhängig 218
- 6.3.5 Die hohe Genauigkeit, mit der DNA bewahrt wird, bedeutet, daß eng verwandte Spezies Proteine mit sehr ähnlichen Sequenzen haben 219

*Zusammenfassung* 220

**7 Von DNA zum Protein 225**

**7.1 Von DNA zu RNA 226**

- 7.1.1 DNA-Teilbereiche werden in RNA umgeschrieben 227
- 7.1.2 Die Transkription erzeugt RNA, die zu einem DNA-Strang komplementär ist 228
- 7.1.3 In der Zelle gibt es verschiedene RNA-Arten 230
- 7.1.4 Signale in der DNA teilen der RNA-Polymerase mit, wo sie starten und aufhören soll 230
- 7.1.5 Eukaryontische RNAs werden im Zellkern bearbeitet 233
- 7.1.6 Eukaryontische Gene sind von nichtkodierenden Bereichen unterbrochen 234
- 7.1.7 Introns werden durch RNA-Spleißen entfernt 235
- 7.1.8 mRNA-Moleküle werden letztendlich von der Zelle wieder abgebaut 238
- 7.1.9 Die ersten Zellen hatten vermutlich Introns in ihren Genen 238

**7.2 Von RNA zum Protein 239**

- 7.2.1 Eine mRNA-Sequenz wird in Einheiten von drei Nucleotiden entschlüsselt 240
- 7.2.2 tRNA-Moleküle verbinden Aminosäuren mit den Codons der mRNA 241
- 7.2.3 Spezifische Enzyme koppeln tRNAs an die richtigen Aminosäuren 242
- 7.2.4 Die Nachricht der RNA wird am Ribosom entschlüsselt 243
- 7.2.5 Codons in der mRNA signalisieren, wo die Proteinsynthese starten und enden soll 246

## **XVIII Inhalt**

- 7.2.6 Proteine werden an Polyribosomen hergestellt 248
- 7.2.7 Durch sorgfältig kontrollierten Proteinabbau wird die Mengenregulation eines jeden Proteins in der Zelle unterstützt 249
- 7.2.8 Zwischen DNA und Protein liegen viele Schritte 250
- 7.3 RNA und der Ursprung des Lebens 250**
- 7.3.1 Einfache biologische Moleküle können unter präbiotischen Bedingungen entstehen 251
- 7.3.2 RNA kann sowohl Information speichern als auch chemische Reaktionen katalysieren 253
- 7.3.3 RNA geht DNA in der Evolution vermutlich voraus 255
- Zusammenfassung 256*

## **8 Chromosomen und Genregulation 261**

- 8.1 Die Struktur eukaryontischer Chromosomen 262**
- 8.1.1 Eukaryontische DNA ist zu Chromosomen verpackt 262
- 8.1.2 Chromosomen liegen während der Lebensdauer einer Zelle in verschiedenen Stadien vor 263
- 8.1.3 Spezielle DNA-Sequenzen sorgen für eine effiziente Replikation der Chromosomen 265
- 8.1.4 Nucleosomen sind die Grundbausteine der Chromatinstruktur 266
- 8.1.5 Chromosomale DNA ist in mehreren Stufen verpackt 268
- 8.1.6 Interphasechromosomen enthalten kondensiertes und lockeres Chromatin 270
- 8.1.7 Positionseffekte bei der Genexpression lassen Unterschiede in der Verpackung von Interphasechromosomen erkennen 271
- 8.1.8 Interphasechromosomen sind innerhalb des Zellkerns organisiert 272
- 8.2 Genregulation 274**
- 8.2.1 Eine Zelle reguliert die Expression ihrer Gene 274
- 8.2.2 Die Transkription wird von Proteinen kontrolliert, die an regulatorische DNA-Sequenzen binden 275
- 8.2.3 Repressoren schalten Gene ab, Aktivatoren schalten sie an 278
- 8.2.4 Der Beginn der eukaryontischen Gentranskription ist ein komplexer Vorgang 280
- 8.2.5 Die eukaryontische RNA-Polymerase benötigt allgemeine Transkriptionsfaktoren 281
- 8.2.6 Eukaryontische Genregulatorproteine kontrollieren Genexpression aus der Entfernung 282
- 8.2.7 Die Packung von Promotor-DNA in Nucleosomen kann die Initiation der Transkription beeinflussen 284
- 8.2.8 Eukaryontische Gene werden von mehreren Proteinen reguliert 285

