

WILEY-VCH

Bruce Alberts, Karen Hopkin, Alexander Johnson,
David Morgan, Martin Raff, Keith Roberts und Peter Walter

Lehrbuch der Molekularen Zellbiologie

Übersetzung herausgegeben von Jochen Graw

Fünfte Auflage



Lehrbuch der Molekularen Zellbiologie

Bruce Alberts, Karen Hopkin, Alexander Johnson, David Morgan, Martin Raff, Keith Roberts und Peter Walter

Übersetzung herausgegeben von Jochen Graw Übersetzt von Bärbel Häcker, Alexandra Prowald, Claudia Horstmann, Martina Bronold, Petra Jacoby, Roswitha Kraft und Eva-Maria Miller

Fünfte Auflage

WILEY-VCH

Titel der Originalausgabe:

Essential Cell Biology *Fifth edition*

Copyright © 2019 by Bruce Alberts, Dennis Bray, Karen Hopkin, Alexander Johnson, the Estate of Julian Lewis, David Morgan, Martin Raff, Nicole Marie Odile Roberts, and Peter Walter

All rights reserved. Authorized translation from English language edition published by W.W. Norton & Company, Inc., New York, USA.

Übersetzung herausgegeben von:

Dr. Jochen Graw

85716 Unterschleissheim

Titelbild:

iStock ID#: 823756118, Darstellung eines Neurons und seines Zellinneren

1. Auflage 1999
2. Auflage 2001
3. Auflage 2005
4. Auflage 2012
5. Auflage 2021

Alle Bücher von WILEY-VCH werden sorgfältig erarbeitet. Dennoch übernehmen Autoren, Herausgeber und Verlag in keinem Fall, einschliesslich des vorliegenden Werkes, für die Richtigkeit von Angaben, Hinweisen und Ratschlägen sowie für eventuelle Druckfehler irgendeine Haftung.

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

© 2021 WILEY-VCH GmbH, Boschstr. 12, 69469 Weinheim, Germany.

Alle Rechte, insbesondere die der Übersetzung in andere Sprachen, vorbehalten. Kein Teil dieses Buches darf ohne schriftliche Genehmigung des Verlages in irgendeiner Form – durch Photokopie, Mikroverfilmung oder irgendein anderes Verfahren – reproduziert oder in eine von Maschinen, insbesondere von Datenverarbeitungsmaschinen, verwendbare Sprache übertragen oder übersetzt werden. Die Wiedergabe von Warenbezeichnungen, Handelsnamen oder sonstigen Kennzeichen in diesem Buch berechtigt nicht zu der Annahme, dass diese von jedermann frei benutzt werden dürfen. Vielmehr kann es sich auch dann um eingetragene Warenzeichen oder sonstige gesetzlich geschützte Kennzeichen handeln, wenn sie nicht eigens als solche markiert sind.

Print ISBN 978-3-527-34779-7

ePDF ISBN 978-3-527-82946-0

ePub ISBN 978-3-527-82945-3

Umschlaggestaltung Adam-Design, Weinheim, Germany

Satz le-tex publishing services GmbH, Leipzig

Gedruckt auf säurefreiem Papier.

10 9 8 7 6 5 4 3 2 1

Die Autoren

Bruce Alberts promovierte an der Harvard-Universität und ist Professor am Fachbereich Biochemie und Biophysik an der Universität von Kalifornien, San Francisco. Von 2008 bis 2013 war er Chefredakteur von *Science* und von 1993 bis 2005 Präsident der Nationalen Akademie der Wissenschaften der USA.

Karen Hopkin promovierte am Albert Einstein College of Medicine und ist Wissenschaftsautorin. Ihre Arbeiten sind in verschiedenen wissenschaftlichen Publikationen erschienen, darunter *Science*, *Proceedings of the National Academy of Sciences* und *The Scientist*. Sie ist regelmässige Mitarbeiterin des täglichen Podcast „60-Second Science“ von *Scientific American*.

Alexander Johnson promovierte an der Harvard-Universität und ist Professor am Fachbereich für Mikrobiologie und Immunologie an der Universität von Kalifornien, San Francisco.

David Morgan promovierte an der Universität von Kalifornien, San Francisco, wo er Professor am Fachbereich für Physiologie und Vizedekan für Forschung an der Medizinischen Fakultät ist.

Martin Raff promovierte an der McGill University und ist emeritierter Professor für Biologie am Labor für Molekulare Zellbiologie des *Medical Research Council* am *University College London*.

Keith Roberts promovierte an der Universität Cambridge und war stellvertretender Direktor des *John Innes Centre*. Er ist emeritierter Professor an der Universität von East Anglia.

Peter Walter promovierte an der Rockefeller-Universität in New York und ist Professor am Fachbereich für Biochemie und Biophysik an der Universität von Kalifornien, San Francisco; ausserdem ist er Mitglied des *Howard Hughes Medical Institute*.

