

Inhaltsverzeichnis

Vorwort XXIII

Einleitung 1

- 1 Eine Einführung in das Studium der Biophysik** 3
 - 1.1 Woher kommt und wozu treiben wir Biophysik 3
 - 1.2 Eine kurze Geschichte der Biologischen Physik 6
 - 1.3 Leben als Zusammenspiel von Genetik und Physik 11
 - 1.3.1 Die Erfindung der molekularen Elektronenspeicher 12
 - 1.3.2 Selbstorganisation smarterer Moleküle durch formabhängige zwischenmolekulare Kräfte 13
 - 1.3.3 Der Muskel als Musterbeispiel der hierarchischen Struktur biologischer Materie 14
 - 1.3.4 Biomineralisierung als Prototyp der Selbstorganisation biologischer Materie 15
 - 1.3.5 Skalengesetze der Physik als Konstruktionsprinzip 16
 - 1.3.6 Die Natur als Konstrukteur 17
 - 1.4 Literatur 20

Einführung in die Zellbiophysik 21

- 2 Die Zelle** 23
 - 2.1 Die Zelle als dicht gepacktes, kolloidales System aus funktionellen Untereinheiten 23
 - 2.2 Die funktionellen Kompartimente (Organellen) der Zelle 27
 - 2.3 Wie neue Zellen entstehen 32
 - 2.4 Die Zellteilung 34
 - 2.5 Literatur 36
 - 2.6 Weiterführende Literatur 36
- 3 Einführung in die Thermodynamik** 37
 - 3.1 Phänomenologische Thermodynamik 38

3.1.1	Thermodynamische Potenziale	42
3.1.2	Thermodynamische Gleichgewichte	46
3.2	Statistischer Zugang zur Wärmelehre	50
3.2.1	Unterscheidung zwischen Mikro- und Makrozuständen	50
3.2.2	Abgeschlossene Systeme ohne Materialaustausch: die kanonische Gesamtheit	51
3.2.3	Reale Gase: die van der Waals-Gleichung	55
3.2.4	Der Entropiebegriff für Mikrozustände	57
3.2.5	Systeme mit Teilchenaustausch: die großkanonische Gesamtheit	58
3.2.6	Chemische Potenziale in verdünnten Lösungen	60
3.2.7	Der osmotische Druck	64
3.2.8	Verteilung einer Substanz zwischen zwei Phasen	66
3.2.9	Chemische Reaktionen	68
3.2.10	Diffusion	70
3.3	Methode der Kreisprozesse zur Herleitung der Entropie	71
3.4	Herleitung der Zustandsgleichung eines idealen Gases im Rahmen der statistischen Mechanik	72
3.5	Herleitung der Gibbs-Duhem-Beziehung	74
3.6	Weiterführende Literatur	75
4	Biologisch essenzielle physikochemische Reaktionen	77
4.1	Das Säure/Base-Gleichgewicht	77
4.1.1	Die Stärke von Säuren und Basen: der pH-Wert wässriger Lösungen	79
4.1.2	Das Säure/Base-Gleichgewicht in Gegenwart von Salzen (Pufferwirkung)	81
4.2	Reaktionen mit Elektronentransfer (Redoxreaktionen)	84
4.2.1	Zwischenspeicherung freier Elektronen	84
4.2.2	Redoxreaktionen	85
4.2.3	Das Redoxpotenzial	85
4.2.4	Literatur	89
4.2.5	Weiterführende Literatur	89
5	Wichtige Bausteine lebender Systeme und deren Polymerisation	91
5.1	Die Aminosäuren und ihre Polymere	92
5.1.1	Die Polyamino-säuren (Proteine)	95
5.2	Die Purin- und Pyrimidinbasen	96
5.2.1	Nukleoside und Nukleotide	97
5.2.2	Polynukleotide	98
5.3	Zucker spielen eine vielfältige Rolle als Energiespeicher, Strukturelement und molekulare Erkennungsgruppe	99
5.4	Der Träger der biologischen Energie (biologisches Energiequant): ATP (Adenosin-triphosphat)	104
5.5	Die Topologie der Moleküle bestimmt die Funktion	105
5.6	Chemische Strukturformeln	105

