

# Inhalt

<b>1</b>	<b>Einführung in die Zelle</b>	<b>1</b>	<b>1.5</b>	<b>Modellorganismen</b>	<b>29</b>
<b>1.1</b>	<b>Gleichheit und Vielfalt von Zellen</b>	<b>2</b>	1.5.1	Molekularbiologen haben sich auf <i>E. coli</i> konzentriert	30
1.1.1	Zellen variieren enorm in ihrem Aussehen und ihren Funktionen	2	1.5.2	Die Bierhefe ist eine einfache Eukaryotenzelle	30
1.1.2	Die grundlegende Chemie ist bei allen lebenden Zellen ähnlich	4	1.5.3	<i>Arabidopsis</i> wurde aus 300.000 Arten als Modellpflanze ausgewählt	31
1.1.3	Alle heutigen Zellen stammen von derselben Urzelle ab	5	1.5.4	Das Tierreich wird bei den Modellorganismen durch eine Fliege, einen Wurm, einen Fisch, eine Maus und den Menschen repräsentiert	31
1.1.4	Gene liefern die Anweisungen für die Gestalt, die Funktion und das komplexe Verhalten von Zellen	6	1.5.5	Der Vergleich von Genomsequenzen deckt das gemeinsame Erbe des Lebens auf	36
<b>1.2</b>	<b>Zellen unter dem Mikroskop</b>	<b>6</b>	<b>1.6</b>	<b>Zusammenfassung</b>	<b>38</b>
1.2.1	Die Erfindung des Lichtmikroskops führte zur Entdeckung von Zellen	7	<b>2</b>	<b>Chemische Bestandteile der Zelle</b>	<b>43</b>
1.2.2	Zellen, Organellen und sogar Moleküle können im Mikroskop betrachtet werden	10	<b>2.1</b>	<b>Chemische Bindungen</b>	<b>44</b>
<b>1.3</b>	<b>Die Prokaryotenzelle</b>	<b>14</b>	2.1.1	Zellen sind aus relativ wenigen Atomsorten aufgebaut	44
1.3.1	Prokaryoten sind die vielseitigsten Organismen	15	2.1.2	Die äußeren Elektronen bestimmen die Art der atomaren Wechselwirkung	45
1.3.2	Die Prokaryoten gliedern sich in zwei Domänen: Bakterien und Archaeen	16	2.1.3	Ionenbindungen entstehen durch die Aufnahme oder Abgabe von Elektronen	48
<b>1.4</b>	<b>Die Eukaryotenzelle</b>	<b>17</b>	2.1.4	Kovalente Bindungen entstehen, indem sich Atome Elektronen teilen	49
1.4.1	Der Zellkern ist der Informationsspeicher der Zelle	17	2.1.5	Kovalente Bindungen sind unterschiedlich stark	51
1.4.2	Mitochondrien erzeugen aus Nahrung nutzbare Energie für die Zelle	17	2.1.6	Es gibt verschiedene Arten kovalenter Bindungen	51
1.4.3	Chloroplasten fangen Energie aus Sonnenlicht ein	20	2.1.7	Elektrostatische Anziehungen tragen dazu bei, Moleküle in den Zellen zusammenzuführen	52
1.4.4	Innere Membranen schaffen intrazelluläre Kompartimente mit unterschiedlichen Funktionen	21	2.1.8	Wasser wird durch Wasserstoffbrückenbindungen zusammengehalten	53
1.4.5	Das Cytosol ist ein konzentriertes wässriges Gel aus großen und kleinen Molekülen	23	2.1.9	Einige polare Moleküle bilden in Wasser Säuren und Basen	54
1.4.6	Das Cytoskelett ermöglicht gerichtete Bewegungen der Zelle	24	<b>2.2</b>	<b>Die Moleküle in Zellen</b>	<b>55</b>
1.4.7	Das Cytoplasma ist keineswegs statisch	25	2.2.1	Eine Zelle wird aus Kohlenstoffverbindungen gebildet	55
1.4.8	Eukaryotenzellen könnten als Räuber entstanden sein	26	2.2.2	Zellen enthalten vier Grundtypen kleiner organischer Moleküle	56

## XVIII Inhalt

- 2.2.3 Zucker sind Energiequellen der Zellen und Bausteine von Polysacchariden 57
- 2.2.4 Fettsäuren sind Bestandteile der Zellmembranen 59
- 2.2.5 Aminosäuren sind die Bausteine der Proteine 60
- 2.2.6 Nukleotide sind die Bausteine von DNA und RNA 62
- 2.3 Makromoleküle in Zellen 63**
- 2.3.1 Makromoleküle enthalten eine spezifische Anordnung von Untereinheiten 64
- 2.3.2 Nichtkovalente Bindungen bestimmen die genaue Gestalt eines Makromoleküls 65
- 2.3.3 Nichtkovalente Bindungen ermöglichen es einem Makromolekül, andere ausgewählte Moleküle zu binden 68
- 2.4 Zusammenfassung 84**
- 3 Energie, Katalyse und Biosynthese 89**
- 3.1 Nutzung der Energie durch die Zellen 90**
- 3.1.1 Biologische Ordnung wird durch die Freisetzung von Wärme aus Zellen ermöglicht 90
- 3.1.2 Photosynthetisch aktive Organismen nutzen Sonnenlicht zur Herstellung von organischen Molekülen 93
- 3.1.3 Zellen gewinnen Energie aus der Oxidation organischer Moleküle 95
- 3.1.4 Oxidation und Reduktion erfolgen durch die Übertragung von Elektronen 96
- 3.2 Freie Enthalpie und Katalyse 97**
- 3.2.1 Enzyme erniedrigen die Aktivierungsenergie von chemischen Reaktionen 98
- 3.2.2 Die Änderung der Freien Enthalpie einer Reaktion bestimmt, ob die Reaktion stattfindet 100
- 3.2.3 Die Konzentration der Reaktanden beeinflusst die Änderung der Freien Enthalpie und die Richtung der Reaktion 101
- 3.2.4 Anhand der Änderung der Freien Standardenthalpie lässt sich die Energetik verschiedener Reaktionen vergleichen 101
- 3.2.5 Zellen befinden sich in einem Zustand des chemischen Ungleichgewichts 102
- 3.2.6 Die Gleichgewichtskonstante ist direkt proportional zu  $\Delta G^0$  103
- 3.2.7 Bei komplexen Reaktionen hängt die Gleichgewichtskonstante von den Konzentrationen aller Reaktanden und Produkte ab 106
- 3.2.8 Die Gleichgewichtskonstante ist ein Maß für die Stärke der molekularen Wechselwirkungen 106
- 3.2.9 In aufeinanderfolgenden Reaktionen sind die  $\Delta G^0$ -Werte additiv 107
- 3.2.10 Enzyme finden ihre Substrate durch schnelle Diffusion 108
- 3.2.11  $V_{\max}$  und  $K_M$  sind ein Maß für die Leistung eines Enzyms 109
- 3.3 Aktivierte Trägermoleküle und Biosynthese 110**
- 3.3.1 Die Bildung eines aktivierten Trägermoleküls ist an eine energetisch günstige Reaktion gekoppelt 114
- 3.3.2 ATP ist das am häufigsten verwendete aktivierte Trägermolekül 115
- 3.3.3 Die im ATP gespeicherte Energie wird oft für die Verknüpfung von Molekülen verwendet 117
- 3.3.4 NADH und NADPH sind wichtige Elektronenüberträger 118
- 3.3.5 Zellen verwenden viele andere aktivierte Trägermoleküle 119
- 3.3.6 Die Synthese von biologischen Polymeren benötigt eine Energiezufuhr 121
- 3.4 Zusammenfassung 124**
- 4 Proteine – Struktur und Funktion 129**
- 4.1 Gestalt und Struktur von Proteinen 130**
- 4.1.1 Die Form eines Proteins wird durch seine Aminosäuresequenz bestimmt 130
- 4.1.2 Proteine falten sich in die Konformation mit der geringsten Energie 134
- 4.1.3 Proteine kommen in einer Vielzahl komplizierter Formen vor 136
- 4.1.4  $\alpha$ -Helix und  $\beta$ -Faltblatt sind häufige Faltungsmuster 140
- 4.1.5 Helices bilden sich leicht in biologischen Strukturen 140
- 4.1.6  $\beta$ -Faltblätter bilden starre Strukturen im Kern vieler Proteine 143
- 4.1.7 Proteine haben mehrere Organisationsstufen 144
- 4.1.8 Nur wenige der vielen möglichen Polypeptidketten sind brauchbar 145
- 4.1.9 Proteine können in Familien eingeteilt werden 146
- 4.1.10 Große Proteinkomplexe bestehen häufig aus mehr als einer Polypeptidkette 147
- 4.1.11 Proteine können sich zu Filamenten, Schichten oder Kugeln zusammenlagern 148
- 4.1.12 Manche Arten von Proteinen haben eine lange Faserform 149
- 4.1.13 Extrazelluläre Proteine werden häufig durch kovalente Quervernetzung stabilisiert 150
- 4.2 Wie Proteine arbeiten 151**
- 4.2.1 Alle Proteine binden an andere Moleküle 151