Vorbemerkung des Herausgebers

Seit der letzten deutschen Ausgabe des „Lehrbuchs der Molekularen Zellbiologie“ sind jetzt 9 Jahre vergangen – wissenschaftlich betrachtet eine lange Zeit. Das merkt man auch der neuen fünften deutschen Auflage an, die gründlich überarbeitet und aktualisiert wurde. Zwar wurde die Grundstruktur der 20 Kapitel beibehalten, aber die Gewichte haben sich verschoben. Neu sind vor allem einige genetische Aspekte, denn hier gab es in den letzten Jahren deutliche Fortschritte. Die DNA-Sequenzierung der „nächsten Generation“ ist heute Alltag und hat viele neue Erkenntnisse in der vergleichenden GenomAnalyse gebracht und dazu beigetragen, dass wir mehr über die Funktion von Genen wissen ([Kap. 10](#)). Die Auswirkungen der neuen Sequenziertechniken merken wir natürlich auch in der Humangenetik, bei der Analyse vieler Krankheitsformen – dem trägt ein eigenes Unterkapitel im [Kap. 19](#) Rechnung. Im [Kap. 20](#) sind wesentliche Aspekte der Stammzellbiologie und der Entwicklung von Organoiden dazugekommen und bei den Konzepten zur Krebsentstehung finden wir jetzt vertiefte Informationen über Onkogene und Tumorsuppressorgene. Insgesamt ist damit das „Lehrbuch der Molekularen Zellbiologie“ wieder auf der Höhe der Zeit und bietet Studenten einen guten Einstieg in die molekulare Zellbiologie und angrenzende Gebiete.

Bei der deutschen Ausgabe haben wir uns natürlich wieder bemüht, so nahe wie möglich am amerikanischen Original zu bleiben. In einem Punkt haben wir uns allerdings diesem Prinzip widersetzen müssen, und das ist die Nomenklatur der Gene und ihrer Symbole sowie der Abkürzungen für Proteine. Gene und Gensymbole werden immer kursiv geschrieben und Proteine steil – soweit geht die

Übereinstimmung. Aber leider haben sich aufgrund der unterschiedlichen historischen Entwicklungen in den Teilgebieten der Genetik und der Biochemie unterschiedliche Nomenklaturen in der Gross- und Kleinschreibung bei den verschiedenen Organismen entwickelt. Die amerikanischen Autoren fanden diese unterschiedlichen Nomenklaturen störend und haben eine einheitliche Nomenklatur zu entwickeln versucht – wir haben jedoch im Rahmen dieses einführenden deutschen Lehrbuchs die traditionelle Nomenklatur beibehalten, um eine Verwirrung mit den jeweiligen Spezialdisziplinen zu vermeiden.

Zunächst möchte ich mich bei Dr. Frank Weinreich vom Verlag Wiley-VCH (Weinheim) bedanken, dass ich die Übersetzung auch dieser Auflage der „Molekularen Zellbiologie“ betreuen durfte. Auch diese Übersetzung war eine Teamarbeit: so danke ich Dr. Alexandra Prowald (Clausthal-Zellerfeld; Kap. 1-10, Glossar und Index) und Dr. Bärbel Häcker (Leonberg, [Kap. 11](#)-20) für die routinierten Übersetzungen und dem Team von le-tex (Leipzig) für die professionelle Herstellung. Besonderer Dank gilt aber Dr. Andreas Sendtko vom Lektorat des Wiley-VCH-Verlags, der das Projekt wieder mit grossem Enthusiasmus und Engagement von Anbeginn an begleitet und koordiniert hat.

Wir hoffen, dass auch diese neue Auflage der „Molekularen Zellbiologie“ bei den Studenten der Biologie und der Medizin in den einführenden Semestern wieder grossen Anklang findet und wünschen viel Spass beim Eintauchen in dieses faszinierende Gebiet.

Unterschleissheim, im Januar 2021

Jochen Graw

Vorwort

Der mit dem Nobelpreis ausgezeichnete Physiker Richard Feynman bemerkte einmal, dass die Natur eine viel, viel bessere Vorstellungskraft hat als wir selbst. Nur wenige Objekte im Universum geben dafür ein besseres Beispiel als die Zelle. Als winziger Sack von Molekülen, der in der Lage ist, sich selbst zu replizieren, stellt diese wunderbare Struktur den grundlegenden Baustein des Lebens dar. Wir sind aus Zellen gemacht. Zellen liefern alle Nährstoffe, die wir verbrauchen. Und die kontinuierliche Aktivität der Zellen macht unseren Planeten bewohnbar. Um uns selbst zu verstehen – und die Welt, zu der wir gehören –, müssen wir etwas über das Leben der Zellen wissen. Als Bürger und Verwalter der Weltgemeinschaft werden wir mit diesem Wissen besser gerüstet sein, um gut begründete Entscheidungen auch zu immer anspruchsvolleren Themen zu treffen, vom Klimawandel und der Ernährungssicherheit bis hin zu biomedizinischen Technologien und aufkommenden Epidemien.

In unserem „Lehrbuch der Molekularen Zellbiologie“ führen wir die Leser in die Grundlagen der Zellbiologie ein. Die fünfte Ausgabe stellt leistungsstarke neue Techniken vor, die es uns erlauben, Zellen und ihre Bestandteile mit beispielloser Präzision zu untersuchen – wie die hochauflösende Fluoreszenzmikroskopie und die Kryoelektronenmikroskopie – sowie die neuesten Methoden der DNA-Sequenzierung und dem Editieren von Genen. Wir diskutieren neue Erklärungsansätze, wie Zellen die chemischen Reaktionen, die Leben ermöglichen, organisieren und fördern, und wir betrachten die jüngsten Erkenntnisse der Genetik über den Ursprung des Menschen.

