



**bio**  
biologie

**Neil A. Campbell**  
**Jane B. Reece**

Urry • Cain • Wasserman  
Minorsky • Jackson

# Biologie

8., aktualisierte Auflage

# Inhaltsverzeichnis

<b>Vorwort</b>	<b>XXXV</b>
----------------	-------------

<b>Kapitel 1 Einführung: Schlüsselthemen der Biologie</b>	<b>1</b>
---	----------

1.1	Theorien und Konzepte verbinden die Disziplinen der Biologie . . . . .	3
1.1.1	Evolution, der große, die gesamte Biologie überspannende Bogen . . . .	3
1.1.2	Jede Organisationsebene in der biologischen Hierarchie ist durch emergente Eigenschaften charakterisiert . . . . .	4
1.1.3	Organismen interagieren mit ihrer Umwelt und tauschen dabei Materie und Energie aus . . . . .	8
1.1.4	Die Biologie hat es mit Strukturen und Funktionen zu tun . . . . .	9
1.1.5	Zellen sind die grundlegenden Struktur- und Funktionseinheiten eines Lebewesens . . . . .	10
1.1.6	Die Kontinuität des Lebens beruht auf vererbbarer Information in Form von DNA . . . . .	11
1.1.7	Biologische Systeme werden über Rückkopplungsmechanismen reguliert . . . . .	14
1.2	Einheitlichkeit und Vielfalt der Organismen sind das Ergebnis der Evolution . .	16
1.2.1	Ordnung in die Vielfalt der Lebewesen bringen . . . . .	16
1.2.2	Charles Darwin und die Theorie der natürlichen Selektion . . . . .	19
1.2.3	Der Stammbaum des Lebens . . . . .	22
1.3	Naturwissenschaftler verwenden unterschiedliche Methoden . . . . .	24
1.3.1	Biologie als empirische Wissenschaft . . . . .	25
1.3.2	Theoretische Wissenschaft . . . . .	26
1.3.3	Eine Fallstudie: Die Erforschung der Mimikry an Schlangenpopulationen . . . . .	29
1.3.4	Grenzen der Wissenschaft . . . . .	31
1.3.5	Die Rolle von Modellen in der Naturwissenschaft . . . . .	32
1.3.6	Naturwissenschaft, Technik und Gesellschaft . . . . .	32

<b>TEIL I Die chemischen Grundlagen des Lebens</b>	<b>37</b>
--	-----------

<b>Kapitel 2 Chemische Grundlagen der Biologie</b>	<b>40</b>
--	-----------

2.1	Materie besteht aus chemischen Elementen, die in reiner Form und in Form chemischer Verbindungen vorkommen . . . . .	42
2.1.1	Chemische Elemente und chemische Verbindungen . . . . .	42
2.1.2	Chemische Elemente, die essenziell für das Leben sind . . . . .	43
2.2	Die Eigenschaften eines chemischen Elementes hängen vom Aufbau seiner Atome ab . . . . .	44
2.2.1	Subatomare Teilchen . . . . .	44
2.2.2	Ordnungszahl und Massenzahl . . . . .	45
2.2.3	Isotope . . . . .	46
2.2.4	Die Energieniveaus von Elektronen . . . . .	48
2.2.5	Elektronenverteilung und chemische Eigenschaften . . . . .	49
2.2.6	Atomorbitale . . . . .	50
2.3	Bildung und Eigenschaften von Molekülen hängen von den chemischen Bindungen zwischen den Atomen ab . . . . .	51
2.3.1	Die Kovalenzbindung . . . . .	52

2.3.2	Die Ionenbindung	54
2.3.3	Schwache, nicht kovalente Bindungstypen	55
2.3.4	Molekülform und Molekülfunktion	57
2.4	Chemische Reaktionen führen zur Bildung und Auflösung von chemischen Bindungen	58

**Kapitel 3 Wasser als Grundstoff für Leben 63**

3.1	Die Polarität des Wassermoleküls führt zu Wasserstoffbrückenbindungen	64
3.2	Vier Eigenschaften des Wassers tragen dazu bei, dass die Erde für das Leben ein geeigneter Ort ist	65
3.2.1	Kohäsion	65
3.2.2	Ausgleich von Temperaturunterschieden	66
3.2.3	Aufschwimmendes Eis als Garant für den Lebensraum Wasser	68
3.2.4	Des Lebens Lösungsmittel	69
3.3	Die Säure-/Base-Bedingungen beeinflussen lebende Organismen	72
3.3.1	Effekte einer pH-Wertveränderung	72
3.3.2	Gefährdungen der Wasserqualität auf der Erde	75

**Kapitel 4 Kohlenstoff und die molekulare Vielfalt des Lebens 80**

4.1	Die organische Chemie befasst sich mit dem Studium von Verbindungen des Kohlenstoffs	81
4.2	Kohlenstoffgerüste erlauben die Bildung vielgestaltiger Moleküle	83
4.2.1	Die Bindungsbildung des Kohlenstoffs	83
4.2.2	Molekulare Vielfalt durch Variation des Kohlenstoffgerüsts	85
4.3	Eine kleine Anzahl funktioneller Gruppen bildet den Schlüssel zur Funktion von Biomolekülen	88
4.3.1	Die für die Lebensprozesse wichtigsten funktionellen Gruppen	88
4.3.2	ATP: Eine wichtige Energiequelle zellulärer Prozesse	89
4.3.3	Die chemischen Elemente des Lebens: Eine Rückschau	89

**Kapitel 5 Struktur und Funktion biologischer Makromoleküle 94**

5.1	Makromoleküle sind aus Monomeren aufgebaute Polymere	95
5.1.1	Synthese und Abbau von Polymeren	95
5.1.2	Die Vielfalt der Polymere	96
5.2	Kohlenhydrate dienen als Energiequelle und Baumaterial	97
5.2.1	Zucker	97
5.2.2	Polysaccharide	99
5.3	Lipide: Eine heterogene Gruppe hydrophober Moleküle	103
5.3.1	Fette	103
5.3.2	Phospholipide	105
5.3.3	Steroide	106
5.4	Proteine: Funktionsvielfalt durch Strukturvielfalt	107
5.4.1	Polypeptide	107
5.4.2	Proteinstruktur und Proteinfunktion	109
5.5	Nucleinsäuren speichern und übertragen die Erbinformation	118
5.5.1	Die Aufgaben der Nucleinsäuren	118
5.5.2	Nucleinsäurestruktur	119
5.5.3	Die DNA-Doppelhelix	120
5.5.4	DNA und Proteine als Zeitmaß der Evolution	121
5.5.5	Emergenz in der Molekularbiologie: Eine Rückschau	122

## TEIL II Die Zelle 127

### Kapitel 6 Die Struktur von Zellen 130

6.1	Untersuchung von Zellen mittels Mikroskopie und Biochemie	131
6.1.1	Mikroskopie	132
6.1.2	Zellfraktionierung	135
6.2	Eukaryotische Zellen sind kompartimentiert	136
6.2.1	Vergleich prokaryotischer mit eukaryotischen Zellen	137
6.2.2	Die eukaryotische Zelle im Überblick	138
6.3	Die genetischen Anweisungen einer eukaryotischen Zelle sind im Zellkern codiert und werden von den Ribosomen umgesetzt	139
6.3.1	Der Zellkern: Die Informationszentrale der Zelle	139
6.3.2	Ribosomen: Die Proteinfabriken der Zelle	143
6.4	Das Endomembransystem der Zelle: Regulation und Teil des Stoffwechsels	144
6.4.1	Das endoplasmatische Reticulum: Die biosynthetische Fabrik	144
6.4.2	Der Golgi-Apparat: Fracht- und Umbauzentrum	146
6.4.3	Lysosomen: Kompartimente der Verdauung	147
6.4.4	Vakuolen: Vielseitige Mehrzweckorganellen	149
6.4.5	Das Endomembransystem: Eine Rückschau	149
6.5	Mitochondrien und Chloroplasten: Kraftwerke der Zelle	150
6.5.1	Mitochondrien: Umwandlung chemischer Energie	151
6.5.2	Chloroplasten: Umwandlung von Lichtenergie	152
6.5.3	Peroxisomen: Weitere Oxidationen	153
6.6	Das Cytoskelett: Organisation von Struktur und Aktivität	153
6.6.1	Funktionen des Cytoskeletts: Stütze, Motilität und Regulation	154
6.6.2	Cytoskelettkomponenten	155
6.7	Zell-Zell-Kommunikation	161
6.7.1	Pflanzenzellwände	161
6.7.2	Die extrazelluläre Matrix tierischer Zellen	162
6.7.3	Zell-Zell-Verbindungen (interzelluläre Verbindungen)	164
6.7.4	Die Zelle: Kleinste Einheit des Lebens	165

### Kapitel 7 Struktur und Funktion biologischer Membranen 170

7.1	Zelluläre Membranen bilden ein flüssiges Mosaik aus Lipiden und Proteinen	171
7.1.1	Membranmodelle in der wissenschaftlichen Forschung	172
7.1.2	Die Fluidität von Membranen	174
7.1.3	Membranproteine und ihre Funktionen	175
7.1.4	Die Rolle von Kohlenhydraten bei der Zell-Zell-Erkennung	177
7.1.5	Synthese und topologische Asymmetrie von Membranen	178
7.2	Die Membranstruktur bedingt selektive Permeabilität	179
7.2.1	Die Permeabilität der Lipiddoppelschicht	179
7.2.2	Transportproteine	179
7.3	Passiver Transport: Diffusion durch eine Membran ohne Energiezufuhr	180
7.3.1	Osmotische Effekte und die Wasserbalance	181
7.3.2	Erleichterte Diffusion: Protein-gestützter passiver Transport	183
7.4	Aktiver Transport: Gelöste Stoffe werden gegen ihr Konzentrationsgefälle unter Energieverbrauch transportiert	185
7.4.1	Der Energiebedarf des aktiven Transports	185
7.4.2	Wie Ionenpumpen das Membranpotenzial aufrechterhalten	186
7.4.3	Cotransport: Gekoppelter Transport durch ein Membranprotein	187

7.5	Massentransport durch die Plasmamembran per Exo- und Endocytose . . . . .	188
7.5.1	Exocytose . . . . .	188
7.5.2	Endocytose . . . . .	188

**Kapitel 8 Konzepte des Stoffwechsels 193**

8.1	Metabolismus: Umwandlung von Stoffen und Energie nach den Gesetzen der Thermodynamik . . . . .	194
8.1.1	Die biochemischen Prozesse sind in Stoffwechselfaden organisiert . . . . .	194
8.1.2	Energieformen . . . . .	195
8.1.3	Die Gesetze der Energietransformation . . . . .	196
8.2	Die Spontaneität einer Reaktion hängt von der Änderung ihrer freien Enthalpie ab . . . . .	198
8.2.1	Die Änderung der freien Enthalpie ( $\Delta G$ ) . . . . .	199
8.2.2	Freie Enthalpie, Stabilität und chemisches Gleichgewicht . . . . .	199
8.2.3	Freie Enthalpie und Stoffwechsel . . . . .	201
8.3	ATP ermöglicht Zellarbeit durch die Kopplung von exergonen an endergone Reaktionen . . . . .	203
8.3.1	Struktur und Hydrolyse von ATP . . . . .	203
8.3.2	Wie ATP Arbeit leistet . . . . .	204
8.3.3	Die Regeneration des ATP . . . . .	204
8.4	Enzyme beschleunigen chemische Reaktionen durch das Absenken von Energiebarrieren . . . . .	206
8.4.1	Die Aktivierungs-Hürde . . . . .	206
8.4.2	Wie Enzyme die Aktivierungsenergie senken . . . . .	207
8.4.3	Die Substratspezifität von Enzymen . . . . .	208
8.4.4	Katalyse im aktiven Zentrum des Enzyms . . . . .	209
8.4.5	Die Abhängigkeit der Enzymaktivität von Umgebungsbedingungen . . . . .	211
8.5	Steuerung des Stoffwechsels durch Regulation der Enzymaktivität . . . . .	213
8.5.1	Allosterische Regulation von Enzymen . . . . .	213
8.5.2	Die spezifische Lokalisation von Enzymen in der Zelle . . . . .	216