- 4.2.2 Die Bindungsstellen von Antikörpern sind besonders vielseitig 153
- 4.2.3 Enzyme sind wirkungsvolle und hochspezifische Katalysatoren 154
- 4.2.4 Lysozym illustriert, wie ein Protein arbeitet 155
- 4.2.5 Die meisten Arzneimittel hemmen Enzyme 160
- 4.2.6 Fest gebundene kleine Moleküle verleihen Proteinen zusätzliche Funktionen 160
- 4.3 Wie Proteine kontrolliert werden 161**
- 4.3.1 Die katalytische Aktivität von Enzymen wird häufig durch andere Moleküle reguliert 162
- 4.3.2 Allosterische Enzyme haben zwei Bindungsstellen, die sich gegenseitig beeinflussen 163
- 4.3.3 Phosphorylierung kann durch Auslösung einer Konformationsänderung die Proteinaktivität kontrollieren 165
- 4.3.4 Auch GTP-bindende Proteine werden durch die zyklische Aufnahme und Abgabe einer Phosphatgruppe reguliert 166
- 4.3.5 Nukleotidhydrolyse ermöglicht es Motorproteinen, große Bewegungen in Zellen zu bewirken 167
- 4.3.6 Proteine bilden oft große Komplexe, die als Proteinmaschinen wirken 168
- 4.3.7 Kovalente Modifikationen kontrollieren den Aufenthaltsort und den Zusammenbau von Proteinmaschinen 168
- 4.4 Wie Proteine untersucht werden 170**
- 4.4.1 Zellen können in einer Petrischale kultiviert werden 174
- 4.4.2 Aufreinigungstechniken liefern homogene Proteinpräparate aus Zellhomogenaten 174
- 4.4.3 Durch Gentechnik können große Mengen fast jedes beliebigen Proteins hergestellt werden 176
- 4.4.4 Automatisierte Untersuchungen der Struktur und Funktion von Proteinen erhöhen das Tempo der Entdeckungen 181
- 4.5 Zusammenfassung 182**
- 5 DNA und Chromosomen 185**
- 5.1 Struktur und Funktion von DNA 186**
- 5.1.1 Ein DNA-Molekül besteht aus zwei komplementären Nukleotidsträngen 187
- 5.1.2 Die Struktur der DNA liefert einen Mechanismus zur Vererbung 192
- 5.2 Die Struktur eukaryotischer Chromosomen 193**
- 5.2.1 Eukaryotische DNA ist in mehrere Chromosomen verpackt 193
- 5.2.2 Chromosomen enthalten lange Ketten von Genen 194
- 5.2.3 Chromosomen liegen während der Lebensdauer einer Zelle in verschiedenen Zuständen vor 196
- 5.2.4 Interphasechromosomen sind innerhalb des Zellkerns organisiert 198
- 5.2.5 DNA in Chromosomen ist hoch kondensiert 199
- 5.2.6 Nukleosomen sind die Grundeinheiten der eukaryotischen Chromosomenstruktur 199
- 5.2.7 Chromosomen haben mehrere Ebenen der DNA-Packung 201
- 5.3 Regulation der Chromosomenstruktur 202**
- 5.3.1 Änderungen in der Nukleosomenstruktur ermöglichen einen Zugang zur DNA 203
- 5.3.2 Interphasechromosomen enthalten kondensiertes und lockeres Chromatin 204
- 5.3.3 Veränderungen der Chromatinstruktur können vererbt werden 206
- 5.4 Zusammenfassung 207**
- 6 Replikation, Reparatur und Rekombination von DNA 213**
- 6.1 DNA-Replikation 214**
- 6.1.1 Basenpaarung ermöglicht DNA-Replikation 214
- 6.1.2 Die DNA-Synthese beginnt am Replikationsursprung 215
- 6.1.3 Die Synthese neuer DNA erfolgt an den Replikationsgabeln 219
- 6.1.4 Replikationsgabeln sind asymmetrisch 220
- 6.1.5 Die DNA-Polymerase korrigiert sich selbst 222
- 6.1.6 Kurze RNA-Stücke dienen als Primer für die DNA-Synthese 223
- 6.1.7 Die Proteine an der Replikationsgabel arbeiten in Form einer Replikationsmaschine zusammen 225
- 6.1.8 Eine Telomerase repliziert die Enden eines eukaryotischen Chromosoms 226
- 6.2 DNA-Reparatur 227**
- 6.2.1 Mutationen können drastische Auswirkungen auf eine Zelle oder auf einen Organismus haben 227
- 6.2.2 Ein DNA-Fehlpaarungs-Korrektursystem entfernt Replikationsfehler, die der Replikationsmaschine entgehen 229
- 6.2.3 DNA erleidet ständig Beschädigungen in der Zelle 230
- 6.2.4 Die Stabilität der Gene ist von der DNA-Reparatur abhängig 232
- 6.2.5 Doppelstrangbrüche können schnell, aber fehlerhaft repariert werden 233

