



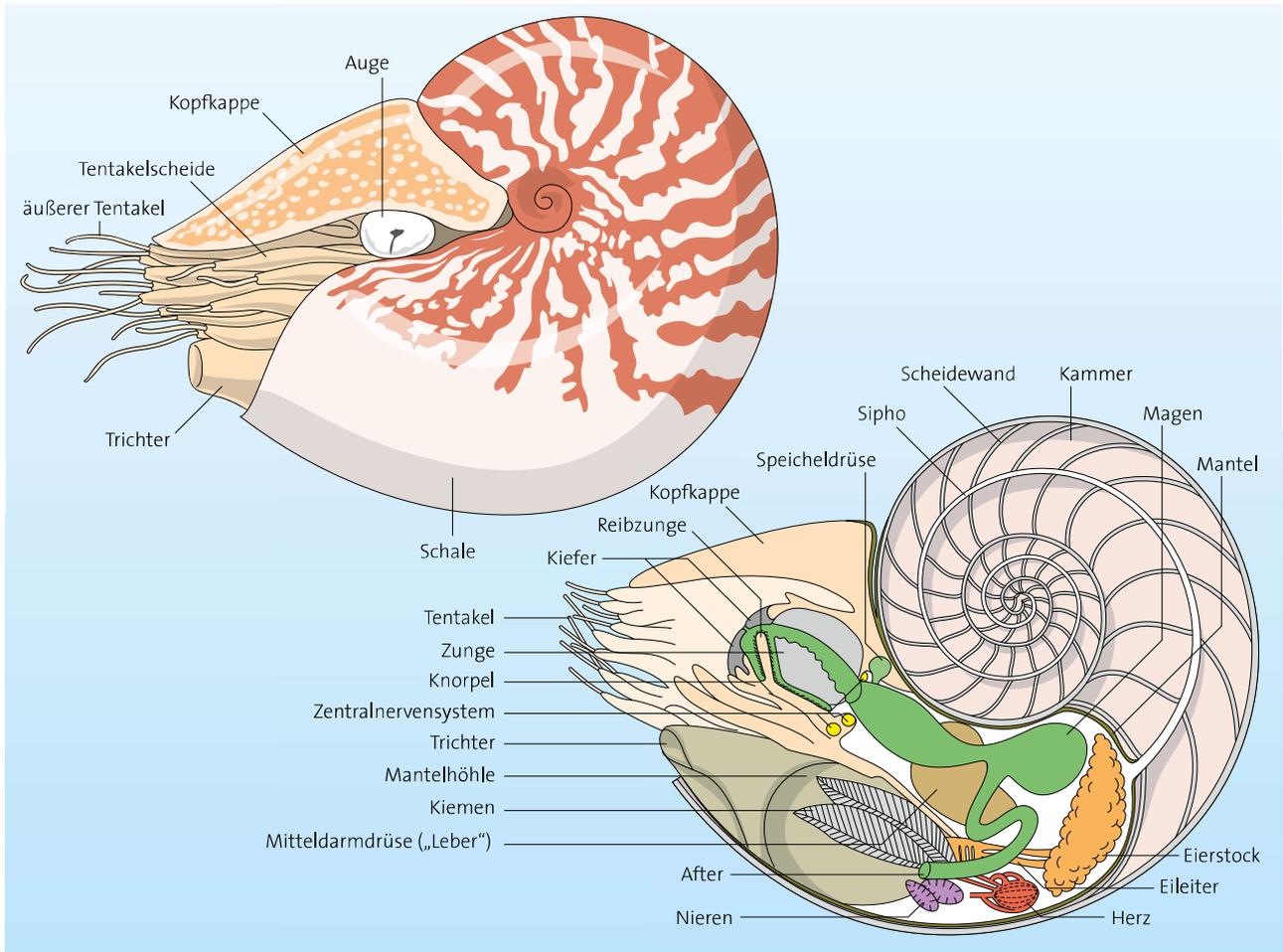
**Struktur und Funktion.** Lebewesen zeichnen sich durch hochgeordnete, komplexe *Strukturen* wie Moleküle, Zellen oder Organe aus (► S.12). In ihrer Gesamtheit ergeben sie die charakteristische Gestalt des Lebewesens. Diese ist für das einzelne Individuum typisch, aber auch für die Art oder die ganze Verwandtschaftsgruppe, zu der es gehört.

Die spiraling aufgerollte, gekammerte Schale hatte ROBERT HOOKE als besonderes Gestaltmerkmal der schalentragenden Kopffüßer erkannt. Tentakel, papageienschnabelartige Kiefer, Reibzunge, Kiemen in der Mantelhöhle und ein Trichter zum Ausstossen von Wasser sind dagegen für alle Kopffüßer typisch. Mag uns die Gestalt eines Lebewesens noch so absonderlich erscheinen, sie steht immer in engem Zusammenhang mit einer bestimmten Funktion: Die Schale schützt Nautilus vor den Bissen von Feinden. Ihr gekammerter Teil dient als hydrostatisches Organ zum Schweben, Steigen oder Sinken. Aus dem Trichter ausgestossenes Wasser treibt das Tier durch Rückstoss an. Über den Trichter aufgenommenes Wasser umspült die zwei Paar Kiemen, die Nautilus mit dem nötigen Sauerstoff versorgen. Mit den Tentakeln fängt Nautilus Krebse. Seine kräftigen Kiefer knacken den Krebspanzer.

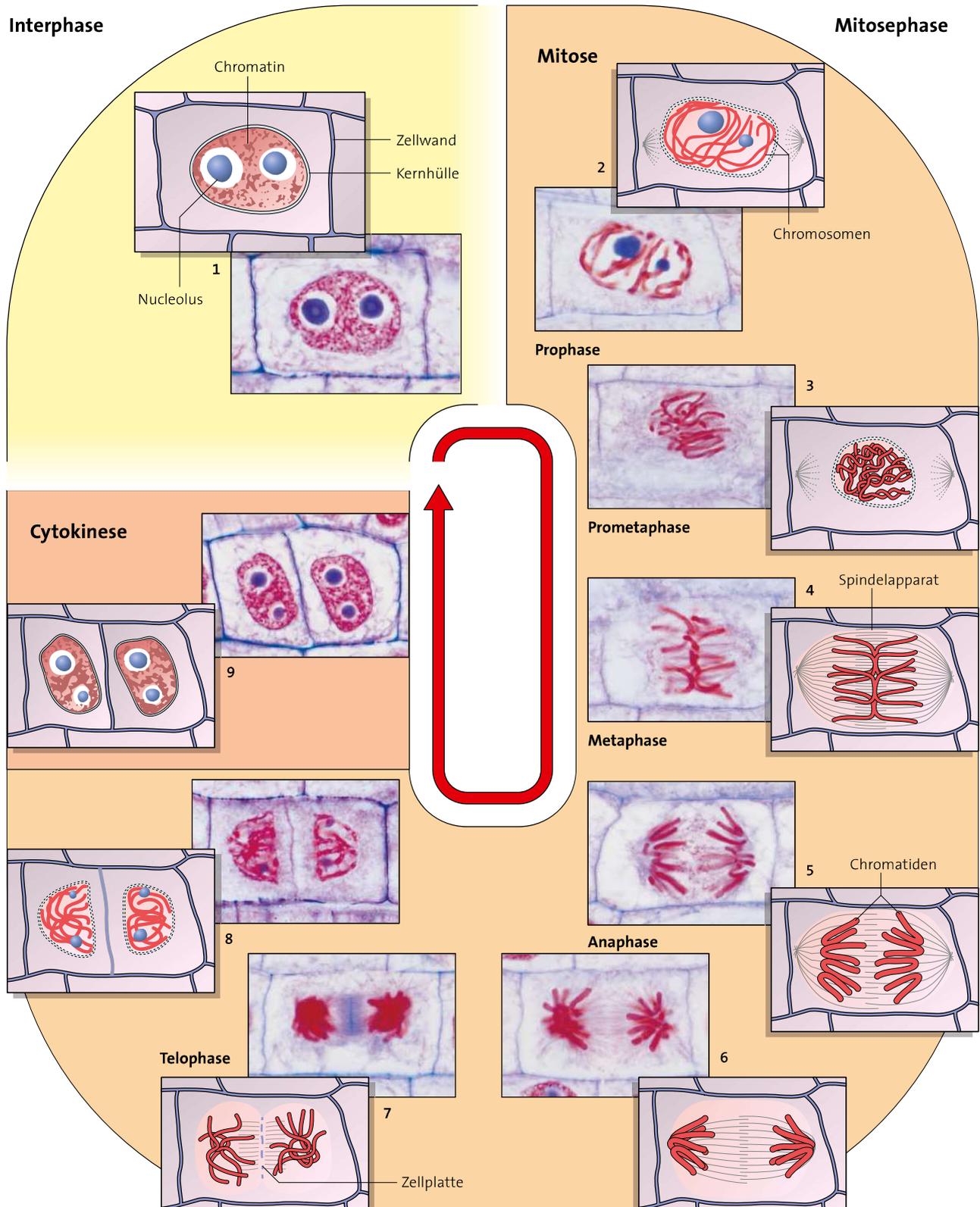
**Kompartimentierung.** Dass ein Lebewesen gegen seine Umgebung abgegrenzt ist, scheint selbstverständlich – und ist doch eine entscheidende Voraussetzung seiner Existenz. Die Abgrenzung ermöglicht ihm, einen definierten Zustand seiner Materie und empfindliche Lebensvorgänge in andersartiger Umwelt zu erhalten, zugleich aber mit der Umwelt im Austausch zu bleiben. Auch innerhalb des Organismus erfordern die vielen verschiedenen Prozesse des Lebens abgegrenzte Bereiche oder *Kompartimente*: Im Verdauungskanal von Nautilus wird Nahrung abgebaut, Kiemen nehmen Sauerstoff auf, Sehzellen bilden elektrische Signale bei Belichtung. Die Kompartimentierung in Abschnitte oder Räume mit unterschiedlichen Bedingungen und daran gebundenen Funktionen ist ein Prinzip lebender Systeme auf verschiedenen Organisationsebenen (► S.12).



2 *Kompartimentierung zeigt auch die aufgeschnittene Nautiluschale.*



1 *Sowohl im äusseren Bau als auch in der inneren Organisation besteht ein enger Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion.*



1 Die Phasen des Zellzyklus in der Übersicht am Beispiel der Küchenzwiebel *Allium cepa*. Die Darstellung berücksichtigt nicht die Zeitdauer der einzelnen Stadien.

## Feinbau der Biomembran

**Membranlipide.** Die Lipiddoppelschicht stellt die *Grundstruktur* der Biomembran dar. Sie bestimmt ihre wesentlichen Eigenschaften wie *Stabilität*, *Flexibilität* und *Durchlässigkeit*. Die unpolare Bereiche der Lipide weisen zum Innern der Membran hin, während die polaren „Köpfe“ nach aussen zur wässrigen Phase hin gerichtet sind. Für den Zusammenhalt zwischen den Molekülen sind *hydrophobe Wechselwirkungen* verantwortlich. Daher können sich die Moleküle um ihre eigene Achse und horizontal innerhalb der Membranebene gut bewegen. Mit den in der Doppelschicht gegenüberliegenden Lipiden findet dagegen kaum ein Austausch statt.

Die Membran hat eine *zähflüssige Konsistenz*. Mit steigender Temperatur nimmt die Beweglichkeit der Moleküle zu, die Membran wird flüssiger. Bei sinkender Temperatur verfestigt sie sich gelartig. In den Membranen tierischer Zellen sorgt das Lipid *Cholesterin* dafür, dass der Flüssigkeitszustand auch bei Temperaturschwankungen weitgehend konstant bleibt.

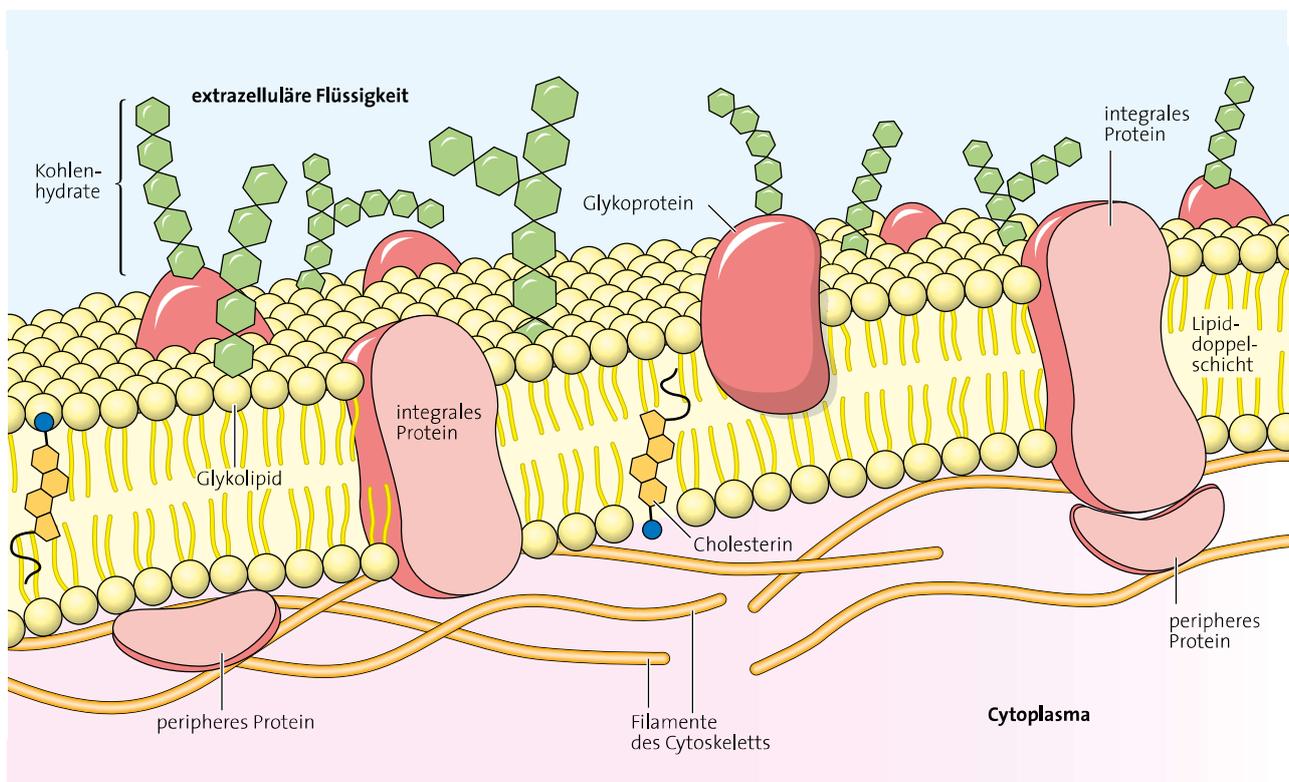
**Membranproteine.** Die *Membranproteine* sind in unregelmässigen Abständen in die Lipiddoppelschicht eingebettet. Sie sind viel grösser und weitaus weniger beweglich als die Lipidmoleküle. Proteine, die mehr oder weniger weit in die Lipidschicht hineinragen (*integrale Proteine*), sind durch hydrophobe Wechselwirkungen an Lipidmoleküle gebunden. Sie sind daher in der Membran verankert. *Periphere Proteine* stehen hingegen nur locker mit der Membran in Kontakt. Proteine sind ungleichmässig auf die beiden Lipidschichten verteilt, sodass sich die Struktur der äusseren und inneren Membranebene unterscheidet.