- 5.7 Literatur 106
- 5.8 Weiterführende Literatur 106

- 6 Physikalische Eigenschaften von Proteinen 107**
 - 6.1 Grundlegendes zur Struktur der Proteine 107
 - 6.2 Physikalische Wechselwirkungen in und zwischen Proteinen 112
 - 6.2.1 Kovalente Bindungen 112
 - 6.2.2 Veränderung der Bindungswinkel 113
 - 6.2.3 Drehungen von kovalenten Bindungen 113
 - 6.2.4 Sterische Abstoßung 114
 - 6.2.5 Ramachandran-Diagramm und Geometrie der Peptid-Bindung 115
 - 6.3 Elektrostatische Wechselwirkungen 118
 - 6.3.1 Punktladungen in Dielektrika 118
 - 6.3.2 Bornsche Selbstenergie 119
 - 6.3.3 Punktladungen in Elektrolyt-Lösungen 120
 - 6.3.4 Dipolare oder van der Waals-Wechselwirkungen 126
 - 6.4 Wasserstoffbrücken-Bindungen 131
 - 6.5 Hydrophobe Wechselwirkung 133
 - 6.6 Dehydratisierungskräfte 138
 - 6.7 Depletion forces, eine durch Makromoleküle vermittelte Wechselwirkung 139
 - 6.8 Freie Volumen-Effekte in Lösungen vieler Komponenten (molecular crowding) 141
 - 6.8.1 Gelpermeationschromatografie als Bewegung in einem „gefüllten“ Volumen 143
 - 6.8.2 Chemische Reaktionen und Aktivitätskoeffizienten in Lösungen mit geringem freiem Volumen 145
 - 6.9 Visualisieren von Molekülstrukturen 148
 - 6.10 Die Theorie der skalierten Partikel – ein analytisches Modell zur Berechnung des zugänglichen Volumens in gefüllten Lösungen 149
 - 6.11 Literatur 151
 - 6.12 Weiterführende Literatur 152

- 7 Proteinfaltung, Konformations-Umwandlungen und -Fluktuationen 155**
 - 7.1 Proteinfaltung 155
 - 7.1.1 Der Phasenraum der Proteinfaltung 158
 - 7.1.2 Thermisch getriebene Passage über energetische Barrieren 159
 - 7.1.3 Theorie des Übergangszustands 160
 - 7.1.4 Theorie von Kramers 162
 - 7.1.5 Die Proteinfaltung wird durch lokale und nichtlokale Wechselwirkungen bestimmt 167
 - 7.1.6 Mehrere kinetisch verknüpfte Minima im Trichter 173
 - 7.1.7 Tiefe kinetische Fallen 174
 - 7.2 Sekundärstruktur-Elemente, Faltung aufgrund lokaler Wechselwirkungen und Konformationsumwandlungen 176

7.2.1	Kooperative Konformationsumwandlungen: das Reißverschlussmodell	178
7.2.2	Schmelzen von DNA	183
7.2.3	Kooperativität von Umwandlungen im Bild eines chemischen Gleichgewichts	187
7.2.4	Kooperativität bei der Ligandenbindung: der Hill-Koeffizient	189
7.2.4.1	Kooperativität bei Ligandenbindung: das Modell von Monod, Wyman und Changeux am Beispiel des Hämoglobins	191
7.2.5	Vorhersage von Protein-Sekundärstrukturen	195
7.3	Dynamik von Biomakromolekülen	196
7.3.1	Simulation von Proteinstrukturen	196
7.3.2	Dynamik von Proteinen bei tiefen Temperaturen	203
7.4	Genauere Betrachtung der Theorie des Übergangszustands	208
7.5	Ergänzung zur Kramersschen Theorie der Reaktionsrate	212
7.6	Der Verlet-Algorithmus zur Integration der Zeitschritte in klassischen Molekulardynamik-Simulationen	213
7.7	Literatur	214
7.8	Weiterführende Literatur	215
8	Molekulare Erkennung	219
8.1	Das Konzept der spezifischen Bindung	219
8.1.1	Strategien zur Erzielung hoher Spezifität	221
8.1.2	Beispiele für spezifische Bindungen	223
8.2	Mechanisches Brechen spezifischer Bindungen	227
8.2.1	Exkurs über die mechanische Stabilität der Proteinfaltung	236
8.2.2	Mechanisches Brechen der Basenpaarung in DNA	240
8.3	Thermisch fluktuierende Federn: der Brownsche Oszillator	242
8.4	Literatur	250
8.5	Weiterführende Literatur	250
	Biologische Membranen	253
9	Molekulare Architektur und Funktionen biologischer Membranen	255
9.1	Weshalb sollen sich Physiker für biologische Membranen interessieren?	255
9.2	Mikroanatomie biologischer Verbundmembranen: Erythrozyten als Paradigma	257
9.3	Molekulare Architektur biologischer Membranen	261
9.3.1	Membranen als Multikomponenten-Lipidlegierungen: das Lipidom	261
9.3.1.1	Über die Verteilung der Lipide zwischen den Kompartimenten: ein erster Weg zur Spezialisierung der Membranen	263
9.3.1.2	Die vier Hauptklassen der Membranproteine: ein Überblick	266
9.4	Aufbau elektrischer Potenziale durch molekulare Pumpen und Ionen-Transporter	269

- 9.4.1 Mechanismus des Ionen-Transports durch P-Typ-ATPasen 271
- 9.4.2 Zur Energetik der Pumpen 272
- 9.5 Ein kurzes Intermezzo über die Biosynthese der Membranen 273
- 9.5.1 Proteintransfer in Mitochondrien 276
- 9.6 Intrazellulärer Transport durch Vesikel schafft Ordnung in den Zellen 277
- 9.6.1 Konditionierung der Proteine: eine Aufgabe des Golgi-Apparats 279
- 9.7 Eisen-Import durch Clathrin-ummantelte Vesikel 280
- 9.8 Signalübertragung und Signalverstärkung an Membranen 282
- 9.9 Photonenempfänger der Augen funktionieren nach dem Prinzip der Hormonverstärker 284
- 9.10 Balance zwischen Universalität und Spezifität der Signal-Übertragung an Membranen 290
- 9.11 Enzymgekoppelte Hormonverstärker (Rezeptor-Tyrosinkinasen) 292
- 9.12 Literatur 294
- 9.13 Weiterführende Literatur 295