6.2.6 Die Genauigkeit der DNA-Replikation und –Reparatur ist in unseren Genom-Sequenzen aufgezeichnet 233

### 6.3 Homologe Rekombination 234

6.3.1 Homologe Rekombination benötigt größere Bereiche mit ähnlicher Sequenz 234

6.3.2 Die homologe Rekombination kann Doppelstrangbrüche der DNA fehlerfrei reparieren 235

6.3.3 Homologe Rekombination führt während der Meiose zum Austausch von genetischer Information 236

### 6.4 Mobile genetische Elemente und Viren 238

6.4.1 Mobile genetische Elemente codieren für die Komponenten, die sie für die Transposition benötigen 238

6.4.2 Das menschliche Genom enthält zwei große Familien von transponierbaren Sequenzen 239

6.4.3 Viren sind mobile genetische Elemente, die eine Zelle verlassen können 240

6.4.4 Retroviren drehen den normalen Fluss genetischer Information um 241

### 6.5 Zusammenfassung 243

## 7 Von der DNA zum Protein: Wie Zellen das Genom lesen 247

### 7.1 Von der DNA zur RNA 248

7.1.1 Teile der DNA-Sequenz werden in RNA umgeschrieben 249

7.1.2 Die Transkription erzeugt RNA, die zu einem DNA-Strang komplementär ist 250

7.1.3 In der Zelle gibt es verschiedene RNA-Arten 252

7.1.4 Signale in der DNA-Sequenz teilen der RNA-Polymerase mit, wo sie starten und aufhören soll 253

7.1.5 Der Beginn der eukaryotischen Transkription ist ein komplexer Vorgang 255

7.1.6 Die eukaryotische RNA-Polymerase benötigt allgemeine Transkriptionsfaktoren 256

7.1.7 Eukaryotische RNAs werden im Zellkern gleichzeitig transkribiert und bearbeitet 257

7.1.8 Eukaryotische Gene werden von nicht-codierenden Sequenzen unterbrochen 258

7.1.9 Introns werden durch RNA-Spleißen entfernt 259

7.1.10 Reife eukaryotische mRNAs werden selektiv aus dem Zellkern exportiert 261

7.1.11 mRNA-Moleküle werden am Ende von der Zelle wieder abgebaut 262

7.1.12 Die ersten Zellen hatten vermutlich Introns in ihren Genen 262

### 7.2 Von der RNA zum Protein 263

7.2.1 Eine mRNA-Sequenz wird in Einheiten von drei Nukleotiden entschlüsselt 263

7.2.2 tRNA-Moleküle verbinden Aminosäuren mit den Codons der mRNA 265

7.2.3 Spezifische Enzyme koppeln tRNAs an die richtigen Aminosäuren 268

7.2.4 Die Botschaft der RNA wird am Ribosom entschlüsselt 269

7.2.5 Das Ribosom ist ein Ribozym 271

7.2.6 Codons in der mRNA signalisieren, wo die Proteinsynthese starten und enden soll 272

7.2.7 Proteine werden an Polyribosomen hergestellt 274

7.2.8 Inhibitoren der prokaryotischen Proteinsynthese werden als Antibiotika eingesetzt 275

7.2.9 Durch sorgfältig kontrollierten Proteinabbau kann die Menge eines jeden Proteins in der Zelle reguliert werden 275

7.2.10 Zwischen DNA und Protein liegen viele Schritte 277

### 7.3 RNA und der Ursprung des Lebens 278

7.3.1 Leben erfordert Autokatalyse 278

7.3.2 RNA kann sowohl Information speichern als auch chemische Reaktionen katalysieren 279

7.3.3 RNA geht DNA in der Evolution zeitlich voraus 280

### 7.4 Zusammenfassung 282

## 8 Kontrolle der Genexpression 287

### 8.1 Ein Überblick über die Genexpression 288

8.1.1 Die verschiedenen Zellarten eines vielzelligen Organismus enthalten die gleiche DNA 288

8.1.2 Verschiedene Zellarten produzieren verschiedene Proteine 288

8.1.3 Eine Zelle kann ihre Genexpression als Antwort auf externe Signale ändern 290

8.1.4 Genexpression kann auf vielen Stufen auf dem Weg von der DNA über die RNA zum Protein kontrolliert werden 290

### 8.2 Wie Transkriptionsschalter funktionieren 291

8.2.1 Die Transkription wird von Proteinen kontrolliert, die an Regulator-DNA-Sequenzen binden 291

8.2.2 Das An- und Ausschalten der Transkription ermöglicht den Zellen, auf Veränderungen in der Umgebung zu reagieren 293