Mit jeder Ausgabe des „Lehrbuchs der Molekularen Zellbiologie“ haben die Autoren erneut das Vergnügen, etwas Neues und Überraschendes über Zellen zu lernen. Wir werden andererseits auch daran erinnert, wie viel wir noch nicht wissen. Viele der faszinierendsten Fragen der Zellbiologie bleiben nach wie vor unbeantwortet. Wie sind Zellen auf der frühen Erde entstanden, die sich in Milliarden von Jahren der Evolution vermehrten und verändern, um alle möglichen Nischen zu füllen - von dampfenden Schloten am Meeresboden bis zu gefrorenen Berggipfeln - und dabei die gesamte Umwelt unseres Planeten zu verändern? Wie ist es möglich, dass Milliarden von Zellen reibungslos zusammenarbeiten und grosse, vielzellige Organismen wie uns bilden? Dies sind nur einige der vielen Herausforderungen für die nächste Generation von Zellbiologen, von denen vielleicht einige mit diesem Lehrbuch ihre wunderbare, lebenslange Reise beginnen werden.

All die Leser, die gerne wissen möchten, wie wissenschaftlicher Forschungsdrang zu Durchbrüchen in unserem Verständnis der Zellbiologie geführt hat, werden sich über die Entdeckungsgeschichten freuen, die in jedem Kapitel in Form von Exkursen vorgestellt werden. Ausgehend von experimentellen Daten und dem Design der Versuche zeigen diese Geschichten, wie Biologen wichtige Fragen angehen und wie experimentelle Ergebnisse zukünftige Ideen formen. In dieser Ausgabe berichtet ein neuer Exkurs von den Entdeckungen, die als erste enthüllten, wie Zellen die Energie der Nahrung in eine Form umwandeln, mit der die Stoffwechselreaktionen angetrieben werden, von denen das Leben abhängt.

Wie in früheren Ausgaben erlauben es die Fragen in der Randspalte und am Ende jedes Kapitels nicht nur, das eigene Verständnis des Textes zu überprüfen - sie sollen vielmehr auch zu sorgfältigem Nachdenken und zur

Anwendung neu gewonnener Informationen in einem breiteren biologischen Kontext anregen. Einige dieser Fragen haben mehr als eine richtige Antwort, andere laden zu Spekulationen ein. Die Antworten auf alle Fragen befinden sich am Ende des Buches, und viele bieten zusätzliche Informationen oder eine neue Perspektive auf das im Haupttext vorgestellte Material.

Für diejenigen, die noch tiefer in die Materie eintauchen möchten, bietet das Lehrbuch „Molekularbiologie der Zelle“, das inzwischen in der sechsten Auflage vorliegt, einen noch detaillierten Einblick in das Leben der Zelle. Ausserdem ist das (bislang nicht in deutscher Übersetzung vorliegende) Buch *Molecular Biology of the Cell: A Problems Approach* von John Wilson und Tim Hunt eine Goldmine für zum Nachdenken anregende Fragen in allen Schwierigkeitsgraden. Wir haben uns für einige Fragen in unserem „Lehrbuch der Molekularen Zellbiologie“ auf diese Glanzleistung der auf Versuchen aufgebauten Argumentation gestützt und sind den Autoren sehr dankbar dafür.

Jedes einzelne Kapitel des „Lehrbuchs der Molekularen Zellbiologie“ ist ein echtes Gemeinschaftswerk: sowohl Text als auch Abbildungen wurden viele Male überarbeitet, als Entwürfe von einem Autor zum nächsten geschickt, und das wieder und wieder! Die vielen anderen, die dazu beigetragen haben, dieses Projekt zum Erfolg zu führen, werden in der nachfolgenden Danksagung gewürdigt. Obwohl wir uns bemüht haben, alles korrekt darzustellen, ist es unvermeidlich, dass sich Fehler in das Buch eingeschlichen haben, und wir ermutigen jeden Leser mit Adleraugen, der einen Fehler findet, uns diesen mitzuteilen, damit wir ihn in der nächsten Auflage korrigieren können.

Danksagung

Die Autoren würdigen die zahlreichen Beiträge von Professoren und Studenten aus der ganzen Welt bei der Erstellung dieser fünften Ausgabe. Insbesondere erhielten wir ausführliche Rezensionen von den folgenden Dozenten, die die vierte Auflage verwendet hatten, und wir möchten ihnen für ihre wichtigen Beiträge zu unserer Überarbeitung danken:

- Delbert Abi Abdallah, Thiel College, Pennsylvania, USA
- Ann Aguanno, Marymount Manhattan College, USA
- David W. Barnes, Georgia Gwinnett College, USA
- Manfred Beilharz, University of Western Australia, Australien
- Christopher Brandl, Western University, Ontario, Kanada
- Marion Brodhagen, Western Washington University, USA
- David Casso, San Francisco State University, USA
- Shazia S. Chaudhry, University of Manchester, Grossbritannien
- Ron Dubreuil, University of Illinois in Chicago, USA
- Heidi Engelhardt, University of Waterloo, Kanada
- Sarah Ennis, University of Southampton, Grossbritannien
- David Featherstone, University of Illinois in Chicago, USA