- 8.2.9 Die Expression verschiedener Gene kann von einem einzigen Protein gesteuert werden 286
- 8.2.10 Durch kombinatorische Kontrolle können verschiedene Zelltypen entstehen 287
- 8.2.11 Stabile Genexpressionsmuster können an Tochterzellen weitergegeben werden 288
- 8.2.12 Die Entstehung eines ganzen Organs kann von einem einzigen Genregulatorprotein induziert werden 290
- Zusammenfassung* 292

## **9 Genetische Variation 295**

### **9.1 Genetische Variation in Bakterien 296**

- 9.1.1 Die schnelle Teilungsrate von Bakterien bedeutet, daß Mutationen in einem kurzen Zeitraum auftreten 297
- 9.1.2 Mutationen in Bakterien können über eine Veränderung der Umweltbedingungen selektioniert werden 299
- 9.1.3 Bakterien können Gene von anderen Bakterien aufnehmen 300
- 9.1.4 Bakterielle Gene können in einem Vorgang, der bakterielle Paarung genannt wird, weitergegeben werden 301
- 9.1.5 Bakterien können DNA aus ihrer Umgebung aufnehmen 303
- 9.1.6 Homologe Rekombination kann zwischen zwei DNA-Molekülen mit ähnlicher Nucleotidsequenz stattfinden 304
- 9.1.7 Bakterienviren können Gene zwischen Bakterien übertragen 307
- 9.1.8 Transponierbare Elemente schaffen genetische Vielfalt 309

### **9.2 Genetischer Austausch in eukaryontischen Genomen 310**

- 9.2.1 Familien aus verwandten Genen entstehen durch zufällige DNA-Duplikationen 312
- 9.2.2 Die Rekombination von Exons führt zu Genen, die für neue Proteine kodieren 313
- 9.2.3 Ein Großteil der DNA von vielzelligen Eukaryonten besteht aus repetitiven nichtkodierenden Sequenzen 314
- 9.2.4 Zwei Familien aus transponierbaren Elementen machen ungefähr 10 % des menschlichen Genoms aus 315
- 9.2.5 Die Evolution von Genomen wurde durch transponierbare Elemente beschleunigt 316
- 9.2.6 Viren sind gänzlich mobile genetische Elemente, die eine Zelle verlassen können 318
- 9.2.7 Retroviren drehen den normalen Fluß genetischer Information um 320
- 9.2.8 Retroviren, die Wirtsgene aufgenommen haben, können eine Zelle in eine Krebszelle verwandeln 322

### **9.3 Sexuelle Fortpflanzung und Neukombination von Genen 324**

- 9.3.1 Sexuelle Fortpflanzung macht Organismen in einer Umgebung, die sich auf unvorhersehbare Weise ändern kann, konkurrenzfähig 325

- 9.3.2 Sexuelle Fortpflanzung umfaßt sowohl diploide als auch haploide Zellen 325
- 9.3.3 Haploide Zellen entstehen während der Meiose aus diploiden Zellen 327
- 9.4 Meiose führt zu einer enormen genetischen Variation 329**  
*Zusammenfassung 330*