8.2.3 Repressoren schalten Gene aus, Aktivatoren schalten sie an 295

8.2.4 Ein Aktivator und ein Repressor kontrollieren das *lac*-Operon 295

- 8.2.5 Eukaryotische Transkriptionsregulatoren kontrollieren die Genexpression aus der Entfernung 296
- 8.2.6 Die Packung von Promotor-DNA in Nukleosomen kann die Initiation der Transkription beeinflussen 297
- 8.3 Molekulare Mechanismen, die spezialisierte Zellarten erzeugen 298**
- 8.3.1 Eukaryotische Gene werden durch Kombinationen von Proteinen reguliert 299
- 8.3.2 Die Expression verschiedener Gene kann von einem einzigen Protein koordiniert werden 300
- 8.3.3 Durch kombinatorische Kontrolle können verschiedene Zellarten entstehen 304
- 8.3.4 Stabile Genexpressionsmuster können an Tochterzellen weitergegeben werden 306
- 8.3.5 Die Bildung eines ganzen Organs kann durch einen einzigen Transkriptionsregulator ausgelöst werden 307
- 8.4 Posttranskriptionelle Kontrolle 308**
- 8.4.1 RNA-Schalter bieten eine ökonomische Lösung für die Genregulation 308
- 8.4.2 Die untranslatierten Bereiche der mRNAs können ihre Translation kontrollieren 309
- 8.4.3 Kleine regulatorische RNAs kontrollieren die Expression von Tausenden von Tier- und Pflanzengen 309
- 8.4.4 RNA-Interferenz zerstört doppelsträngige fremde RNAs 311
- 8.4.5 Wissenschaftler können RNA-Interferenz einsetzen, um Gene auszuschalten 312
- 8.5 Zusammenfassung 312**
- 9 Wie sich Gene und Genome entwickeln 317**
- 9.1 Die Entwicklung genetischer Variation 318**
- 9.1.1 Bei Organismen, die sich sexuell vermehren, werden nur Veränderungen in der Keimbahn an die Nachkommen weitergegeben 319
- 9.1.2 Punktmutationen werden durch Pannen bei den regulären Mechanismen für das Kopieren und Erhalten der DNA erzeugt 320
- 9.1.3 Punktmutationen können die Regulation eines Gens verändern 322
- 9.1.4 DNA-Verdopplungen erzeugen Familien von verwandten Genen 323
- 9.1.5 Die Evolution der Globingenfamilie zeigt, wie durch Genduplikation und Divergenz Proteine entstehen können, die für einen Organismus und seine Entwicklung maßgeschneidert sind 324
- 9.1.6 Duplikationen ganzer Genome haben die Evolutionsgeschichte vieler Arten geprägt 325
- 9.1.7 Neue Gene können durch Wiederholung desselben Exons geschaffen werden 326
- 9.1.8 Neue Gene können auch durch Neukombination von Exons entstehen 326
- 9.1.9 Die Evolution der Genome wurde durch die Verschiebung von mobilen genetischen Elementen beschleunigt 327
- 9.1.10 Gene können zwischen Organismen durch horizontalen Gentransfer ausgetauscht werden 328
- 9.2 Die Rekonstruktion des Stammbaums des Lebens 329**
- 9.2.1 Genetische Änderungen, die einen Selektionsvorteil bieten, bleiben wahrscheinlich erhalten 329
- 9.2.2 Die Genome von Menschen und Schimpansen sind sich in der Organisation und in vielen Einzelheiten der Sequenzen ähnlich 330
- 9.2.3 DNA-Sequenzen mit wichtigen Funktionen stellen hoch konservierte Inseln im Genom dar 331
- 9.2.4 Genomvergleiche zeigen, dass die Genome von Wirbeltieren schnell DNA hinzugewinnen und verlieren 332
- 9.2.5 Wegen der Konservierung von Sequenzen können wir sogar die evolutionär entfernteste Verwandtschaft aufspüren 334
- 9.3 Die Untersuchung des menschlichen Genoms 335**
- 9.3.1 Die Nukleotidsequenz des menschlichen Genoms zeigt, wie unsere Gene angeordnet sind 336
- 9.3.2 Beschleunigte Veränderungen in den konservierten Genomsequenzen helfen uns zu erkennen, was uns zum Menschen macht 340
- 9.3.3 Die genetische Variation innerhalb des menschlichen Genoms trägt zu unserer Individualität bei 340
- 9.3.4 Das menschliche Genom enthält reichlich Informationen, die noch entschlüsselt werden müssen 342
- 9.4 Zusammenfassung 344**
- 10 Die Analyse von Genen und Genomen 349**
- 10.1 Manipulation und Analyse von DNA-Molekülen 351**
- 10.1.1 Restriktionsendonukleasen schneiden DNA-Moleküle an bestimmten Stellen 351
- 10.1.2 Gelelektrophorese trennt DNA-Fragmente von unterschiedlicher Größe auf 352
- 10.1.3 Hybridisierung ist eine empfindliche Methode zum Nachweis spezifischer Nukleotidsequenzen 354

10.1.4 Hybridisierung erfolgt mit DNA-Proben, die extra dafür angefertigt wurden, um die gewünschte Nukleotidsequenz zu erkennen 354

## 10.2 DNA-Klonierung 356

10.2.1 DNA-Ligase verbindet DNA-Fragmente zu einem rekombinanten Molekül 356

10.2.2 Rekombinante DNA kann in Bakterienzellen kopiert werden 357

10.2.3 Mithilfe spezieller Plasmidvektoren wird DNA kloniert 357

10.2.4 Gene können aus einer DNA-Bibliothek isoliert werden 359

10.2.5 cDNA-Bibliotheken repräsentieren die mRNA, die in einem bestimmten Gewebe produziert wird 361

10.2.6 Die Polymerase-Kettenreaktion vervielfältigt ausgewählte DNA-Sequenzen 363

## 10.3 Entschlüsselung und Verwertung genetischer Information 367

10.3.1 DNA kann schnell sequenziert werden 367

10.3.2 Vollkommen neuartige DNA-Moleküle können konstruiert werden 370

10.3.3 Mithilfe von klonierter DNA können große Mengen von selten vorkommenden Proteinen produziert werden 370

10.3.4 Reporter-Gene und *in situ*-Hybridisierung können aufzeigen, wann und wo ein Gen exprimiert wird 374

10.3.5 Hybridisierung auf DNA-Mikroarrays verfolgt die Expression von Tausenden von Genen gleichzeitig 376

10.3.6 Genetische Verfahren können die Funktion eines Gens aufklären 377

10.3.7 Tiere können genetisch verändert werden 378

10.3.8 RNA-Interferenz ist eine einfache Methode, um die Funktion eines Gens zu untersuchen 379

10.3.9 Transgene Pflanzen sind für die Zellbiologie und für die Landwirtschaft wichtig 381

## 10.4 Zusammenfassung 382

## 11 Membranstruktur 389

### 11.1 Die Lipiddoppelschicht 391

11.1.1 Membranlipide bilden in Wasser Doppelschichten aus 391

11.1.2 Die Lipiddoppelschicht ist eine zweidimensionale Flüssigkeit 394

11.1.3 Die Fluidität einer Doppelschicht hängt von ihrer Zusammensetzung ab 395

11.1.4 Die Lipiddoppelschicht ist asymmetrisch 397

11.1.5 Die Lipidasymmetrie wird während des Membrantransports beibehalten 398

### 11.2 Membranproteine 398

11.2.1 Membranproteine sind mit der Lipiddoppelschicht auf verschiedene Weise verbunden 399

11.2.2 Eine Polypeptidkette durchquert die Lipiddoppelschicht gewöhnlich in Form einer  $\alpha$ -Helix 400

11.2.3 Membranproteine lassen sich mit Detergenzien in Lösung bringen und reinigen 402

11.2.4 Die vollständige Struktur ist bei relativ wenigen Membranproteinen aufgeklärt 403

11.2.5 Die Plasmamembran wird durch den Zellcortex verstärkt 405

11.2.6 Zellen können die Bewegung von Membranproteinen einschränken 406

11.2.7 Die Zelloberfläche ist mit Kohlenhydraten überzogen 410

### 11.3 Zusammenfassung 411

## 12 Membrantransport 415

### 12.1 Grundsätze des Membrantransports 416

12.1.1 Die Ionenkonzentrationen innerhalb und außerhalb einer Zelle unterscheiden sich erheblich voneinander 416

12.1.2 Lipiddoppelschichten sind für gelöste Stoffe und Ionen undurchlässig 417

12.1.3 Es gibt zwei Klassen von Membrantransportproteinen: Transporter und Kanäle 418

12.1.4 Gelöste Stoffe durchqueren die Membran durch passiven oder aktiven Transport 418

### 12.2 Transporter und ihre Funktionen 419

12.2.1 Konzentrationsgradienten und elektrische Kräfte treiben den passiven Transport an 420

12.2.2 Der aktive Transport bewegt gelöste Stoffe gegen ihren elektrochemischen Gradienten 421

12.2.3 Tierische Zellen benutzen die Energie der ATP-Hydrolyse, um  $\text{Na}^+$  hinauszupumpen 422

12.2.4 Die  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -Pumpe wird durch die vorübergehende Bindung einer Phosphatgruppe angetrieben 423