Membranproteine erfüllen sehr verschiedene Aufgaben. In der Zellmembran und in den Membranen der einzelnen Organellen finden sich daher ganz verschiedene Arten von Proteinen. Auch ihre Anteile unterscheiden sich sehr stark. Dies weist darauf hin, dass Proteine die *spezifische Funktion* der Membran bestimmen.

Eine wesentliche Aufgabe von Proteinen besteht darin, den Transport von polaren oder sehr grossen Molekülen und Ionen durch die Membran zu gewährleisten. *Porenproteine* sorgen dafür, dass Öffnungen in der Membran – wie beispielsweise die Kernporen (► S.50) – nicht sofort wieder „zufließen“, sondern offen gehalten werden. *Transportproteine* befördern dagegen sehr spezifisch bestimmte Stoffe durch die Membran oder bilden Kanäle für den Stoffaustausch (► S.48).

Ebenso spezifisch reagieren in die Membran eingelagerte *Enzyme* und *Rezeptoren*. Diese Proteine besitzen Bindungsstellen für bestimmte Moleküle. Während Enzyme Stoffwechselprozesse innerhalb der Zelle oder eines Membranraums beschleunigen, sorgen Rezeptoren für den Austausch von Informationen zwischen der Zelle und ihrer Umgebung. Ein chemisches Signal in der extrazellulären Flüssigkeit, zum Beispiel ein Hormon oder ein Nervenüberträgerstoff (*Neurotransmitter*), das von aussen an einen Rezeptor bindet, löst eine Reaktion innerhalb der Zelle aus.

Schliesslich gibt es Eiweissmoleküle mit eingebauten *Signalsequenzen*. Sie werden im Cytoplasma aufgebaut, in Membranen eingeschleust und in speziellen Zellorganellen, den Dictyosomen, verändert (► S.50/51). Das Signal sorgt wie eine „Adresse“ dafür, dass die Proteine in ihre jeweiligen Zielorganellen gelangen.



1 Feinbau der Zellmembran einer Tierzelle. In pflanzlichen Membranen kommt Cholesterin nicht vor.

## Biokatalyse



1 Weibchen des einheimischen Kleinen Leuchtkäfers. Das Leuchten beginnt spät abends und hält etwa drei Stunden an.

In lauen Sommernächten kann man die „Glühwürmchen“ genannten Leuchtkäfer an Waldrändern tanzen sehen. Leuchten können Männchen wie Weibchen, fliegen jedoch nur die Männchen. Das gelbliche Licht, das im Hinterleib in Leuchtorganen entsteht, dient bei den Weibchen zum Anlocken der fortpflanzungsfähigen Männchen.

In den Leuchtorganen wird mithilfe eines Enzyms, der Luciferase, das Leuchtmittel Luciferin umgewandelt. Die Lichtausbeute ist dabei hoch: 96 % der frei werdenden Energie werden in Licht umgesetzt. Der Wirkungsgrad herkömmlicher Glühbirnen liegt im Vergleich dazu nur bei etwa 5 %. Die enzymatische Umsetzung von Luciferin ist ein sehr spektakuläres Beispiel für das Wirken von Enzymen. Tatsächlich sind aber Enzyme die Grundlage fast aller Lebensäußerungen von Organismen.

### Im Blickpunkt

- Katalysatoren im Organismus: die Enzyme
- Wirkungsweise und Spezifität von Enzymen erklären sich aus ihrem Bau
- Wer ist wer bei den Biokatalysatoren?
- Enzymaktivität: Aktivierung, Hemmung, Regulation
- Experimente mit Enzymen
- Enzyme als Helfer in Medizin und Biotechnologie

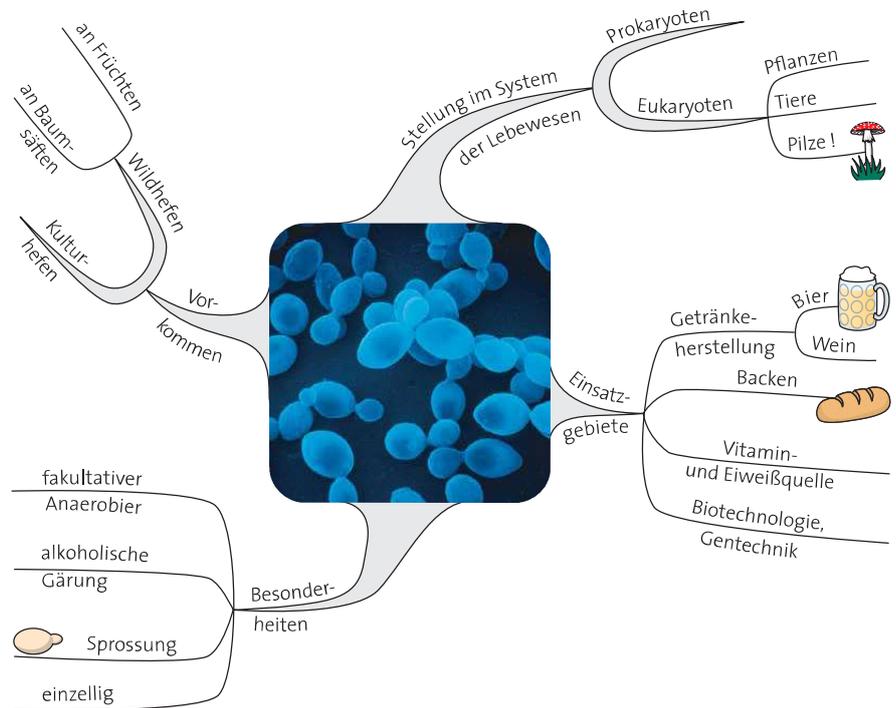
**GRUNDLAGEN** Alle Lebensvorgänge beruhen darauf, dass Reaktionen in den Zellen mit hinreichender Geschwindigkeit, geordnet und regulierbar verlaufen. Die dafür verantwortlichen Wirkstoffe sind die Enzyme: hoch spezialisierte Katalysatoren, die Stoffwechselreaktionen beschleunigen, ohne sich dabei selbst chemisch zu verändern. Im Prinzip wirken diese „Biokatalysatoren“ wie anorganische Katalysatoren, doch ist ihre katalytische Wirkung fast immer um ein Vielfaches grösser. Da sie fast immer Proteine sind, werden sie nach der in den Genen gespeicherten Information hergestellt (Ein-Gen-ein-Enzym-Hypothese ► S.154). Die jeweilige Ausstattung mit verschiedenen Enzymen bestimmt die Leistung von Zellkompartimenten, Zellen, Geweben, Organen und letztlich die Leistung des ganzen Organismus:

- Im Zellkern steuern Enzyme die Replikation der DNA und die Umsetzung der genetischen Information (► S.148, S. 158).
- In den Mitochondrien sind sie entscheidend für die Energiegewinnung der Zelle (► S.103–108).
- Die Fotosynthese in den Chloroplasten der grünen Pflanzen beruht auf einer Vielzahl enzymatisch katalysierter Reaktionen (► S.127–129).
- Nahezu alle Zellen bilden zudem extrazellulär, also ausserhalb der Zelle wirkende Enzyme. Bekannte Beispiele dafür sind Bakterien sowie Zellen des Immunsystems, des Verdauungstrakts und der Schleimhäute von Tieren.

# Die Hefe – ein besonderer Nutzpilz

Hefen der Gattung *Saccharomyces* gehören zu den Hunderttausenden von verschiedenen Mikroorganismen, die im Kreislauf der Natur unersetzlich sind – und zugleich zu den wenigen Hundert, die vom Menschen nutzbar gemacht wurden.

Seit Jahrtausenden werden Hefen bei der Herstellung von Nahrungsmitteln und Getränken verwendet. Bereits vor 8000 Jahren stellten die Sumerer und Babylonier mit ihrer Hilfe alkoholische Getränke her: das erste Bier. 2000 Jahre später entdeckten die Ägypter, wie unter Mitwirkung der Hefe Brot gesäuert und aufgelockert wurde. Die technologischen Kenntnisse des Brauens und Backens gelangten nach Griechenland und Rom, ja offenbar bis Nordeuropa. Während Griechen und Römer Wein bevorzugten, galt Bier zu Tacitus' Zeiten als das Getränk der Barbaren.



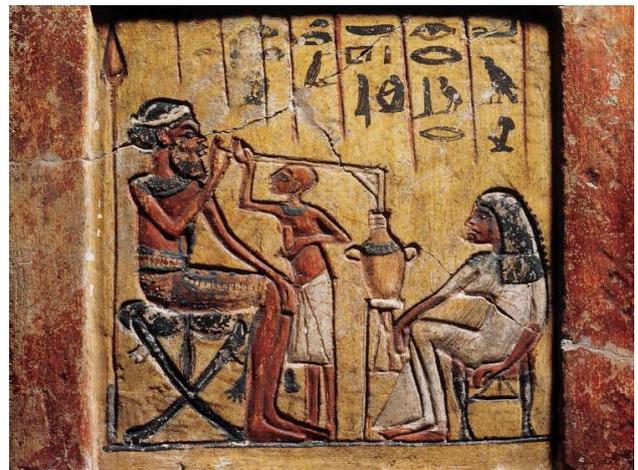
**GRUNDLAGEN** Die Wirkung der Hefeaktivität auf die Lebensmittel wurde vermutlich durch Zufall entdeckt. Ihre Vorteile – der Konservierungseffekt und die Qualitätsverbesserung – waren aber so offenkundig, dass sie schon sehr früh in allen Kulturkreisen eingesetzt wurde. Doch blieb jahrtausendlang unklar, was im Brot, Wein und Bier vor sich ging. Erst 1680 sah der niederländische Forscher ANTONI VAN LEEUWENHOEK (► S.17) als erster Mensch Hefezellen unter dem Mikroskop. Und erst 200 Jahre später gelang dem französischen Chemiker LOUIS PASTEUR der Nachweis, dass diese mikroskopisch kleinen Lebewesen für die Bildung der Gärungsprodukte Ethanol und Kohlenstoffdioxid verantwortlich waren.

In den letzten Jahren erschliesst sich für die Hefe ein neues Anwendungsgebiet: Als einzelliger Pilz zählt sie zu den Eukaryoten. Damit weist sie viele Baumerkmale auf, die sie mit höheren Organismen gemeinsam hat. Das ermöglicht ihren Einsatz als Zellmodell in der medizinischen Forschung, zum Beispiel zur Erforschung von Krankheitsursachen beim Menschen und für Arzneimitteltests.

Daneben gibt es noch einen ganz praktischen Einsatzbereich für die Hefe: als Eiweiß- und Vitaminquelle für Mensch und Tier. Vor allem ihr Gehalt an Vitamin B<sub>1</sub>, dem Thiamin, macht sie wertvoll. Thiamin spielt als Vorstufe eines Coenzym der Pyruvat-Decarboxylase eine wichtige Rolle im Stoffwechsel der Hefe. Die Pyruvat-Decarboxylase katalysiert die Abspaltung von CO<sub>2</sub> vom Pyruvat. Es entsteht Acetaldehyd, der dann durch ein zweites Enzym zum Ethanol umgesetzt wird.

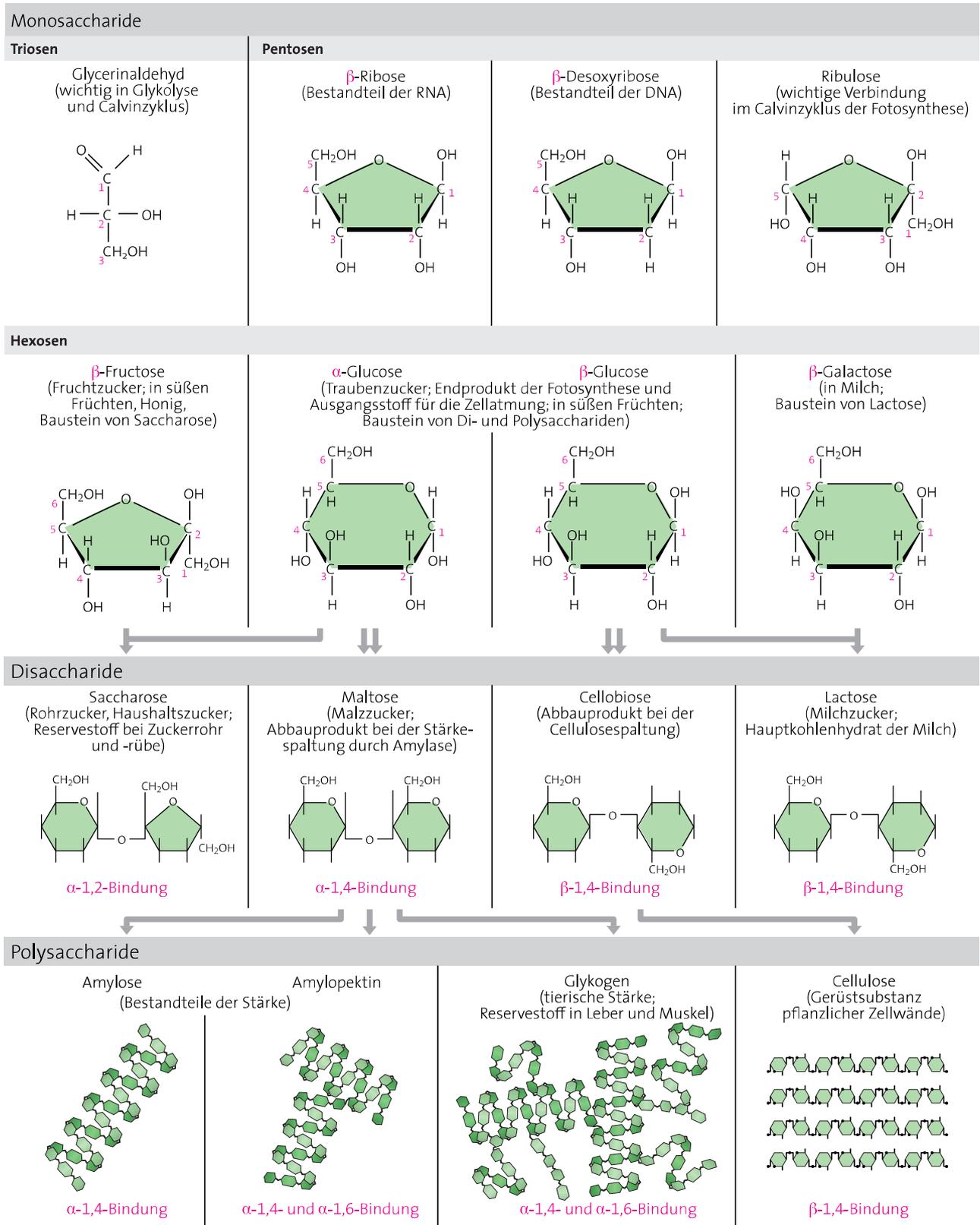
### Basisinformationen

Gärung (► S.109) • eukaryotische Zelle (► S.57) • Coenzyme (► S.69) • Vitamine (► S.69)



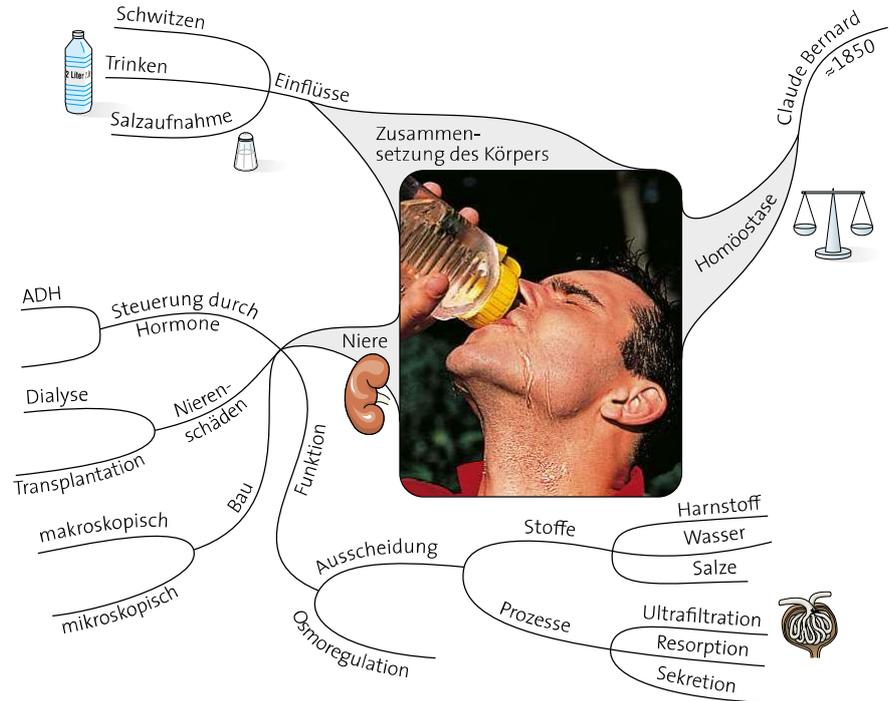
1 Schon im alten Ägypten wurde Bier gebraut. Dabei besorgten Wildhefen das Vergären. Das Bild zeigt einen Soldaten beim Biertrinken mit einem Trinkhalm.