## **10 DNA-Technologie 333**

- 10.1 Wie DNA-Moleküle analysiert werden 335**
  - 10.1.1 Restriktionsendonucleasen schneiden DNA-Moleküle an bestimmten Stellen 336
  - 10.1.2 DNA-Fragmente von unterschiedlicher Größe können mit Gelelektrophorese aufgetrennt werden 338
  - 10.1.3 Die Nucleotidsequenz von DNA-Fragmenten kann bestimmt werden 339
- 10.2 Nucleinsäurehybridisierung 341**
  - 10.2.1 DNA-Hybridisierung erleichtert die pränatale Diagnose von Erbkrankheiten 342
  - 10.2.2 Nucleinsäuresequenzen lassen sich durch *In-situ*-Hybridisierung in Zellen oder Chromosomen lokalisieren 344
- 10.3 DNA-Klonierung 346**
  - 10.3.1 DNA-Ligase verbindet DNA-Fragmente zu einem rekombinanten DNA-Molekül 346
  - 10.3.2 Bakterielle Plasmide werden zur Klonierung von DNA verwendet 347
  - 10.3.3 Menschliche Gene werden durch DNA-Klonierung isoliert 348
  - 10.3.4 cDNA-Banken repräsentieren die mRNA, die von einem bestimmten Gewebe produziert wird 351
  - 10.3.5 Mit Hilfe von Hybridisierung können sogar entfernt verwandte Gene identifiziert werden 353
  - 10.3.6 Die Polymerasekettenreaktion vervielfältigt ausgewählte DNA-Sequenzen 354
- 10.4 Gentechnik 358**
  - 10.4.1 Vollkommen neuartige DNA-Moleküle können konstruiert werden 358
  - 10.4.2 Mit Hilfe klonierter DNA können große Mengen von selten vorkommenden Proteinen produziert werden 359
  - 10.4.3 RNA kann durch *In-vitro*-Transkription erzeugt werden 360
  - 10.4.4 Die Funktion eines Gens kann am besten an mutierten Organismen untersucht werden 360
  - 10.4.5 Transgene Tiere tragen gentechnisch hergestellte Gene 363  
*Zusammenfassung 365*

**11 Membranstruktur 369****11.1 Die Lipid-Doppelschicht 371**

- 11.1.1 Membranlipide bilden in Wasser Doppelschichten aus 371
- 11.1.2 Die Lipid-Doppelschicht ist eine zweidimensionale Flüssigkeit 374
- 11.1.3 Die Fluidität der Lipid-Doppelschicht hängt von ihrer Zusammensetzung ab 376
- 11.1.4 Die Lipid-Doppelschicht ist asymmetrisch 377
- 11.1.5 Die Lipidasymmetrie entsteht innerhalb der Zelle 378
- 11.1.6 Die Lipid-Doppelschicht ist für wasserlösliche Stoffe und Ionen undurchlässig 379

**11.2 Membranproteine 380**

- 11.2.1 Membranproteine können mit der Lipid-Doppelschicht auf verschiedene Weise verbunden sein 381
  - 11.2.2 Üblicherweise durchquert die Polypeptidkette die Doppelschicht in Form einer  $\alpha$ -Helix 382
  - 11.2.3 Membranproteine lassen sich mit Hilfe von Detergentien in Lösung bringen und reinigen 384
  - 11.2.4 Bei sehr wenigen Membranproteinen ist die Struktur vollständig aufgeklärt 385
  - 11.2.5 Die Plasmamembran wird vom Zellcortex verstärkt 387
  - 11.2.6 Die Zelloberfläche ist mit Kohlenhydraten bedeckt 388
  - 11.2.7 Zellen können die Bewegung von Membranproteinen einschränken 390
- Zusammenfassung 392*