12.2.5 Die  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -Pumpe hilft, das osmotische Gleichgewicht von tierischen Zellen aufrechtzuerhalten 423

12.2.6  $\text{Ca}^{2+}$ -Pumpen sorgen für eine niedrige intrazelluläre  $\text{Ca}^{2+}$ -Konzentration 425

12.2.7 Gekoppelte Transporter nutzen Gradienten, um aktiv Nährstoffe aufzunehmen 426

12.2.8 Pflanzen, Pilze und Bakterien setzen  $\text{H}^+$ -Gradienten ein, um den Membrantransport anzutreiben 428

**12.3 Ionenkanäle und das Membranpotential 430**

- 12.3.1 Ionenkanäle werden reguliert und sind ionenselektiv 430
- 12.3.2 Ionenkanäle pendeln zufällig zwischen offenem und geschlossenem Zustand 432
- 12.3.3 Verschiedene Reizarten beeinflussen das Öffnen und Schließen der Ionenkanäle 434
- 12.3.4 Spannungsregulierte Ionenkanäle reagieren auf das Membranpotential 435
- 12.3.5 Das Membranpotential wird durch die Membranpermeabilität für bestimmte Ionen gesteuert 436

**12.4 Ionenkanäle und Signalübertragung in Nervenzellen 438**

- 12.4.1 Aktionspotentiale sorgen für schnelle Kommunikation über weite Entfernungen 439
- 12.4.2 Aktionspotentiale werden in der Regel durch spannungsregulierte Na<sup>+</sup>-Kanäle erzeugt 439
- 12.4.3 Spannungsregulierte Ca<sup>2+</sup>-Kanäle wandeln an den Nervenendigungen elektrische Signale in chemische Signale um 443
- 12.4.4 In den Zielzellen wandeln transmitterregulierte Kanäle chemische Signale wieder in elektrische Signale um 446
- 12.4.5 Neuronen erhalten sowohl erregende als auch hemmende Impulse 447
- 12.4.6 Transmitterregulierte Ionenkanäle sind das Hauptziel von Psychopharmaka 448
- 12.4.7 Synaptische Verknüpfungen ermöglichen das Denken, Handeln und Erinnern 449

**12.5 Zusammenfassung 450****13 Wie Zellen Energie aus Nahrung gewinnen 455****13.1 Der Abbau und die Nutzung von Zuckern und Fetten 456**

- 13.1.1 Nahrungsmoleküle werden in drei Stufen abgebaut 456
- 13.1.2 Die Glykolyse ist ein zentraler ATP erzeugender Stoffwechselweg 458
- 13.1.3 Bei der Gärung entsteht ATP in Abwesenheit von Sauerstoff 462
- 13.1.4 Die Glykolyse zeigt, wie Enzyme Oxidation und Energiespeicherung koppeln 463
- 13.1.5 Sowohl Zucker als auch Fette werden in den Mitochondrien zu Acetyl-CoA abgebaut 465
- 13.1.6 Der Zitronensäurezyklus erzeugt NADH durch die Oxidation von Acetylgruppen zu CO<sub>2</sub> 468

- 13.1.7 Viele Biosynthesewege beginnen mit der Glykolyse oder dem Zitronensäurezyklus 474
- 13.1.8 In den meisten Zellen treibt der Elektronentransport die Synthese des Hauptteils von ATP an 475

**13.2 Regulation des Stoffwechsels 476**

- 13.2.1 Katabole und anabole Reaktionen werden durchgeführt und reguliert 477
- 13.2.2 Die Rückkopplungsregulation erlaubt den Zellen, vom Glucoseabbau auf die Glucosebiosynthese umzuschalten 477
- 13.2.3 Zellen lagern Nahrungsmoleküle in besonderen Speichern, um für Notzeiten vorzusorgen 478

**13.3 Zusammenfassung 481****14 Energiegewinnung in Mitochondrien und Chloroplasten 485****14.1 Mitochondrien und oxidative Phosphorylierung 488**

- 14.1.1 Ein Mitochondrium enthält eine äußere Membran, eine innere Membran und zwei interne Kompartimente 488
- 14.1.2 Der Zitronensäurezyklus erzeugt energiereiche Elektronen 490
- 14.1.3 Ein chemiosmotischer Prozess wandelt die Energie von aktivierten Trägermolekülen in ATP um 490
- 14.1.4 Die Elektronentransportkette pumpt Protonen über die innere Mitochondrienmembran 492
- 14.1.5 Das Pumpen von Protonen führt zur Ausbildung eines steilen elektrochemischen Protonengradienten über die innere Mitochondrienmembran 493
- 14.1.6 Der elektrochemische Protonengradient treibt die ATP-Synthese an 494
- 14.1.7 Der elektrochemische Protonengradient treibt auch den aktiven Transport über die innere Mitochondrienmembran an 496
- 14.1.8 Die oxidative Phosphorylierung produziert den Großteil des ATP in der Zelle 497
- 14.1.9 Die schnelle Umwandlung von ADP in ATP in den Mitochondrien hält in den Zellen ein hohes ATP/ADP-Verhältnis aufrecht 498

**14.2 Molekulare Mechanismen des Elektronentransports und der Protonenpumpen 498**

- 14.2.1 Protonen lassen sich leicht durch die Übertragung von Elektronen bewegen 499
- 14.2.2 Das Redoxpotential ist ein Maß für Elektronenaffinitäten 502
- 14.2.3 Die Übertragung von Elektronen setzt große Energiemengen frei 503
- 14.2.4 Metallatome, die fest an Proteine gebunden sind, sind vielseitige Elektronenüberträger 503