- 1 Ihre Zugehörigkeit zu den Eukaryoten macht – unter anderem – die Hefe zu einem sehr beliebten Forschungsobjekt. Stellen Sie die Kennzeichen einer eukaryotischen Zelle zusammen. Vergleichen Sie sie mit der Prokaryotenzelle.
- 2 Thiamin, die Vorstufe des Coenzym Thiaminpyrophosphat, ist ein Vitamin, das wir mit der Nahrung aufnehmen müssen. Informieren Sie sich über die Folgen eines Mangels an diesem Vitamin. Welche weiteren Thiaminquellen neben der Hefe kennen Sie?
- 3 Wenn Sie einen Hefekuchen backen, müssen Sie den Teig erst „gehen lassen“. Welchen Sinn hat das?



# Regelung des Wasserhaushalts – die Niere

Während des 18. und 19. Jahrhunderts begannen sich Forscher mit den chemischen Vorgängen im Körper zu befassen. Eine der wichtigsten Entdeckungen machte der französische Arzt CLAUDE BERNARD (1813–1878). Aufgrund vieler Versuche an Tieren und im Reagenzglas behauptete er, dass der Körper über Mechanismen verfügt, die seine innere Beschaffenheit aufrechterhalten und stabilisieren – zum Beispiel Wasserhaushalt, Nährstoffvorrat und Temperatur. Dieser Gedanke führte ihn zum Konzept der „Homöostase“ oder der „Aufrechterhaltung des inneren Milieus“. Dieses Bestreben des Körpers nach Aufrechterhaltung des inneren Milieus spüren wir zum Beispiel, wenn sich bei körperlicher Anstrengung oder Hitze ein quälendes Durstgefühl einstellt. Massgeblich an der Regelung des Wasserhaushalts beteiligt ist die Niere.



**GRUNDLAGEN** Unser Körper besteht zu zwei Dritteln aus Wasser. Der grösste Teil liegt intrazellulär vor (► Bild 1) und dient als Lösemittel. Bei extremer körperlicher Belastung oder grosser Hitze verliert der Körper bis zu 8 Liter Schweiß am Tag. Bei einem Wasserverlust von mehr als 10% des Körpergewichts tritt bereits ein Abbau der körperlichen und geistigen Fähigkeiten ein. Ein Verlust von 15 bis 20% führt zum Tod, da die Körperzellen so starke Schwankungen nicht verkraften. Durch das Trinken von reinem Wasser wird der Flüssigkeitsverlust zwar ausgeglichen, doch ohne entsprechende Salzaufnahme nimmt die Ionenkonzentration ab und führt zu einer Verringerung des osmotischen Drucks. Auch die Aufnahme von Salz mit der Nahrung führt zu einer Störung der Ionenkonzentration. Als Folge solcher Schwankungen der Osmolarität kommt es zu Volumenänderungen der Zellen. Mithilfe der Nieren sind wir in der Lage, durch regulierte Ausscheidung von Ionen die ständigen Änderungen in der Ionenzusammensetzung der Körperflüssigkeit auszugleichen und das Volumen der extrazellulären Flüssigkeit konstant zu halten: Osmoregulation. Die beim erwachsenen Menschen normalerweise produzierte Urinmenge von etwa 1,5 l pro Tag kann bei Wassermangel auf 0,7 l reduziert werden, bei Wasserüberschuss auf mehrere Liter am Tag ansteigen.

Die Tätigkeit der Nieren wird durch Hormone gesteuert. Eines davon ist das Adiuoretin (ADH), das im Hypothalamus produziert

wird. Bei starken Wasserverlusten durch Schwitzen wird ADH freigesetzt und führt in den Nieren zu verminderter Wasserausscheidung.

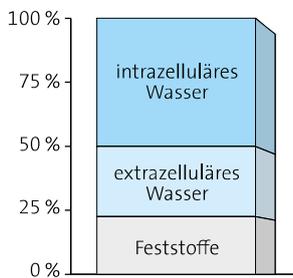
Zweite Hauptaufgabe der Niere neben der Osmoregulation ist die Ausscheidung nicht mehr verwertbarer Stoffwechselprodukte, die bei Anreicherung den Organismus vergiften würden. Dazu gehört Ammoniak (NH<sub>3</sub>). Er entsteht beim Eiweissabbau und wird in der Leber in den ungiftigen Harnstoff umgewandelt.

### 📖 Basisinformationen

Diffusion und Osmose (► S.46) • Ausscheidung (► S.112)

- 1 Seewasser hat einen Salzgehalt von etwa 3%. Die maximale Salzkonzentration im Harn beträgt 2%. Erläutern Sie unter diesem Gesichtspunkt die Aussage von Bild 2.

1 Zusammensetzung des menschlichen Körpers



2 Seewasser trinken bedeutet den sicheren Tod.

## Bakterien und Viren in der molekulargenetischen Forschung



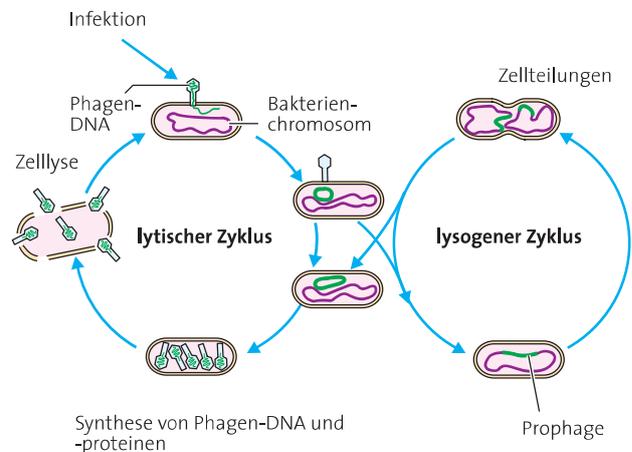
1 Ein Bakterium heftet sich am Konjugationspartner fest.

Die wichtigsten Erkenntnisse der Molekularbiologie wurden an *Bakterien* und *Viren* gewonnen (► S.56, 57). Diese einfachen biologischen Systeme eignen sich in besonderer Weise als *Modellorganismen*, an denen sich grundlegende molekulare Mechanismen gut untersuchen lassen.

**Konjugation und Rekombination bei Bakterien.** Bakterien vermehren sich durch *Zweiteilung*. Dabei entstehen genetisch identische Individuen. Unter bestimmten Bedingungen kommt es – unabhängig von Vermehrungsvorgängen – zu DNA-Übertragung zwischen Bakterien derselben oder auch verschiedener Arten. Dabei fungiert eine Zelle als Spender, die andere als Empfänger. Die Spenderzelle heftet sich mit Proteinfäden, den *Sexpili*, am Konjugationspartner fest. Dann bilden die beiden Zellen eine Plasmabrücke aus, über die DNA von der F<sup>+</sup>-Zelle zur F<sup>-</sup>-Zelle gelangt. Den Vorgang bezeichnet man als *Konjugation*.

F<sup>+</sup>-Zellen verfügen über ein *F-Plasmid* (F steht für Fruchtbarkeit). Auf diesem extrachromosomalen DNA-Ring liegen Gene, die der Zelle ermöglichen, Sexpili zu bilden, F<sup>-</sup>-Zellen zu erkennen und eine Plasmabrücke herzustellen. Bei der Konjugation wird das vorher replizierte F-Plasmid an die F<sup>-</sup>-Zelle übertragen, die dadurch zur F<sup>+</sup>-Zelle wird. Bei *Hfr-Zellen* (von engl. *high frequency of recombination*) ist das F-Plasmid in das Chromosom integriert. Bei einer Konjugation werden nicht nur die Fertilitätsgene repliziert und in die Empfängerzelle eingeschleust, sondern auch chromosomale DNA. Da die Zellverbindung bei zufälligen Bewegungen der Konjugationspartner leicht abbricht, gelangen meist nur Teile des Spendergenoms in die Empfängerzelle. Wenn die übertragene DNA gegen die entsprechenden Bereiche des Empfängerchromosoms ausgetauscht wird, tragen die Nachkommen der Empfängerzelle Gene aus zwei unterschiedlichen Zellen. Man spricht von *Rekombination*.

**Vermehrung von Bakteriophagen.** Bakteriophagen bestehen aus einer kompliziert gebauten Eiweißhülle und einem aufgewickelten Nucleinsäurefaden aus DNA (► S.57). Wie alle Viren sind auch Bakteriophagen hoch spezialisiert: Sie vermehren sich ausschließlich in Bakterien.



2 Lytischer und lysogener Phagenzyklus

Dabei lassen sich zwei Reproduktionswege unterscheiden:

Ein *virulenter* Phage heftet sich an die Zellwand seines Wirts und injiziert seine DNA in die Bakterienzelle. Die leere Proteinhülle bleibt auf der Oberfläche zurück. Die DNA des Phagen bewirkt zunächst die Zerstörung des Bakterienchromosoms und übernimmt dann die Kontrolle über den Stoffwechsel der Zelle. Aus den Nucleotiden der abgebauten Wirts-DNA werden Kopien der Phagen-DNA hergestellt. Daraufhin synthetisiert die Zelle Phagenhüllproteine. Aus diesen Teilstücken fügen sich meist spontan neue, infektiöse Phagen zusammen. Das auf Anweisung der Phagen-DNA hergestellte Enzym Lysozym löst die Bakterienzellwand auf und 100 bis 200 neue Phagen treten aus. Diesen Vermehrungsweg bezeichnet man als *lytischen Zyklus*. Er hat den Tod der Wirtszelle zur Folge.

Bei *temperenten* Phagen führt die Infektion nicht immer zur Zerstörung der Wirtszelle. Sie können sich auch im *lysogenen Zyklus* vermehren. Dabei wird die injizierte Phagen-DNA als inaktiver *Prophage* in das Bakterienchromosom eingebaut. Bei jeder Zellteilung wird die Phagen-DNA zusammen mit der Bakterien-DNA verdoppelt. So gelangt sie in sämtliche Abkömmlinge der Bakterienzelle. Spontan oder ausgelöst durch äussere Einflüsse, wird die „schlummernde“ Phagen-DNA irgendwann aus dem Chromosom herausgeschnitten und ein lytischer Zyklus beginnt.

**Transduktion.** Manchmal kommt es beim Herausschneiden der Phagen-DNA dazu, dass Teile des Bakterienchromosoms mit ausgeschnitten werden. Die neu gebildeten Phagen übertragen dann bei Infektionen bakterielle DNA. Dies bezeichnet man als *Transduktion*. Mitunter wird sogar nur Bakterien-DNA in die neue Phagenhülle verpackt. Solche Phagen sind defekt: Sie können zwar Bakterien befallen und „ihre“ Bakterien-DNA übertragen, danach kommt es aber nicht zu einer weiteren Vermehrung der Phagen.

Konjugation und Transduktion werden für die Genkartierung von bakteriellen Chromosomen genutzt. Dazu wird die Übertragung genetischen Materials zwischen zwei Bakterien zu unterschiedlichen Zeitpunkten unterbrochen. Aus dem Zeitpunkt der Übertragung kann man auf den Abstand der Gene schliessen.

**Befruchtung.** 1875 beobachtete OSKAR HERTWIG erstmals am Ei eines Seeigels unter dem Mikroskop, dass sich bei der Befruchtung die Zellkerne von weiblicher und männlicher Keimzelle vereinigen. Jede der haploiden Keimzellen steuert dabei einen Satz Chromosomen bei. Somit ist die befruchtete Eizelle, die *Zygote*, diploid, verfügt also über zwei Sätze homologer Chromosomen. Da Keimzellen auf ihren Chromosomen je ein Allel für alle Merkmale tragen, sind in der Zygote zwei Allele aus väterlichem und mütterlichem Erbgut kombiniert. Alle Zellen des Individuums entstehen durch mitotische Teilungen aus der Zygote und sind daher genetisch identisch.

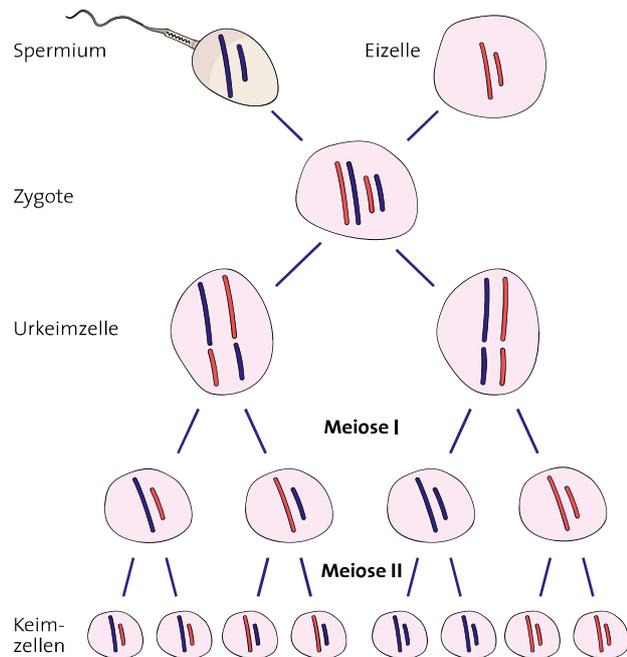
**Keimbahn.** Bei Tieren entscheidet sich bereits nach den ersten Zellteilungen der Zygote, welche Zellen später zu Körperzellen und welche zu Keimzellen werden. Die Gesamtheit der diploiden Körperzellen, die spätestens mit dem Tod des Individuums zugrunde gehen, nennt man *Soma*. Davon unterscheidet man als *Keimbahn* diejenige Folge von Zellen, die schliesslich als *Urkeimzellen* eine Meiose durchlaufen und sich dadurch zu haploiden Keimzellen differenzieren. Keimbahnzellen sind potenziell unsterblich und garantieren den ununterbrochenen Fluss genetischer Information, der alle Generationen verbindet. Bei Pflanzen ist eine Unterscheidung in Soma und Keimbahn nicht sinnvoll, da die meisten Pflanzenzellen die Fähigkeit zur Keimzellenbildung besitzen.