**Kapitel 9 Zellatmung: Die Gewinnung chemischer Energie 220**

9.1	Der katabole Stoffwechsel liefert Energie durch die Oxidation organischer Brennstoffe . . . . .	221
9.1.1	Katabole Stoffwechselwege und die ATP-Produktion . . . . .	221
9.1.2	Redoxreaktionen: Oxidation und Reduktion . . . . .	222
9.1.3	Die Stadien der Zellatmung: Eine Vorschau . . . . .	226
9.2	Die Glycolyse oxidiert Glucose zu Pyruvat, wobei Energie frei wird . . . . .	228
9.3	Der Citratzyklus vervollständigt die energieliefernde Oxidation organischer Moleküle . . . . .	231
9.4	Ein chemiosmotischer Prozess koppelt den Elektronentransport an die ATP-Synthese . . . . .	234
9.4.1	Der Elektronentransport-Pfad . . . . .	234
9.4.2	Energiekopplung durch einen chemiosmotischen Mechanismus . . . . .	235
9.4.3	Eine Bilanzierung der ATP-Produktion durch die Zellatmung . . . . .	240
9.5	Durch Gärung und anaerobe Atmung können Zellen auch ohne Sauerstoff ATP synthetisieren . . . . .	241
9.5.1	Formen der Gärung . . . . .	242
9.5.2	Ein Vergleich von Gärung und aerober Atmung . . . . .	243
9.5.3	Die Bedeutung der Glycolyse im Rahmen der Evolution . . . . .	244
9.6	Die Glycolyse und der Citratzyklus sind mit vielen anderen Stoffwechselwegen verknüpft . . . . .	245

9.6.1	Die Vielseitigkeit des Katabolismus . . . . .	245
9.6.2	Biosynthesen (anabole Stoffwechselwege) . . . . .	246
9.6.3	Die Regulation der Zellatmung durch Rückkopplungsmechanismen . . . . .	246
<b>Kapitel 10 Photosynthese</b>		<b>251</b>
10.1	Die Photosynthese wandelt Lichtenergie in chemische Energie um . . . . .	253
10.1.1	Chloroplasten: Die Orte der Photosynthese in Pflanzen . . . . .	253
10.1.2	Der Weg einzelner Atome im Verlauf der Photosynthese: Wissenschaftliche Forschung . . . . .	254
10.1.3	Die Wasseroxidation . . . . .	255
10.1.4	Zwei Stadien der Photosynthese: Eine Vorschau . . . . .	256
10.2	Die Lichtreaktionen wandeln Sonnenenergie in chemische Energie in Form von ATP und NADPH um . . . . .	258
10.2.1	Die Natur des Lichtes . . . . .	258
10.2.2	Photosynthesepigmente: Die Lichtrezeptoren . . . . .	258
10.2.3	Anregung von Chlorophyll durch Licht . . . . .	261
10.2.4	Photosystem = Reaktionszentrum + Lichtsammelkomplex . . . . .	262
10.2.5	Der lineare Elektronenfluss . . . . .	263
10.2.6	Der zyklische Elektronenfluss . . . . .	265
10.2.7	Der chemiosmotische Prozess in Chloroplasten und Mitochondrien im Vergleich . . . . .	266
10.3	Der Calvin-Zyklus verbraucht ATP und NADPH, um CO <sub>2</sub> in Zucker umzuwandeln . . . . .	268
10.4	In heißen, trockenen Klimazonen haben sich alternative Mechanismen der Kohlenstofffixierung herausgebildet . . . . .	270
10.4.1	Die Photorespiration: Ein Überbleibsel der Evolution? . . . . .	271
10.4.2	C <sub>4</sub> -Pflanzen . . . . .	272
10.4.3	CAM-Pflanzen . . . . .	273
10.4.4	Die Bedeutung der Photosynthese: Eine Rückschau . . . . .	273
<b>Kapitel 11 Zelluläre Kommunikation</b>		<b>279</b>
11.1	Externe Signale werden in intrazelluläre Antworten umgewandelt . . . . .	280
11.1.1	Evolution der zellulären Signalverarbeitung . . . . .	280
11.1.2	Die drei Stadien der zellulären Signaltransduktion: Ein Überblick . . . . .	281
11.2	Erkennung: Ein Signalmolekül bindet an ein Rezeptorprotein . . . . .	283
11.2.1	Rezeptorproteine in der Plasmamembran . . . . .	283
11.2.2	Intrazelluläre Rezeptorproteine . . . . .	283
11.3	Übertragung: Signaltransduktion durch kaskadierende Signalweiterleitung . . . . .	287
11.3.1	Signaltransduktionswege . . . . .	287
11.3.2	Proteinphosphorylierung und Proteindephosphorylierung . . . . .	287
11.3.3	Niedermolekulare Moleküle und Ionen als sekundäre Botenstoffe . . . . .	289
11.3.4	Zyklisches AMP . . . . .	289
11.4	Antwort: Die Signalübertragung führt zur Regulation der Transkription oder von Aktivitäten im Cytoplasma . . . . .	292
11.4.1	Antworten des Zellkerns und des Cytoplasmas . . . . .	292
11.4.2	Feinabstimmung der Antwort auf Signale . . . . .	295
11.5	Die Apoptose (programmierter Zelltod) geht mit der Integration mehrerer Signaltransduktionswege einher . . . . .	297
11.5.1	Apoptose beim Fadenwurm <i>Caenorhabditis elegans</i> . . . . .	298
11.5.2	Apoptotische Signalwege und die Signale, die sie aktivieren . . . . .	298

**Kapitel 12 Der Zellzyklus 303**

12.1 Aus der Zellteilung gehen genetisch identische Tochterzellen hervor ..... 304  
 12.1.1 Die Organisation des genetischen Materials in der Zelle ..... 305  
 12.1.2 Die Verteilung der Chromosomen bei der eukaryotischen Zellteilung ... 306  
 12.2 Der Wechsel von Mitose und Interphase im Zellzyklus ..... 307  
 12.2.1 Die Phasen des Zellzyklus ..... 307  
 12.2.2 Der Spindelapparat ..... 310  
 12.2.3 Die Cytokinese ..... 312  
 12.2.4 Zweiteilung ..... 313  
 12.2.5 Die Evolution der Mitose ..... 315  
 12.3 Der eukaryotische Zellzyklus wird durch ein molekulares  
 Kontrollsystem gesteuert ..... 316  
 12.3.1 Hinweise auf die Existenz cytoplasmatischer Signale ..... 316  
 12.3.2 Das Zellzyklus-Kontrollsystem ..... 316  
 12.3.3 Der Verlust der Zellzyklus-Kontrolle bei Krebszellen ..... 322

**TEIL III Genetik 327**

**Kapitel 13 Meiose und geschlechtliche Fortpflanzung 330**

13.1 Gene werden mit den Chromosomen von den Eltern  
 an ihre Nachkommen weitergegeben ..... 332  
 13.1.1 Die Vererbung von Genen ..... 332  
 13.1.2 Ein Vergleich von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher  
 Fortpflanzung ..... 332  
 13.2 Befruchtung und Meiose wechseln sich beim geschlechtlichen  
 Generationswechsel ab ..... 333  
 13.2.1 Die Chromosomensätze menschlicher Zellen ..... 333  
 13.2.2 Das Verhalten der Chromosomensätze im  
 menschlichen Lebenszyklus ..... 336  
 13.2.3 Die Vielfalt der Lebenszyklen bei der  
 geschlechtlichen Fortpflanzung ..... 336  
 13.3 In der Meiose wird der diploide auf einen haploiden Chromosomensatz  
 reduziert ..... 338  
 13.3.1 Die Meiosestadien ..... 338  
 13.3.2 Mitose und Meiose im Vergleich ..... 339  
 13.4 Die geschlechtliche Fortpflanzung erhöht die genetische Variabilität –  
 ein wichtiger Motor der Evolution ..... 344  
 13.4.1 Ursprung der genetischen Variabilität unter Nachkommen ..... 344  
 13.4.2 Die Bedeutung der genetischen Variabilität von Populationen  
 für die Evolution ..... 346

**Kapitel 14 Mendel und das Genkonzept 350**

14.1 Das wissenschaftliche Vorgehen von Mendel führte zu den Gesetzen  
 der Vererbung ..... 351  
 14.1.1 Mendels quantitativ-experimenteller Ansatz ..... 352  
 14.1.2 Die Spaltungsregel (Zweite Mendel'sche Regel) ..... 353  
 14.1.3 Die Unabhängigkeitsregel (Dritte Mendel'sche Regel) ..... 358  
 14.2 Die Mendel'sche Vererbung von Merkmalen unterliegt den Gesetzen  
 der Statistik ..... 360

14.2.1	Die Anwendung von Multiplikations- und Additionsregel auf Einfaktorkreuzungen	361
14.2.2	Die Lösung komplexer genetischer Probleme mit den Regeln der Wahrscheinlichkeitsrechnung	362
14.3	Die Mendel'schen Regeln sind oft unzureichend, um beobachtete Erbgänge zu erklären	363
14.3.1	Die Erweiterung der Mendel'schen Regeln bei einzelnen Genen	363
14.3.2	Die Erweiterung der Mendel'schen Regeln bei mehr als einem Gen	366
14.3.3	Gene und Erziehung: Der Einfluss der Umwelt auf den Phänotyp	367
14.3.4	Eine integrierte „Mendel'sche“ Sicht auf die Vererbung und die genetische Variabilität	368
14.4	Viele Merkmale des Menschen werden nach den Mendel'schen Regeln vererbt	369
14.4.1	Die Analyse von Stammbäumen	369
14.4.2	Rezessive Erbkrankheiten	370
14.4.3	Dominante Erbkrankheiten	373
14.4.4	Multifaktorielle Krankheiten	374
14.4.5	Genetische Untersuchungen und Beratung	374
<b>Kapitel 15 Chromosomen bilden die Grundlage der Vererbung</b>		<b>384</b>
15.1	Die Chromosomen bilden die strukturelle Grundlage der Mendel'schen Vererbung	385
15.1.1	Thomas Hunt Morgans Versuchsergebnisse: Das wissenschaftliche Vorgehen	386
15.2	Die Vererbung geschlechtsgebundener Gene	388
15.2.1	Die Geschlechtschromosomen	389
15.2.2	Die Vererbung geschlechtsgebundener Gene	391
15.2.3	Die Inaktivierung eines X-Chromosoms bei weiblichen Säugetieren	392
15.3	Die Vererbung gekoppelter Gene auf einem Chromosom	393
15.3.1	Einfluss der Genkopplung auf die Vererbung	393
15.3.2	Rekombination und Kopplung	393
15.3.3	Die Kartierung von Genen anhand von Rekombinationshäufigkeiten: Wissenschaftliches Vorgehen	394
15.4	Abweichungen in Chromosomenzahl oder -struktur verursachen einige bekannte Erbkrankheiten	398
15.4.1	Abweichende Chromosomenzahlen	398
15.4.2	Abweichende Chromosomenstrukturen	400
15.4.3	Menschliche Erbkrankheiten, die auf Veränderungen in der Chromosomenzahl oder -struktur zurückzuführen sind	400
15.5	Von der Chromosomentheorie abweichende Erbgänge	403
15.5.1	Genomische Prägung	403
15.5.2	Genome von Organellen und ihre Vererbung	404
<b>Kapitel 16 Die molekularen Grundlagen der Vererbung</b>		<b>409</b>
16.1	Die DNA ist die Erbsubstanz	410
16.1.1	Die Suche nach der Erbsubstanz: Wissenschaftliche Forschung	410
16.1.2	Ein Strukturmodell der DNA: Wissenschaftliche Forschung	414
16.2	Viele Proteine kooperieren bei der Replikation und Reparatur der DNA	417
16.2.1	Das Grundprinzip: Basenpaarung mit einem Matrizenstrang	417
16.2.2	Die molekularen Mechanismen der DNA-Replikation	418
16.2.3	Korrekturlesen und DNA-Reparatur	424
16.2.4	Die Replikation der Enden linearer DNA-Moleküle	426
16.3	Ein Chromosom besteht aus einem mit Proteinen verpackten DNA-Molekül	428