## XXIV Inhalt

- 14.2.5 Die Cytochrom-Oxidase katalysiert die Reduktion von molekularem Sauerstoff 506
- 14.2.6 Der Mechanismus des Pumpens von  $H^+$  kann auf atomarer Ebene untersucht werden 507
- 14.2.7 Die Zellatmung ist erstaunlich effizient 508
- 14.3 Chloroplasten und Photosynthese 509**
- 14.3.1 Chloroplasten ähneln Mitochondrien, haben aber ein zusätzliches Kompartiment 510
- 14.3.2 Chloroplasten fangen Energie aus Sonnenlicht ein und nutzen sie zur Fixierung von Kohlenstoff 511
- 14.3.3 Sonnenlicht wird von Chlorophyllmolekülen absorbiert 513
- 14.3.4 Angeregte Chlorophyllmoleküle leiten die Energie in ein Reaktionszentrum 513
- 14.3.5 Lichtenergie treibt die Synthese von ATP und NADPH an 515
- 14.3.6 Chloroplasten können ihre ATP-Produktion anpassen 517
- 14.3.7 Die Fixierung von Kohlenstoff braucht ATP und NADPH, um  $CO_2$  in Zucker umzuwandeln 517
- 14.3.8 Die durch die Fixierung von Kohlenstoff gebildeten Zucker können in Form von Stärke gespeichert werden oder sie können abgebaut werden, um ATP zu bilden 519
- 14.4 Die Entstehung von Chloroplasten und Mitochondrien 520**
- 14.4.1 Die oxidative Phosphorylierung hat den frühzeitlichen Bakterien unter Umständen einen evolutionären Vorteil eingebracht 521
- 14.4.2 Photosynthese betreibende Bakterien hatten sogar noch geringere Ansprüche an ihre Umwelt 522
- 14.4.3 Die Lebensweise von *Methanococcus* legt nahe, dass die chemiosmotische Kopplung ein uralter Prozess ist 523
- 14.5 Zusammenfassung 524**
- 15 Intrazelluläre Kompartimente und Transport 529**
- 15.1 Membranumschlossene Organellen 530**
- 15.1.1 Eukaryotische Zellen besitzen eine Basisausrüstung von membranumschlossenen Organellen 531
- 15.1.2 Membranumschlossene Organellen sind auf verschiedenen Evolutionswegen entstanden 532
- 15.2 Proteinsortierung 534**
- 15.2.1 Proteine werden über drei Mechanismen in die Organellen transportiert 535
- 15.2.2 Signalsequenzen lenken Proteine zum richtigen Kompartiment 536
- 15.2.3 Proteine gelangen durch Kernporen in den Zellkern 536
- 15.2.4 Proteine entfalten sich, um in Mitochondrien und Chloroplasten zu gelangen 539
- 15.2.5 Bereits während ihrer Synthese gelangen Proteine ins Endoplasmatische Reticulum 540
- 15.2.6 Lösliche Proteine werden ins ER-Lumen abgegeben 541
- 15.2.7 Start- und Stopp-Signale bestimmen die Anordnung eines Transmembranproteins in der Lipiddoppelschicht 543
- 15.3 Vesikulärer Transport 544**
- 15.3.1 Transportvesikel befördern lösliche Proteine und Membransegmente zwischen den Kompartimenten 545
- 15.3.2 Die Vesikelknospung wird durch Kräfte angetrieben, die bei der Zusammenlagerung der Proteinhülle entstehen 546
- 15.3.3 Das Andocken von Vesikeln ist von „Leinen“ und SNAREs abhängig 547
- 15.4 Sekretorische Transportwege: Exocytose 550**
- 15.4.1 Die meisten Proteine werden im ER kovalent modifiziert 550
- 15.4.2 Beim Verlassen des ER findet eine Qualitätskontrolle für Proteine statt 551
- 15.4.3 Die Größe des ER wird durch die Proteinmenge kontrolliert, die durch das ER fließt 552
- 15.4.4 Im Golgi-Apparat werden Proteine weiter verändert und sortiert 553
- 15.4.5 Sekretorische Enzyme werden von der Zelle durch Exocytose nach außen abgegeben 554
- 15.5 Endocytose-Wege 558**
- 15.5.1 Spezialisierte Phagozyten nehmen große Partikel auf 558
- 15.5.2 Flüssigkeit und Makromoleküle werden durch Pinocytose aufgenommen 560
- 15.5.3 Die rezeptorvermittelte Endocytose ermöglicht einen spezifischen Zugang zu tierischen Zellen 560
- 15.5.4 Über Endocytose aufgenommene Makromoleküle werden in den Endosomen sortiert 561
- 15.5.5 Zelluläre Verdauungsvorgänge finden hauptsächlich in den Lysosomen statt 562
- 15.6 Zusammenfassung 564**



- 16 Zellkommunikation: Zellen verständigen sich untereinander 569**
- 16.1 Allgemeine Grundlagen der zellulären Signalübertragung 570**
- 16.1.1 Signale können über lange oder kurze Entfernungen wirken 571
- 16.1.2 Jede Zelle antwortet auf ein eingeschränktes Signalsortiment, je nach ihrer Geschichte und ihrem augenblicklichen Zustand 573
- 16.1.3 Die Reaktion einer Zelle auf ein Signal kann schnell oder langsam sein 575
- 16.1.4 Manche Hormone passieren die Plasmamembran und binden an intrazelluläre Rezeptoren 575
- 16.1.5 Manche gelösten Gase durchqueren die Plasmamembran und aktivieren direkt intrazelluläre Enzyme 577
- 16.1.6 Zelloberflächen-Rezeptoren leiten Signale über intrazelluläre Signalwege weiter 579
- 16.1.7 Manche intrazellulären Signalübertragungsproteine wirken als molekulare Schalter 581
- 16.1.8 Zelloberflächen-Rezeptoren lassen sich in drei Hauptklassen einteilen 582
- 16.1.9 Ionenkanalgekoppelte Rezeptoren verwandeln chemische Signale in elektrische 583
- 16.2 G-Protein-gekoppelte Rezeptoren 584**
- 16.2.1 Die Stimulierung der GPCRs aktiviert G-Protein-Untereinheiten 584
- 16.2.2 Einige G-Proteine regulieren Ionenkanäle direkt 586
- 16.2.3 Einige G-Proteine aktivieren membrangebundene Enzyme 587
- 16.2.4 Cyclisches AMP kann Enzyme aktivieren und Gene anschalten 588
- 16.2.5 Der Inositolphospholipid-Weg löst den Anstieg von intrazellulärem  $\text{Ca}^{2+}$  aus 591
- 16.2.6 Ein  $\text{Ca}^{2+}$ -Signal löst viele biologische Vorgänge aus 592
- 16.2.7 Intrazelluläre Signalkaskaden können eine erstaunliche Geschwindigkeit, Empfindlichkeit und Anpassungsfähigkeit erreichen 594
- 16.3 Signalübertragung durch enzymgekoppelte Rezeptoren 595**
- 16.3.1 Aktivierte RTKs bilden mit intrazellulären Signalproteinen einen Komplex 596
- 16.3.2 Die meisten RTKs aktivieren die monomere GTPase Ras 597
- 16.3.3 RTKs aktivieren die PI 3-Kinase, um Lipidandockstellen in der Plasmamembran zu erzeugen 598
- 16.3.4 Einige Rezeptoren öffnen eine Überholspur zum Zellkern 603
- 16.3.5 Vielzelligkeit und Zellkommunikation haben sich in Pflanzen und Tieren unabhängig voneinander entwickelt 604
- 16.3.6 Netzwerke aus Proteinkinasen integrieren Informationen zur Steuerung komplexen Zellverhaltens 605
- 16.4 Zusammenfassung 608**
- 17 Das Cytoskelett 613**
- 17.1 Intermediärfilamente 614**
- 17.1.1 Intermediärfilamente sind widerstandsfähig und seilartig 615
- 17.1.2 Intermediärfilamente machen die Zellen gegenüber mechanischer Beanspruchung widerstandsfähig 616
- 17.1.3 Die Kernhülle wird durch ein Geflecht von Intermediärfilamenten unterstützt 619
- 17.2 Mikrotubuli 619**
- 17.2.1 Mikrotubuli sind Hohlröhren mit unterschiedlich aufgebauten Enden 620
- 17.2.2 Das Centrosom ist in tierischen Zellen das wichtigste Organisationszentrum der Mikrotubuli 621
- 17.2.3 Wachsende Mikrotubuli zeigen eine dynamische Instabilität 622
- 17.2.4 Mikrotubuli erhalten sich durch ein Gleichgewicht zwischen Aufbau und Abbau 623
- 17.2.5 Mikrotubuli organisieren das Zellinnere 624
- 17.2.6 Motorproteine treiben den intrazellulären Transport an 625
- 17.2.7 Organellen wandern an Mikrotubuli entlang 627
- 17.2.8 Cilien und Geißeln enthalten stabile Mikrotubuli, die durch Dynein bewegt werden 631
- 17.3 Aktinfilamente 632**
- 17.3.1 Aktinfilamente sind dünn und beweglich 634
- 17.3.2 Aktin und Tubulin polymerisieren nach ähnlichen Mechanismen 634
- 17.3.3 Viele Proteine binden an Aktin und verändern seine Eigenschaften 636
- 17.3.4 In den meisten eukaryotischen Zellen befindet sich unterhalb der Plasmamembran eine aktinreiche Schicht (Zellcortex) 637
- 17.3.5 Die Kriechbewegung einer Zelle ist aktinabhängig 637
- 17.3.6 Aktin bindet an Myosin, um kontraktile Strukturen zu bilden 640
- 17.3.7 Extrazelluläre Signale steuern die Anordnung der Aktinfilamente 641