**Geschlechtschromosomen.** Die Chromosomentheorie wurde durch die Entdeckung bestätigt, dass sich bei vielen Lebewesen die Geschlechter im *Karyotyp*, das heisst in der Ausstattung mit Chromosomen, unterscheiden. Damit liess sich der Erbgang des Geschlechts erklären. Neben den in beiden Geschlechtern gleichen Chromosomen, den *Autosomen*, findet man bei diesen Arten Geschlechtschromosomen oder *Gonosomen*, in denen sich die Ge-

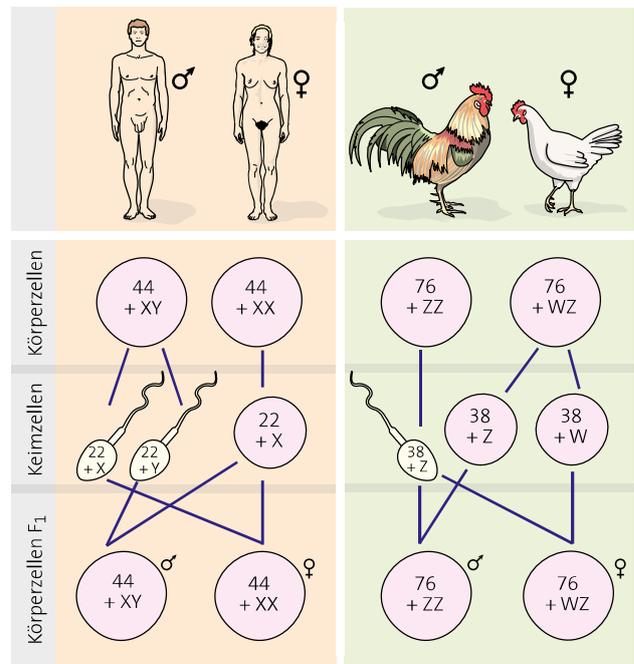
schlechter unterscheiden. Bei Mensch, Säugetieren, der Taufliege *Drosophila* oder der Lichtnelke besitzen die Zellen im weiblichen Geschlecht zwei homologe, als *X-Chromosomen* bezeichnete Gonosomen (Karyotyp XX), im männlichen Geschlecht hingegen ein X-Chromosom und ein dazu nicht homologes *Y-Chromosom* (Karyotyp XY). Bei Schmetterlingen und Vögeln bezeichnet man die Gonosomen als Z- und W-Chromosomen, da hier die weiblichen Tiere *heterogametisch* (Karyotyp WZ), die männlichen *homogametisch* sind (Karyotyp ZZ). Da sich die Gonosomen in der Meiose wie homologe Chromosomen verhalten, ist die Zahl der Spermien mit X- und Y- beziehungsweise der Eizellen mit W- und Z-Chromosomen gleich gross. Das Geschlechterverhältnis nach der Befruchtung beträgt etwa 1 : 1.

**Extrachromosomale Vererbung.** Für einige wenige Merkmale sind Gene zuständig, die nicht auf den Chromosomen des Zellkerns, sondern in der DNA von Plastiden und Mitochondrien liegen. Ihre Erbinformation – als *Plastom* beziehungsweise *Mitochondriom* vom Genom unterschieden – steuert die Funktion dieser Organellen. Sie ist ein weiterer Beleg für deren Endosymbiontentennatur (► S.58). Extrachromosomale Gene werden nur über das Zellplasma der Eizelle vererbt.

- 1 Vergleichen Sie Mitose und Meiose nach Verlauf und Ziel.
- 2 Geben Sie an, wo bei Säugetieren die Meiose stattfindet.
- 3 Begründen Sie den Vorteil der diploiden Chromosomenausstattung, wie sie für höher entwickelte Lebewesen typisch ist.
- 4 Erklären Sie die folgenden Synonyme: extrachromosomale, extranucleäre, plasmatische Vererbung.
- 5 Bei Frauen können zwischen den Reifeteilungen mehr als 40 Jahre liegen. Informieren Sie sich zu Ursachen und Folgen.



1 Chromosomentheorie: Das chromosomale Geschehen bei Befruchtung und Meiose erklärt die mendelschen Erbgänge.



2 Geschlechtschromosomen und Bestimmung des Geschlechts nach dem XY-Typ und dem WZ-Typ

## Züchtung

Die gezielte Entwicklung und Erhaltung von Pflanzen und Tieren mit erwünschten Eigenschaften durch den Menschen bezeichnet man als *Züchtung*. Sie beruht – genau wie die Entwicklung und Veränderung von Merkmalen durch Evolution – auf genetisch bedingten Unterschieden. Modifikationen spielen dagegen bei der Züchtung keine Rolle, da sie nicht erblich sind.

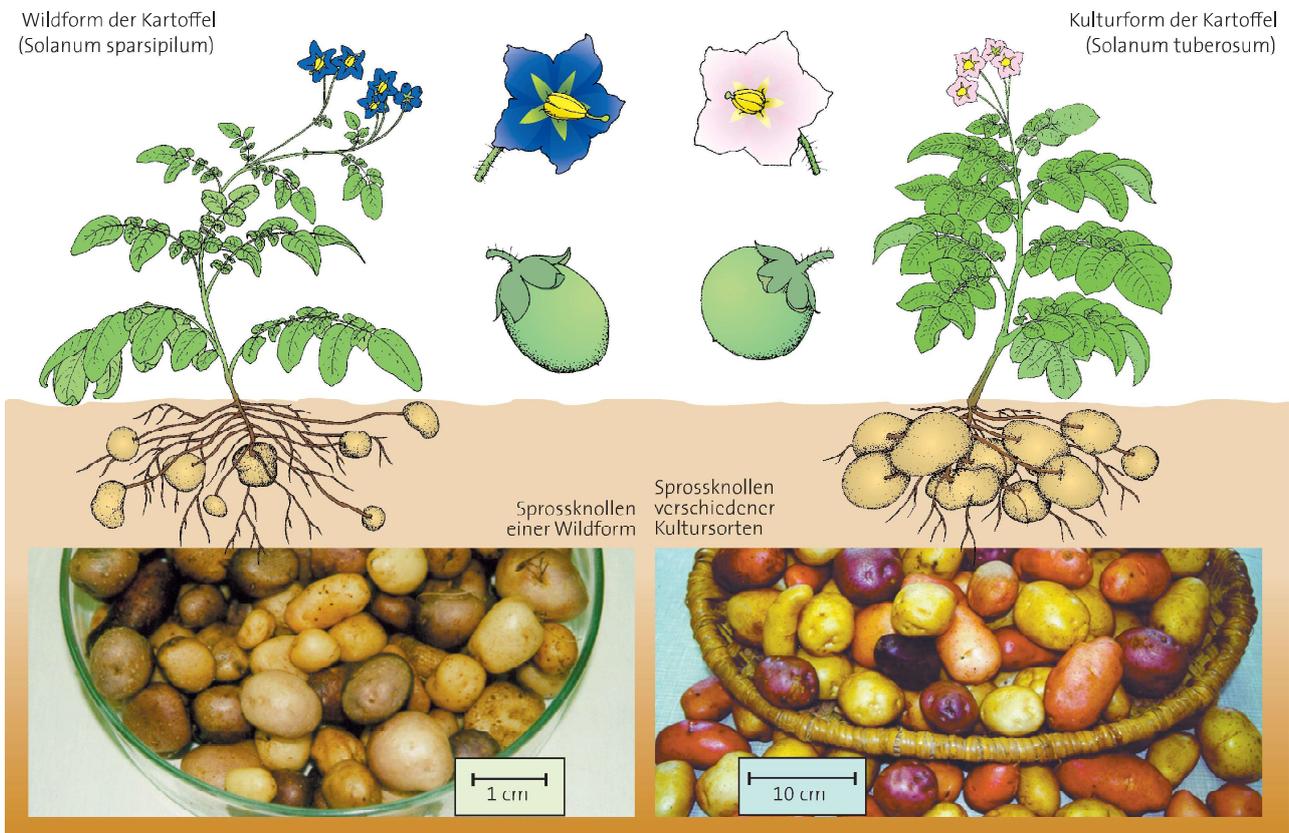
**Bedeutung.** Bis vor etwa 12 000 Jahren nutzten Menschen die Natur, indem sie Pflanzen und Pilze sammelten und Tiere jagten. Zu Beginn der Jungsteinzeit vollzog sich dann – wahrscheinlich zuerst in dem als „fruchtbarer Halbmond“ bezeichneten Gebiet Vorderasiens – eine völlige Umwälzung der Lebensweise: Die vorher nomadisierenden Jäger- und Sammlergruppen wurden sesshaft und begannen Ackerbau zu treiben und Tiere zu halten. Mit dieser *neolithischen Revolution* ging die *Domestikation* von Wildpflanzen zu Kulturpflanzen und von Wildtieren zu Haustieren einher.

Seither sichern Landwirtschaft und Züchtung den Fortbestand des grössten Teils der Menschheit: Sie haben bisher entscheidend dazu beigetragen, die Nahrungsmittelversorgung der exponentiell wachsenden Weltbevölkerung sicherzustellen. Von ihrer weiteren Entwicklung wird abhängen, ob es gelingt, den Bedarf an Nahrungsmitteln in der Zukunft zu befriedigen und die bereits bestehenden Versorgungslücken zu schliessen.

**Merkmale von Kulturformen.** Alle Kulturformen stammen von Wildarten ab und lassen sich mit diesen – sofern sie nicht aus-

gestorben sind – kreuzen. Wild- und Kulturform gehören derselben Art an. Viele Pflanzensorten und Haustierrassen weisen typische *Kulturformenmerkmale* auf, teilweise aufgrund ähnlicher Zuchtziele, teilweise aber auch als unerwünschte Begleiterscheinungen der Domestikation.

- Kulturpflanzen, aber auch manche Haustiere zeichnen sich häufig durch *Gigaswuchs*, also besondere Grösse aus.
- Die natürlichen Fortpflanzungs- und Verbreitungsmittel vieler Kulturpflanzen wie Samen, Ausläufer oder Grannen sind oft funktionell reduziert. Samenlose Früchte wie Banane oder manche Zitrusfrüchte muss man vegetativ vermehren.
- Bitter- und Giftstoffe, die zahlreiche Wildpflanzen vor Fress schützten, gehen durch Züchtung verloren. Dies macht einen höheren Pflegeaufwand notwendig.
- Ein Bestand von Kulturpflanzen entwickelt sich weitgehend synchron. Die gleichzeitige Fruchtreife des ganzen Bestands erleichtert den planmässigen Anbau und die Ernte.
- Haustiere sind in der Regel früher geschlechtsreif, häufiger fortpflanzungsbereit und haben oft mehr Junge als die entsprechenden Wildformen.
- Haar- und Pigmentverlust, aber auch bestimmte Fellzeichnungen sind für Haussäugetiere typisch.
- Bei vielen Haustierrassen ist das Gehirn kleiner, die Sinne sind weniger empfindlich als bei ihren wilden Artgenossen.



1 Durch Züchtung veränderte sich die Grösse der Knollen von der Wildform (links) zur modernen Kulturform (rechts) der Kartoffel. Merkmale wie Blütenfarbe und Schalenfarbe der Sprossknollen sind bei der modernen Kulturform je nach Sorte variabel.

## Embryonalentwicklung des Menschen

Die Embryonalentwicklung der Säugetiere wird vor allem durch die enge Verbindung zwischen Keim und mütterlichem Körper bestimmt. Beim Menschen dauert die Entwicklung von der Befruchtung bis zur Geburt etwa 40 Wochen. In dieser Zeit entsteht aus einer einzigen Zelle ein komplexer Organismus aus Billionen unterschiedlicher Zellen.

**Befruchtung, Furchung, Einnistung.** Die Eizelle wird im Eileiter befruchtet. Erst wenn sich die als Vorkerne bezeichneten, haploiden Kerne von Spermium und Eizelle zum diploiden Zygotenkern vereinigt haben, ist die Befruchtung vollzogen. Auf dem Weg durch den Eileiter zur Gebärmutter finden bereits die ersten Furchungsteilungen statt. Sie laufen beim Menschen relativ langsam ab, sodass der Keim nach drei Tagen erst aus 8 bis 16 Zellen besteht.

7 Tage nach der Befruchtung hat sich eine Hohlkugel aus etwa 100 Zellen gebildet, die als *Blastocyste* bezeichnet wird. An einer Stelle der Blastocyste entsteht eine Ansammlung von Zellen, der *Embryoblast*, aus dem im weiteren Verlauf der Embryo hervorgeht. Aus der äussersten Zellschicht der Blastocyste entsteht die äussere Embryonalhülle. Ein Teil von ihr dient während der gesamten weiteren Entwicklung der Ernährung des Keims und wird daher auch als *Nährblatt* oder *Trophoblast* bezeichnet. Er bildet sich später zu dem für Säuger typischen, zottenbesetzten *Chorion* um, aus dem sich der kindliche Anteil der Placenta entwickelt.

Im Stadium der Blastocyste beginnt sich der Keim in der Gebärmutter Schleimhaut einzunisten. Dazu setzt der Trophoblast Enzyme frei, die das Gewebe der Mutter auflösen und den Chorionzotten dadurch ermöglichen, in die Schleimhaut einzuwachsen. Das Trophoblasten-hormon *Human-Choriongonadotropin (HCG)* sorgt für die Erhaltung des Gelbkörpers und die fortgesetzte Produktion seiner Hormone, sodass keine Regelblutung einsetzt (► S.467). Der Nachweis von HCG im Urin einer Frau dient als Schwangerschaftstest.

**Gastrulation und Neurulation.** Während der Einnistung beginnt die *Gastrulation*, bei der sich die Zellen des Embryoblasten zu zwei getrennten Schichten – *Ektoderm* und *Entoderm* – ordnen. Über dem Ektoderm bildet sich die Amnionhöhle, die später zur Fruchtblase wird. Unter dem Entoderm entsteht der *Dottersack*, der aber bei Säugetieren generell dotterfrei ist. Er bildet anfangs die Blutzellen des Embryos. Aus dem Dottersack und der *Allantois* geht später die *Nabelschnur* hervor, die den Embryo mit der Placenta verbindet.

Der weitere Verlauf entspricht dem anderer Amniota:

- Auf der Keimscheibe entsteht der Primitivstreifen. Einwandernde Ektodermzellen bilden das Mesoderm.
- Aus dem Mesoderm faltet sich die *Chorda dorsalis* ab.
- Im Ektoderm über der Chorda entsteht die *Neuralplatte*, die sich einige Tage später zum *Neuralrohr* schliesst.