- Yen Kang France, Georgia College, USA
- Barbara Frank, Idaho State University, USA
- Daniel E. Frigo, University of Houston, USA
- Marcos Garcia-Ojeda, University of California, Merced, USA
- David L. Gard, University of Utah, USA
- Adam Gromley, Lincoln Memorial University, Tennessee, USA
- Elly Holthuizen, Medizinsche Universitätsklinik Utrecht, Niederlande
- Harold Hoops, New York State University, Geneseo, USA
- Bruce Jensen, University of Jamestown, North Dakota, USA
- Andor Kiss, Miami University, Ohio, USA
- Annette Koenders, Edith Cowan University, Australien
- Arthur W. Lambert, Whitehead Institute for Biomedical Research, USA
- Denis Larochelle, Clark University, Massachusetts, USA
- David Leaf, Western Washington University, USA
- Esther Leise, University of North Carolina in Greensboro, USA
- Bernhard Lieb, Universität Mainz, Deutschland
- Julie Lively, Louisiana State University, USA
- Caroline Mackintosh, University of Saint Mary, Kansas, USA

- John Mason, University of Edinburgh, Grossbritannien
- Craig Milgrim, Grossmont College, Kalifornien, USA
- Arkadeep Mitra, City College, Kalkutta, Indien
- Niels Erik Møllegaard, Universität Kopenhagen, Dänemark
- Javier Naval, Universität Saragossa, Spanien
- Marianna Patrauchan, Oklahoma State University, USA
- Amanda Polson-Zeigler, University of South Carolina, USA
- George Risinger, Oklahoma City Community College, USA
- Laura Romberg, Oberlin College, Ohio, USA
- Sandra Schulze, Western Washington University, USA
- Isaac Skromne, University of Richmond, Virginia, USA
- Anna Slusarz, Stephens College, Missouri, USA
- Richard Smith, University of Tennessee, USA
- Alison Snape, King's College London, Grossbritannien
- Shannon Stevenson, University of Minnesota Duluth, USA
- Marla Tipping, Providence College, Rhode Island, USA
- Jim Tokuhisa, Virginia Polytechnic Institute and State University, USA
- Guillaume van Eys, Universität Maastricht, Niederlande

- Barbara Vertel, Rosalind Franklin University of Medicine and Science, Illinois, USA
- Jennifer Waby, University of Bradford, Grossbritannien
- Dianne Watters, Griffith University, Australien
- Allison Wiedemeier, University of Louisiana in Monroe, USA
- Elizabeth Wurdak, St. John's University, Minnesota, USA
- Kwok-Ming Yao, Universität von Hongkong, Hongkong
- Foong May Yeong, Nationaluniversität von Singapur, Singapur

Wir sind auch den Lesern dankbar, die uns auf Fehler aufmerksam gemacht haben, die sie in der vorherigen Ausgabe gefunden haben.

Die Arbeit an diesem Buch war eine Freude, nicht zuletzt dank der vielen Menschen, die zu seiner Entstehung beigetragen haben. Nigel Orme arbeitete erneut eng mit dem Autor Keith Roberts zusammen, um die gesamten Illustrationen mit seiner gewohnten Geschicklichkeit und Sorgfalt zu erstellen. Als respektvolle digitale Hommage an die „Squee-ze-Bottle“-Gemälde des amerikanischen Künstlers Alden Mason (1919–2013) gestaltete er auch die Grafiken für die Titelseiten aller Kapitel. Wie bei früheren Ausgaben hat Emma Jeffcock das gesamte Buch brillant gestaltet und unsere endlosen Korrekturen akribisch eingearbeitet. Unser besonderer Dank gilt Michael Morales, unserem Lektor bei Garland Science, der das gesamte Unternehmen koordinierte. Er beaufsichtigte den Begutachtungsprozess, arbeitete eng mit den Autoren an ihren Kapiteln, betreute uns bei zahlreichen

Schreibklausuren und sorgte dafür, dass wir organisiert und im Zeitplan blieben. Er kümmerte sich auch um das online-Zusatzmaterial, einschliesslich aller Videoclips und Animationen. Unsere Lektorin, Jo Clayton, sorgte dafür, dass der Text stilistisch konsistent und fehlerfrei war. Bei Garland danken wir ausserdem Jasmine Ribeaux, Georgina Lucas und Adam Sendroff.

Wir danken unserer Lektorin Betsy Twitchell, dass sie unser Buch bei W.W. Norton willkommen geheissen und diese Ausgabe zum Druck gebracht hat, sowie Roby Harrington, Drake McFeely, Julia Reidhead und Ann Shin für ihre Unterstützung. Taylere Peterson und Danny Vargo gebührt Dank für ihre Unterstützung beim Wechsel des Buches von Garland zu Norton und bei dessen Produktion. Unser Dank gilt der Medienredakteurin Kate Brayton und dem Spezialisten für inhaltliche Entwicklung Todd Pearson, den Lektorinnen Gina Forsythe und Katie Callahan sowie der Redaktionsassistentin Katie Daloia, deren Mithilfe bei der Erstellung des elektronischen Materials zu einem unübertroffenen Angebot an Ressourcen für Studenten und Dozenten der Zellbiologie geführt hat. Wir sind dankbar für den Enthusiasmus und den unermüdlichen Einsatz der Vertriebsleiterin Stacy Loyal für unser Buch. Megan Schindel, Ted Szczepanski und Stacey Stambaugh gebührt der Dank dafür, dass sie die Abdruckgenehmigungen für diese Ausgabe eingeholt haben. Und Jane Searles fähige Produktionsleitung, Carla Talmadges unglaubliche Liebe zum Detail und ihr gemeinsames Geschick bei der Fehlersuche haben das Buch, das Sie in Ihren Händen halten, Wirklichkeit werden lassen.