**17.4 Muskelkontraktion 642**

- 17.4.1 Die Muskelkontraktion beruht auf Aktin- und Myosinbündeln 643
- 17.4.2 Bei der Muskelkontraktion gleiten Aktin- und Myosinfilamente aneinander vorbei 644
- 17.4.3 Die Muskelkontraktion wird durch einen plötzlichen Anstieg der  $Ca^{2+}$ -Konzentration ausgelöst 645
- 17.4.4 Muskelzellen verrichten hoch spezialisierte Aufgaben im Körper 648

**17.5 Zusammenfassung 648**

**18 Der Zellteilungszyklus 653**

**18.1 Überblick über den Zellzyklus 654**

- 18.1.1 Der eukaryotische Zellzyklus lässt sich in vier Phasen unterteilen 655
- 18.1.2 Ein Zellzyklus-Kontrollsystem steuert die wichtigsten Vorgänge des Zellzyklus 656
- 18.1.3 Die Zellzyklus-Kontrolle ist in allen Eukaryoten ähnlich 657

**18.2 Das Zellzyklus-Kontrollsystem 658**

- 18.2.1 Das Zellzyklus-Kontrollsystem benötigt zyklisch aktivierte Proteinkinasen (Cdks) 658
- 18.2.2 Die Aktivität der Cdks wird ebenfalls durch Phosphorylierung und Dephosphorylierung reguliert 659
- 18.2.3 Verschiedene Cyclin-Cdk-Komplexe lösen unterschiedliche Schritte im Zellzyklus aus 659
- 18.2.4 Das Zellzyklus-Kontrollsystem hängt außerdem von periodischer Proteolyse ab 662
- 18.2.5 Proteine, die Cdks hemmen, können den Zellzyklus an bestimmten Kontrollpunkten anhalten 663

**18.3 S-Phase 664**

- 18.3.1 S-Cyclin-Cdk-Komplexe (S-Cdks) leiten die DNA-Replikation ein und blockieren eine erneute Replikation 664
- 18.3.2 Cohesine halten die Schwesterchromatiden jedes replizierten Chromosoms zusammen 665
- 18.3.3 Kontrollpunkte auf DNA-Schäden unterstützen die Verhinderung der Replikation beschädigter DNA 665

**18.4 M-Phase 667**

- 18.4.1 Die M-Cdk treibt den Eintritt in die M-Phase und die Mitose voran 667
- 18.4.2 Condensine helfen mit, die verdoppelten Chromosomen für die Trennung vorzubereiten 668
- 18.4.3 Das Cytoskelett führt sowohl die Mitose als auch die Cytokinese durch 668

- 18.4.4 Die M-Phase wird üblicherweise in sechs Stadien unterteilt 669

**18.5 Mitose 672**

- 18.5.1 Die Centrosomen verdoppeln sich, um die beiden Pole der Mitosespindel zu bilden 672
- 18.5.2 Der Aufbau der Mitosespindel beginnt in der Prophase 673
- 18.5.3 In der Prometaphase heften sich die Chromosomen an die Mitosespindel 673
- 18.5.4 Chromosomen helfen beim Aufbau der Mitosespindel 675
- 18.5.5 Die Chromosomen ordnen sich in der Metaphase am Äquator der Spindel an 675
- 18.5.6 Die Proteolyse treibt die Trennung der Schwesterchromatiden und den Abschluss der Mitose an 676
- 18.5.7 Chromosomen trennen sich in der Anaphase 677
- 18.5.8 Nicht angeheftete Chromosomen blockieren die Trennung der Schwesterchromatiden 678
- 18.5.9 Die Kernhülle wird in der Telophase wiederhergestellt 679

**18.6 Cytokinese 679**

- 18.6.1 Die Mitosespindel bestimmt die Teilungsebene bei der Spaltung des Cytoplasmas 680
- 18.6.2 Der kontraktile Ring tierischer Zellen besteht aus Aktin und Myosin 680
- 18.6.3 In Pflanzenzellen wird bei der Cytokinese eine neue Zellwand gebildet 682
- 18.6.4 Membranhüllte Organellen müssen bei der Zellteilung auf die Tochterzellen verteilt werden 682

**18.7 Kontrolle von Zellzahl und Zellgröße 683**

- 18.7.1 Apoptose hilft, die Zahl tierischer Zellen zu regulieren 684
- 18.7.2 Apoptose wird durch eine intrazelluläre Proteolysekaskade vermittelt 685
- 18.7.3 Die intrazellulären Proteine der Bcl2-Familie regulieren das Todesprogramm 686
- 18.7.4 Tierische Zellen benötigen extrazelluläre Signale zum Überleben, zum Wachstum und zur Teilung 687
- 18.7.5 Tierische Zellen benötigen Überlebensfaktoren, um den programmierten Zelltod zu verhindern 688
- 18.7.6 Mitogene regen die Zellteilung an 688
- 18.7.7 Wachstumsfaktoren regen das Zellwachstum an 690
- 18.7.8 Einige extrazelluläre Signalproteine hemmen das Überleben, die Teilung und das Wachstum von Zellen 690