**12 Membrantransport 395****12.1 Carrierproteine und ihre Funktionen 398**

- 12.1.1 Gelöste Stoffe werden aktiv oder passiv durch die Membran transportiert 399
- 12.1.2 Der passive Transport kann durch elektrische Kräfte oder einen Konzentrationsgradienten angetrieben werden 400
- 12.1.3 Die Bewegung von gelösten Substanzen gegen ihren elektrochemischen Gradienten erfolgt mit Hilfe des aktiven Transports 402
- 12.1.4 Tierzellen benutzen die Energie aus der ATP-Hydrolyse, um  $\text{Na}^+$  aus der Zelle zu pumpen 403
- 12.1.5 Die  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -Pumpe wird durch die vorübergehende Bindung einer Phosphatgruppe angetrieben 404
- 12.1.6 Tierzellen benutzen den  $\text{Na}^+$ -Gradienten zur aktiven Aufnahme von Nährstoffen 404
- 12.1.7 Die  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -Pumpe sorgt für die Erhaltung des osmotischen Gleichgewichts in Tierzellen 408
- 12.1.8  $\text{Ca}^{2+}$ -Pumpen sorgen für eine niedrige intrazelluläre  $\text{Ca}^{2+}$ -Konzentration 409

## **XX Inhalt**

12.1.9 Bei Pflanzen, Pilzen und Bakterien dienen  $H^+$ -Gradienten als Antriebskraft für den Membrantransport 410

### **12.2 Ionenkanäle und das Membranpotential 412**

12.2.1 Ionenkanäle werden reguliert und sind für bestimmte Ionen selektiv 412

12.2.2 Ionenkanäle pendeln zufällig zwischen offenen und geschlossenen Zuständen 414

12.2.3 Spannungsregulierte Ionenkanäle reagieren auf das Membranpotential 416

12.2.4 Das Membranpotential wird von der Membranpermeabilität für bestimmte Ionen beeinflusst 418

### **12.3 Ionenkanäle und Signalweiterleitung in Nervenzellen 421**

12.3.1 Aktionspotentiale sind für die schnelle Kommunikation über weite Entfernungen zuständig 422

12.3.2 Aktionspotentiale werden in der Regel durch spannungsregulierte  $Na^+$ -Kanäle erzeugt 423

12.3.3 Spannungsregulierte  $Ca^{2+}$ -Kanäle wandeln an der Nervenendigungen elektrische Signale in chemische Signale um 426

12.3.4 Transmitterregulierte Kanäle in den Zielzellen wandeln die chemischen Signale wieder in elektrische Signale um 427

12.3.5 Neuronen erhalten sowohl erregende als auch hemmende Signale 428

12.3.6 Synaptische Verknüpfungen ermöglichen das Denken, Handeln und Erinnern 430

*Zusammenfassung* 432

## **13 Energieumwandlung in Mitochondrien und Chloroplasten 435**

### **13.1 Mitochondrien und oxidative Phosphorylierung 439**

13.1.1 Mitochondrien enthalten zwei membranumhüllte Kompartimente 439

13.1.2 Im Zitronensäurezyklus werden energiereiche Elektronen gebildet 441

13.1.3 Die Elektronen werden entlang einer Kette aus Proteinen in der mitochondrialen Innenmembran übertragen 443

13.1.4 Der Elektronentransport erzeugt einen Protonengradient über die Membran 444

13.1.5 Der Protonengradient treibt die ATP-Synthese 446

13.1.6 Der gekoppelte Transport durch die innere mitochondriale Membran wird durch den elektrochemischen Protonengradient angetrieben 448

13.1.7 Protonengradienten produzieren die Hauptmenge an ATP in der Zelle 449

13.1.8 Die schnelle Umwandlung von ADP in ATP in den Mitochondrien hält in den Zellen ein hohes ATP:ADP-Verhältnis aufrecht 450