**Organanlage.** Nach etwa drei Wochen hat sich das anfangs ungekammerte Herz gebildet und sorgt zusammen mit dem ersten Kreislaufsystem für die Versorgung des Embryos. Auch die übrigen Organe werden angelegt.

Einige Entwicklungsschritte und Stadien der menschlichen Embryonalentwicklung sind nur verständlich, wenn man die Stammesgeschichte berücksichtigt. Dazu gehören die *Chorda*



1 bis 6 Embryonalentwicklung des Menschen. 1: Eizelle mit Spermium, 2: Blastocyste, 3: Embryo zwei Wochen alt, 4: vier Wochen alt, 5: sechs Wochen alt, 6: 19 Wochen alt

## Spezifische Abwehr: zellvermittelte Immunreaktion

Die Hauptaufgabe der zellvermittelten Immunantwort ist es, solche Krankheitserreger zu bekämpfen, die bereits in Zellen eingedrungen sind. Die Hauptrolle spielen dabei die *T-Lymphocyten*. Sie reagieren ausschliesslich auf antigene Epitope, die auf der Oberfläche von körpereigenen Zellen präsentiert werden. Frei in Körperflüssigkeiten vorliegende Antigene werden von ihnen nicht erkannt.

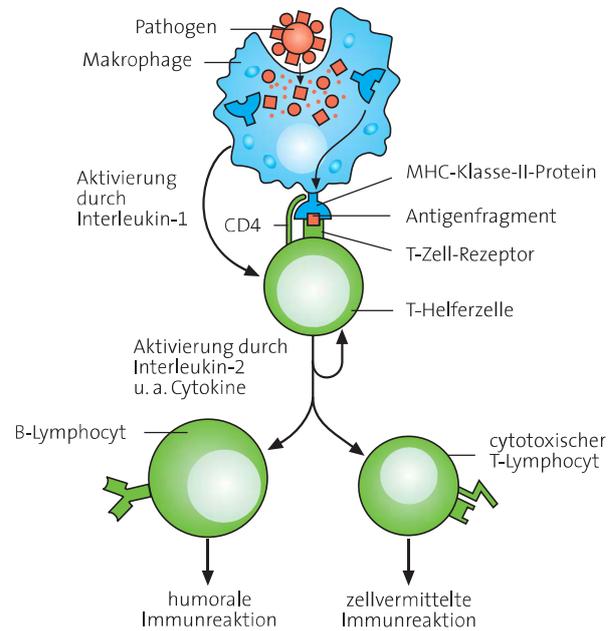
**T-Helferzellen.** Dieser Zelltyp ist zum einen für die Mobilisierung der humoralen Immunantwort von Bedeutung. Die T-Helferzellen übernehmen aber auch bei der zellvermittelten Immunreaktion eine zentrale Rolle (► Bild 1). Der T-Zell-Rezeptor erkennt auf der Oberfläche einer antigenpräsentierenden Zelle, zumeist ein Makrophage, den Komplex aus MHC-Klasse-II-Protein und einem passenden Antigenfragment. Die Wechselwirkung der beiden Zellen wird durch das Oberflächenmolekül CD4 der T-Helferzelle verstärkt, das bevorzugt an eine bestimmte Region des MHC-II-Proteins bindet. Durch die Stimulation der T-Helferzelle gibt der Makrophage das Cytokin Interleukin-1 ab. Dieses regt T-Helferzellen zur Vermehrung an. Das Interleukin-2 und weitere Cytokine der T-Helferzellen wiederum fördern die Vermehrung und Aktivierung von B-Lymphocyten (► humorale Immunreaktion) und cytotoxischen T-Lymphocyten.

**Cytotoxische T-Lymphocyten.** Sie töten Wirtszellen, die mit Viren oder anderen Krankheitserregern infiziert sind. Solche befallenen Zellen präsentieren an ihrer Oberfläche durch MHC-Klasse-I-Moleküle gebundene Antigene. Cytotoxische T-Lymphocyten können praktisch an jede kernhaltige Körperzelle binden, die mit dem betreffenden Krankheitserreger infiziert ist (► Bild 2). Die Wechselwirkung zwischen dem cytotoxischen T-Lymphocyten und der infizierten Zelle wird durch das Oberflächenmolekül CD8 der cytotoxischen Zelle verstärkt.

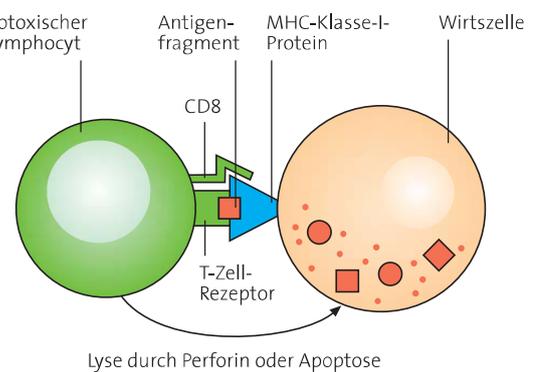
Der aktivierte cytotoxische T-Lymphocyt schüttet das Proteinmolekül Perforin aus, das die Membran der befallenen Zelle durchlöchert (perforiert). Durch die Löcher der Membran verliert die Zelle Plasma, was schliesslich zu ihrer Auflösung (*lyse*) führt. Ausserdem können die cytotoxischen Zellen die befallenen Zellen zur Selbsterstörung veranlassen. Die infizierte Zelle zersetzt dabei selbst ihre DNA und stirbt durch *Apoptose* (► S.29).

Auch bei der Bekämpfung von Krebszellen spielen cytotoxische T-Lymphocyten eine wichtige Rolle, denn sie können manche Tumorzellen erkennen und diese auch lysieren (► Bild 3). Die cytotoxischen T-Lymphocyten besitzen ein wesentlich grösseres Spektrum an Antigenespezifitäten als die Natürlichen Killerzellen der angeborenen Immunreaktion.

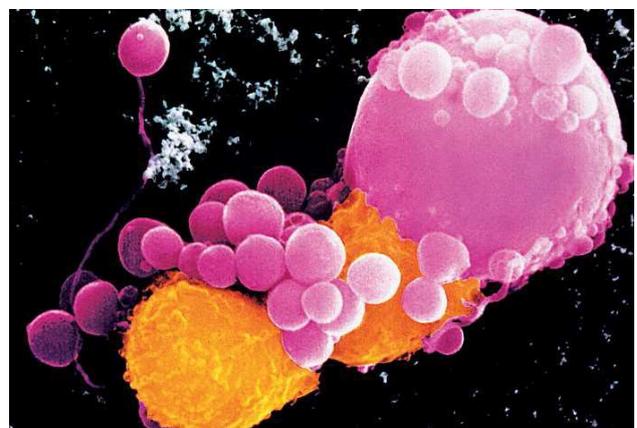
**T-Suppressorzellen** sind gemäss neuester Forschungsergebnisse vermutlich ein Sondertyp der T-Helferzellen. Sie schalten die Immunabwehr ab, wenn ein Antigen nicht länger vorhanden ist. Sie hemmen die Teilung der B-Lymphocyten und die Bildung von neuen cytotoxischen Zellen.



1 Bedeutung der T-Helferzellen



2 Bedeutung der cytotoxischen T-Lymphocyten



3 Lyse einer Krebszelle (violett) nach Kontakt mit einem cytotoxischen T-Lymphocyt (orange)

- 1 Begründen Sie, warum es sinnvoll ist, dass die T-Lymphocyten Antigene nur auf MHC-Molekülen erkennen. (Bei den B-Lymphocyten ist das anders.)
- 2 Erläutern Sie, wozu zweierlei MHC-Molekül-Klassen sinnvoll sind.

## Selektionsfaktoren

Die Umwelt stellt an jedes Lebewesen eine Reihe von Anforderungen (► S.322), die über seine Eignung entscheiden. Dabei setzt die natürliche Auslese am Phänotyp des Individuums an, also an seinen Merkmalen. Damit sind nur solche Gene betroffen, die sich ausprägen.

**Abiotische Selektionsfaktoren** sind Einwirkungen der unbelebten Umwelt, beispielsweise Kälte, Hitze, Trockenheit, Feuchtigkeit, Salzgehalt oder Lichtmangel (► S.335).

**Beispiel Kerguelen-Fliege.** Die Kerguelen sind eine vulkanische Inselgruppe im südlichen Indischen Ozean. Auf den kleinen, baumlosen Inseln, die teilweise vereist sind, herrschen ständig starke Stürme. Zu den wenigen dort lebenden Tierarten gehört die Kerguelen-Fliege, die sich durch verkümmerte Flügel vom normalen Fliegentyp der übrigen Welt unterscheidet. Für fliegende Insekten wäre die Gefahr sehr gross, bei einer der zahllosen Wind-

Schmetterling von einem Fressfeind beunruhigt, klappt er blitzartig die Vorderflügel zur Seite und präsentiert die leuchtend blauen Augenflecken auf seinen Hinterflügeln. Der Angreifer schreckt vor der harmlosen Beute zunächst zurück und diese Schrecksekunde nutzt der Falter zur Flucht.

**Beispiel Hornissenschwärmer.** Der wehrlose Hornissenschwärmer, ein Schmetterling, ahmt in seiner Färbung eine Hornisse nach. Damit täuscht er seine Fressfeinde, die beide Arten nicht ohne Weiteres auseinanderhalten können. Die von HENRY W. BATES entdeckte Nachahmung einer anderen, oftmals giftigen oder wehrhaften Art wird als *Mimikry* bezeichnet. Vorteile in diesem System hat üblicherweise der Nachahmer. Der Selektionsdruck wirkt in Richtung einer immer vollkommeneren Täuschung des Signalempfängers. Diese kann auf vererbtem oder erlerntem Verhalten beruhen.



1–6 Selektion setzt am Phänotyp an. Manche Merkmale lassen sich auf die Wirkung bestimmter Selektionsfaktoren zurückführen. Von links und oben: Abendpfauenaug, Fingerhut, Hornisse, Hornissenschwärmer, Birkhahn und Muntjak

böen auf den Ozean und damit in den sicheren Tod getrieben zu werden.

**Biotische Selektionsfaktoren.** Dies sind Einflüsse, die von anderen Lebewesen ausgehen. Man unterscheidet *zwischenartliche Selektion* beispielsweise durch Fressfeinde oder Parasiten und *innerartliche Selektion* durch Konkurrenz um Nahrung, Geschlechtspartner oder Brutreviere.

**Beispiel Abendpfauenaug.** Das Abendpfauenaug (*Smerinthus ocellata*), ein Nachtfalter, ist am Tag durch die braune Färbung seiner Vorderflügel gut getarnt. In Ruhestellung auf der Baumrinde sind die Vorderflügel über die Hinterflügel gelegt. Wird der

**Beispiel Fingerhut.** Die tiefen Blütenröhren des Fingerhuts sind auffällig gefärbt, innen mit deutlich umrandeten Farbflecken. Der Eingang zur Blütenröhre ist als Landestelle für Insekten ausgebildet. Auf der Suche nach Nektar kriechen vor allem Hummeln entlang der Farbmaile in die Blütenröhre. Dabei berühren sie Staubgefäße und Narben und führen so die Bestäubung der Blüten herbei. Durch Nektar aus Nektardrüsen am Blütenboden belohnt, fliegen sie zur nächsten Blüte, in der Regel von der gleichen Pflanzenart.

Insekt und Fingerhut profitieren von der gegenseitigen Beziehung. Diese *Symbiose* (► S.342) ist das Ergebnis wechselseitiger Anpassung. Man spricht von *Koevolution*.

## Gliederfüßer – Trilobiten, Tausendfüßer und Spinnentiere

Die Gliederfüßer, *Arthropoden*, sind der artenreichste Tierstamm mit weit über einer Million beschriebener Arten. Zu ihm zählen unter anderem die Spinnen, Krebse und Insekten. Den ausserordentlichen evolutiven Erfolg verdanken die Arthropoden u.a. ihrem *segmentierten Körper*, den *gliederten* und oft spezialisierten *Körperanhängen* und den harten *Exoskelett* aus *Chitin*. Dieses schützende Aussenskelett ist Ansatzstelle der Muskeln. Aufgrund des nicht wachsenden Aussenskeletts müssen sich die Arthropoden regelmässig häuten, um an Grösse zuzunehmen.

**Trilobiten.** Die vom Kambrium bis ins Perm weit verbreiteten und heute nur noch fossil bekannten *Dreilapper* weisen sowohl in Längs- als auch in Querrichtung eine Gliederung in drei Teile auf (► Bild 1). Die Trilobiten gehören zu den ersten Arthropoden und sind die formenreichste Gruppe aller ausgestorbenen Tiere.

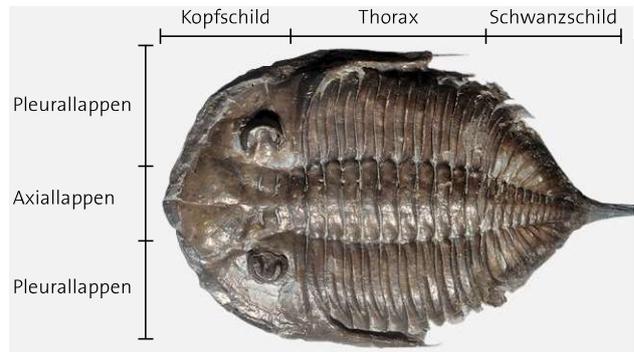
**Myriapoda.** Die bekanntesten Vertreter der Tausendfüßer sind die *Hundertfüßer*, die *Chilopoda*, und die *Doppelfüßer*, die *Diplopoda* (► Bild 2). Auffallend an ihrem Körperbau ist der Rumpf mit weitgehend gleich gestalteten Segmenten und vielen Beinen. Die bodenlebenden, oft räuberischen Chilopoden weisen jeweils ein Paar Beine pro Segment auf und besitzen ein zu Giftklauen umgewandeltes Paar Kieferfüsse. Die meisten Diplopoden leben von abgestorbenen Pflanzenteilen und weisen als Anpassung an die Fortbewegung im lockeren Erdreich ein Doppelsegment mit jeweils zwei Beinpaaren auf. Tausendfüßer sind Tracheenatmer (► S.95).

**Chelicerata.** Zu der vielfältigen Gruppe der *Spinnentiere* gehören unter anderem die *Schwertschänze*, *Skorpione* und *Weberknechte* sowie die sehr artenreichen *Webspinnen* und *Milben*. Die namensgebenden *Cheliceren* sind das vorderste, scheren- oder klauentragende *Extremitätenpaar*. Die auf die Cheliceren folgenden Extremitäten, die Pedipalpen, können unterschiedlich ausgebildet sein und je nach Art der Fortbewegung, Wahrnehmung, Nahrungsaufnahme oder Fortpflanzung dienen. Der Körper ist in zwei Abschnitte unterteilt: den *Vorderleib*, *Prosoma*, mit allen Sinnesorganen und *vier Laufbeinpaaren*, sowie den *Hinterleib*, *Ophistosoma*, das unterschiedlich ausgebildet sein kann (► Bild 4).