<b>Kapitel 17 Vom Gen zum Protein</b>	<b>435</b>
17.1 Die Verbindung von Genen und Proteinen über Transkription und Translation . . .	436
17.1.1 Die Untersuchung von Stoffwechselstörungen . . . . .	436
17.1.2 Die Grundlagen der Transkription und Translation . . . . .	439
17.1.3 Der genetische Code . . . . .	441
17.2 Transkription – die DNA-abhängige RNA-Synthese: Eine nähere Betrachtung . . .	444
17.2.1 Die molekularen Komponenten des Transkriptionsapparates . . . . .	444
17.2.2 Synthese eines RNA-Transkriptes . . . . .	446
17.3 Eukaryotische Zellen modifizieren mRNA-Moleküle nach der Transkription . . .	447
17.3.1 Veränderung der Enden einer eukaryotischen mRNA . . . . .	447
17.3.2 Mosaikgene und RNA-Spleißen . . . . .	448
17.4 Translation – die RNA-abhängige Polypeptidsynthese: Eine nähere Betrachtung . . . . .	451
17.4.1 Die molekularen Komponenten des Translationsapparates . . . . .	451
17.4.2 Die Biosynthese von Polypeptiden . . . . .	455
17.4.3 Vom Polypeptid zum funktionsfähigen Protein . . . . .	457
17.5 Punktmutationen können die Struktur und Funktion eines Proteins beeinflussen . . . . .	459
17.5.1 Formen der Punktmutation . . . . .	460
17.5.2 Mutagene . . . . .	461
17.6 Das Genkonzept gilt universell für alle Lebewesen, nicht aber die Mechanismen der Genexpression . . . . .	462
17.6.1 Ein Vergleich der Genexpression bei Bakterien, Archaeen und Eukaryonten . . . . .	462
17.6.2 Was ist ein Gen? Eine neue Betrachtung . . . . .	463
 <b>Kapitel 18 Regulation der Genexpression</b>	 <b>468</b>
18.1 Bakterien reagieren auf wechselnde Umweltbedingungen häufig mit Transkriptionsveränderungen . . . . .	469
18.1.1 Das Operon-Konzept . . . . .	470
18.1.2 Reprimierbare und induzierbare Operone: Zwei Formen der negativen Regulation der Genexpression . . . . .	472
18.1.3 Positive Regulation der Genexpression . . . . .	474
18.2 Die Expression eukaryotischer Gene kann auf verschiedenen Stufen reguliert werden . . . . .	475
18.2.1 Differenzielle Genexpression . . . . .	475
18.2.2 Regulation der Chromatinstruktur . . . . .	476
18.2.3 Regulation der Transkriptionsinitiation . . . . .	479
18.2.4 Mechanismen der posttranskriptionalen Regulation . . . . .	483
18.3 Die Regulation der Genexpression durch nicht-codierende RNAs . . . . .	485
18.3.1 Die Wirkung von Mikro-RNAs und kleinen interferierenden RNAs auf die mRNA . . . . .	486
18.3.2 Chromatinumbau und Stilllegung der Transkription durch kleine RNAs . . . . .	487
18.4 Ein Programm zur differentiellen Genexpression bedingt das Auftreten verschiedener Zelltypen in einem Lebewesen . . . . .	487
18.4.1 Ein genetisches Programm für die Embryonalentwicklung . . . . .	488
18.4.2 Cytoplasmatische Determinanten und Induktionssignale . . . . .	488
18.4.3 Die schrittweise Regulation der Genexpression während der Zelldifferenzierung . . . . .	489
18.4.4 Musterbildung zur Festlegung des Körperbaus . . . . .	491

18.5	Krebs entsteht durch genetische Veränderungen, die den Zellzyklus deregulieren	496
18.5.1	Gene und Krebs	496
18.5.2	Die Störung zellulärer Signalketten	498
18.5.3	Das Mehrstufenmodell der Krebsentstehung	498
18.5.4	Genetische Veranlagung und andere krebsfördernde Faktoren	500

## **Kapitel 19 Viren** **506**

19.1	Ein Virus besteht aus einer von einer Proteinhülle eingeschlossenen Nucleinsäure	507
19.1.1	Die Entdeckung der Viren: Ein wissenschaftlicher Exkurs	508
19.1.2	Der Aufbau von Viren	509
19.2	Viren vermehren sich nur in Wirtszellen	510
19.2.1	Grundlagen der Virenvermehrung	511
19.2.2	Die Phagenvermehrung	512
19.2.3	Vermehrungszyklen von Tierviren	514
19.2.4	Die Evolution von Viren	517
19.3	Viren, Viroide und Prionen als Pathogene von Tieren und Pflanzen	519
19.3.1	Viruserkrankungen von Tieren	519
19.3.2	Das Auftreten neuer Viren	520
19.3.3	Viruserkrankungen bei Pflanzen	522
19.3.4	Viroide und Prionen: Die einfachsten Krankheitserreger	523

## **Kapitel 20 Biotechnologie** **527**

20.1	Die DNA-Klonierung liefert viele Kopien eines Gens oder anderer DNA-Abschnitte	529
20.1.1	DNA-Klonierung und ihre Anwendungen: Ein Überblick	529
20.1.2	Der Einsatz von Restriktionsendonucleasen zur Herstellung rekombinanter DNA	529
20.1.3	Die Klonierung eines eukaryotischen Gens in einem bakteriellen Plasmid	531
20.1.4	Die Expression klonierter Eukaryontengene	536
20.1.5	Die <i>in vitro</i> -Amplifikation von DNA: Polymerasekettenreaktion (PCR)	538
20.2	Die Gentechnik erlaubt die Untersuchung der Sequenz, der Expression und der Funktion eines Gens	540
20.2.1	Gelelektrophorese und Southern-Blotting	540
20.2.2	DNA-Sequenzierung	544
20.2.3	Genexpressionsanalyse	544
20.2.4	Ermittlung der Funktion eines Genprodukts	548
20.3	Die Klonierung von Organismen zur Bereitstellung von Stammzellen für die Forschung und andere Anwendungen	549
20.3.1	Die Klonierung von Pflanzen aus Einzelzellkulturen	550
20.3.2	Die Klonierung von Tieren: Zellkerntransplantation	551
20.3.3	Tierische Stammzellen	553
20.4	Gentechnische Anwendungen beeinflussen unser Leben	555
20.4.1	Medizinische Anwendungen	555
20.4.2	Genetische Profile in der Gerichtsmedizin	559
20.4.3	Umweltsanierung	561
20.4.4	Landwirtschaftliche Anwendungen	561
20.4.5	Gentechnologie: Sicherheitsbedenken und ethische Fragen	563

**Kapitel 21 Genome und ihre Evolution 568**

21.1 Neue Ansätze zur schnelleren Genomsequenzierung . . . . . 570  
 21.1.1 Der Dreistufenansatz der Genomsequenzierung . . . . . 570  
 21.1.2 Die Schrotschussmethode zur Genomsequenzierung . . . . . 571  
 21.2 Genomanalyse mithilfe der Bioinformatik . . . . . 572  
 21.2.1 Zentralisierte Ressourcen zur Analyse von Genomsequenzen . . . . . 573  
 21.2.2 Das Aufspüren proteincodierender Gene in DNA-Sequenzen . . . . . 573  
 21.2.3 Untersuchungen von Genen und ihren Produkten  
 in komplexen Systemen . . . . . 575  
 21.3 Genome unterscheiden sich in der Größe und der Zahl der Gene  
 sowie in der Gendichte . . . . . 577  
 21.3.1 Genomgröße . . . . . 577  
 21.3.2 Genzahl . . . . . 577  
 21.3.3 Gendichte und nicht-codierende DNA . . . . . 578  
 21.4 Eukaryotische Vielzeller besitzen viel nicht-codierende DNA  
 und viele Multigenfamilien . . . . . 579  
 21.4.1 Transponierbare Elemente und verwandte Sequenzen . . . . . 580  
 21.4.2 Andere repetitive DNA-Sequenzen . . . . . 582  
 21.4.3 Gene und Multigenfamilien . . . . . 582  
 21.5 Genomevolution durch Duplikation, Umlagerung und Mutation der DNA . . . . . 584  
 21.5.1 Duplikation ganzer Chromosomensätze . . . . . 584  
 21.5.2 Veränderungen der Chromosomenstruktur . . . . . 584  
 21.5.3 Duplikation und Divergenz einzelner Gene . . . . . 585  
 21.5.4 Umlagerungen von Gentteilen: Exonduplikation und Exonaustausch  
 („Exon-shuffling“) . . . . . 587  
 21.5.5 Wie transponierbare genetische Elemente  
 zur Genomevolution beitragen . . . . . 588  
 21.6 Ein Vergleich von Genomsequenzen . . . . . 589  
 21.6.1 Genomvergleiche . . . . . 589  
 21.6.2 Vergleich von Entwicklungsprozessen . . . . . 593

**TEIL IV Evolutionsmechanismen 599**

**Kapitel 22 Evolutionstheorie: Die darwinistische Sicht des Lebens 602**

22.1 Die Darwin'sche Theorie widersprach der traditionellen Ansicht,  
 die Erde sei jung und von unveränderlichen Arten bewohnt . . . . . 604  
 22.1.1 *Scala naturae* und die Klassifikation der Arten . . . . . 605  
 22.1.2 Vorstellungen über die Veränderungen von Organismen  
 im Lauf der Zeit . . . . . 605  
 22.1.3 Lamarcks Evolutionstheorie . . . . . 606  
 22.2 Evolutionstheorie: Gemeinsame Abstammung, Variationen zwischen  
 den Individuen und natürliche Selektion erklären die Anpassungen  
 von Organismen . . . . . 607  
 22.2.1 Darwins Feldforschung . . . . . 607  
 22.2.2 Die Entstehung der Arten . . . . . 610  
 22.3 Die Evolutionstheorie wird durch eine Vielzahl  
 wissenschaftlicher Befunde gestützt . . . . . 615  
 22.3.1 Direkte Beobachtungen evolutiver Veränderungen . . . . . 615  
 22.3.2 Fossilbelege . . . . . 617  
 22.3.3 Homologie . . . . . 619