- 13.2 Elektronentransportketten und das Pumpen von Protonen 451**
- 13.2.1 Elektronentransport bewegt bereitwillig Protonen 451
- 13.2.2 Das Redoxpotential ist ein Maß für Elektronenaffinitäten 452
- 13.2.3 Der Elektronentransfer setzt große Energiemengen frei 453
- 13.2.4 Proteine mit stabil gebundenen Metallatomen sind vielseitige Elektronencarrier 455
- 13.2.5 Die drei Atmungsenzymkomplexe pumpen Protonen durch die Membran 457
- 13.2.6 Die Zellatmung hat einen erstaunlich hohen Wirkungsgrad 460
- 13.3 Chloroplasten und Photosynthese 460**
- 13.3.1 Chloroplasten ähneln den Mitochondrien, besitzen aber ein zusätzliches Kompartiment 461
- 13.3.2 Chloroplasten fangen Energie vom Sonnenlicht ein und verwenden sie zur Fixierung von Kohlenstoff 463
- 13.3.3 Angeregte Chlorophyllmoleküle lenken die Energie in ein Reaktionszentrum 463
- 13.3.4 Lichtenergie treibt die Synthese von ATP und NADPH an 465
- 13.3.5 Ribulosebisphosphat-Carboxylase katalysiert die Fixierung von Kohlenstoff 467
- 13.3.6 Die Fixierung von Kohlenstoff in den Chloroplasten erzeugt Saccharose und Stärke 469
- 13.3.7 Die genetischen Systeme der Mitochondrien und Chloroplasten sind Zeugnisse ihrer prokaryontischen Abstammung 469
- 13.4 Unsere einzelligen Vorfahren 471**
- 13.4.1 RNA-Sequenzen enthüllen die evolutionäre Vergangenheit 471
- 13.4.2 Die urzeitlichen Zellen entstanden wahrscheinlich in einem heißen Lebensraum 472
- 13.4.3 *Methanococcus* lebt in völliger Dunkelheit und ernährt sich ausschließlich von anorganischen Substanzen 473
- Zusammenfassung 475*

## **14 Intrazelluläre Kompartimente und der Transport von Biomolekülen 479**

- 14.1 Membranumschlossene Organellen 480**
- 14.1.1 Alle Eukaryontenzellen besitzen eine Basisausrüstung an membranumschlossenen Organellen 481
- 14.1.2 Membranumschlossene Organellen sind auf verschiedenen Evolutionswegen entstanden 483
- 14.2 Proteine müssen sortiert werden 485**
- 14.2.1 Drei verschiedene Mechanismen erlauben den Proteinimport in Organellen 486
- 14.2.2 Signalpeptide lenken Proteine zum richtigen Kompartiment 487
- 14.2.3 Durch die Kernporen können Proteine in den Kern eindringen 488

- 14.2.4 Proteine gelangen im ungefalteten Zustand in Mitochondrien und Chloroplasten 490
- 14.2.5 Noch während der Synthese ihrer Polypeptidkette gelangen Proteine ins endoplasmatische Reticulum 491
- 14.2.6 Lösliche Proteine werden ins ER-Lumen entlassen 493
- 14.2.7 Start- und Stoppsignale bestimmen die Anordnung eines Transmembranproteins in der Lipid-Doppelschicht 493
  
- 14.3 Vesikulärer Transport 495**
- 14.3.1 Transportvesikeln befördern lösliche Proteine und Membransegmente zwischen den Kompartimenten. 496
- 14.3.2 Die Bildung der Vesikelknospen wird durch Kräfte angetrieben, die bei der Zusammenlagerung der Proteinhülle entstehen 497
- 14.3.3 Die Spezifität des Vesikelandockens ist abhängig von Proteinen, die SNAREs genannt werden 499
  
- 14.4 Sekretorische (biosynthetische) Transportwege: Exocytose 501**
- 14.4.1 Die meisten Proteine werden im ER kovalent modifiziert 501
- 14.4.2 Beim Austritt aus dem ER findet eine Qualitätskontrolle für Proteine statt 502
- 14.4.3 Im Golgi-Apparat finden zusätzliche Modifikation und Sortierung statt 503
- 14.4.4 Sekretorische Proteine werden von der Zelle durch Exocytose nach außen abgegeben 505
  