- 10 Selbstorganisation, Phasenumwandlungen und Dynamik biologischer Membranen 297**
- 10.1 Selbstorganisation und lyotroper Polymorphismus der Lipide in Wasser: einschalige Vesikel als Null-Modell biologischer Membranen 298
- 10.1.1 Der hydrophobe Effekt bestimmt die Selbstorganisation und Stabilität der Zellmembranen 301
- 10.2 Thermisch und elektrisch induzierte strukturelle Phasenumwandlungen der Membranen 302
- 10.2.1 Thermotrope Phasenumwandlung 302
- 10.2.2 Zur Kontrolle der Phasenumwandlung und deren Bedeutung für das Überleben der Zellen 306
- 10.2.3 Membranen als geladene Grenzflächen: ladungsinduzierte Phasenumwandlungen und Modifikation lokaler pH-Werte an Oberflächen 307
- 10.3 Molekular-statistisches Modell der Phasenumwandlung 310
- 10.3.1 Charakterisierung der flüssigkristallinen Ordnung 310
- 10.3.2 Theoretische Modelle der Phasenumwandlung 312
- 10.4 Hierarchie dynamische Membranprozesse 314
- 10.5 Membranen als Flüssigkeiten zwischen zwei und drei Dimensionen 316
- 10.6 Messung hydrodynamischer Radien und Reibungskoeffizienten von Membranproteinen 319
- 10.7 Die effektive Reibung durch molekulare Entbindungsprozesse 321
- 10.8 Das Freie-Volumen-Modell: die Beweglichkeit hängt von der Packungsdichte der Lipide ab 322
- 10.9 Beobachtung der molekularen Dynamik durch quasielastische Neutronenstreuung (QENS) und Fluoreszenz-Korrelations-Spektroskopie (FCS) 323

10.9.1	Die Verteilungsfunktionen molekularer Sonden bilden die gemeinsame Basis der Methoden	323
10.9.2	Quasielastische Neutronenbeugung	324
10.9.3	Fluoreszenzkorrelations-Spektroskopie FCS	328
10.9.4	Literatur	332
11	Membranen als semiflexible elastische Schalen	335
11.1	Einführung in die Grundlagen der Elastizität weicher Schalen	335
11.1.1	Methoden der Messung elastischer Konstanten	340
11.2	Formenvielfalt biologischer Schalen als Minimalflächen der elastischen Energie	342
11.3	Lokale Modulation und Stabilisierung der Formen durch Zytoskelett-Membran-Kopplung	345
11.4	Erythrozyten sind Wunderwerke der mechanischen Konstruktion	347
11.5	Membranen als statistische Flächen, Membranflackern und Ondulationskräfte	349
11.5.1	Fourier-Spektroskopie der dynamischen Rauigkeit von Vesikeln und Zellen	349
11.5.2	Konsequenzen und hilfreiche Anwendungen: entropische Spannungen und Ondulationskräfte	351
11.5.3	Die Peristenzlänge semiflexibler Membranen	355
11.5.4	Die biologische Bedeutung der Ondulationen	356
11.5.5	Literatur	357
12	Thermomechanische Prinzipien der Feinstruktur und Funktion biologischer Membranen	359
12.1	Warum sollen wir uns mit Phasendiagrammen von Lipid-Legierungen befassen?	359
12.2	Thermodynamik der Lipidmischungen	360
12.3	Selektive Lipid-Protein-Wechselwirkung und Proteinsortierung	368
12.3.1	Sortierung von Lipiden und Proteinen durch das Prinzip der Längenadaption	368
12.3.2	Durch Lipide vermittelte Protein-Protein Wechselwirkung	370
12.3.3	Entropiegetriebene Proteinaggregation	371
12.3.4	Optimierung von Membranprozessen durch das Prinzip der Längenadaption	371
12.3.5	Membran-Defekte als Modulatoren der Enzymaktivität	373
12.4	Globale Formenvielfalt durch laterale Phasentrennung und metastabile Domänenbildung	374
12.4.1	Phasentrennung führt zur Bildung metastabiler Domänen	375
12.5	Krümmungselastische Prinzipien des intrazellulären Transports	377
12.5.1	Lokale Invaginationen als Speicher und Initiatoren des Vesikeltransports	377
12.5.2	Das Problem der Vesikelabspaltung	380

- 12.6 Membranfusion als Zusammenspiel zwischen spezifischen und generischen Prozessen 381
- 12.6.1 Energetik der Porenbildung 385
- 12.7 Geometrische Konstruktion der Phasendiagramme 385
- 12.8 Literatur 388
- 12.9 Weiterführende Literatur 390