Denise Schanck gebührt besonderer Dank für die Kontinuität, die sie während des Verlagswechsels dieser Ausgabe von Garland zu Norton bewiesen hat. Wie immer nahm sie an all unseren Schreibklausuren teil und stellte

ihre grosse Weisheit bei allem unter Beweis, was sie anpackte.

Nicht zuletzt sind wir einmal mehr unseren Kollegen und unseren Familien für ihre beständige Nachsicht und Unterstützung dankbar. Wir danken allen in dieser langen Liste.

Besondere Übersichten

Kapitel 1 Zellen: Die Grundeinheiten des Lebens

[Tafel 1-1 Mikroskopie](#)

[Tafel 1-2 Zellarchitektur](#)

[Meilensteine Allgemeine Mechanismen des Lebens](#)

Kapitel 2 Chemische Bestandteile der Zelle

[Tafel 2-1 Chemische Bindungen und Gruppen](#)

[Tafel 2-2 Die chemischen Eigenschaften von Wasser](#)

[Tafel 2-3 Verschiedene Arten schwacher nichtkovalenter Bindungen](#)

[Tafel 2-4 Ein Überblick über einige Zuckerarten](#)

[Tafel 2-5 Fettsäuren und andere Lipide](#)

[Tafel 2-6 Die 20 Aminosäuren der Proteine](#)

[Tafel 2-7 Ein Überblick über die Nukleotide](#)

[Meilensteine Allgemeine Mechanismen des Lebens](#)

Kapitel 3 Energie, Katalyse und Biosynthese

[Meilensteine Energiereiche Phosphatbindungen treiben Zellprozesse an](#)

[Tafel 3-1 Freie Enthalpie und biologische Reaktionen](#)

Kapitel 4 Proteine - Struktur und Funktion

[Tafel 4-1 Beispiele für einige allgemeine Proteinfunktionen](#)

[Tafel 4-2 Herstellung und Verwendung von Antikörpern](#)

[Tafel 4-3 Zellaufschluss und Beginn der Fraktionierung des Zellextrakts](#)

[Tafel 4-4 Proteinauftrennung durch Chromatographie](#)

[Tafel 4-5 Proteinauftrennung durch Elektrophorese](#)

[Tafel 4-6 Bestimmung der Proteinstruktur](#)

[Meilensteine Bestimmung der Enzymleistung](#)

Kapitel 5 DNA und Chromosomen

[Meilensteine Gene bestehen aus DNA](#)

Kapitel 6 DNA-Replikation und Reparatur

[Meilensteine Die Natur der Replikation](#)

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

[Meilensteine Wie der genetische Code geknackt wurde](#)

Kapitel 8 Kontrolle der Genexpression

[Meilensteine Genregulation - Die Geschichte von *Eve*](#)

Kapitel 9 Wie sich Gene und Genome entwickeln

[Meilensteine Gene zählen](#)

Kapitel 10 Die Analyse der Struktur und Funktion von Genen

[Meilensteine Sequenzierung des menschlichen Genoms](#)

Kapitel 11 Membranstruktur

[Meilensteine Messung des Membranflusses](#)

Kapitel 12 Membrantransport

[Meilensteine Der Tintenfisch verrät die Geheimnisse der Membranerregbarkeit](#)

Kapitel 13 Wie Zellen Energie aus Nahrung gewinnen

[Tafel 13-1 Details der zehn Glykolyse-schritte](#)

[Tafel 13-2 Der vollständige Zitronensäurezyklus](#)

[Meilensteine Die Enträtselung des Zitronensäurezyklus](#)

Kapitel 14 Energiegewinnung in Mitochondrien und Chloroplasten

[Meilensteine Wie die chemiosmotische Kopplung die ATP-Synthese antreibt](#)

[Tafel 14-1 Redoxpotenziale](#)

Kapitel 15 Intrazelluläre Kompartimente und Proteintransport

[Meilensteine Intrazelluläre Verfolgung von Proteinen und Vesikeltransport](#)

Kapitel 16 Zelluläre Signalübertragung

[Meilensteine Entwirren zellulärer Signalübertragungswege](#)

Kapitel 17 Das Cytoskelett

[Meilensteine Jagd auf mikrotubulinassoziierte Motorproteine](#)

Kapitel 18 Der Zellteilungszyklus

[Meilensteine Die Entdeckung der Cycline und der cyclinabhängigen Kinasen \(Cdks\)](#)

[Tafel 18-1 Die wichtigsten Stadien der M-Phase in tierischen Zelle](#)