*Pfeilschwanzkrebse* (► Bild 3) gehören zu den Schwertschwänzen und werden, da sie fossil schon seit 400 Millionen Jahren nachgewiesen werden können, als *lebende Fossilien* (► S.317) bezeichnet. Innerhalb der Chelicerata weisen sie den ursprünglichsten Bau auf. Am Vorderleib besitzen sie sechs Extremitätenpaare: die Cheliceren, die als Laufbeine ausgebildeten Pedipalpen, und die vier Laufbeinpaare.

Die meisten Spinnen atmen mittels *Röhrentracheen* und *Fächerlungen*, fein gestapelte, übereinanderliegende Atemtaschen, die eine grosse Oberfläche aufweisen. Am Ophistosoma befinden sich bei den Webspinnen die für den Netzbau notwendigen Spinnwarzen. Mit Hilfe der Netze fangen netzbauende Spinnen ihre Beute und lähmen diese mit dem Gift aus den Cheliceren. Danach wird die Beute ausserhalb des Körpers vorverdaut und anschliessend mit Hilfe des Saugmagens ausgesaugt.

1 Vergleichen Sie die Unterteilung des Körpers und die Funktion der jeweils homologen Beinpaare bei *Limulus*, Skorpion, Webspinne und Milbe.



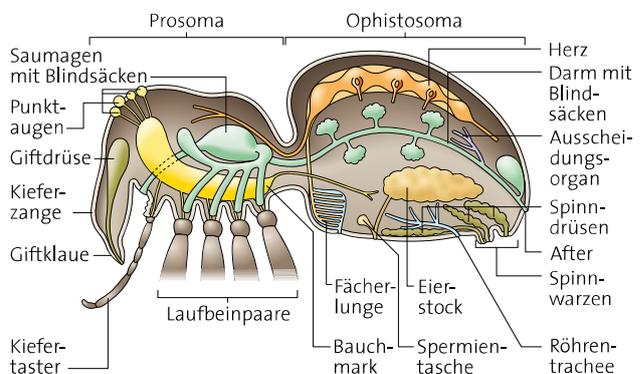
1 Fossiler Trilobit mit dreilappigem Aufbau



2 Diplopoda mit jeweils zwei Beinpaaren pro Segment



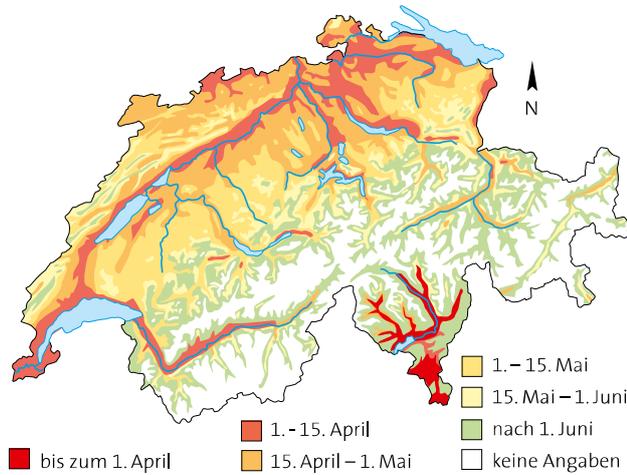
3 Der Schwertschwanz *Limulus*



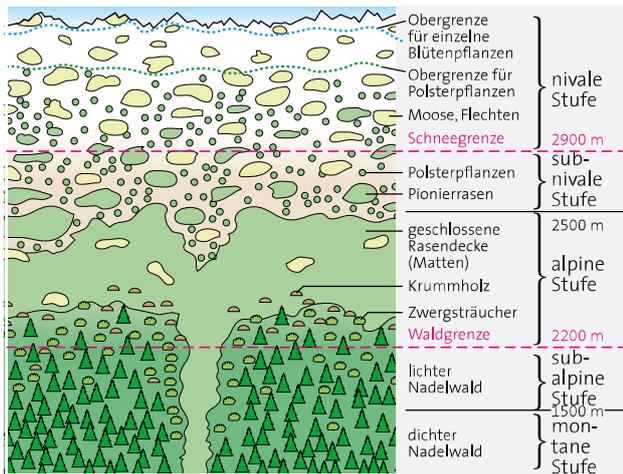
4 Bauplan einer Webspinne



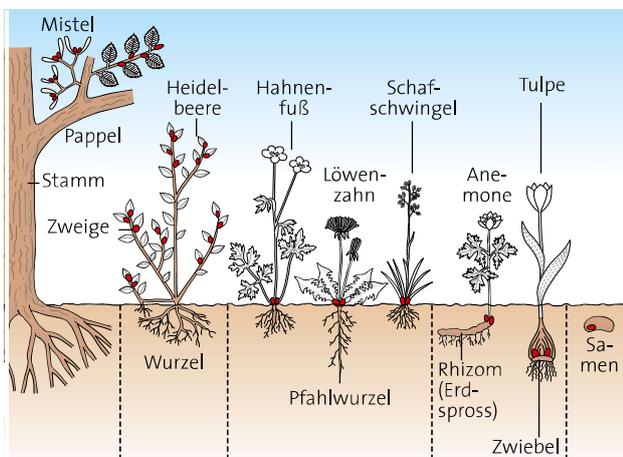
## Pflanzen und Temperatur



1 Beginn der Löwenzahnblüte in der Schweiz. Sie hängt vom jahreszeitlichen Temperaturverlauf am Standort ab.



2 Höhenzonierung in den Alpen (Schema). In der nivalen Stufe können nur noch wenige Blütenpflanzen existieren.



3 Überdauerungsorgane (braun) und Erneuerungsknospen (rot) bei verschiedenen einheimischen Pflanzen

Pflanzen sind allen Veränderungen der Temperatur an ihrem Standort ausgesetzt. Da sie kaum über Möglichkeiten zur Temperaturregulierung verfügen, nehmen sie im Allgemeinen die Temperatur ihrer Umgebung an.

**Jahreszeitliche Entwicklung.** Die *Bildung von Blütenknospen*, Beginn und Dauer der *Blüte*, *Fruchtreife*, *Laubverfärbung* und *Laubfall* werden bei heimischen Pflanzen vorwiegend von der Temperatur bestimmt. Sie können daher als „lebende Messinstrumente“ dienen. Viele Bauernregeln, aber auch die sogenannten phänologischen Karten und Kalender für die Land- und Forstwirtschaft beruhen darauf, dass die Pflanzen in ihrer Entwicklung den jahreszeitlichen Temperaturgang insgesamt widerspiegeln. So beginnt die Apfelblüte, wenn seit Neujahr die Temperatur an 3000 Stunden über 6°C lag. Im phänologischen Kalender kennzeichnet die Apfelblüte den Beginn des Vollfrühlings. Nach solchen phänologischen Daten werden beispielsweise Aussaattermine bestimmt.

**Verbreitung.** Die *Verbreitung* der Pflanzen wird ebenfalls ganz wesentlich durch die Temperatur beeinflusst. So fällt in Europa die nördliche Verbreitungsgrenze der Eichen mit der Temperaturlinie zusammen, an der 4 Monate im Jahr die mittlere Tagestemperatur 10°C beträgt.

Auch die grossräumige Verbreitung der Vegetation in gürtelförmigen Zonen vom Äquator zu den Polen ist vor allem durch die Temperatur bewirkt.

**Höhenzonierung.** In den Gebirgen nimmt die Temperatur um etwa 0,5 Grad je 100 m Höhe ab. Dieses Temperaturgefälle bewirkt die typischen *Höhenstufen* der Gebirgsvegetation. Je geringer die Temperaturansprüche einer Pflanzenart sind, in umso grössere Höhen kann sie vordringen.

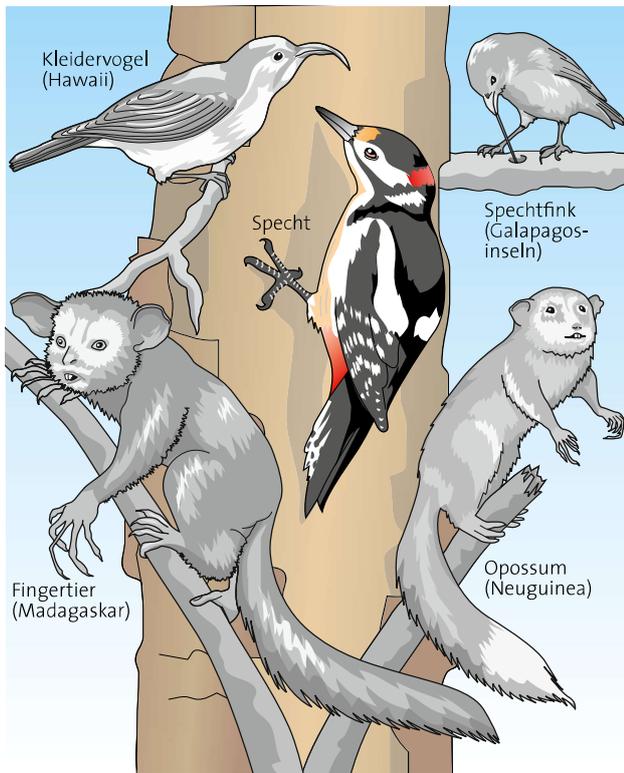
**Anpassungen.** In den Zellen frostgefährdeter Pflanzen wirken gelöste Stoffe als Gefrierschutz, besonders Zucker und Proteine. Sie werden allerdings erst gebildet, wenn sich die Pflanzen mehrere Tage bis Wochen bei niedrigen Temperaturen abhärten konnten. Pflanzen der *nivalen Stufe* (► Bild 2) wie der Gletscherhahnenfuss besitzen Enzyme, die schon bei sehr niedriger Temperatur optimal wirksam sind.

Viele Pflanzen schützen sich – sofern die Wasserversorgung ausreicht – vor Überhitzung, indem sie durch die geöffneten Spaltöffnungen verstärkt Wasser verdunsten und die Blätter damit kühlen.

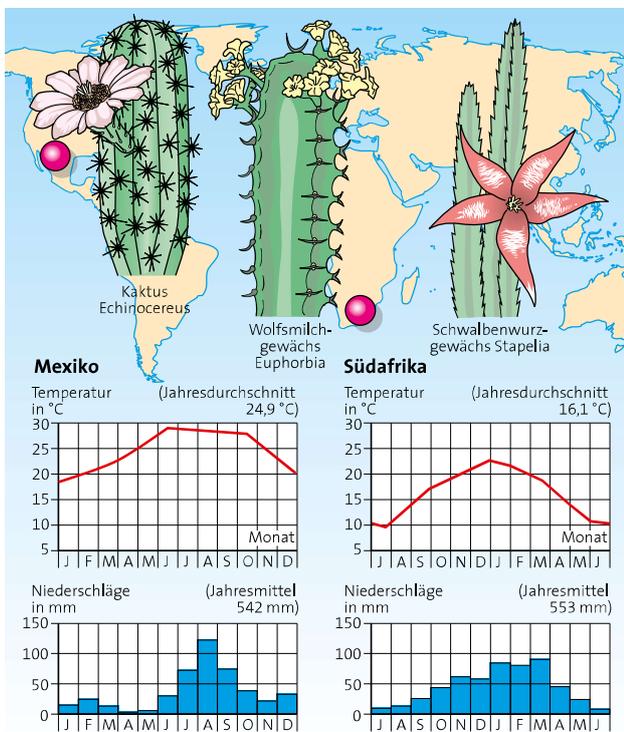
Pflanzen aus Klimazonen mit stark wechselnder Temperatur werfen meist kälte- oder hitzeempfindliche Teile wie die Blätter ab und überstehen die ungünstige Phase mit widerstandsfähigen *Überdauerungsorganen* wie *Stamm*, *Knospen*, *Knollen*, *Rhizomen* (Erdsprosse), *Zwiebeln* oder auch nur als *Samen*. Diese Anpassung an ungünstige Temperaturen ist fast immer zugleich eine Anpassung an eine eingeschränkte Wasserversorgung.

- 1 Nennen Sie Beispiele für pflanzliche Überdauerungsorgane. Informieren Sie sich über deren Aufbau.
- 2 Phänologie ist die Lehre vom Einfluss von Wetter und Klima auf den jahreszeitlichen Entwicklungsgang der Pflanzen und Tiere. Erklären Sie, warum phänologische Beobachtungen trotz modernster Methoden der Temperaturmessung unentbehrlich sind.

## Stellenäquivalenz und Lebensformtyp



1 Wo Spechte fehlen, nehmen andere Tiere mit spezialisierten Organen ihre „Stelle“ als Stocherjäger auf Bäumen ein.



2 Manche Wolfsmilch- und Schwalbenwurzgewächse vertreten den Kakteentyp in Afrika.

Spechte sind nach Merkmalen und Lebensweise unverwechselbar: Mit Meisselschnabel, Harpunenzunge, Kletterfüßen und Stützwendelschwanz sind sie angepasst an ein Leben als Baumkletterer. Durch Hacken und Stochern erbeuten sie versteckt lebende Insekten unter der Rinde, in Spalten, Ritzen und Holz.

Alle etwa 200 Spechtarten auf der Erde stimmen in diesen Merkmalen weitgehend überein und bilden ähnliche ökologische Nischen. Sie sind weltweit verbreitet und fehlen – ausser in den Polargebieten – nur in Australien, Neuguinea, Madagaskar und anderen Inseln. Hier wird ihr „Beruf“ des baumbewohnenden Hack- und Stocherjägers von völlig anderen Vogel- und Säugetierarten ausgeübt. Auch wenn diese natürlich mit Spechten nicht verwandt sind, kann man sie als „funktionelle Spechte“ bezeichnen: Sie bilden im Wesentlichen deren ökologische Nischen und nehmen in ganz anderen Lebensgemeinschaften entsprechende „Stellen“ ein.

**Ökologische Lizenzen – ökologische Stellen.** Wo auf der Erde vergleichbare Lebensbedingungen herrschen, haben Lebewesen die Möglichkeit, ähnliche ökologische Nischen zu bilden. Der Lebensraum vergibt dafür gewissermassen ökologische „Lizenzen“. Werden diese von verschiedenen, meist nicht verwandten Arten in ähnlicher Weise genutzt, spricht man von *Stellenäquivalenz*:

- Nektarvögel nehmen in Afrika, Honigfresservogel in Australien die Stelle der Nektar trinkenden Kolibris des amerikanischen Kontinents ein.
- Lummen und Alken der nördlichen Meere sind den Pinguinen der Südhalbkugel ökologisch äquivalent.
- Parasitische Kleinkrebse nehmen bei Walen die Stelle der Läuse anderer Säugetiere ein.
- Wolfsmilchgewächse und Schwalbenwurzgewächse entsprechen als Stammsukkulente in Afrika ökologisch den Kakteen Amerikas (► Bild 2).

**Ähnliche Anpassungen unter ähnlichen Bedingungen.** Stellenäquivalenz erkennt man in der Regel daran, dass nicht verwandte Lebewesen übereinstimmende Anpassungen aufweisen. In ihrer Gesamtheit ergeben sie einen bestimmten *Lebensformtyp*:

- Der *Kolibrityp* besitzt einen langen, leicht gebogenen Schnabel mit Pinselzunge.
- Der *Pinguintyp* ist strömungsgünstig gestaltet mit dichtem Gefieder und weit hinten ansetzenden Beinen.
- Der *Läusetyp* ist abgeflacht mit Klammerbeinen.
- Der *Kakteentyp* ist sukkulent, bedornt und seine Fotosynthese verläuft nach dem CAM-Typ (► S.137).