- 13 Zelladhäsion als Wechselspiel spezifischer, universeller und elastischer Kräfte 391**
- 13.1 Einleitung 391
- 13.2 Modellsysteme liefern Einblick in die Physik der Adhäsion 395
- 13.3 Zelladhäsion als Streitprozess 398
- 13.4 Die Zelladhäsion als Benetzungsübergang 399
- 13.4.1 Hebekräfte stabilisieren die Adhäsion durch Domänenwachstum 403
- 13.5 Eine Zwischenbilanz 403
- 13.5.1 Bioadhäsion und Gewebebildung 404
- 13.5.2 Adaption der Zelladhäsion 406
- 13.6 Adhäsionsdomänen sind Aktivatoren der Immunantwort 407
- 13.7 Zusammenfassung 408
- 13.8 Klassifizierung der Zellrezeptoren 409
- 13.9 Zur Stimulation der T-Lymphozyten durch Antigen präsentierende Zellen (APZ) 410
- 13.10 Literatur 411

- Biophysik der Nervenleitung 413**

- 14 Physiologie und Elektrostatik der Nervenleitung 415**
- 14.1 Das Nervensystem und Phänomenologie der Nervenleitung 416
- 14.1.1 Signalübertragung an den Synapsen durch Signalsubstanzen 419
- 14.2 Elektrostatik der Nervenleitung 421
- 14.2.1 Das elektrische Membranpotenzial: Ein Überblick 421
- 14.2.2 Wie elektrochemische Potenziale Ionenströme durch passive Membranen treiben 423
- 14.2.3 Das Plancksche Diffusionspotenzial 425
- 14.2.4 Das Donnan-Potenzial 426
- 14.2.5 Die Goldman-Gleichung des stationären Membranpotenzials (Ruhepotenzials) 427
- 14.2.6 Das stationäre Potenzial V_{ss} 429
- 14.2.7 Das Ruhepotenzial und die Strombilanz des Tintenfisch-Axons bestätigt die Goldman-Gleichung 430
- 14.2.8 Zur Strombilanz: Balance zwischen aktiven und passiven Strömen 432
- 14.2.9 Literatur 433
- 14.2.10 Weiterführende Literatur 433

15	Elektrodynamik der Nervenerregung	435
15.1	Erregung der Nervenmembran: das Aktionspotenzial	435
15.1.1	Beobachtung der Aktionspotenziale mit Fluoreszenzsonden und Transistoren	437
15.2	Der elektrische Äquivalenzkreis erregbarer Membranen	438
15.3	Fundamentale Experimente der Neurophysik	439
15.3.1	Analyse der Ionenströme durch Variation der Elektrolyt-Konzentration	439
15.3.2	Trennung der Ströme durch Anwendung von Kanal-Blockern	441
15.3.3	Wie viele Ionen fließen beim Aktionspotenzial?	441
15.3.4	Einzelkanalmessungen mit Flecken-Klemm-Technik (patch-clamp technique)	441
15.3.5	Zellen benötigen eine Erholungsphase (Refraktärphase)	443
15.3.6	Das Aktionspotenzial muss durch einen Verschiebungsstrom eingeschaltet werden	443
15.4	Die Huxley-Hodgkin-Gleichungen	444
15.5	Molekulare Mechanismen des Ionentransports durch Kationen-Kanäle	448
15.6	Der molekulare Mechanismus der Signalübertragung an den Synapsen	451
15.7	Kinetik und Statistik des Ionentransports durch Membranen	455
15.7.1	Ionentransport durch Ionophore und Antibiotika	455
15.7.2	Analyse der Kinetik der Porenbildung durch Spannungssprung-Experimente	458
15.7.3	Fourier-Spektroskopie der Stromfluktuationen	460
15.8	Ein thermodynamisches Modell elektrisch und chemisch gesteuerter kooperativer Prozesse	463
15.9	Kooperative Modelle der Nervenerregung	466
15.10	Zusammenfassung	468
15.11	Literatur	469
16	Die Signalfortpflanzung in Axonen und Axon-Modelle	471
16.1	Nervenleiter als Koaxial-Kabel mit diffusivem Signaltransport	471
16.2	Die Huxley-Hodgkin-Gleichung und die Ausbreitung aktiver Aktionspotenziale	474
16.3	Zur Beschleunigung der Signalfortpflanzung erfand die Natur die Myelinhülle	475
16.4	Das Fitzhugh-Nagumo-Modell der Nervenerregung	478
16.5	Bezug der Nervenleitung zum van der Pol-Oszillator	482
16.6	Die Nervenfaser als aktives Impuls-Übertragungssystem: ein elektrisches Modell	484
16.6.1	Realisierung des Fitzhugh-Modells durch Tunnelioden	484
16.6.2	Literatur	488