Kapitel 19 Sexuelle Vermehrung und Genetik

Tafel 19-1 Einige Grundlagen der klassischen Genetik

Meilensteine Verwendung von SNPs, um menschliche Krankheiten in den Griff zu bekommen

Kapitel 20 Zellgemeinschaften: Gewebe, Stammzellen und Krebs

Meilensteine Bedeutung der Gene, die für Krebs entscheidend sind



1

Zellen: Die Grundeinheiten des Lebens

Kapitelinhalt

[1.1 Einheit und Vielfalt von Zellen](#)

[1.2 Zellen unter dem Mikroskop](#)

[1.3 Die Prokaryotenzelle](#)

[1.4 Die Eukaryotenzelle](#)

[1.5 Modellorganismen](#)

Was bedeutet es eigentlich, zu leben? Petunien, Menschen und Algenschlamm sind allesamt lebendig – Steine, Sand und Sommerbrise dagegen nicht. Was aber sind die grundlegenden Eigenschaften, die Lebewesen charakterisieren und von unbelebter Materie unterscheiden?

Die Antwort hängt an einer Grundtatsache, die heute als selbstverständlich betrachtet wird, die jedoch bei ihrer Entdeckung vor mehr als 175 Jahren eine Revolution in der Denkweise darstellte. Alle Lebewesen (oder *Organismen*) bestehen aus **Zellen** – kleinen, membranumhüllten Einheiten, die mit einer konzentrierten wässrigen Lösung

von Chemikalien gefüllt sind und die die außergewöhnliche Fähigkeit besitzen, Kopien von sich selbst anzufertigen, indem sie wachsen und sich teilen. Die einfachsten Lebensformen sind Einzelzellen. Höhere Organismen wie wir selbst sind Zellgemeinschaften, die durch Wachstum und Teilung aus einer einzigen Ursprungszelle hervorgegangen sind. Jedes Tier oder jede Pflanze stellt eine riesige Kolonie aus verschiedenen Zellen dar, die spezielle Funktionen ausüben und durch komplizierte Kommunikationssysteme koordiniert werden.

Zellen sind demnach die Grundeinheiten des Lebens. Wir müssen uns folglich mit *Zellbiologie* beschäftigen - der Beobachtung von Zellen, ihrer Struktur, ihrer Funktion und ihres Verhaltens -, um eine Antwort auf die Frage zu finden, was Leben ist und wie es funktioniert. Mit einem tieferen Verständnis von Zellen können wir beginnen, die großen historischen Fragestellungen über das Leben auf der Erde anzugehen: der rätselhafte Ursprung, die überwältigende, in Milliarden Jahren der Evolution erschaffene Vielfalt und das Vordringen in jede erdenkliche Umgebung auf dem Planeten. Gleichzeitig kann uns die Zellbiologie auch Antworten auf Fragen zu uns selbst liefern: Woher kommen wir? Wie entwickeln wir uns aus einer einzigen befruchteten Eizelle? Wie ähnlich sind wir uns untereinander - obwohl sich jeder von allen anderen Menschen auf der Erde unterscheidet? Warum werden wir krank, warum altern wir und sterben?

In diesem Kapitel stellen wir das Konzept von Zellen vor: Was sie sind, woher sie kommen und wie wir so viel über sie herausgefunden haben. Wir beginnen damit, uns die vielfältigen Gestalten anzusehen, die Zellen annehmen können, und werfen einen kurzen Blick auf die chemische Maschinerie, die alle Zellen gemeinsam haben. Anschließend besprechen wir, wie Zellen unter dem Mikroskop sichtbar gemacht werden und was man erkennt,

wenn man forschend in sie hineinblickt. Zum Schluss werden wir erörtern, wie man die Ähnlichkeiten von Lebewesen verwenden kann, um ein zusammenhängendes Verständnis von allen Lebensformen auf der Erde zu erhalten - vom winzigsten Bakterium bis hin zur mächtigsten Eiche.

1.1 Einheit und Vielfalt von Zellen

Biologen schätzen, dass es auf unserem Planeten bis zu 100 Millionen verschiedene Arten von Lebewesen gibt - Organismen, so verschieden wie ein Delfin und eine Rose oder ein Bakterium und ein Schmetterling. Auch Zellen unterscheiden sich erheblich in ihrer Form und Funktion. Tierzellen unterscheiden sich von Pflanzenzellen, und selbst Zellen innerhalb eines einzelnen vielzelligen Organismus können sich völlig im Aussehen und ihrer Aktivität unterscheiden. Doch wie sie sich auch unterscheiden: Alle Zellen teilen grundlegende chemische Vorgänge und andere allgemeine Eigenschaften.

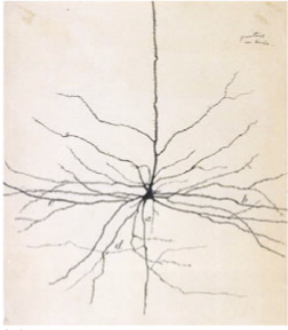
In diesem Abschnitt ziehen wir Bilanz über die Unterschiede und Gemeinsamkeiten von Zellen. Außerdem besprechen wir, wie sich alle heutigen Zellen aus einem gemeinsamen Vorfahren entwickeln konnten.