- 14.5 Endocytose 506**
- 14.5.1 Spezialisierte phagozytierende Zellen können sich große Partikel einverleiben 507
- 14.5.2 Flüssigkeit und Makromoleküle werden durch Pinocytose aufgenommen 508
- 14.5.3 Rezeptorvermittelte Endocytose ermöglicht den spezifischen Zugang zur tierischen Zelle 508
- 14.5.4 Durch Endocytose aufgenommene Makromoleküle werden in den Endosomen sortiert 510
- 14.5.5 Zelluläre Verdauungsvorgänge finden hauptsächlich in den Lysosomen statt 511
- Zusammenfassung 512*

## **15 Zellkommunikation: Zellen verständigen sich untereinander 517**

- 15.1 Allgemeine Prinzipien der zellulären Signalübertragung 518**
- 15.1.1 Signale können über kurze oder weite Distanzen wirken 519
- 15.1.2 Jede Zelle antwortet auf eine bestimmte Kombination von Signalen 521
- 15.1.3 Rezeptoren übermitteln Signale auf intrazellulären Signalwegen 523

- 15.1.4 Einige Signalmoleküle können die Plasmamembran durchqueren 524
- 15.1.5 Stickstoffmonoxid kann in die Zelle eindringen und Enzyme durch direkte Bindung aktivieren 526
- 15.1.6 Die Zelle besitzt drei Hauptklassen an Oberflächenrezeptoren 527
- 15.1.7 Ionenkanalgekoppelte Rezeptoren verwandeln chemische Signale in elektrische 529
- 15.1.8 Intrazelluläre Signalkaskaden wirken wie eine Serie molekularer Schalter 529
  
- 15.2 Signalübertragung durch G-proteingekoppelte Rezeptoren 530**
- 15.2.1 Die Stimulierung von G-proteingekoppelten Rezeptoren aktiviert G-Proteinuntereinheiten 531
- 15.2.2 Einige G-Proteine regulieren Ionenkanäle 533
- 15.2.3 Einige G-Proteine aktivieren membrangebundene Enzyme 534
- 15.2.4 Cyclisches AMP kann Enzyme aktivieren und Gene anschalten 535
- 15.2.5 Die Signalübertragung durch Phospholipase C führt zum Anstieg des intrazellulären  $\text{Ca}^{2+}$  538
- 15.2.6 Ein  $\text{Ca}^{2+}$ -Signal löst viele biologische Prozesse aus 539
- 15.2.7 Intrazelluläre Signalkaskaden können eine erstaunliche Geschwindigkeit, Empfindlichkeit und Anpassungsfähigkeit (Adaptation) erreichen, wie das Beispiel des Photorezeptors im Auge zeigt 540
  
- 15.3 Signalübertragung durch enzymgekoppelte Rezeptoren 542**
- 15.3.1 Aktivierte Rezeptortyrosinkinasen versammeln um sich einen Komplex aus intrazellulären Signalmolekülen 543
- 15.3.2 Rezeptortyrosinkinasen aktivieren das GTP-bindende Ras-Protein 544
- 15.3.3 Proteinkinase-Netzwerke integrieren Information zur Kontrolle des komplexen Zellverhaltens 546
- Zusammenfassung 548*

## **16 Das Cytoskelett 551**

- 16.1 Intermediärfilamente 553**
- 16.1.1 Die Intermediärfilamente sind widerstandsfähig und haltbar 553
- 16.1.2 Intermediärfilamente machen die Zellen gegenüber mechanischer Beanspruchung widerstandsfähig 555
  
- 16.2 Mikrotubuli 557**
- 16.2.1 Mikrotubuli bestehen aus hohlen Röhren, die an den Enden unterschiedlich aufgebaut sind 557
- 16.2.2 Bei der Instanhaltung der Mikrotubuli halten sich Polymerisation und Depolymerisation die Waage 559
- 16.2.3 In Tierzellen ist das Centrosom das wichtigste Organisationszentrum der Mikrotubuli 559