- 17 Biorhythmik durch Synchronisation selbsterregender Oszillatoren 489**
- 17.1 Kontrolle der Herzkontraktion: ein lebenswichtiges Beispiel 490
- 17.2 Abnormale Rhythmen: der Herzblock 492
- 17.3 Zellkulturen als Herz-Modell 494
- 17.4 Zur Theorie der externen Stimulation selbsterregender Oszillatoren:
Herzflimmern als Problem der Phasenstabilisierung 496
- 17.5 Zusammenfassung: Deterministisches Chaos 497
- 17.6 Periodische Erregung und Synchronisation des van der
Pol Generators 498
- 17.7 Literatur 500

- 18 Mikroanatomie und Funktion des Zytoskeletts 501**
- 18.1 Zur Struktur und Biochemie der Bausteine 501
- 18.1.1 Aktin-Filamente sind reversibel polymerisierbare Polymere 502
- 18.1.2 Mikrotubuli als lebende Nano-Röhren 504
- 18.1.3 Die Intermediär-Filamente 507
- 18.2 Der Aktin-Kortex als Vielzweckmaschine: Manipulation der
Struktur der Aktin-Netzwerke in der Zelle 508
- 18.2.1 Pseudopodienbildung: Solitäre Aktin-Polymerisationswellen
treiben die Zellbewegung an 509
- 18.2.2 Filopodien als Fühler und Beutefänger der Zellen 513
- 18.3 Aktin-Bindungsproteine als Regulatoren des Aktin-basierten
Zytoskeletts 514
- 18.4 Molekulares Modell der Pseudopodienbildung durch
„Wanderdünen-Mechanismus“ 519
- 18.5 Molekulare Modelle der Pseudopodienbildung 521
- 18.6 Externe Signale kontrollieren die Aktivität der Aktin-
Bindeproteine über biochemische Schalter 523
- 18.7 Literatur 525
- 18.8 Weiterführende Literatur 526

- 19 Molekulare Linearmotoren der Zellen 527**
- 19.1 Aktin-Polymerisation als Antriebssystem 527
- 19.2 Die Motoren der Myosin-Familie 528
- 19.3 Der molekulare Mechanismus der Krafterzeugung 530
- 19.3.1 Prozessivität und Kinetik der Motoren 532
- 19.4 Mikrotubuli-assoziierte Motoren der Kinesin- und
Dynein-Familien 533
- 19.5 Kraftspektroskopie der Myosin-Motoren mit optischen Pinzetten 535
- 19.5.1 Der Dynein-Motor hat eine Gangschaltung 538
- 19.6 Theorien der Linearmotoren 539
- 19.7 Literatur 541

20	Der Muskel: Anatomie und Phänomenologie der Funktion	543
20.1	Morphologie des Muskels: der Muskel als Anordnung parallel geschalteter Linearmotoren	543
20.2	Das Querbrücken-Modell der Muskelkontraktion	545
20.3	Thermomechanik der Muskelkontraktion: die Hill-Gleichung	546
20.4	Zur Energieversorgung und Kontrolle der Stimulation der Muskeln	550
20.4.1	Muskeln nutzen verschiedene Quellen von ATP	550
20.4.2	Ca ²⁺ -Impulse triggern die Muskelkontraktion	551
20.4.3	Literatur	553
21	Protonen-getriebene Rotationsmotoren	555
21.1	Mikroanatomie des Rotationsmotors	557
21.2	Phänomenologie des Protonen-getriebenen Motors	558
21.2.1	Experiment zur Aufklärung der Struktur des Motors	560
21.2.2	Experiment zur Messung der Drehmomente	560
21.2.3	Experiment zur Messung des Arbeitsverhältnisses	562
21.3	Molekulare Modelle des bakteriellen Rotationsmotors	563
21.4	Bakterien navigieren durch Analyse der Gradienten der Lockstoffe und besitzen die Fähigkeit zur Adaption (Chemotaxis)	564
21.5	Umschlag der Drehrichtung als Festkörperumwandlung der Flagellenwand	569
21.6	Literatur	572
22	Leben bei kleinen Reynoldszahlen: Kräftezeugung durch Flagellen und Cilien	573
22.1	Die Flagellen und Cilien der Spermien und Einzeller. Analogien der Feinstruktur	573
22.2	Das Gleitmodell der Cilien-Biegung	574
22.3	Die Bewegungsmoden der Flagellen und Cilien bestimmen die Funktion der Antriebselemente	575
22.4	Wie Bakterien und Spermien sich durchs Wasser schrauben und Cilien ihre Bewegung koordinieren	578
22.4.1	Was synchronisierte Schlagbewegungen der Cilien bewegen können	580
22.4.2	Literatur	582
23	Makromoleküle des extrazellulären Raums	583
23.1	Gewebe als Verbundmaterial aus Zellen und Makromolekülen	583
23.2	Zellulose als Schutzhülle der Pflanzenzellen	586
23.3	Der Glaskörper des Auges als lebenswichtiges Beispiel einer Gel-Sol-Koexistenz	587
23.4	Das Zytoskelet als Stabilisator lateraler Verbindungen zwischen Epithelzellen oder Endothelzellen	588
23.5	Literatur	590