22.3.4	Biogeografie .....	622
22.3.5	Ist die darwinistische Sichtweise der phylogenetischen Entwicklung der Organismen zu theoretisch? .....	623
<b>Kapitel 23 Die Evolution von Populationen</b>		<b>627</b>
23.1	Mutation und sexuelle Fortpflanzung sorgen für die genetische Variabilität, die Evolution möglich macht .....	628
23.1.1	Genetische Variabilität .....	629
23.1.2	Mutation .....	631
23.1.3	Sexuelle Fortpflanzung und Rekombination .....	632
23.2	Mithilfe der Hardy-Weinberg-Gleichung lässt sich herausfinden, ob in einer Population Evolution stattfindet .....	633
23.2.1	Genpool und Allelfrequenzen .....	633
23.2.2	Das Hardy-Weinberg-Gesetz .....	634
23.3	Natürliche Selektion, genetische Drift und Genfluss können die Allelfrequenzen in einer Population verändern .....	638
23.3.1	Natürliche Selektion .....	638
23.3.2	Genetische Drift .....	638
23.3.3	Genfluss .....	641
23.4	Die natürliche Selektion ist der einzige Mechanismus, der auf Dauer für eine adaptive Evolution sorgt .....	643
23.4.1	Eine nähere Analyse der natürlichen Selektion .....	643
23.4.2	Die Schlüsselrolle der natürlichen Selektion bei der adaptiven Evolution .....	645
23.4.3	Sexuelle Selektion .....	646
23.4.4	Erhaltung der genetischen Variabilität .....	647
23.4.5	Warum die natürliche Selektion keine „perfekten“ Organismen hervorbringen kann .....	650
<b>Kapitel 24 Die Entstehung der Arten</b>		<b>654</b>
24.1	Das biologische Artkonzept betont die reproduktiven Isolationsmechanismen ...	655
24.1.1	Das biologische Artkonzept .....	656
24.1.2	Weitere alternative Artkonzepte .....	658
24.2	Artbildung mit und ohne geografische Isolation .....	659
24.2.1	Allopatrische Artbildung .....	662
24.2.2	Sympatrische Artbildung .....	665
24.2.3	Allopatrische und sympatrische Artbildung: Eine Zusammenfassung ...	667
24.3	Hybridzonen ermöglichen die Analyse von Faktoren, die zur reproduktiven Isolation führen .....	668
24.3.1	Evolutionsprozesse in Hybridzonen .....	669
24.3.2	Zeitliche Entwicklung von Hybridzonen .....	670
24.4	Artbildung kann schnell oder langsam erfolgen und aus Veränderungen weniger oder vieler Gene resultieren .....	673
24.4.1	Der zeitliche Verlauf der Artbildung .....	673
24.4.2	Die Genetik der Artbildung .....	675
24.4.3	Von der Artbildung zur Makroevolution .....	676
<b>Kapitel 25 Vergangene Welten</b>		<b>680</b>
25.1	Die Bedingungen auf der jungen Erde ermöglichten die Entstehung des Lebens .....	681
25.1.1	Synthese organischer Verbindungen zu Beginn der Erdentwicklung ...	682

25.1.2	Abiotische Synthese von Makromolekülen . . . . .	683
25.1.3	Protobionten . . . . .	683
25.1.4	Selbstreplizierende RNA und die Anfänge der natürlichen Selektion . . .	684
25.2	Fossilfunde dokumentieren die Geschichte des Lebens . . . . .	685
25.2.1	Die Fossilfunde . . . . .	685
25.2.2	Datierung von Gesteinen und Fossilien . . . . .	685
25.2.3	Die Entstehung neuer Organismengruppen . . . . .	687
25.3	Zu den Schlüsselereignissen in der Evolution gehören die Entstehung einzelliger und vielzelliger Organismen sowie die Besiedlung des Festlands . . .	689
25.3.1	Die ersten einzelligen Organismen . . . . .	689
25.3.2	Der Ursprung der Vielzelligkeit . . . . .	692
25.3.3	Die Besiedlung des Festlands . . . . .	694
25.4	Aufstieg und Niedergang dominanter Gruppen in Zusammenhang mit Kontinentaldrift, Massenaussterben und adaptiver Radiation . . . . .	695
25.4.1	Kontinentaldrift . . . . .	695
25.4.2	Massenaussterben . . . . .	698
25.4.3	Adaptive Radiationen . . . . .	701
25.5	Veränderungen im Körperbau können durch Änderungen in der Sequenz und Regulation von Entwicklungsgenen entstehen . . . . .	703
25.5.1	Evolutionäre Effekte von Entwicklungsgenen . . . . .	703
25.5.2	Evolution von Entwicklungsprozessen . . . . .	705
25.6	Evolution ist nicht zielorientiert . . . . .	708
25.6.1	Evolutionäre Neuerungen . . . . .	708
25.6.2	Evolutionäre Trends . . . . .	709

**TEIL V Die Evolutionsgeschichte der biologischen Vielfalt 715**

**Kapitel 26 Der phylogenetische Stammbaum der Lebewesen 718**

26.1	Phylogenie als Spiegelbild stammesgeschichtlicher Verwandtschaftsbeziehungen . . . . .	720
26.1.1	Die binominale Nomenklatur . . . . .	720
26.1.2	Hierarchische Klassifikation . . . . .	721
26.1.3	Der Zusammenhang zwischen Klassifikation und Phylogenie . . . . .	722
26.1.4	Was sagen phylogenetische Stammbäume aus? . . . . .	723
26.1.5	Der Nutzen der Phylogenie . . . . .	724
26.2	Die Ableitung der Stammesgeschichte aus morphologischen und molekularbiologischen Befunden . . . . .	725
26.2.1	Morphologische und molekulare Homologien . . . . .	725
26.2.2	Homologie und Analogie . . . . .	726
26.2.3	Bewertung molekularer Homologien . . . . .	727
26.3	Die Rekonstruktion phylogenetischer Stammbäume anhand gemeinsamer Merkmale . . . . .	728
26.3.1	Kladistik . . . . .	728
26.3.2	Phylogenetische Stammbäume mit proportionaler Länge der Äste . . . . .	731
26.3.3	Maximale Parsimonie und maximale Wahrscheinlichkeit . . . . .	732
26.3.4	Phylogenetische Stammbäume als Hypothesen . . . . .	733
26.4	Das Genom als Beleg für die evolutive Vergangenheit eines Lebewesens . . . . .	735
26.4.1	Genduplikationen und Genfamilien . . . . .	736
26.4.2	Evolution von Genomen . . . . .	737
26.5	Mit molekularen Uhren kann man den zeitlichen Ablauf der Evolution verfolgen . . . . .	737

26.5.1	Molekulare Uhren .....	737
26.5.2	Mithilfe der molekularen Uhr aufgeklärt: Der Ursprung von HIV .....	739
26.6	Neue Befunde und die Weiterentwicklung unserer Kenntnisse über den Stammbaum der Organismen .....	740
26.6.1	Von zwei Organismenreichen zu drei Domänen .....	740
26.6.2	Ein einfacher Stammbaum für alle Organismen .....	741
26.6.3	Der Baum des Lebens: Ein Ring? .....	742
<b>Kapitel 27 Bacteria und Archaea</b>		<b>746</b>
27.1	Das Erfolgsrezept der Prokaryonten: Strukturelle und funktionelle Anpassungen .....	747
27.1.1	Zelloberflächenstrukturen .....	748
27.1.2	Beweglichkeit .....	749
27.1.3	Innerer Aufbau und Genomorganisation .....	751
27.1.4	Fortpflanzung und Anpassung .....	752
27.2	Schnelle Vermehrung, Mutation und Neukombination von Genen als Ursache der genetischen Vielfalt von Prokaryonten .....	754
27.2.1	Schnelle Vermehrung und Mutation .....	754
27.2.2	Neukombination von Genen .....	754
27.3	Die Evolution vielfältiger Anpassungen in der Ernährung und im Stoffwechsel von Prokaryonten .....	757
27.3.1	Die Rolle des Sauerstoffs im Stoffwechsel .....	759
27.3.2	Stickstoff-Stoffwechsel .....	759
27.3.3	Kooperation im Stoffwechsel .....	759
27.4	Die Phylogenie der Prokaryonten, aufgeklärt mit molekularer Systematik .....	760
27.4.1	Erkenntnisse der molekularen Systematik .....	760
27.4.2	Stammbegriff bei Prokaryonten .....	761
27.4.3	Artbestimmung mit molekularen Methoden .....	761
27.4.4	Kultivierbarkeit von Prokaryonten und Phylogenie nicht kultivierter Prokaryontenarten .....	761
27.4.5	Der phylogenetische Stammbaum der Prokaryonten .....	762
27.4.6	Archaea .....	763
27.4.7	Bacteria .....	764
27.5	Kommunikation mit der Umwelt .....	768
27.5.1	Zweikomponentensysteme .....	769
27.5.2	Molekulare Vorgänge bei der Chemotaxis .....	770
27.6	Die entscheidende Bedeutung der Prokaryonten für die Biosphäre .....	772
27.6.1	Chemisches Recycling .....	772
27.6.2	Wechselwirkungen mit anderen Organismen .....	773
27.7	Schädliche und nützliche Auswirkungen der Prokaryonten auf den Menschen .....	774
27.7.1	Bakterielle Krankheitserreger .....	774
27.7.2	Prokaryonten in Forschung und Technik .....	775
<b>Kapitel 28 Protisten</b>		<b>780</b>
28.1	Die meisten Eukaryonten sind Einzeller .....	781
28.1.1	Struktur- und Funktionsvielfalt bei Protisten .....	782
28.1.2	Endosymbiose in der Evolution der Eukaryonten .....	782
28.1.3	Die fünf Übergruppen der Eukaryonten .....	783
28.2	Excavata: Protisten mit abgewandelten Mitochondrien und bemerkenswerten Flagellen .....	784
28.2.1	Diplomonada und Parabasalia .....	784
28.2.2	Euglenozoa .....	785

28.3	Chromalveolata sind wahrscheinlich durch sekundäre Endosymbiose entstanden	789
28.3.1	Alveolata	789
28.3.2	Stramenopilata	791
28.4	Rhizaria: Eine vielgestaltige Gruppe von Protisten, definiert durch Ähnlichkeiten in der DNA	797
28.4.1	Foraminifera	797
28.4.2	Radiolaria	798
28.5	Die engsten Verwandten der Landpflanzen: Rot- und Grünalgen	798
28.5.1	Rhodophyta	798
28.5.2	„Grünalgen“	799
28.6	Unikonta: Protisten, die eng mit Pilzen und Tieren verwandt sind	801
28.6.1	Amoebozoa	802
28.6.2	Opisthokonta	804
28.7	Protisten als wichtige Komponenten ökologischer Wechselbeziehungen	805
28.7.1	Symbiotische und parasitische Protisten	806
28.7.2	Photosynthetisch aktive Protisten	806

**Kapitel 29 Die Vielfalt der Pflanzen I: Wie Pflanzen das Land eroberten 811**

29.1	Die Entstehung der Landpflanzen aus Grünalgen	812
29.1.1	Morphologische und molekularbiologische Befunde	812
29.1.2	Notwendige Anpassungen beim Übergang an Land	813
29.1.3	Schlüsselinnovationen bei Landpflanzen	814
29.1.4	Ursprung und Radiation der Landpflanzen	815
29.2	Moose haben einen vom Gametophyten dominierten Lebenszyklus	820
29.2.1	Die Gametophyten der Bryophyten	820
29.2.2	Die Sporophyten der Bryophyten	822
29.2.3	Die ökologische und ökonomische Bedeutung der Moose	824
29.3	Die ersten hochwüchsigen Pflanzen: Farne und andere samenlose Gefäßpflanzen	825
29.3.1	Entstehung und Merkmale der Gefäßpflanzen	826
29.3.2	Klassifikation der samenlosen Gefäßpflanzen (Pteridophyten, Farngewächse)	829
29.3.3	Die Bedeutung der samenlosen Gefäßpflanzen	831