1.1.1 Zellen variieren enorm in ihrem Aussehen und ihren Funktionen

Wenn wir Zellen untereinander vergleichen wollen, ist die Größe offensichtlich einer der besten Startpunkte. Eine Bakterienzelle - etwa ein *Lactobacillus* in einem Stück Käse - ist nur ein paar **Mikrometer** (μm) lang. Das ist etwa 25-mal kleiner als die Dicke eines menschlichen Haares. Am anderen Ende des Spektrums hat ein Frosch-Ei, das ebenfalls eine einzelne Zelle ist, einen Durchmesser von 1

Millimeter (mm). Würde man sie maßstabsgerecht vergrößern, sodass der *Lactobacillus* so groß wie ein Mensch wäre, hätte das Frosch-Ei eine Höhe von 800 Metern (m).

Genauso stark variieren Zellen in ihrer Form ([Abb. 1-1](#)). So ist beispielsweise eine typische Nervenzelle im Gehirn unwahrscheinlich lang. Sie sendet ihre elektrischen Signale entlang eines dünnen Fortsatzes (ein Axon), das 10 000-mal länger als dick ist, und sie empfängt Signale von anderen Zellen über zahlreiche kürzere Fortsätze, die von ihrem Zellkörper entspringen wie die Zweige eines Baums (siehe [Abb. 1-1A](#)). Andererseits sieht ein Pantoffeltierchen (*Paramecium*), das in einem Teich lebt, wie ein U-Boot aus und ist mit von *Cilien* bedeckt. Diese haarähnlichen Anhängsel bewegen die Zelle durch ihr wellenförmiges, koordiniertes Schlagen voran, wobei sie sich um ihre Längsachse dreht ([Abb. 1-1B](#)). Eine Zelle in der Oberflächenschicht einer Pflanze ist ein gedrungenes, unbewegliches Prisma, umgeben von einer festen Wand aus Cellulose mit einer äußeren Hülle aus wasserundurchlässigem Wachs ([Abb. 1-1C](#)). Im Gegensatz dazu kriecht ein Makrophage im Körper eines Tiers durch die Gewebe, nimmt ständig andere Formen an und verschlingt umherschend Gewebetrümmern, fremde Mikroorganismen und tote oder sterbende Zellen ([Abb. 1-1D](#)). Eine Spaltheife ist stäbchenförmig ([Abb. 1-1E](#)), während eine Backhefe (auch Knospungshefe, engl. *budding yeast*) wunderbar kugelförmig ist (siehe [Abb. 1-14](#)). Es gibt weitere unzählige Beispiele.



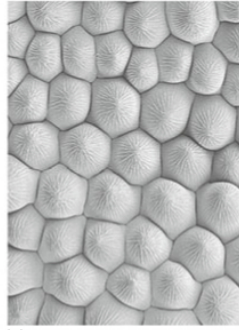
(A)

100 μm



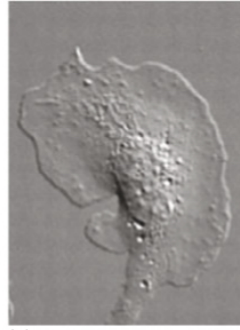
(B)

25 μm



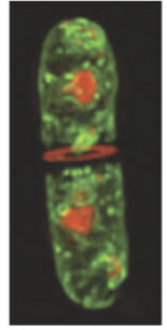
(C)

25 μm



(D)

5 μm



(E)

3 μm

Abb. 1-1 Zellen erscheinen in einer Vielfalt von Formen und Größen. Man beachte die sehr unterschiedlichen Maßstäbe dieser mikroskopischen Aufnahmen. (A) Zeichnung einer einzelnen Nervenzelle aus einem Säugetiergehirn. Diese Zelle hat einen einzigen, unverzweigten Fortsatz (Axon), der nach oben aus der Abbildung ragt und über den die Zelle elektrische Signale an andere Nervenzellen sendet. Sie besitzt außerdem eine riesige Anzahl verzweigter Fortsätze (Dendriten), über die sie Signale von 100 000 anderen Nervenzellen empfängt. (B) *Paramecium* (Pantoffeltierchen). Dieses Protozoon stellt eine große einzelne Zelle dar, die mithilfe schlagender Cilien an ihrer Oberfläche schwimmt. (C) Die Oberfläche eines Blütenblatts des Löwenmäulchens zeigt eine regelmäßige Anordnung von dicht gepackten Zellen. (D) Ein Makrophage breitet sich auf der kontrollierenden Suche nach eindringenden Organismen durch tierisches Gewebe aus. (E) Schnappschuss einer sich teilenden Spaltheife. Das mittlere Septum (mit einem Fluoreszenzfarbstoff *rot* angefärbt) bildet eine Wand zwischen den beiden Kernen (die ebenfalls *rot* angefärbt sind), die auf die beiden Tochterzellen verteilt wurden. Die Zellmembranen sind in diesem Bild mit einem *grünen* Fluoreszenzfarbstoff angefärbt. (A, Herederos de Santiago Ramón y Cajal, 1899; B, freundlicherweise von Anne Aubusson Fleury, Michel Laurent und André Adoutte zur Verfügung gestellt; C, freundlicherweise von Kim Findlay zur Verfügung gestellt; D, aus P.J. Hanley et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107:12145-12150, 2010 mit freundlicher Genehmigung der *National Academy of Sciences* der USA; E, freundlicherweise von Janos Demeter und Shelley Sazer zur Verfügung gestellt.)