- 24 Physik flexibler Makromoleküle: vom Einzelmolekül zur Lösung 591**
- 24.1 Von Gaußschen Kette zu wurmartigen Polymeren oder von universellen zu spezifischen Eigenschaften 592
- 24.2 Das Flory-Modell des ausgeschlossenen Volumens (self-avoiding-walk-Modell) 595
- 24.3 Persistenzlänge als Maß der Kettensteifigkeit semiflexibler Polymere 597
- 24.4 Charakterisierung der Struktur makromolekularer Lösungen 598
- 24.5 Eine kurze Bemerkung zu nematisch flüssigkristallinen Zuständen steifer Stäbchen 600
- 24.6 Thermodynamik makromolekularer Lösungen und Polyelektrolyte 601
- 24.7 Phasentrennung in Polymerlösungen 604
- 24.8 Besonderheiten makromolekularer Lösungen und Anwendungen in Natur und Technik 606
- 24.8.1 Der osmotische Druck und der Dampfdruck 606
- 24.9 Modifikation der Skalengesetze und Eigenschaften durch Aufladung der Makromoleküle: die Ladungskondensation 608
- 24.10 Der elektro-osmotische Zusatzdruck von geladenen Polymeren 609
- 24.11 Der elektrostatische Beitrag zum Virialkoeffizienten geladener Makromoleküle 611
- 24.12 Häufig benutzte Bezeichnungen des Kapitels 24 611
- 24.13 Literatur 612
- 24.14 Weiterführende Literatur 612

- 25 Molekulare Dynamik und Elastizität semiflexibler Filamente 613**
- 25.1 Einzelfilamentdynamik und Elastizität semiflexibler Filamente 614
- 25.2 Messung der Biegesteifigkeit, der Rauigkeit und der Verhedderungslänge semiflexibler Filamente 615
- 25.3 Die anisotrope Federkonstante semiflexibler Filamente 617
- 25.4 Relaxationszeiten der thermischen Anregungen 618
- 25.5 Zusammenfassung 619
- 25.6 Literatur 620

- 26 Viskoelastizität homogener Netzwerke und Gele 621**
- 26.1 Das Prinzip der Viskoelastizität und was wir daraus lernen können 621
- 26.1.1 Kontinuumsmechanische Konzepte und Methoden der Rheometrie 623
- 26.1.2 Grundlagen der Relaxationsexperimente 624
- 26.1.3 Grundlagen der Impedanzspektroskopie 626
- 26.2 Konzepte und Methoden der Nanorheometrie 628
- 26.3 Viskoelastische Impedanz verschlaufter und schwach verknoteter Netzwerke des Aktins 630
- 26.4 Zusammenfassung 633

26.5	Literatur	634
26.6	Weiterführende Literatur	634
27	Physik und Funktion der Gele: Zustände zwischen Festkörper und Flüssigkeit	635
27.1	Die Elastizität homogener Gele gleicht der Gummi-Elastizität idealer Netzwerke	636
27.2	Die Gummi-Elastizität verknotteter semiflexibler Netzwerke	637
27.3	Kontrolle der Filamentsteifigkeit durch Bündelbildung	639
27.4	Gelbildung als Perkulationsprozess	640
27.5	Perkulationsübergänge des Aktin-Netzwerks	642
27.6	Nichtlineares mechanisches Verhalten und Grenzen der Stabilität der Aktin-Gele	644
27.7	Selbstorganisation des Zytoskeletts in Riesenvesikel – auf dem Weg zu mechanischen Zellmodellen	645
27.8	Stabilisierung der Pflanzen und Bäume durch Fasersysteme	646
27.9	Literatur	648
28	Zellen als Mechanosensoren	649
28.1	Das Endothelium als semipermeable Barriere und Mechanosensor	650
28.2	Hormon-induzierte Reorganisation des Aktin-Kortexes und Kontraktion der Zellen	653
28.3	Generische Mechanismen der Zytoskelett-Reorganisation durch intrazelluläre Signale	654
28.3.1	Die Aktivierung der glatten Muskulatur folgt demselben Schema	657
28.4	Spannungssensoren kontrollieren die Adhäsionsstärke der Endothelzellen	657
28.4.1	Warum benutzen Zellen verschieden schnelle Signalwege?	660
28.5	Zusammenfassung	660
28.6	Literatur	661
29	Mikromechanik der Zelle	663
29.1	Mikromechanische Methoden zur Kartierung von Deformations- oder Kraftfeldern	663
29.1.1	Methode der Kraftfeld-Kartierung	664
29.2	Messung der Zell-Substrat-Wechselwirkung durch Kraftfeld-Mikroskopie	667
29.3	Globale mechanische Stabilisierung der Zellen: ein Epilog	671
29.4	Literatur	674
	Photosynthese	677
30	Primärprozesse der Photosynthese	679
30.1	Bemerkungen zur Evolution der Photosynthese und Bioenergetik	680