**18.8 Zusammenfassung 691**

**19 Sexualität und Genetik 697****19.1 Die Vorteile der Sexualität 698**

- 19.1.1 An der sexuellen Fortpflanzung sind sowohl diploide als auch haploide Zellen beteiligt 698
- 19.1.2 Die sexuelle Fortpflanzung verschafft Organismen einen Wettbewerbsvorteil 700

**19.2 Die Meiose und die Befruchtung 701**

- 19.2.1 Haploide Keimzellen entstehen während der Meiose aus diploiden Zellen 702
- 19.2.2 Die Meiose beinhaltet eine besondere Art der Chromosomenpaarung 703
- 19.2.3 Zwischen den mütterlichen und den väterlichen Chromosomen können Crossing-over stattfinden 704
- 19.2.4 Die Chromosomenpaarung und die Rekombination stellen eine ordnungsgemäße Verteilung der Homologe sicher 705
- 19.2.5 Die zweite meiotische Teilung erzeugt haploide Tochterzellen 706
- 19.2.6 Die haploiden Zellen enthalten neu sortierte genetische Informationen 706
- 19.2.7 Die Meiose ist nicht fehlerfrei 708
- 19.2.8 Die Befruchtung stellt wieder ein vollständiges diploides Genom her 709

**19.3 Mendel und die Vererbungsregeln 710**

- 19.3.1 Mendel wählte für seine Untersuchungen Merkmale, die getrennt vererbt werden 711
- 19.3.2 Mendel konnte die alternativen Vererbungstheorien widerlegen 711
- 19.3.3 Mendels Experimente waren die ersten, die die unabhängige Erbllichkeit von Merkmalen enträtselten 713
- 19.3.4 Jeder Gamet trägt für jedes Merkmal ein einziges Allel 714
- 19.3.5 Mendels Segregationsregel lässt sich bei allen Organismen anwenden, die sich sexuell fortpflanzen 714
- 19.3.6 Die Allele für verschiedene Merkmale segregieren unabhängig voneinander 716
- 19.3.7 Den Mendel'schen Erbregele liegt das Verhalten der Chromosomen während der Meiose zugrunde 717
- 19.3.8 Chromosomen-Crossover können zur Bestimmung der Reihenfolge der Gene auf den Chromosomen genutzt werden 718
- 19.3.9 Gen-Mutationen können einen Funktionsverlust oder einen Funktionsgewinn verursachen 720
- 19.3.10 Jeder von uns trägt viele potentiell gefährliche rezessive Mutantenallele 720

**19.4 Genetik als experimentelles Werkzeug 722**

- 19.4.1 Der klassische Ansatz beginnt mit einer zufälligen Mutagenese 723
- 19.4.2 Genetische Reihenuntersuchungen identifizieren Mutanten mit Mängeln in bestimmten zellulären Prozessen 724
- 19.4.3 Ein Komplementationstest kann verraten, ob sich zwei Mutationen im selben Gen befinden 725
- 19.4.4 Einzelnukleotid-Polymorphismen (SNPs) dienen als Marksteine für die Genkartierung 726
- 19.4.5 Gekoppelte SNP-Gruppen legen Haplotypblöcke fest 730
- 19.4.6 Haplotypblöcke geben Hinweise auf unsere Evolutionsgeschichte 730

**19.5 Zusammenfassung 732****20 Zellgemeinschaften: Gewebe, Stammzellen und Krebs 737****20.1 Extrazelluläre Matrix und Bindegewebe 738**

- 20.1.1 Pflanzenzellen besitzen stabile Außenwände 739
- 20.1.2 Cellulosemikrofibrillen verleihen der Pflanzenzellwand ihre Zugfestigkeit 740
- 20.1.3 Tierisches Bindegewebe besteht größtenteils aus extrazellulärer Matrix 742
- 20.1.4 Kollagen verleiht dem tierischen Bindegewebe Zugfestigkeit 742
- 20.1.5 Zellen ordnen das Kollagen, das sie ausscheiden 744
- 20.1.6 Integrine koppeln die Matrix außerhalb der Zelle an das in der Zelle liegende Cytoskelett 745
- 20.1.7 Polysaccharid-Protein-Gele füllen die Zwischenräume und widerstehen Druckkräften 746

**20.2 Epithelschichten und Zell-Zell-Verbindungen 748**

- 20.2.1 Epithelschichten sind polarisiert und ruhen auf einer Basallamina 749
- 20.2.2 Schlussleisten versiegeln ein Epithel und trennen die apikalen und basalen Oberflächen der Epithelschicht 750
- 20.2.3 Mit dem Cytoskelett verknüpfte Zellverbindungen koppeln Epithelzellen dauerhaft aneinander und an die Basallamina 752
- 20.2.4 Offene Zellkontakte ermöglichen Ionen und kleinen Molekülen den Durchgang von Zelle zu Zelle 754

**20.3 Erhaltung und Erneuerung von Geweben 756**

- 20.3.1 Gewebe sind organisierte Mischungen aus vielen Zelltypen 757
- 20.3.2 Verschiedene Gewebe werden mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten erneuert 759

**XXVIII** Inhalt

- 20.3.3 Stammzellen erzeugen einen ständigen Nachschub an ausdifferenzierten Zellen 759
- 20.3.4 Spezifische Signale erhalten die Stammzellpopulationen aufrecht 763
- 20.3.5 Stammzellen können eingesetzt werden, um beschädigtes Gewebe zu reparieren 763
- 20.3.6 Das therapeutische Klonen könnte einen Weg zur Erzeugung personalisierter ES-Zellen bereiten 764

**20.4 Krebs 767**

- 20.4.1 Krebszellen proliferieren, dringen in Gewebe ein und metastasieren 767
- 20.4.2 Die Epidemiologie identifiziert abwendbare Krebsursachen 768
- 20.4.3 Krebs entwickelt sich durch eine Anhäufung von Mutationen 769

- 20.4.4 Krebszellen entwickeln Eigenschaften, die ihnen einen Wettbewerbsvorteil verschaffen 770
- 20.4.5 Viele verschiedene Gentypen sind für die Entstehung von Krebs entscheidend 772
- 20.4.6 Dickdarmkrebs veranschaulicht, wie der Verlust eines Gens zum Tumorwachstum führen kann 776
- 20.4.7 Das Verständnis der Zellbiologie des Krebses eröffnet neue Behandlungswege 776

**20.5 Zusammenfassung 779**

**Antworten 783**

**Glossar 855**

**Index 889**