Die Anpassungsähnlichkeit hat sich im Verlauf vieler Generationen, unter jeweils ähnlichen Umweltbedingungen und unabhängig von Verwandtschaft entwickelt. Es handelt sich also um *Konvergenz* (► S.263).

- 1 Informieren Sie sich über die auf dieser Seite genannten Tiere und Pflanzen, soweit sie Ihnen unbekannt sind.
- 2 Nennen Sie die Merkmale, durch die das Fingertier (► Bild 1) – ein Halbaffe – die „Spechtstelle“ einnehmen kann.
- 3 Erklären Sie mit Bild 2, unter welchen klimatischen Bedingungen die ökologische Lizenz für den Kakteentyp in einem Lebensraum vergeben wird.

**Mithilfe dieses Kapitels können Sie**

- die allgemeine Struktur eines Ökosystems angeben
- Lebensbedingungen, Gliederung und typische Lebensformen eines heimischen Ökosystems beschreiben
- begründen, weshalb die Primärproduktion die stoffliche und energetische Grundlage eines Ökosystems ist
- Nahrungsbeziehungen in einem Ökosystem qualitativ und quantitativ charakterisieren und Methoden zu ihrer Erforschung nennen
- Stoffkreisläufe als wichtiges Merkmal von Ökosystemen aus der Tätigkeit von Destruenten erklären und an Beispielen beschreiben

- den Energiefluss durch ein Ökosystem und die mit ihm verbundene Energieumwandlung und Energieverwertung durch Lebewesen erläutern
- Methoden zur Untersuchung von Ökosystemen beschreiben und in einfacher Form selbst durchführen
- Sukzession als regelhafte Entwicklung von Ökosystemen beschreiben und ihren Verlauf darstellen
- Kennzeichen eines biologischen Gleichgewichts in Ökosystemen nennen und die dabei wirksamen Faktoren erläutern
- Besonderheiten anthropogener Ökosysteme aus dem Vergleich mit natürlichen Ökosystemen ableiten

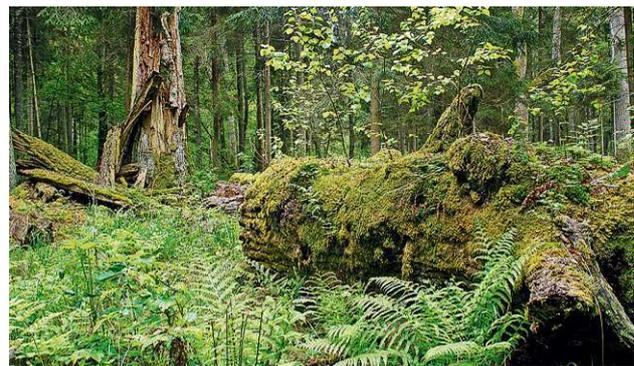
**Testen Sie Ihre Kompetenzen**

Wälder sind als Ökosysteme gut erforscht. Bei der Untersuchung eines mitteleuropäischen Walds wurden für verschiedene Glieder des Ökosystems die in der Tabelle angegebenen Daten ermittelt.

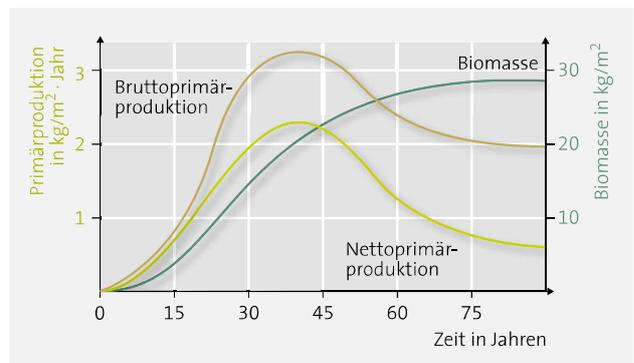
Energiebilanz verschiedener Glieder eines Mischwalds		
(Werte in kJ je m <sup>2</sup> und Jahr)		
Pflanzen	Bruttoprimärproduktion	41 200
	Nettoprimärproduktion	21 000
	Bestandsabfall	8 200
	<b>insektenfressende Kleinvögel</b>	<b>pflanzenfressende Insekten</b>
Konsumtion	59	1 710
Defäkation	15	680
Assimilation	44	1 030
Dissimilation	43	390
Produktion	1	640

- 1 Stellen Sie in einem einfachen Schema die Nahrungsbeziehungen der in der Tabelle berücksichtigten Glieder des Ökosystems dar und nennen Sie die zugehörigen Trophiestufen mit ihren jeweiligen Fachbegriffen.
- 2 Nennen Sie Methoden zur Untersuchung von Nahrungsbeziehungen in einer Biozönose.
- 3 Begründen Sie, welche der in der Tabelle genannten Größen für die Produktivität des Ökosystems massgeblich ist.
- 4 Erklären Sie die Begriffe Konsumtion, Defäkation, Assimilation, Dissimilation und Produktion der Tiere.
- 5 Erklären Sie die auffälligen Unterschiede im Verhältnis von Defäkation zu Dissimilation beim Vergleich von Kleinvögeln und Insekten.
- 6 Zeichnen Sie ein einfaches Pfeilschema für den Energiefluss zwischen den in der Tabelle genannten Konsumenten. Beschriften Sie dann die Pfeile mit den Begriffen und Werten der Tabelle.

Das Foto zeigt das Stadium der Sukzession eines mitteleuropäischen Walds, wie es sich nach langer Zeit und ohne menschliche Eingriffe entwickelt.



- 7 Erläutern Sie den Begriff Sukzession und benennen Sie das Sukzessionsstadium des abgebildeten Walds.
- 8 Nennen Sie Kennzeichen, die dafür sprechen, dass sich ein solcher Wald im biologischen Gleichgewicht befindet.
- 9 Interpretieren Sie die Entwicklung eines Walds nach einem Waldbrand (► Bild unten). Prüfen Sie, inwieweit sie für Sukzessionen typisch ist.



**Nitratbelastung des Grund- und Trinkwassers.** Nitrat wird im Stoffwechsel von Mensch und Tier in Nitrit umgewandelt, aus dem sich krebserregende *Nitrosamine* bilden können. Besonders bei Babys und Kleinkindern muss mit gesundheitlichen Schäden gerechnet werden. Daher legt die Trinkwasserverordnung einen gesetzlichen Nitratgrenzwert von 40 mg/l fest. Hauptverursacher der Nitratbelastung von Gewässern ist die Landwirtschaft. Mehr als die Hälfte der aufgebrauchten Stickstoffverbindungen aus Mineräldüngern und Gülle bleibt für ein bis drei Wochen in den oberen 30 cm des Bodens und ist damit der direkten Abspülung durch Niederschläge ausgeliefert. Dies gilt besonders für leichte, wasserdurchlässige Böden. Vom Rest wird ein Teil von Bodenbakterien zu Nitrat umgewandelt und kann in dieser Form von den Wurzelhaaren der Pflanzen aufgenommen werden. Der andere Teil sickert tiefer und gelangt somit irgendwann ins Trinkwasser.

**Industriegifte und Schwermetallbelastung.** Selbst mit vorgeklärten Abwässern gelangen giftige Industriechemikalien über die Flüsse ins Meer und sogar bis in die Tiefsee. Im Speck von Pottwalen und in Tiefseebewohnern haben holländische Meeresbiologen Anreicherungen längst verbotener Flammschutzmittel gefunden. Die Schwermetalle Cadmium, Nickel und Zink können, meist als Ionen im Wasser gelöst, sehr weit verfrachtet werden. Blei und Chromverbindungen bleiben eher in der Nähe der Einleitungen zurück, da sie sich an Schwebstoffe gebunden, meistens im Sediment ablagern. In der Nahrungskette werden jedoch auch diese Stoffe angereichert und in Fett, Leber und Knochen der Konsu-

menten abgelagert. Bei hohen Konzentrationen stellen sich Lähmungen oder Krämpfe als akute Vergiftungserscheinungen ein. Spätfolgen wie Missbildungen, Unfruchtbarkeit und Organschäden sind ebenfalls bekannt.

**Erwärmung.** Die Gewässertemperatur unterliegt einem Jahresrhythmus, der von der Sonneneinstrahlung und von der Lufttemperatur abhängt. Diese Größen verändern sich in der Regel kontinuierlich und vor allem langsam, während die Temperatur durch das Einleiten von *Kühlwasser* aus Wärmekraftwerken kurzfristig stark ansteigen kann. Im Jahresmittel kann die Wassertemperatur mancher Flüsse dadurch um 3 bis 4 Grad erhöht sein. Das führt zu einer gesteigerten biologischen Aktivität der Wasserorganismen, zugleich jedoch zu schlechterer Löslichkeit von Sauerstoff im Wasser. Aerob lebende Organismen geraten dadurch unter Sauerstoffmangel. In der Folge sinkt die biologische *Selbstreinigungskraft* des Flusses.

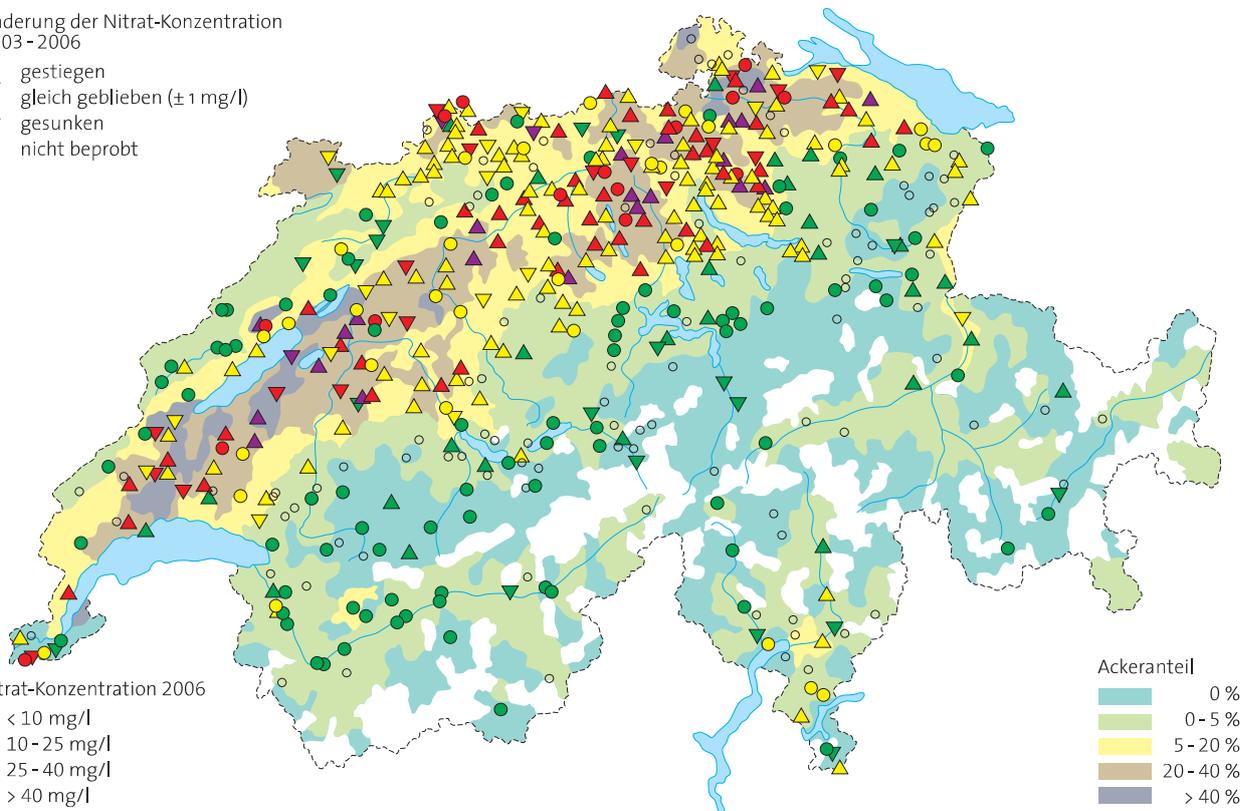
- 1 Erstellen Sie eine Mindmap zum Thema „Belastungen der Gewässer“.
- 2 Stellen Sie Zusammenhänge dar, die zwischen den einzelnen Formen der Gewässerbelastung bestehen. Beispiel: Erwärmung → O<sub>2</sub>-Defizit → verringerter Schadstoffabbau → erhöhte Nitratbelastung.
- 3 Ermitteln Sie die Grundwasserbelastung durch Nitrat in Ihrem Kanton (► Bild 1). Beurteilen Sie die Entwicklung von 2003 bis 2006 und nennen Sie Gründe dafür.

Änderung der Nitrat-Konzentration 2003-2006

- △ gestiegen
- gleich geblieben (± 1 mg/l)
- ▽ gesunken
- nicht beprobt

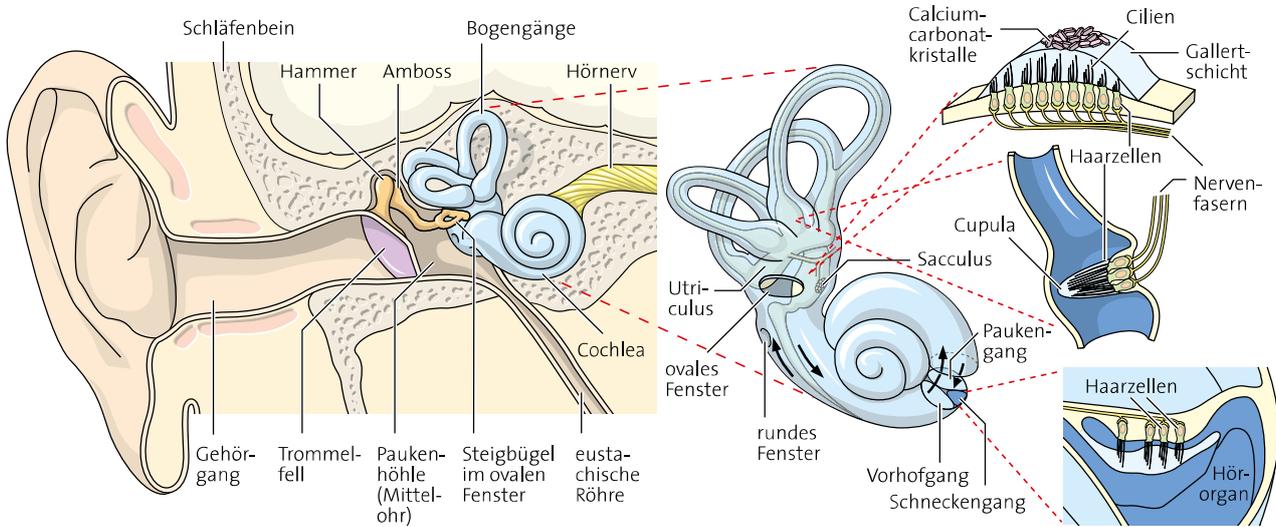
Nitrat-Konzentration 2006

- < 10 mg/l
- 10 - 25 mg/l
- 25 - 40 mg/l
- > 40 mg/l



1 Änderung der Nitrat-Konzentration von 2003 bis 2006 und Ackeranteil (Maximalwert pro Jahr und Messstelle)

### Die vielseitigen Mechanorezeptoren



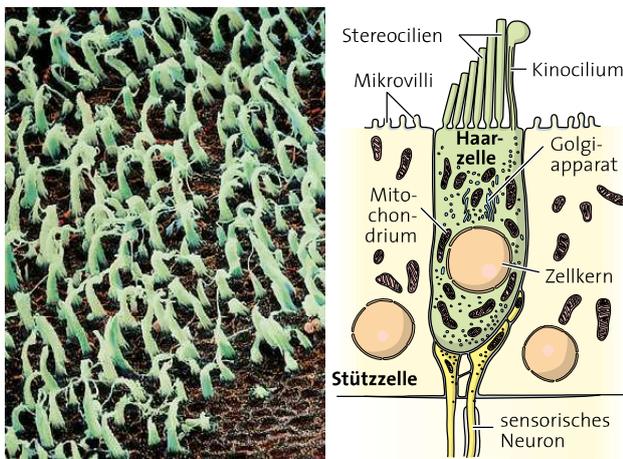
1 Übersicht über den Bau des Ohrs und Innenohr mit Gehör- und Gleichgewichtsorganen

Gehör, Lagesinn und Beschleunigungssinn scheinen auf den ersten Blick nichts gemeinsam zu haben. Die zugehörigen Sinnesorgane sitzen jedoch alle im Innenohr (► Bild 1) und sind mit demselben Rezeptortyp ausgestattet, nämlich mit *Haarzellen*. Dabei handelt es sich um hochsensible *Mechanorezeptoren*, die auf Verformung ansprechen. Im Lauf der Evolution sind offenbar aus einem Rezeptortyp verschiedenste Sinnesorgane hervorgegangen. Unterschiedliche Hilfsstrukturen „übersetzen“ darin den ursprünglichen Reiz (Schall, Beschleunigung) in mechanische Verformungen der Haarzellen.