- 30.2 Die zwei Prozesse der Photosynthese der Pflanzen und die Rolle der Elektronen-Zwischenspeicher 681
- 30.2.1 Die Dunkelreaktionen 683
- 30.2.2 Elektronen-Zwischenspeicher sorgen für die Stöchiometrie der photochemischen Reaktionen 683
- 30.3 Die molekulare Architektur des Photosyntheseapparats der Pflanzen und Algen 685
- 30.4 Das bakterielle Reaktionszentrum: eine zyklisch arbeitende, ATP produzierende Maschine 687
- 30.4.1 Optimierung des Lichteinfangs durch Lichtsammeler-Komplexe 688
- 30.4.2 Phänomenologie und Dynamik der Ladungstrennung in photosynthetischen Bakterien 689
- 30.4.3 Photobleich-Experimente als Werkzeuge zum Nachweis der Spezies und der Kinetik der Elementarschritte der Elektronentransfer-Kette 693
- 30.5 Aufklärung der Dynamik der Ladungsdelokalisierung mittels Femtosekunden-Spektroskopie 693
- 30.6 Simultane Bildung von Protonen-Gradienten und Wasserspaltung in Pflanzen und Algen: Ein Beweis der chemo-osmotischen-Hypothese 694
- 30.7 Experimentelle Beweise der Parallelschaltung der Photosysteme und des sukzessiven Elektronentransfers von Wasser auf P680 696
- 30.7.1 Messung der Fluoreszenz-Quantenausbeute des Protonen-Transfers 696
- 30.7.2 Nachweis der Serienschaltung der Reaktionszentren mit molekularen Voltmetern 696
- 30.7.3 Der sukzessive Elektronen-Transfer auf dem Weg zur Wasserspaltung 698
- 30.7.4 Ein einfacher Beweis des chemo-osmotischen Paradigmas 699
- 30.8 Die duale Rolle der F_1F_0 -ATPase als ATP- Synthesemaschine und Rotationsmotor 700
- 30.8.1 Ein Modell des Rotationsmotors 702
- 30.8.2 Zwei elegante Experimente 703
- 30.9 Die oxidative Phosphorylierung (Atmungskette) von der Nahrung zu NADH 704
- 30.10 Die oxidative Phosphorylierung (Atmungskette): Die Elektronentransfer-Kette der Mitochondrien 705
- 30.11 Literatur 707

- 31 Physikalische Grundlagen photobiologischer Prozesse 709**
- 31.1 Die elektronischen Zustände von π -Elektronensystemen 710
- 31.2 Quantenmechanische Grundlagen der Photophysik organischer π -Elektronensysteme 712
- 31.3 Das Molekülorbital- oder Freie-Elektronengas-Modell 714
- 31.3.1 Energiezustände linear und zyklisch konjugierter Moleküle 714

31.3.2	Singulett- und Triplettzustände	717
31.4	Photophysik angeregter Moleküle	720
31.4.1	Absorption und Emission des Lichts	720
31.4.2	Schwingungen bestimmen die Feinstruktur der Spektren: das Franck-Condon-Prinzip	723
31.4.3	Das Jablonski-Termschema der π -Elektronensysteme	727
31.4.4	Physikalische und chemische Reaktionen angeregter Moleküle	728
31.4.5	Konkurrenz zwischen radiativen und strahlungslosen Übergängen	730
31.4.6	Messung der lichtinduzierten Membranpotenziale mittels Stark-Effekt (molekulare Voltmeter)	733
31.4.7	Photophysik der Grün fluoreszierenden Proteine	734
31.5	Bandenverschiebung durch Komplex-Bildung: die Rotverschiebung des speziellen Paares	737
31.5.1	Bemerkung zur Rolle der Austausch-Wechselwirkung	739
31.6	Zur Energiewanderung im Photosyntheseapparat	739
31.6.1	Der Förster-Mechanismus im klassischen Bild	740
31.6.2	Messung des Energietransfers: ein klassisches Experiment	744
31.6.3	Der Austauschmechanismus	745
31.7	Wege und Kinetik des Elektronen-Transfers in bakteriellen Reaktionszentren	746
31.8	Zusammenfassung	751
31.9	Die Richtungscharakteristik der Atomorbitale durch Hybridisierung	753
31.10	Literatur	754
31.11	Allgemeine Literatur	755
	Biologische Membranen	757
32	Anatomie und Physiologie des Hörsinns	759
32.1	Stationen der akustischen Informationsverarbeitung	759
32.1.1	Das Mittelohr als Impedanzwandler	759
32.1.2	Die Ohrmuschel als erstes Element der Informations- verarbeitung	761
32.1.3	Das Ohr ist ein aktiver Schallsender	762
32.2	Struktur und Funktion des Innenohres	763
32.3	Zur neuronalen Organisation und Verarbeitung des Hörens	765
32.4	Über den dynamischen Bereich und die Frequenzcharakteristik des Hörsinns	766
32.5	Optimierung des Hörsinns: Resonanzüberhöhung und zweite Filterung	768
32.6	Zusammenfassung	772
32.7	Literatur	772