Zellen variieren auch sehr stark in ihren chemischen Bedürfnissen. Manche benötigen Sauerstoff, um zu leben – für andere ist er tödlich. Einige brauchen als Rohstoffe nur

wenig mehr als Kohlendioxid (CO₂), Sonnenlicht und Wasser - andere benötigen ein komplexes Gemisch aus Molekülen, die von anderen Zellen hergestellt werden.

Diese Unterschiede in Größe, Form und chemischen Bedürfnissen spiegeln oft Unterschiede in der Zellfunktion wider. Manche sind spezialisierte Fabriken, die bestimmte Substanzen wie Hormone, Stärke, Fett, Latex oder Farbpigmente produzieren. Andere - beispielsweise Muskelzellen - sind Motoren, die Kraftstoff verbrennen, um mechanische Arbeit zu verrichten. Wieder andere sind Stromgeneratoren, wie die abgewandelten Muskelzellen im Zitteraal.

Frage 1-1 „Leben“ lässt sich leicht erkennen, aber nur schwer definieren. Ein Biologielehrbuch definiert Lebewesen:

1. Sie sind im Vergleich zu unbelebten Gegenständen aus der Natur hoch organisiert.
2. Sie zeigen Homöostase und halten ein relativ konstantes inneres Milieu aufrecht.
3. Sie pflanzen sich fort.
4. Sie wachsen und entwickeln sich aus einfachen Anfangsstadien.
5. Sie nehmen Energie und Materie aus der Umgebung auf und wandeln sie um.
6. Sie reagieren auf Reize.
7. Sie zeigen Anpassungen an ihre Umwelt. Prüfen Sie eine Person, einen Staubsauger und eine Kartoffel auf diese Eigenschaften.

Manche Abwandlungen spezialisieren eine Zelle so stark, dass sie aufhört, sich zu vermehren, also keine Nachkommen produziert. Für eine Zellart, die ein Einzeldasein führt, wären solche Spezialisierungen sinnlos. In einem vielzelligen Organismus herrscht jedoch Arbeitsteilung unter den Zellen. Dies ermöglicht es einigen Zellen, sich extrem stark auf bestimmte Aufgaben zu spezialisieren. Allerdings können sie viele ihrer Grundbedürfnisse nicht mehr selbst decken und sind deshalb auf andere Zellen im Organismus angewiesen. Sogar das grundlegendste Bedürfnis von allen, die Weitergabe der genetischen Anweisungen an die nächste Generation, wird an Spezialisten abgetreten – an Eizellen und Spermien.

1.1.2 Die grundlegende Chemie ist bei allen lebenden Zellen ähnlich

Trotz der außergewöhnlichen Vielfalt an Pflanzen und Tieren haben die Menschen schon von jeher erkannt, dass diese Organismen etwas gemeinsam haben – etwas, das sie berechtigt, Lebewesen genannt zu werden. Doch während es relativ leichtfiel, Leben zu erkennen, war es viel schwieriger zu sagen, in welcher Weise sich alle Lebewesen ähneln. Lehrbücher mussten sich damit zufriedengeben, Leben mithilfe abstrakter Begriffe zu definieren, wie Wachstum, Fortpflanzung und der Fähigkeit, sich aktiv als Reaktion auf die Umwelt zu ändern.

Die Entdeckungen von Biochemikern und Molekularbiologen lieferten eine elegante Lösung für diese unangenehme Situation. Auch wenn Zellen aller Lebewesen bei äußerer Betrachtung unendlich verschieden erscheinen, sind sie sich im Inneren grundsätzlich ähnlich. Wir wissen heute, dass sich Zellen in einem erstaunlichen Ausmaß in den Details ihrer Chemie gleichen. Alle Zellen bestehen aus denselben Arten von Molekülen, die an

denselben Typen chemischer Reaktionen teilnehmen (s. Kap. 2). Bei allen Organismen werden die genetischen Informationen (in der Form von *Genen*) in DNA-Molekülen gespeichert. Diese Information ist in demselben chemischen Code geschrieben, aus den gleichen chemischen Bausteinen zusammengesetzt, im Wesentlichen von der gleichen chemischen Maschinerie ausgewertet und auf die gleiche Weise repliziert, wenn sich eine Zelle oder ein Organismus fortpflanzt. In jeder Zelle bestehen die langen **DNA**-Polymerketten aus dem gleichen Satz von vier Monomeren, den *Nukleotiden*, aufgereiht in unterschiedlichen Abfolgen (Sequenzen) wie Buchstaben eines Alphabets. Die Information, die in diesen DNA-Molekülen gespeichert ist, wird in einen verwandten Satz von **RNA** genannten Polymeren umgeschrieben oder *transkribiert*. Obwohl viele dieser RNA-Moleküle ihre eigenen regulatorischen, strukturellen oder chemischen Aktivitäten besitzen, werden die meisten von ihnen in eine andere Art von Polymeren *translatiert*, die man *Proteine* nennt. Dieser Informationsfluss – DNA über RNA zum Protein – ist von so grundlegender Bedeutung für das Leben, dass er als das zentrale Dogma bezeichnet wird ([Abb. 1-2](#)).