**Kapitel 30 Die Vielfalt der Pflanzen II: Evolution der Samenpflanzen 835**

30.1	Samen und Pollen: Schlüsselanpassungen an das Landleben	836
30.1.1	Vorteile reduzierter Gametophyten	837
30.1.2	Heterosporie ist bei Samenpflanzen die Regel	837
30.1.3	Samenanlagen und die Produktion der Eizellen	838
30.1.4	Pollen und die Bildung von Spermazellen	838
30.1.5	Der Vorteil von Samen in der Evolution der Landpflanzen	839
30.2	Die Zapfen der Gymnospermen tragen „nackte“, direkt zugängliche Samenanlagen	839
30.2.1	Die Evolution der Gymnospermen	839
30.2.2	Der Entwicklungszyklus einer Kiefer	840
30.3	Die wichtigsten Weiterentwicklungen der Angiospermen sind Blüten und Früchte	844
30.3.1	Merkmale der Angiospermen	844
30.3.2	Die Evolution der Angiospermen	848
30.3.3	Die Vielfalt der Angiospermen	849
30.3.4	Evolutionäre Konsequenzen der Wechselwirkungen zwischen Angiospermen und Tieren	852

30.4	Die Bedeutung der Samenpflanzen für die Menschheit . . . . .	853
30.4.1	Produkte aus Samenpflanzen . . . . .	853
30.4.2	Gefahren für die Artenvielfalt der Pflanzen . . . . .	854

## **Kapitel 31 Pilze** **858**

31.1	Pilze sind heterotroph und nehmen ihre Nährstoffe durch Absorption auf . . . . .	859
31.1.1	Ernährung und Ökologie . . . . .	859
31.1.2	Körperbau . . . . .	860
31.2	Pilze bilden während der geschlechtlichen oder der ungeschlechtlichen Vermehrung Sporen . . . . .	862
31.2.1	Geschlechtliche Fortpflanzung . . . . .	863
31.2.2	Ungeschlechtliche Vermehrung . . . . .	863
31.3	Die Entwicklung der Pilze aus einem im Wasser lebenden beißelnten Protisten . . . . .	864
31.3.1	Der Ursprung der Pilze . . . . .	864
31.3.2	Sind Mikrosporidien eng mit den Pilzen verwandt? . . . . .	865
31.3.3	Der Wechsel auf das trockene Land . . . . .	865
31.4	Die verschiedenen Abstammungslinien der Pilze . . . . .	866
31.4.1	Chytridien . . . . .	866
31.4.2	Zygomyceten . . . . .	866
31.4.3	Glomerulomyceten . . . . .	869
31.4.4	Ascomyceten . . . . .	869
31.4.5	Basidiomyceten . . . . .	870
31.5	Die zentrale Bedeutung der Pilze für Stoffkreisläufe, ökologische Wechselbeziehungen und den Menschen . . . . .	873
31.5.1	Pilze als Destruenten . . . . .	873
31.5.2	Pilze als Mutualisten . . . . .	873
31.5.3	Pilze als Krankheitserreger . . . . .	876
31.5.4	Der praktische Nutzen von Pilzen . . . . .	877

## **Kapitel 32 Eine Einführung in die Diversität und Evolution der Metazoa** **882**

32.1	Metazoa sind vielzellige heterotrophe Eukaryonten mit Geweben, die sich aus embryonalen Keimblättern entwickeln . . . . .	883
32.1.1	Ernährungsweise . . . . .	883
32.1.2	Zellstruktur und Zellspezialisierung . . . . .	884
32.1.3	Fortpflanzung und Entwicklung . . . . .	884
32.2	Die Evolutionsgeschichte der Metazoa umfasst mehr als eine halbe Milliarde Jahre . . . . .	886
32.2.1	Neoproterozoikum (vor einer Milliarde bis 542 Millionen Jahren) . . . . .	886
32.2.2	Paläozoikum (vor 542–251 Millionen Jahren) . . . . .	887
32.2.3	Mesozoikum (vor 251–65,5 Millionen Jahren) . . . . .	888
32.2.4	Känozoikum (vor 65,5 Millionen Jahren bis zur Gegenwart) . . . . .	888
32.3	Metazoa lassen sich über „Baupläne“ beschreiben . . . . .	888
32.3.1	Symmetrie . . . . .	890
32.3.2	Gewebe . . . . .	890
32.3.3	Leibeshöhlen . . . . .	891
32.3.4	Proterostome und deuterostome Entwicklung . . . . .	892
32.4	Aus den molekularen Daten erwachsen neue Erkenntnisse über die Phylogenie . . . . .	893
32.4.1	Übereinstimmungen . . . . .	894
32.4.2	Fortschritte bei der Entschlüsselung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Bilateria . . . . .	895
32.4.3	Die Zukunft der Systematik der Metazoa . . . . .	897

<b>Kapitel 33</b>	<b>Wirbellose Tiere</b>	<b>900</b>
33.1	Schwämme sind Tiere ohne echte Gewebe	905
33.2	Cnidaria bilden eine phylogenetisch alte Metazoengruppe	906
33.2.1	Hydrozoa	908
33.2.2	Scyphozoa	909
33.2.3	Cubozoa	909
33.2.4	Anthozoa	910
33.3	Lophotrochozoa, ein Taxon, das anhand molekularer Daten identifiziert wurde, weist das breiteste Spektrum aller Baupläne im Tierreich auf	910
33.3.1	Plathelminthes	911
33.3.2	Rotatoria (Rotifera)	914
33.3.3	Tentaculata: Bryozoa und Brachiopoda	915
33.3.4	Mollusca (Weichtiere)	916
33.3.5	Annelida (Ringelwürmer)	920
33.4	Ecdysozoa sind die artenreichste Tiergruppe	923
33.4.1	Nematoda (Fadenwürmer)	923
33.4.2	Arthropoda (Gliederfüßer)	924
33.5	Echinodermata und Chordata sind Deuterostomia	935
33.5.1	Echinodermata (Stachelhäuter)	936
33.5.2	Chordata (Chordatiere)	937

<b>Kapitel 34</b>	<b>Wirbeltiere</b>	<b>942</b>
34.1	Chordaten haben eine Chorda dorsalis und ein dorsales Neuralrohr	943
34.1.1	Abgeleitete Chordatenmerkmale	944
34.1.2	Acrania Cephalochordata (Lanzettfischchen)	945
34.1.3	Tunicata (Manteltiere)	946
34.1.4	Die frühe Chordatenevolution	947
34.2	Craniota sind Chordaten, die einen Schädel haben	948
34.2.1	Abgeleitete Craniotenmerkmale	949
34.2.2	Die Entstehung der Cranioten	949
34.2.3	Myxinoidea (Schleimaale)	950
34.3	Wirbeltiere sind Cranioten, die eine Wirbelsäule haben	951
34.3.1	Abgeleitete Wirbeltiermerkmale	951
34.3.2	Neunaugen	951
34.3.3	Fossilien früher Wirbeltiere	952
34.3.4	Der Ursprung von Knochen und Zähnen	953
34.4	Gnathostomata sind Wirbeltiere, die einen Kiefer haben	953
34.4.1	Abgeleitete Gnathostomenmerkmale	953
34.4.2	Fossile Gnathostomata	954
34.4.3	Chondrichthyes (Knorpelfische: Haie, Rochen und Verwandte)	955
34.4.4	Actinopterygii und Sarcopterygii (Strahlenflosser und Fleischflosser)	957
34.5	Tetrapoda sind Osteognathostomata, die Laufbeine haben	960
34.5.1	Abgeleitete Tetrapodenmerkmale	960
34.5.2	Die Entstehung der Tetrapoden	961
34.5.3	Lissamphibia (Amphibien)	961
34.6	Amniota sind Tetrapoda, bei denen ein für das Landleben angepasstes Eistadium entstanden ist	965
34.6.1	Abgeleitete Amniotenmerkmale	965
34.6.2	Frühe Amnioten	967
34.6.3	Sauropsida	967
34.7	Mammalia sind Amnioten, die behaart sind und Milch produzieren	974
34.7.1	Abgeleitete Säugetiermerkmale	974

34.7.2	Frühevolution der Säugetiere	975
34.7.3	Monotremata (Kloakentiere)	975
34.7.4	Marsupialia (Beuteltiere)	976
34.7.5	Eutheria (Placentatiere)	977
34.8	Menschen sind Säugetiere, die ein großes Gehirn haben und sich auf zwei Beinen fortbewegen	981
34.8.1	Abgeleitete menschliche Merkmale	981
34.8.2	Die ersten Homininen	983
34.8.3	Die Australopithecinen	985
34.8.4	Zweibeinigkeit (Bipedie)	986
34.8.5	Werkzeuggebrauch	986
34.8.6	Frühe Vertreter der Gattung <i>Homo</i>	987
34.8.7	Die Neandertaler	988
34.8.8	<i>Homo sapiens</i>	988

## **TEIL VI Pflanzen – Form und Funktion** 995

### **Kapitel 35 Blütenpflanzen: Struktur, Wachstum, Entwicklung** 998

35.1	Bau und Funktion des Pflanzenkörpers – die Anatomie von Organen, Geweben und Zellen	999
35.1.1	Die drei Grundorgane der Blütenpflanze: Wurzel, Spross und Blatt	1000
35.1.2	Abschlussgewebe, Leitgewebe und Grundgewebe	1003
35.1.3	Grundtypen der Pflanzenzelle	1006
35.2	Meristeme bilden Zellen für neue Organe	1009
35.3	Primäres Wachstum ist verantwortlich für die Längenzunahme von Wurzel und Sprossachse	1011
35.3.1	Primäres Wachstum der Wurzel	1011
35.3.2	Primäres Wachstum des Sprosses	1012
35.4	Sekundäres Dickenwachstum vergrößert bei verholzten Pflanzen den Umfang von Sprossachse und Wurzel	1015
35.4.1	Cambium und sekundäres Leitgewebe	1017
35.4.2	Das Korkcambium und die Bildung des Periderms	1019
35.5	Wachstum, Morphogenese und Differenzierung formen den Pflanzenkörper	1020
35.5.1	Die Molekularbiologie revolutioniert die Pflanzenwissenschaften	1020
35.5.2	Wachstum – Zellteilung und Zellstreckung	1020
35.5.3	Morphogenese und Musterbildung	1023
35.5.4	Genexpression und Kontrolle der Zelldifferenzierung	1024
35.5.5	Einfluss der Zellposition auf die weitere Entwicklung	1025
35.5.6	Veränderte Entwicklungsprozesse durch Phasenwechsel	1026
35.5.7	Genetische Kontrolle der Blütenentwicklung	1027

### **Kapitel 36 Stoffaufnahme und Stofftransport bei Gefäßpflanzen** 1032

36.1	Landpflanzen nehmen Stoffe sowohl oberirdisch als auch unterirdisch auf	1033
36.1.1	Aufbau der Sprossachse und Lichtabsorption	1034
36.1.2	Wurzelaufbau und die Aufnahme von Wasser und Mineralstoffen	1036
36.2	Transport durch Kurzstrecken-Diffusion oder aktiven Transport sowie durch Langstrecken-Massenströmung	1037
36.2.1	Diffusion und aktiver Transport von gelösten Stoffen	1037
36.2.2	Diffusion von Wasser (Osmose)	1038
36.2.3	Drei Haupttransportwege	1041
36.2.4	Massenströmung beim Langstreckentransport	1042