- 33 Mechanik und Hydrodynamik der Cochlea-Erregung:
das Békésy-Wanderwellen-Modell 773**
- 33.1 Die Experimente von George von Békésy und der Weg zur
Wanderwellen-Hypothese 773
- 33.2 Zur Theorie der Wanderwellen-Ausbreitung in der Cochlea 775
- 33.3 Zusammenfassung: Fledermäuse können mit den Ohren sehen 779
- 33.4 Literatur 780
- 34 Haarzellen als akusto-elektrische Signaltransformatoren 781**
- 34.1 Haarzellen als nichtlineare Verstärker der mechanischen
Basilarmembran-Schwingungen 781
- 34.1.1 Modell des molekularen Motors der OHZ als piezoelektrischer
Aktuator 786
- 34.1.2 Die hebelartige Verstärkung der BM-Deformation durch die OHZ 788
- 34.2 Innere Haarzellen als passive und aktive mechano-elektrische
Transformatoren 790
- 34.2.1 Zur Mikroanatomie und Funktion der inneren Haarzellen 791
- 34.2.2 Stereocilien (Stereovili) sind dynamische Strukturen erstaunlicher
Komplexität 792
- 34.3 Mikroviskoelastische Experimente entlarven Stereovili als
frequenzselektive nichtlineare Verstärker und aktive mechanische
Oszillatoren 793
- 34.3.1 Modell der aktiven Bewegung der inneren Haarzellen 798
- 34.4 Innere Haarzellen besitzen die Fähigkeit zur biphasischen Adaption
der Empfindlichkeit 799
- 34.4.1 Zwei molekulare Modelle der Adaption 800
- 34.5 Wie die Natur den Hörsinn vor Rauschen durch den Blutstrom
schützt 802
- 34.6 Zusammenfassung 803
- 34.7 Literatur 804
- Viren und DNA 807**
- 35 Physik der Viren 809**
- 35.1 Über die Biologie von Viren 810
- 35.2 Bildung kristalliner Schalen aus asymmetrischen Bausteinen: das
Konzept der Quasiäquivalenz 814
- 35.3 Die Elastizität der 2D-Proteinkristalle bestimmt die Formenvielfalt
und Stabilität der Viren-Capside 818
- 35.3.1 Zur Energetik der Selbstorganisation der Capside 824
- 35.3.2 Zusammenfassung 825
- 35.3.3 Literatur 826

36	Die Physik der Selbstorganisation und Verarbeitung des Genoms	827
36.1	Die molekularen Organisationsformen des Genoms in Viren und Eukaryonten	829
36.1.1	Nukleosomen als Speicherform der genetischen Information	830
36.2	Mechanische und elektrostatische Basis der DNA-Verarbeitung	831
36.2.1	Die topologischen Verwicklungen und die Topoisomerie der DNA	832
36.2.2	Elektrostatik und Thermodynamik der DNA-Kondensation	836
36.2.3	Attraktion gleichnamig geladener Stäbchen (elektrisch induzierte DNA-Kondensation)	838
36.2.4	Attraktion geladener Makromoleküle durch Ladungsdelokalisation (Verarmungskräfte)	839
36.2.5	Die elektrische Umladung der Komplexe verhindert die Assoziation	840
36.2.6	Thermische Fluktuationen lockern die DNA-Histon-Bindung	841
36.3	Die Regulation der Genexpression in Prokaryonten	842
36.4	Die DNA-Kondensation in Bakteriophagen erfordert Megapascal-Drucke	847
36.5	Replikation und Translation: eine Zusammenfassung	850
36.6	Polymerasen als molekulare Motoren vermitteln die Transkription	852
36.7	Besonderheiten der Regulation der Genexpression in Eukaryonten	853
36.8	Literatur	856
37	Methoden der Biophysik	859
37.1	Wie beobachtet man die Feinstruktur von Zellen?	859
37.2	Die Abbesche Theorie der Mikroskopie	861
37.3	Methoden der optischen Mikroskopie	864
37.3.1	Phasenkontrastmikroskopie	865
37.3.2	Die Differenzial-Interferenz-Kontrastmikroskopie (DIK)	867
37.3.3	Die Reflektions-Interferenz-Kontrastmikroskopie (RIKM)	869
37.3.4	Das konfokale Raster-Mikroskop	870
37.3.5	Nano-Fluoreszenzmikroskopie	871
37.4	Untersuchung intrazellulärer biochemischer Prozesse durch die Auto-Radiografie	873
37.5	Die Ultrazentrifuge: eine hydrodynamische Methode zur Isolation und Charakterisierung biologischer Makromoleküle	874
37.5.1	Zwei Methoden der analytischen Ultrazentrifugation	874
37.5.2	Die Sedimentations- und Dichtegradientenmethode	876
37.5.3	Die dynamische Sedimentationsmethode	879
37.5.4	Zur Beobachtung der Konzentrationsverteilung	881
37.6	Grundbegriffe der Hydrodynamik	882
37.7	Die Fickschen Gesetze der Diffusion	884
37.8	Literatur	886

	Anhang	887
38	Übungsaufgaben	889
38.1	Literatur	923
	Glossar	925
	Stichwortverzeichnis	947