## **XXII Inhalt**

- 16.2.4 Wachsende Mikrotubuli zeigen eine dynamische Instabilität 561
- 16.2.5 Die Mikrotubuli organisieren das Innere der Zelle 563
- 16.2.6 Motorproteine treiben den intrazellulären Transport an 564
- 16.2.7 Die Organellen wandern an den Mikrotubuli entlang 566
- 16.2.8 Cilien und Flagellen enthalten stabile Mikrotubuli, die mit Hilfe von Dynein verschoben werden 567
- 16.3 Actinfilamente 569**
  - 16.3.1 Actinfilamente sind dünn und beweglich 570
  - 16.3.2 Die Polymerisation von Actin und Tubulin erfolgt über einen ähnlichen Mechanismus 570
  - 16.3.3 Viele Proteine binden an Actin und verändern seine Eigenschaften 572
  - 16.3.4 In den meisten eukaryontischen Zellen befindet sich unterhalb der Plasmamembran ein actinreicher Cortex 573
  - 16.3.5 Die Kriechbewegung der Zelle ist von Actin abhängig 574
  - 16.3.6 Actin bindet an Myosin, um kontraktile Strukturen zu bilden 576
  - 16.3.7 Bei der Muskelkontraktion gleiten Actin- und Myosinfilamente aneinander vorbei 578
  - 16.3.8 Die Muskelkontraktion wird durch eine plötzlich Erhöhung der  $\text{Ca}^{2+}$ -Konzentration ausgelöst 581
  - Zusammenfassung* 583
- 17 Zellteilung 587**
  - 17.1 Der Zellzyklus im Überblick 589**
    - 17.1.1 Der eukaryontische Zellzyklus wird in vier Phasen eingeteilt 590
    - 17.1.2 Das Cytoskelett ist sowohl an der Mitose als auch an der Cytokinese beteiligt 591
    - 17.1.3 Einige Organellen zerfallen in der Mitose 592
  - 17.2 Mitose 592**
    - 17.2.1 Der Aufbau der Mitosespindel beginnt in der Prophase 593
    - 17.2.2 In der Prometaphase heften sich die Chromosomen an die Mitosespindel 596
    - 17.2.3 In der Metaphase ordnen sich die Chromosomen am Äquator der Spindel an 598
    - 17.2.4 In der Anaphase trennen sich die Tochterchromosomen 599
    - 17.2.5 In der Telophase wird wieder eine Kernhülle gebildet 600
  - 17.3 Cytokinese 601**
    - 17.3.1 Die Mitosespindel bestimmt die Teilungsebene bei der Spaltung des Cytoplasmas 601
    - 17.3.2 Der kontraktile Ring in Tierzellen besteht aus Actin und Myosin 602