36.3	Wasser und Mineralstoffe werden von der Wurzel zum Spross transportiert ...	1043
36.3.1	Aufnahme von Wasser und Mineralstoffen in die Wurzelzellen .....	1043
36.3.2	Transport von Wasser und Mineralstoffen ins Xylem .....	1043
36.3.3	Massenströmung wird durch negativen Druck im Xylem angetrieben ...	1045
36.3.4	Das Steigen des Xylemsafts durch Massenströmung: Zusammenfassung .....	1048
36.4	Stomata sind an der Regulierung der Transpirationsrate beteiligt .....	1049
36.4.1	Stomata als wichtigster Ort des Wasserverlusts .....	1049
36.4.2	Mechanismen der Spaltöffnungsbewegung .....	1049
36.4.3	Reize für die Spaltöffnungsbewegung .....	1050
36.4.4	Auswirkungen der Transpiration auf Welken und Blattemperatur ...	1051
36.4.5	Anpassungen, die den Wasserverlust durch Verdunstung vermindern ...	1051
36.5	Zuckertransport erfolgt vom Produktionsort – den Blättern – zum Verbrauchs- oder Speicherort .....	1051
36.5.1	Zuckertransport von <i>Source</i> zu <i>Sink</i> .....	1052
36.5.2	Massenströmung durch positiven Druck – Assimilattransport bei Angiospermen .....	1054
36.6	Der Symplast – ein dynamisches System .....	1054
36.6.1	Plasmodesmen – ständig wechselnde Strukturen .....	1055
36.6.2	Elektrisches „ <i>Signaling</i> “ im Phloem .....	1056
36.6.3	Das Phloem – eine „Datenautobahn“ .....	1057

**Kapitel 37 Boden und Pflanzenernährung 1060**

37.1	Boden – eine lebende, jedoch endliche Ressource .....	1061
37.1.1	Bodenart .....	1061
37.1.2	Zusammensetzung des Oberbodens .....	1062
37.1.3	Bodenschutz und nachhaltige Landwirtschaft .....	1063
37.2	Pflanzen benötigen für ihren Lebenszyklus essenzielle Nährelemente .....	1066
37.2.1	Makro- und Mikronährelemente .....	1067
37.2.2	Symptome des Nährstoffmangels .....	1068
37.2.3	Verbesserung der Pflanzenernährung durch Gentechnik – einige Beispiele .....	1070
37.3	Zur Pflanzenernährung tragen auch andere Organismen bei .....	1071
37.3.1	Bodenbakterien und Pflanzenernährung .....	1071
37.3.2	Pilze und Pflanzenernährung .....	1075
37.3.3	Epiphyten, parasitische Pflanzen und carnivore Pflanzen .....	1077

**Kapitel 38 Fortpflanzung und Biotechnologie bei Angiospermen 1082**

38.1	Blüten, doppelte Befruchtung und Früchte: Besonderheiten im Entwicklungszyklus der Angiospermen .....	1084
38.1.1	Aufbau und Funktion der Blüte .....	1084
38.1.2	Doppelte Befruchtung .....	1087
38.1.3	Entwicklung, Gestalt und Funktion des Samens .....	1089
38.1.4	Gestalt und Funktion der Frucht .....	1093
38.2	Sexuelle und asexuelle Fortpflanzung bei Angiospermen .....	1096
38.2.1	Mechanismen der asexuellen (vegetativen) Fortpflanzung .....	1096
38.2.2	Vor- und Nachteile von sexueller und asexueller Fortpflanzung .....	1096
38.2.3	Mechanismen zur Verhinderung der Selbstbestäubung .....	1097
38.2.4	Vegetative Vermehrung und Landwirtschaft .....	1098
38.3	Der Mensch verändert die Nutzpflanzen durch Züchtung und Gentechnik ...	1100
38.3.1	Pflanzenzüchtung .....	1100
38.3.2	Biotechnologie und Gentechnik bei Pflanzen .....	1101
38.3.3	Kontroverse Pflanzenbiotechnologie .....	1103

## Kapitel 39 Pflanzenreaktionen auf innere und äußere Signale 1109

39.1	Signaltransduktionswege – die Verbindung zwischen Perzeption und Antwort .....	1110
39.1.1	Perzeption (Erkennung) .....	1112
39.1.2	Transduktion (Übertragung) .....	1112
39.1.3	Antwort .....	1112
39.2	Pflanzenhormone koordinieren Wachstum, Entwicklung und Reizantworten ...	1114
39.2.1	Entdeckung der Pflanzenhormone .....	1115
39.2.2	Übersicht über die Phytohormone .....	1117
39.2.3	Systembiologie und Hormonwechselwirkungen .....	1127
39.3	Pflanzen brauchen Licht .....	1128
39.3.1	Blaulicht-Photorezeptoren .....	1129
39.3.2	Phytochrome als Photorezeptoren .....	1129
39.3.3	Biologische Uhren und circadiane Rhythmik .....	1131
39.3.4	Die Wirkung des Lichts auf die biologische Uhr .....	1133
39.3.5	Photoperiodismus und Anpassungen an Jahreszeiten .....	1133
39.4	Pflanzen reagieren, abgesehen von Licht, auf viele weitere Reize .....	1136
39.4.1	Schwerkraft .....	1136
39.4.2	Mechanische Reize .....	1137
39.4.3	Umweltstress .....	1139
39.5	Reaktionen der Pflanze auf Herbivoren und Pathogene .....	1141
39.5.1	Verteidigungsstrategien gegen Herbivoren .....	1142
39.5.2	Verteidigungsstrategien gegen Pathogene .....	1142

## TEIL VII Tiere – Form und Funktion 1149

### Kapitel 40 Grundprinzipien tierischer Form und Funktion 1152

40.1	Form und Funktion sind bei Tieren auf allen Organisationsebenen eng miteinander korreliert .....	1153
40.1.1	Physikalische Gesetze beeinflussen die Größe und Gestalt von Tieren ...	1154
40.1.2	Austausch mit der Umgebung .....	1154
40.1.3	Hierarchische Organisation der Körperbaupläne .....	1156
40.1.4	Struktur und Funktion von Geweben .....	1158
40.1.5	Koordination und Kontrolle .....	1162
40.2	Regulation des inneren Milieus .....	1163
40.2.1	Regulierer und Konformer .....	1163
40.2.2	Homöostase .....	1164
40.3	Einfluss von Form, Funktion und Verhalten auf homöostatische Prozesse ....	1166
40.3.1	Endothermie und Ektothermie .....	1166
40.3.2	Veränderung der Körpertemperatur .....	1167
40.3.3	Gleichgewicht zwischen Wärmeabgabe und Wärmeaufnahme .....	1167
40.3.4	Anpassung an unterschiedliche Temperaturbereiche .....	1172
40.3.5	Physiologischer Thermostat und Fieber .....	1172
40.4	Energiebedarf eines Tieres in Abhängigkeit von Größe, Aktivität und Umwelt ...	1174
40.4.1	Bereitstellung und Nutzung von Energie .....	1174
40.4.2	Quantifizierung des Energieverbrauchs .....	1174
40.4.3	Minimale Stoffwechselrate und Thermoregulation .....	1175
40.4.4	Faktoren, die die Stoffwechselrate beeinflussen .....	1176
40.4.5	Energiehaushalt .....	1176
40.4.6	Torpor und Energiesparen .....	1178

**Kapitel 41 Hormone und das endokrine System 1182**

41.1	Signalmoleküle, ihre Bindung an die Rezeptoren und die von ihnen ausgelösten spezifischen Reaktionswege . . . . .	1184
41.1.1	Typen sezernierter Signalmoleküle . . . . .	1184
41.1.2	Chemische Klassen von Hormonen . . . . .	1185
41.1.3	Die Lage der Hormonrezeptoren: Wissenschaftliche Forschung . . . . .	1186
41.1.4	Reaktionswege in den Zellen . . . . .	1186
41.1.5	Mehrfachwirkungen von Hormonen . . . . .	1189
41.1.6	Signalübertragung durch lokale Regulatoren . . . . .	1190
41.2	Negative Rückkopplung und antagonistische Hormonpaare: Zwei verbreitete Merkmale des endokrinen Systems . . . . .	1191
41.2.1	Einfache Hormonmechanismen . . . . .	1191
41.2.2	Die Steuerung des Blutglucosespiegels durch Insulin und Glucagon . . . . .	1191
41.3	Physiologische Regulation bei Tieren durch getrennte und gemeinsame Wirkungen von Hormon- und Nervensystem . . . . .	1194
41.3.1	Koordination von Hormon- und Nervensystem bei Wirbellosen . . . . .	1194
41.3.2	Koordination von Hormon- und Nervensystem bei Wirbeltieren . . . . .	1194
41.3.3	Hormone des Hypophysenhinterlappens . . . . .	1196
41.3.4	Hormone des Hypophysenvorderlappens . . . . .	1199
41.4	Hormonelle Regulation von Stoffwechsel, Homöostase, Entwicklung und Verhalten . . . . .	1201
41.4.1	Schilddrüsenhormone: Steuerung von Stoffwechsel und Entwicklung . . . . .	1201
41.4.2	Parathormon und Vitamin D: Steuerung des Ca <sup>2+</sup> -Spiegels im Blut . . . . .	1202
41.4.3	Hormone der Nebennieren: Stressantwort . . . . .	1203
41.4.4	Geschlechtshormone aus den Geschlechtsdrüsen . . . . .	1205
41.4.5	Melatonin und Biorhythmus . . . . .	1206

**Kapitel 42 Die Ernährung der Tiere 1211**

42.1	Die Nahrung der Tiere muss die Versorgung mit chemischer Energie, organischen Molekülen und essenziellen Nährstoffen gewährleisten . . . . .	1212
42.1.1	Essenzielle Nährstoffe . . . . .	1213
42.1.2	Mangelernährung . . . . .	1218
42.1.3	Ermittlung des Nährstoffbedarfs . . . . .	1219
42.2	Die wichtigsten Stadien der Nährstoffverarbeitung: Nahrungsaufnahme, Verdauung, Resorption und Ausscheidung . . . . .	1220
42.2.1	Verdauungskompartimente . . . . .	1222
42.3	Spezialisierte Organe für die verschiedenen Stadien der Nahrungverarbeitung im Verdauungssystem der Säugetiere . . . . .	1224
42.3.1	Mundhöhle, Schlund und Speiseröhre . . . . .	1225
42.3.2	Verdauung im Magen . . . . .	1225
42.3.3	Verdauung im Dünndarm . . . . .	1228
42.3.4	Resorption im Dünndarm . . . . .	1228
42.3.5	Resorption im Dickdarm . . . . .	1231
42.4	Ernährung und die evolutive Anpassung der Verdauungssysteme von Wirbeltieren . . . . .	1233
42.4.1	Anpassung der Zähne . . . . .	1233
42.4.2	Anpassungen von Magen und Darm . . . . .	1233
42.4.3	Anpassungen durch Symbiose . . . . .	1233
42.5	Homöostasemechanismen und Energiehaushalt . . . . .	1235
42.5.1	Energiequellen und Energiespeicher . . . . .	1235

42.5.2	Überernährung und Übergewicht . . . . .	1236
42.5.3	Fettsucht und Evolution . . . . .	1237