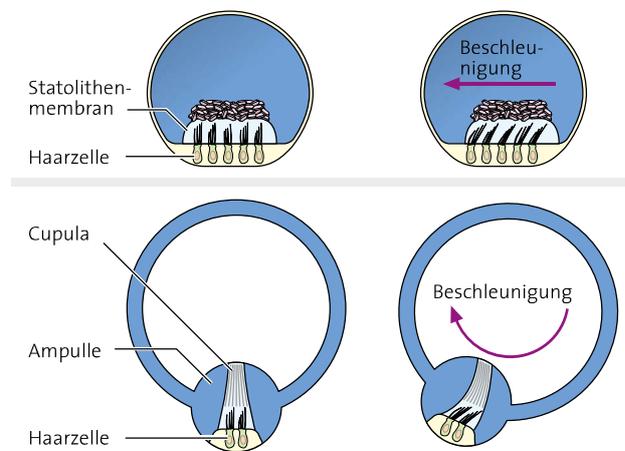
**Besonderheiten der Haarzellen.** Die zylindrischen Haarzellen haben ihren Namen von den 30 bis 150 haarförmigen Zellfortsätzen, die am oberen Ende aus der Zelle herausragen (► Bilder 2 und 3). Man bezeichnet sie als *Cilien*, obwohl sie – anders als die Cilien von Einzellern (► S. 32) – unbeweglich sind und einen anderen Feinbau aufweisen. Am unteren Ende bildet jede Haarzelle eine Synapse mit einem sensorischen Neuron. Da sie schon im

Ruhezustand Neurotransmitter ausschüttet, entstehen im sensorischen Neuron mit einer konstanten Frequenz Impulse. Werden die Cilien in Richtung auf das längste Cilium – das *Kinocilium* – ausgelenkt, reagiert die Haarzelle mit vermehrter Transmitterausschüttung. Die Impulsfrequenz des Neurons steigt. Bei einer Auslenkung vom Kinocilium weg wird die Transmitterausschüttung vermindert. Die Impulsfrequenz des Neurons sinkt. Haarzellen reagieren also nicht nur sehr empfindlich auf Verformungen der Cilien, ihre Antwort ist auch *richtungsspezifisch*.

**Lage- und Beschleunigungssinn.** Gibt man Götterspeise aus der Sturzform auf den Teller, verformt sie sich sehr leicht in die Richtung, in die der Teller gekippt wird. Der Effekt kann noch verstärkt werden, wenn man Kieselsteine oben auf die Götterspeise legt. Nach diesem Prinzip sind unsere *Gleichgewichtsorgane* aufgebaut: In zwei flüssigkeitsgefüllten Kammern des Innenohrs, *Utriculus* und *Sacculus* genannt, befinden sich Felder von Haarzellen. Ihre Cilien ragen in eine gallertige Masse, in die viele kleine Calcium-

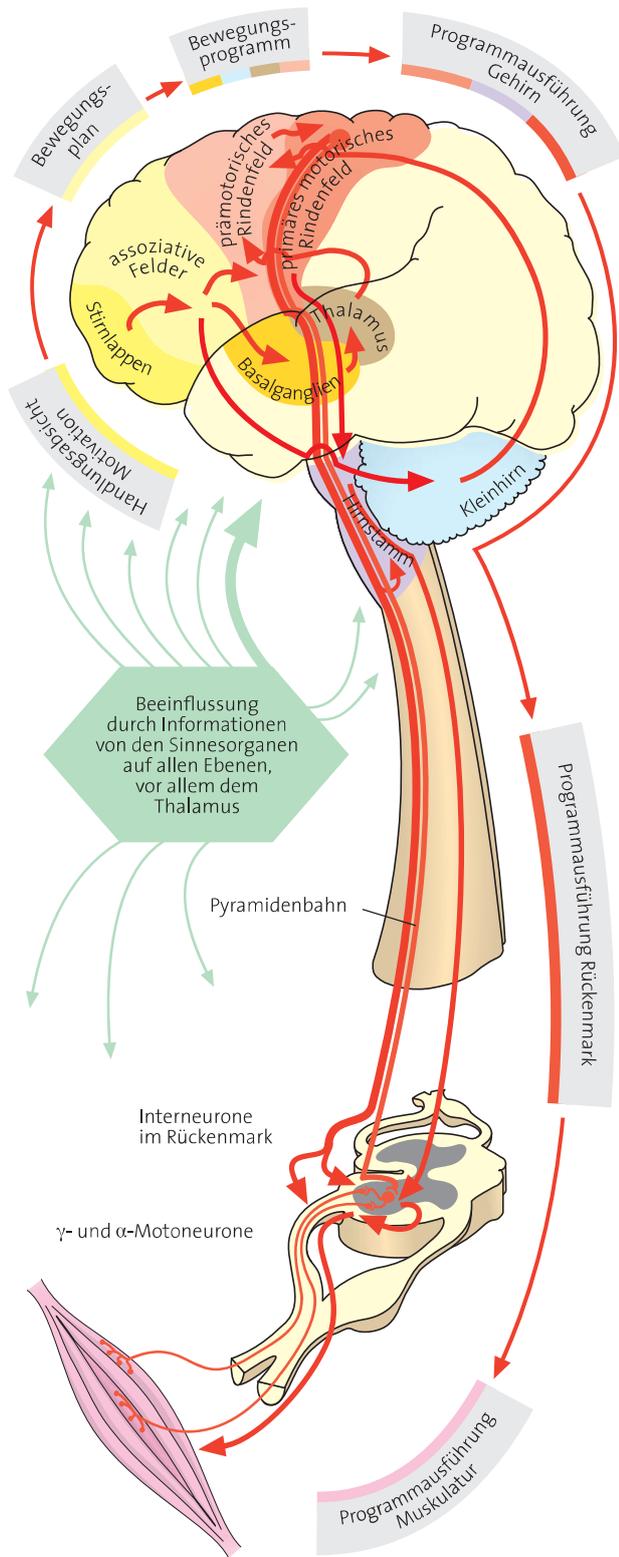


2 und 3 Haarzellen. Links REM-Bild der Cilien, rechts schematische Darstellung einer Haarzelle



4 Funktionsprinzip von Utriculus und Sacculus (oben) und den Bogengängen (unten)

### Von der Absicht zur Bewegung



1 Ablauf einer Willkürbewegung

Wer Klavier spielt, kann mit Recht behaupten, dass es sich hierbei um eine vom Bewusstsein gesteuerte Bewegungsabfolge handelt. Aber wer könnte schon genau beschreiben, welche seiner Muskeln sich in welcher Reihenfolge kontrahieren, um ein bestimmtes Lied zu spielen? Man kann im Gegenteil sogar annehmen, dass man sich viel häufiger verspielt, wenn man sich zu sehr auf seine Finger konzentriert. Offensichtlich wird das Bewusstsein auch bei Willkürbewegungen von vielen Detailaufgaben entlastet.

**Motivation und Bewegungsplan.** Willkürbewegungen setzen eine Absicht voraus. Mit einer Bewegungsabfolge soll ein bestimmtes Ziel erreicht werden. Insofern entstehen Willkürbewegungen zunächst im limbischen System (von lat. *limbus*: Saum), das den Balken saumartig umgibt (► S.443, und im Stirnlappen des Grosshirns – also in zwei Bereichen, die eng mit der Willensbildung zusammenhängen. Wie das Beispiel oben zeigt, hat man meist keine konkrete Vorstellung von der Bewegungsabfolge selbst, sondern nur von dem Ziel, das durch die Bewegung erreicht werden soll (► Bild 1).

Wie die Bewegung aussehen muss, um das beabsichtigte Ziel zu erreichen, wird in den assoziativen Feldern der Grosshirnrinde errechnet. Es entsteht ein Bewegungsplan, sozusagen ein Ablaufschema für die Bewegung.

**Bewegungsprogramm.** Informationen über den Bewegungsplan gelangen nun an die Basalganglien, den Hirnstamm und das Kleinhirn. Hier wird überprüft, ob die geplanten Bewegungen mit Veränderungen der Körperhaltung oder einer Verlagerung des Körperschwerpunkts verbunden sind. Wenn das der Fall ist, wird der Bewegungsplan um geeignete Ausgleichsbewegungen ergänzt. Es entsteht ein detailliertes Bewegungsprogramm, das alle notwendigen Teilschritte und deren zeitliche Abfolge enthält. Dieses Bewegungsprogramm wird zu den primären motorischen Rindenfeldern geleitet. Dort beginnt dann die Ausführung der Bewegung.

**Programmablauf.** Das Bewegungsprogramm wird Schritt für Schritt abgearbeitet, indem Steuerbefehle von den primären motorischen Rindenfeldern über die Pyramidenbahn ins Rückenmark gelangen. Hier werden  $\alpha$ - und  $\gamma$ -Motoneurone aktiviert, die die Muskeln zu Kontraktionen veranlassen.

Gleichzeitig laufen auf jeder der genannten Ebenen sensorische Informationen über den Erfolg der Bewegungsabfolge ein (► Bild 1). So halten zum Beispiel die Eigenreflexe der Muskeln die angestrebte Muskelspannung aufrecht, die Lagesinnesorgane informieren ständig über die Körperhaltung und mit den Augen wird erfasst, ob die Bewegungsabfolge zum Ziel führt. Ständig werden kleine Abweichungen vom Bewegungsprogramm gemeldet und entsprechend korrigiert.

- 1 Führen Sie eine Bewegung oder Bewegungsabfolge möglichst bewusst aus. Beschreiben Sie detailliert alle Einzelkomponenten dieser Bewegung und die Erfahrung, die Sie dabei machen. Erklären Sie diese Erfahrung mithilfe des Textes.
- 2 Bewegungsabfolgen, die man schon oft eingeübt hat, erfordern nur noch wenig Aufmerksamkeit. Erklären Sie, worin hier der Lernerfolg besteht.

## Nachahmung und Tradition



1 Werkzeuggebrauch eines Schimpansen beim Termitenfang



2 Ein Rotgesichtsmakake wäscht Süsskartoffeln.

**Lernen durch Beobachtung.** In Westafrika kann man Schimpansen beobachten, die hartschalige Nüsse mithilfe von zwei Steinen öffnen. Diese Form des Werkzeuggebrauchs lernen junge Schimpansen, indem sie ihren Müttern zuschauen. Später versuchen sie selbst Nüsse auf diese Weise zu öffnen. Durch *Versuch und Irrtum* werden ihre Bemühungen effektiver und schliesslich können sie die Nüsse perfekt knacken. Auch die Fähigkeit der Schimpansen, Termiten mit einem Stöckchen aus deren Bau herauszuangeln (► Bild 1), beruht auf der Nachahmung eines bei anderen Individuen beobachteten Verhaltens. Dabei wählen die Tiere das Stöckchen sorgfältig aus und modifizieren es teilweise sogar, indem sie die Rinde entfernen oder ein umgebogenes Ende abbeissen. Junge Schimpansen spielen zwar auch mit Halmen und Ästchen, sie benutzen diese jedoch nicht zum Nahrungserwerb. Erst im Alter von einigen Jahren sind sie geschickt genug, um mit einem Zweig die Insekten erbeuten zu können. Die zum Erlangen der Nahrung eingesetzten Gegenstände werden als regelrechte Werkzeuge benutzt. Die Fähigkeit zur Anwendung von Werkzeug resultiert wahrscheinlich aus einer Mischung von Nachahmung und speziellen Lernvorgängen bei angeborener Lerndisposition. Bei diesem „Lernen durch Beobachtung“ werden Erfahrungen auf indirektem Weg gesammelt.

**Tradiertes Verhalten.** Erlernte Verhaltensmuster können bei sozial lebenden Tieren auf nicht genetischem Weg von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden. Es bildet sich eine Verhaltenstradition aus. Japanische Forscher fütterten Rotgesichtsmakaken mit Süsskartoffeln (► Bild 2), um die Tiere besser beobachten zu können. Ein Affe wurde beobachtet, wie er eine Kartoffel wusch und danach verzehrte. Dieses Verhalten wurde von diesem Tier immer wieder gezeigt und innerhalb von zehn Jahren von den meisten Tieren innerhalb der Gruppe übernommen. Nicht beobachtet wurde es zu diesem Zeitpunkt allerdings bei ganz jungen und über zwölf Jahre alten Tieren. Heute ist diese „Kartoffelwaschkultur“ bei den Nachfahren im Verhaltensrepertoire fest etabliert.

Das *Lernen durch Nachahmung* hat für ein Individuum grosse Vorteile. So können die lernenden Tiere einerseits eigene risikoreiche Erfahrungen vermeiden, andererseits von positiven Erfahrungen profitieren. Bei Tieren beruht das Nachahmungslernen oft auf dem Erwerb und der Verfeinerung motorischer Fähigkeiten und ist objektgebunden. Auch der Mensch lernt am Objekt durch Nachahmung. Er kann aber auch durch verbale Informationsweitergabe, das heisst ohne Objekt, nachahmen und dadurch lernen.



3 Diese Kohlmeise hat eine Milchflasche geöffnet.

- 1 Nennen Sie Beispiele für das Lernen durch Nachahmung beim Menschen.
- 2 1940 hat man in England vereinzelt Blaumeisen beobachtet, die Löcher in den Aluminiumverschluss einer Milchflasche pickten, um an den Inhalt zu gelangen. Dieses Verhalten hat sich mittlerweile weiter ausgebreitet (► Bild 3). Erklären Sie das Zustandekommen dieses Phänomens.