17.3.3 Bei der Cytokinese in Pflanzenzellen wird eine neue Zellwand gebildet 603

## **17.4 Meiose 604**

17.4.1 In der Meiose trennen sich die homologen Chromosomen 605

17.4.2 Die Meiose besteht aus zwei statt nur aus einer Zellteilung 606  
*Zusammenfassung 633*

# **18 Zellzykluskontrolle und Zelltod 613**

## **18.1 Das Zellzykluskontrollsystem 614**

18.1.1 Die wesentlichen Vorgänge beim Zellzyklus werden durch ein zentrales Kontrollsystem ausgelöst 614

18.1.2 Zyklisch aktivierte Proteinkinasen bilden die Grundlage des Zellzykluskontrollsystems 616

18.1.3 MPF ist ein Cyclin-Cdk-Komplex, der den Eintritt in die M-Phase kontrolliert 617

18.1.4 Bei der Regulation der cyclinabhängigen Proteinkinasen wird Cyclin zunächst akkumuliert und später abgebaut 619

18.1.5 Die Aktivität der Cdks werden außerdem über Phosphorylierung und Dephosphorylierung reguliert 621

18.1.6 Verschiedene Cyclin-Cdk-Komplexe lösen im Zellzyklus verschiedene Schritte aus 621

18.1.7 Der Zellzyklus kann in der G<sub>1</sub>-Phase durch Cdk-Inhibitorproteine angehalten werden 622

18.1.8 Die Zellen können ihr Kontrollsystem außer Kraft setzen und sich vom Zellzyklus zurückziehen 624

## **18.2 Die Kontrolle der Zellzahl bei vielzelligen Organismen 624**

18.2.1 Die Zellproliferation hängt von Signalen ab, die von anderen Zellen ausgesendet werden 625

18.2.2 Tierzellen können sich nicht beliebig oft teilen 627

18.2.3 Zellen benötigen Signale von anderen Zellen, um dem programmierten Zelltod zu entgehen 628

18.2.4 Am programmierten Zelltod ist eine intrazelluläre proteolytische Kaskade beteiligt 629

18.2.5 Bei Krebszellen wird die Vermehrung und das Überleben der Zelle nicht mehr kontrolliert 630

*Zusammenfassung 633*

# **19 Gewebe 637**

## **19.1 Extrazelluläre Matrix und Bindegewebe 638**

19.1.1 Pflanzenzellen besitzen harte Außenwände 639

19.1.2 Cellulosefasern geben der Pflanzenzellwand ihre Zugfestigkeit 640

- 19.1.3 Tierisches Bindegewebe besteht hauptsächlich aus extrazellulärer Matrix 641
- 19.1.4 Kollagen verleiht dem tierischen Bindegewebe Zugfestigkeit 643
- 19.1.5 Zellen können das Kollagen, das sie ausscheiden, organisieren 646
- 19.1.6 Integrine koppeln die Matrix außerhalb der Zelle an das in der Zelle liegende Cytoskelett 648
- 19.1.7 Polysaccharid-Protein-Gele füllen Zwischenräume und widerstehen Druckkräften 649
  
- 19.2 Epithelgewebe und Zell-Zell-Verbindungen 650**
- 19.2.1 Epithelgewebe sind polarisiert und ruhen auf einer Basallamina 651
- 19.2.2 tight junctions versiegeln die Zellen im Epithelium seitlich und trennen die apikalen und basalen Zelloberflächen der Epithelschicht 653
- 19.2.3 Cytoskelettverknüpfte Verbindungen koppeln Zellen dauerhaft aneinander und an die Basallamina 654
- 19.2.4 gap junctions ermöglichen Ionen und kleinen Molekülen den Durchgang von Zelle zu Zelle 658
  
- 19.3 Erhaltung und Erneuerung von Geweben und ihre Zerstörung durch Krebs 659**
- 19.3.1 Verschiedene Gewebe werden mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten erneuert 661
- 19.3.2 Stammzellen erzeugen ständig differenzierte Nachkommenzellen 662
- 19.3.3 Mutationen in einer einzelnen sich teilenden Zelle können sie und ihre Nachkommen dazu veranlassen, gegen die normalen Kontrollregeln zu verstoßen 665

- 19.3.4 Krebs ist eine Folge von Mutation und natürlicher Auslese innerhalb der Zellpopulationen, die den Körper bilden 665
- 19.3.5 Krebs erfordert eine Anhäufung von Mutationen 667
- 19.4 Entwicklung 668**
- 19.4.1 Programmierte Zellbewegungen schaffen den Bauplan des Tieres 669
- 19.4.2 Zellen aktivieren je nach ihrer Lage und Vorgeschichte verschiedene Gruppen von Genen 671
- 19.4.3 Diffusionsfähige Signale können Zellen mit Standortinformation ausstatten 672
- 19.4.4 Untersuchungen an *Drosophila* waren der Schlüssel zum Verständnis der Entwicklung bei den Wirbeltieren 674
- 19.4.5 Im gesamten Tierreich werden ähnliche Gene verwendet, damit Zellen eine interne Notiz von ihrer Position haben 675
- Zusammenfassung* 677

**Glossar 681**

**Antworten 705**

**Register 775**