## **Kapitel 43 Kreislauf und Gasaustausch** **1242**

43.1	Kreislaufsysteme verknüpfen alle Zellen des Körpers mit Austauschflächen . . .	1243
43.1.1	Gastrovaskularsysteme . . . . .	1244
43.1.2	Offene und geschlossene Kreislaufsysteme . . . . .	1244
43.1.3	Die Organisation von Kreislaufsystemen bei Wirbeltieren . . . . .	1246
43.2	Koordinierte Kontraktionszyklen des Herzens treiben den doppelten Kreislauf bei Säugern an . . . . .	1249
43.2.1	Der Säugerkreislauf . . . . .	1249
43.2.2	Das Säugerherz: Eine nähere Betrachtung . . . . .	1249
43.2.3	Der rhythmische Herzschlag . . . . .	1251
43.3	Blutdruck und Blutfluss spiegeln Bau und Anordnung der Blutgefäße wider . . .	1252
43.3.1	Bau und Funktion von Blutgefäßen . . . . .	1252
43.3.2	Strömungsgeschwindigkeit des Blutes . . . . .	1253
43.3.3	Blutdruck . . . . .	1254
43.3.4	Kapillarfunktion . . . . .	1257
43.3.5	Flüssigkeitsrückführung durch das Lymphsystem . . . . .	1258
43.4	Blutbestandteile und ihre Funktion bei Stoffaustausch, Transport und Abwehr . . . . .	1259
43.4.1	Blutzusammensetzung und Funktion . . . . .	1259
43.4.2	Erkrankungen des Herz-Kreislaufsystems . . . . .	1262
43.5	Gasaustausch erfolgt an spezialisierten respiratorischen Oberflächen . . . . .	1264
43.5.1	Partialdruckgefälle beim Gasaustausch . . . . .	1264
43.5.2	Atemmedien . . . . .	1264
43.5.3	Respiratorische Oberflächen . . . . .	1265
43.5.4	Kiemen bei wasserlebenden Tieren . . . . .	1265
43.5.5	Tracheensysteme bei Insekten . . . . .	1266
43.5.6	Lungen . . . . .	1267
43.6	Atmung: Ventilation der Lunge . . . . .	1270
43.6.1	Atmung bei Amphibien . . . . .	1270
43.6.2	Atmung bei Säugern . . . . .	1270
43.6.3	Atmung bei Vögeln . . . . .	1271
43.6.4	Kontrolle der Atmung beim Menschen . . . . .	1272
43.7	Anpassungen an den Gasaustausch: Respiratorische Proteine binden und transportieren Atemgase . . . . .	1273
43.7.1	Koordination von Zirkulation und Gasaustausch . . . . .	1273
43.7.2	Respiratorische Proteine . . . . .	1274
43.7.3	Tierische Spitzenathleten . . . . .	1276

## **Kapitel 44 Das Immunsystem** **1282**

44.1	Das angeborene Immunsystem basiert auf der Erkennung gemeinsamer Muster von Krankheitserregern . . . . .	1284
44.1.1	Angeborene Immunabwehr wirbelloser Tiere . . . . .	1284
44.1.2	Angeborene Immunabwehr der Wirbeltiere . . . . .	1285
44.1.3	Wie Krankheitserreger dem angeborenen Immunsystem entgehen . . . . .	1290
44.2	Erworbene Immunität, Lymphocytenrezeptoren und spezifische Erkennung von Krankheitserregern . . . . .	1290
44.2.1	Erworbene Immunität: Ein Überblick . . . . .	1291
44.2.2	Antigenerkennung durch Lymphocyten . . . . .	1291
44.2.3	Die Entwicklung der Lymphocyten . . . . .	1294

44.3	Erworbene Immunität und die Abwehr von Infektionen in Körperzellen und Körperflüssigkeiten . . . . .	1298
44.3.1	Helfer-T-Zellen: Reaktion auf nahezu alle Antigene . . . . .	1299
44.3.2	Cytotoxische T-Zellen: Abwehr gegen intrazelluläre Erreger . . . . .	1299
44.3.3	B-Zellen: Abwehr gegen extrazelluläre Krankheitserreger . . . . .	1300
44.3.4	Aktive und passive Immunisierung . . . . .	1303
44.3.5	Immunologische Abstoßung . . . . .	1304
44.4	Störungen des Immunsystems . . . . .	1306
44.4.1	Übermäßige, gegen körpereigene Strukturen gerichtete und verminderte Immunreaktionen . . . . .	1306
44.4.2	Strategien der Krankheitserreger zur Umgehung der erworbenen Immunabwehr . . . . .	1308
44.4.3	Krebs und Immunsystem . . . . .	1310

**Kapitel 45 Osmoregulation und Exkretion 1314**

45.1	Osmoregulation: Gleichgewicht zwischen Aufnahme und Abgabe von Wasser und den darin gelösten Stoffen . . . . .	1315
45.1.1	Osmose und Osmolarität . . . . .	1316
45.1.2	Osmotische Herausforderungen . . . . .	1316
45.1.3	Die Energetik der Osmoregulation . . . . .	1319
45.1.4	Transportepithelien . . . . .	1320
45.2	Die stickstoffhaltigen Exkretionsprodukte eines Tieres spiegeln dessen Phylogenie und Habitat wider . . . . .	1321
45.2.1	Formen stickstoffhaltiger Exkretionsprodukte . . . . .	1322
45.2.2	Einfluss von Evolution und Umwelt auf stickstoffhaltige Exkretionsprodukte . . . . .	1323
45.3	Verschiedene Exkretionssysteme sind Abwandlungen tubulärer Systeme . . . . .	1324
45.3.1	Exkretionsprozesse . . . . .	1324
45.3.2	Ein Überblick über verschiedene Exkretionssysteme . . . . .	1324
45.3.3	Bau der Säugerniere . . . . .	1326
45.4	Das Nephron: Schrittweise Verarbeitung des Ultrafiltrats . . . . .	1328
45.4.1	Vom Ultrafiltrat zum Urin: Eine genauere Betrachtung . . . . .	1329
45.4.2	Osmotische Gradienten und Wasserkonservierung . . . . .	1331
45.4.3	Anpassungen der Wirbeltiere an unterschiedliche Lebensräume . . . . .	1333
45.5	Hormonelle Regelkreise verknüpfen Nierenfunktion, Wasserhaushalt und Blutdruck . . . . .	1335
45.5.1	Antidiuretisches Hormon . . . . .	1335
45.5.2	Das Renin-Angiotensin-Aldosteron-System . . . . .	1337
45.5.3	Homöostatische Regulation der Niere . . . . .	1338

**Kapitel 46 Fortpflanzung der Tiere 1343**

46.1	Sexuelle und asexuelle Fortpflanzung im Tierreich . . . . .	1344
46.1.1	Mechanismen ungeschlechtlicher Fortpflanzung . . . . .	1344
46.1.2	Unisexuelle Fortpflanzung . . . . .	1345
46.1.3	Bisexuelle Fortpflanzung: Ein evolutionäres Rätsel . . . . .	1345
46.1.4	Fortpflanzungszyklen und -muster . . . . .	1346
46.2	Die Befruchtung hängt von Mechanismen ab, die Eizellen und Spermien derselben Art zusammenbringen . . . . .	1348
46.2.1	Das Überleben des Nachwuchses sichern . . . . .	1349
46.2.2	Gametenproduktion und -übergabe . . . . .	1350
46.3	Keimzellenproduktion und -transport mittels Fortpflanzungsorganen . . . . .	1353
46.3.1	Das weibliche Fortpflanzungssystem . . . . .	1353

46.3.2	Das männliche Fortpflanzungssystem	1355
46.3.3	Die sexuelle Reaktion des Menschen	1357
46.4	Unterschiede in Zeitverlauf und Muster der Meiose bei männlichen und weiblichen Säugern	1358
46.5	Fortpflanzungsregulierung bei Säugern: Ein komplexes Zusammenspiel von Hormonen	1358
46.5.1	Hormonelle Kontrolle des männlichen Fortpflanzungssystems	1359
46.5.2	Der weibliche Fortpflanzungszyklus	1359
46.6	Bei placentalen Säugern findet die gesamte Embryonalentwicklung im Uterus statt	1365
46.6.1	Empfängnis, Embryonalentwicklung und Geburt	1365
46.6.2	Maternale Immuntoleranz gegenüber Embryo und Fetus	1368
46.6.3	Empfängnisverhütung und Abtreibung	1369
46.6.4	Moderne Reproduktionstechniken	1371
<b>Kapitel 47 Entwicklung der Tiere</b>		<b>1376</b>
47.1	Nach der Befruchtung schreitet die Embryonalentwicklung durch Furchung, Gastrulation und Organogenese fort	1378
47.1.1	Besamung und Befruchtung	1378
47.1.2	Furchung	1382
47.1.3	Gastrulation	1385
47.1.4	Organogenese	1389
47.1.5	Entwicklungsphysiologische Anpassungen von Amnioten	1391
47.1.6	Die Entwicklung von Säugern	1392
47.2	An der tierischen Morphogenese sind spezifische Veränderungen in Zellform, Zellposition und Zelladhäsion beteiligt	1394
47.2.1	Cytoskelett, Zellbewegung und konvergente Ausdehnung	1395
47.2.2	Rolle der Zelladhäsionsmoleküle und der extrazellulären Matrix	1396
47.3	Das Schicksal von sich entwickelnden Zellen ist von ihrer Vorgeschichte und induktiven Signalen abhängig	1397
47.3.1	Anlagepläne	1399
47.3.2	Entstehung zellulärer Asymmetrien	1400
47.3.3	Festlegung des Zellschicksals und Musterbildung durch induktive Signale	1402
<b>Kapitel 48 Neurone, Synapsen und Signalgebung</b>		<b>1410</b>
48.1	Neuronale Organisation und Struktur als Spiegel der Funktion bei der Informationsübermittlung	1411
48.1.1	Einführung in die Informationsverarbeitung	1412
48.1.2	Neuronale Struktur und Funktion	1412
48.2	Aufrechterhaltung des Ruhepotenzials eines Neurons durch Ionenpumpen und Ionenkanäle	1413
48.2.1	Entstehung des Ruhepotenzials	1414
48.2.2	Ein Modell des Ruhepotenzials	1415
48.3	Axonale Fortleitung von Aktionspotenzialen	1417
48.3.1	Erzeugung von Aktionspotenzialen	1417
48.3.2	Erzeugung von Aktionspotenzialen: Eine nähere Betrachtung	1418
48.3.3	Fortleitung von Aktionspotenzialen	1420
48.4	Synapsen als Kontaktstellen zwischen Neuronen	1422
48.4.1	Erzeugung postsynaptischer Potenziale	1423
48.4.2	Summation postsynaptischer Potenziale	1423
48.4.3	Modulation der synaptischen Übertragung	1425
48.4.4	Neurotransmitter	1425

<b>Kapitel 49 Nervensysteme</b>	<b>1432</b>
49.1 Nervensysteme bestehen aus Neuronenschaltkreisen und unterstützenden Zellen	1433
49.1.1 Organisation des Wirbeltiernervensystems	1435
49.1.2 Das periphere Nervensystem	1437
49.2 Regionale Spezialisierung des Wirbeltiergehirns	1439
49.2.1 Der Hirnstamm	1440
49.2.2 Das Kleinhirn (Cerebellum)	1442
49.2.3 Das Zwischenhirn (Diencephalon)	1442
49.2.4 Das Großhirn (Cerebrum)	1443
49.2.5 Die Evolution der Kognition bei Wirbeltieren	1444
49.3 Die Großhirnrinde: Kontrolle von Willkürbewegungen und kognitiven Funktionen	1445
49.3.1 Informationsverarbeitung in der Großhirnrinde	1446
49.3.2 Sprache und Sprechen	1447
49.3.3 Lateralisierung corticaler Funktionen	1448
49.3.4 Emotionen	1448
49.3.5 Bewusstsein	1449
49.4 Gedächtnis und Lernen als Folge von Veränderungen der synaptischen Verbindungen	1450
49.4.1 Neuronale Plastizität	1450
49.4.2 Gedächtnis und Lernen	1450
49.4.3 Langzeitpotenzierung	1451
49.5 Störungen des Nervensystems: Erklärungen auf molekularer Basis	1452
49.5.1 Schizophrenie	1453
49.5.2 Depressionen	1454
49.5.3 Substanzmissbrauch und das Belohnungssystem des Gehirns	1454
49.5.4 Alzheimer-Krankheit	1455
49.5.5 Parkinson-Krankheit	1455
49.5.6 Stammzelltherapie	1456
<b>Kapitel 50 Sensorische und motorische Mechanismen</b>	<b>1461</b>
50.1 Sensorische Rezeptoren: Umwandlung von Reizenergie und Signalübermittlung an das Zentralnervensystem	1462
50.1.1 Sensorische Bahnen	1462
50.1.2 Sensorische Rezeptortypen	1464
50.2 Mechanorezeptoren nehmen Flüssigkeits- oder Partikelbewegungen wahr	1467
50.2.1 Wahrnehmung von Schwerkraft und Schall bei Wirbellosen	1467
50.2.2 Gehör und Gleichgewichtssinn bei Säugern	1468
50.2.3 Gehör und Gleichgewichtssinn bei anderen Wirbeltieren	1472
50.3 Geschmacks- und Geruchssinn basieren auf ähnlichen Sinneszellsätzen	1473
50.3.1 Der Geschmackssinn bei Säugern	1474
50.3.2 Der Geruchssinn des Menschen	1475
50.4 Im ganzen Tierreich basiert das Sehen auf ähnlichen Mechanismen	1477
50.4.1 Sehen bei Wirbellosen	1477
50.4.2 Das Sehsystem von Wirbeltieren	1478
50.5 Muskelkontraktion erfordert die Interaktion von Muskelproteinen	1484
50.5.1 Die Skelettmuskulatur von Wirbeltieren	1484
50.5.2 Andere Muskeltypen	1490
50.6 Das Skelettsystem wandelt Muskelkontraktion in Fortbewegung um	1491
50.6.1 Skelettsystemtypen	1492
50.6.2 Verschiedene Formen der Fortbewegung	1495
50.6.3 Energetische Kosten der Fortbewegung	1496

## Kapitel 51 Tierisches Verhalten 1502

51.1	Bestimmte sensorische Eingangssignale können sowohl einfaches als auch komplexes Verhalten auslösen . . . . .	1503
51.1.1	Festgelegte Reaktionsmuster . . . . .	1504
51.1.2	Gerichtete Bewegung . . . . .	1505
51.1.3	Verhaltensbiologische Rhythmen . . . . .	1506
51.1.4	Signalgebung und Kommunikation bei Tieren . . . . .	1507
51.2	Lernen: Spezifische Verknüpfung von Erfahrung und Verhalten . . . . .	1510
51.2.1	Habituation . . . . .	1510
51.2.2	Prägung . . . . .	1510
51.2.3	Räumliches Lernen . . . . .	1511
51.2.4	Assoziatives Lernen . . . . .	1512
51.2.5	Kognition und Problemlösung . . . . .	1513
51.2.6	Entwicklung von erlernten Verhaltensweisen . . . . .	1514
51.3	Genetische Ausstattung und Umwelt tragen zur Verhaltensentwicklung bei . . .	1514
51.3.1	Erfahrung und Verhalten . . . . .	1515
51.3.2	Regulatorgene und Verhalten . . . . .	1515
51.3.3	Genetisch determinierte Verhaltensvariabilität in natürlichen Populationen . . . . .	1516
51.3.4	Single-Locus-Effekte . . . . .	1518
51.4	Verhaltensweisen lassen sich durch Selektion auf Überleben und Fortpflanzungserfolg eines Individuums erklären . . . . .	1519
51.4.1	Verhalten beim Nahrungserwerb . . . . .	1519
51.4.2	Paarungsverhalten und Partnerwahl . . . . .	1521
51.5	Gesamtfitness kann die Evolution von altruistischem Sozialverhalten erklären . . .	1526
51.5.1	Altruismus . . . . .	1526
51.5.2	Gesamtfitness . . . . .	1527
51.5.3	Soziales Lernen . . . . .	1529
51.5.4	Evolution und menschliche Kultur . . . . .	1531

## TEIL VIII Ökologie 1535

### Kapitel 52 Ökologie und die Biosphäre: Eine Einführung 1538

52.1	Die Ökologie integriert viele biologische Forschungsrichtungen und dient als wissenschaftliche Grundlage für den Natur- und Umweltschutz . . . . .	1539
52.1.1	Der Zusammenhang zwischen Ökologie und Evolutionsbiologie . . . . .	1541
52.1.2	Ökologie und Umweltschutz . . . . .	1542
52.2	Die Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt bestimmen ihre Verbreitung und Häufigkeit . . . . .	1543
52.2.1	Ausbreitung und Verbreitung . . . . .	1543
52.2.2	Verhalten und Habitatselektion . . . . .	1545
52.2.3	Biotische Faktoren . . . . .	1546
52.2.4	Abiotische Faktoren . . . . .	1547
52.2.5	Klima . . . . .	1548
52.3	Aquatische Biome: Vielfältige und dynamische Systeme, die den größten Teil der Erdoberfläche einnehmen . . . . .	1554
52.3.1	Struktur aquatischer Biome . . . . .	1555
52.4	Klima und unvorhersagbare Umweltveränderungen bestimmen die Struktur und Verbreitung der terrestrischen Biome . . . . .	1564
52.4.1	Makroklima und terrestrische Biome . . . . .	1564

52.4.2	Allgemeine Eigenschaften terrestrischer Biome und die Bedeutung von Störungen .....	1565
<b>Kapitel 53 Populationsökologie</b>		<b>1575</b>
53.1	Dynamische Prozesse und ihr Einfluss auf die Individuendichte, Individuenverteilung und Demografie von Populationen .....	1577
53.1.1	Individuendichte und Verteilungsmuster .....	1577
53.1.2	Demografie .....	1581
53.2	Wichtige Phasen im Lebenszyklus einer Organismenart als Produkt der natürlichen Selektion .....	1584
53.2.1	Evolution und die Vielfalt von Lebenszyklen .....	1584
53.2.2	„Kompromisse“ und Lebenszyklus .....	1585
53.3	Exponentielles Wachstum: Ein Modell für Populationen in einer idealen, unbegrenzten Umwelt .....	1587
53.3.1	Pro-Kopf-Zunahme .....	1587
53.3.2	Exponentielles Wachstum .....	1588
53.4	Das logistische Wachstumsmodell: Langsameres Populationswachstum bei Annäherung an die Umweltkapazität .....	1589
53.4.1	Das logistische Wachstumsmodell .....	1590
53.4.2	Das logistische Modell und natürliche Populationen .....	1591
53.4.3	Logistisches Modell und Lebenszyklus .....	1592
53.5	Dichteabhängige Einflüsse auf das Populationswachstum .....	1593
53.5.1	Populationsveränderungen und Individuendichte .....	1593
53.5.2	Dichteabhängige Regulation von Populationen .....	1594
53.5.3	Populationsdynamik .....	1596
53.6	Die menschliche Bevölkerung: Kein exponentielles Wachstum mehr, aber immer noch ein steiler Anstieg .....	1599
53.6.1	Die Erdbevölkerung .....	1600
53.6.2	Globale Umweltkapazität .....	1603
<b>Kapitel 54 Ökologie der Lebensgemeinschaften</b>		<b>1609</b>
54.1	Wechselbeziehungen zwischen Organismen: Positiv, negativ oder neutral ....	1611
54.1.1	Interspezifische Konkurrenz .....	1611
54.1.2	Prädation .....	1613
54.1.3	Parasitismus .....	1616
54.1.4	Herbivorie .....	1617
54.1.5	Mutualismus .....	1617
54.1.6	Parabiose und Kommensalismus .....	1618
54.1.7	Metabiose .....	1619
54.2	Der Einfluss von dominanten Arten und Schlüsselarten auf die Struktur von Lebensgemeinschaften .....	1620
54.2.1	Artendiversität .....	1620
54.2.2	Trophische Strukturen .....	1621
54.2.3	Arten mit einer großen Bedeutung für die Lebensgemeinschaft .....	1624
54.2.4	Bottom-up- und top-down-Kontrolle in Nahrungsnetzen .....	1627
54.3	Der Einfluss von Störungen auf Artendiversität und Artenzusammensetzung ...	1629
54.3.1	Charakterisierung von Störungen .....	1630
54.3.2	Sukzession .....	1631
54.3.3	Von Menschen verursachte Störungen .....	1634
54.4	Biogeografische Faktoren und ihre Bedeutung für die Artendiversität in Lebensgemeinschaften .....	1635
54.4.1	Breitengradabhängigkeit .....	1635

54.4.2	Effekte der Flächengröße	1636
54.4.3	Insel-Biogeografie	1637
54.5	Lebensgemeinschaften: Ihre Bedeutung für das Verständnis der Lebenszyklen von Pathogenen und deren Bekämpfung	1638
54.5.1	Pathogene und die Struktur von Lebensgemeinschaften	1639
54.5.2	Lebensgemeinschaften und Zoonosen	1640

## **Kapitel 55 Ökosysteme** **1645**

55.1	Der Energiehaushalt und die biogeochemischen Kreisläufe von Ökosystemen	1647
55.1.1	Energieerhaltung	1647
55.1.2	Erhaltung der Masse	1648
55.1.3	Energie, Masse und Trophieebenen	1649
55.2	Energie und andere limitierende Faktoren der Primärproduktion der Ökosysteme	1650
55.2.1	Energiebilanzen von Ökosystemen	1650
55.2.2	Primärproduktion in aquatischen Ökosystemen	1653
55.2.3	Primärproduktion in terrestrischen Ökosystemen	1655
55.3	Energietransfer zwischen Trophieebenen: Effizienz meist unter zehn Prozent	1656
55.3.1	Produktionseffizienz	1656
55.3.2	Die Grüne-Welt-Hypothese	1658
55.4	Biologische und geochemische Prozesse regulieren die Nährstoffkreisläufe eines Ökosystems	1659
55.4.1	Biogeochemische Kreisläufe	1659
55.4.2	Mineralisierungs- und Umsatzraten bei Nährstoffkreisläufen	1660
55.4.3	Fallstudie: Nährstoffkreisläufe im Hubbard Brook Experimental Forest	1661
55.5	Der Einfluss des Menschen auf die biogeochemischen Kreisläufe der Erde	1665
55.5.1	Nährstoffanreicherung	1665
55.5.2	Saurer Regen	1667
55.5.3	Umweltgifte	1668
55.5.4	Treibhausgase und globale Erwärmung	1669
55.5.5	Abbau der stratosphärischen Ozonschicht	1673

## **Kapitel 56 Naturschutz und Renaturierungsökologie** **1678**

56.1	Der Mensch als Gefahr für die biologische Vielfalt	1680
56.1.1	Die drei Ebenen der biologischen Vielfalt	1680
56.1.2	Biologische Vielfalt und das Wohlergehen des Menschen	1682
56.1.3	Drei Gefahren für die biologische Vielfalt	1684
56.2	Populationsgröße, genetische Variabilität und kritische Habitatgröße beim Schutz von Populationen	1687
56.2.1	Methode der Ermittlung der minimalen überlebensfähigen Populationsgröße	1687
56.2.2	Populationsextinktion durch zufällige und häufige Umweltereignisse	1691
56.2.3	Abwägen konkurrierender Ansprüche	1693
56.3	Landschafts- und Gebietsschutz zur Erhaltung ganzer Biota	1694
56.3.1	Struktur und biologische Vielfalt von Landschaften	1694
56.3.2	Einrichtung von Schutzgebieten	1696
56.4	Renaturierung: Wiederherstellung geschädigter Ökosysteme	1700
56.4.1	Biologische Sanierung	1701
56.4.2	Biologische Bestandsstützung	1701
56.4.3	Renaturierung als Zukunftsaufgabe	1702

56.5	Nachhaltige Entwicklung: Die Bewahrung der biologischen Vielfalt und ihr Nutzen für den Menschen .....	1702
56.5.1	Das Konzept der nachhaltigen Entwicklung .....	1702
56.5.2	Fallstudie: Nachhaltige Entwicklung in Costa Rica .....	1703
56.5.3	Die Zukunft der Biosphäre .....	1706

**Anhang** **1711**

A	Lösungen .....	1712
B	Glossar .....	1784
C	Weiterführende Literatur .....	1853
D	Bildnachweis .....	1855
E	Index .....	1863