

DIE NEUE BREHM-BÜCHEREI

275



# Bau und Funktion tierischer Zellen

7., unveränderte Auflage  
Nachdruck der 6. Auflage von 1973

Dr. Herbert Klug

Mit 102 Abbildungen

Umschlagbild: Oozyt I (Siehe auch Text S. 152)  
(Nach ANDERSON und BEAMS)

7., unveränderte Auflage  
Nachdruck der 6. Auflage von 1973

Alle Rechte vorbehalten, insbesondere die der  
fotomechanischen Vervielfältigung oder Übernahme  
in elektronische Medien, auch auszugsweise.

© 2011 Westarp Wissenschaften-  
Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben  
<http://www.westarp.de>

Gesamtherstellung: Westarp, Hohenwarsleben

## Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung . . . . .	5
2. Geschichte und Methoden der Zellforschung . . . . .	6
3. Allgemeiner Bau und Funktionen der Zelle . . . . .	14
3.1. Der Zellaufbau . . . . .	14
3.1.1. Die Zellorganellen . . . . .	14
3.1.2. Die chemischen Bestandteile des Protoplasmas . . . . .	15
3.2. Der Zellverband . . . . .	26
3.3. Größe und Form der Zellen . . . . .	29
3.4. Submikroskopischer Bau und Funktion der Zellstrukturen . . . . .	31
3.4.1. Die Zellmembran (Plasmalemma) . . . . .	31
3.4.2. Bau und Funktion des Zellkernes (Nukleus) . . . . .	36
3.4.2.1. Allgemeines . . . . .	36
3.4.2.2. Das Geschlechtschromatin . . . . .	40
3.4.2.3. Der Feinbau des „Ruhekernes“ (Interphasekern) . . . . .	42
Kernmembran und Kernplasma . . . . .	42
Der Nukleolus . . . . .	47
3.4.2.4. Der chemische Aufbau der Kernstrukturen . . . . .	50
Allgemeines . . . . .	50
Struktur und Bildung der DNS . . . . .	54
Die Ribonukleinsäuren . . . . .	59
Nukleoproteide . . . . .	60
3.4.2.5. Allgemeine Kern-Zytoplasmabeziehungen . . . . .	62
3.4.2.6. Molekularbiologie der Vererbung . . . . .	63
Allgemeines . . . . .	63
Der genetische Kode . . . . .	66
3.4.3. Die Mitochondrien . . . . .	68
3.4.3.1. Darstellung und Morphologie . . . . .	68
3.4.3.2. Feinbau und Entwicklung . . . . .	71
3.4.3.3. Chemie und Funktion . . . . .	76
3.4.4. Das Zentralkörperchen . . . . .	81
3.4.5. Der Golgi-Apparat . . . . .	84
3.4.6. Das endoplasmatische Retikulum und das Ergastoplasma . . . . .	87
3.4.6.1. Membranstrukturen . . . . .	87
3.4.6.2. Die Ribosomen . . . . .	91
3.4.7. Die Mikrotubuli . . . . .	94
3.4.8. Lysosomen und Peroxysomen . . . . .	96
3.4.9. Vakuolen . . . . .	100
3.4.10. Das Grundplasma . . . . .	100
3.4.11. Paraplasmastrukturen . . . . .	101
3.5. Allgemeine Zellfunktionen . . . . .	103
3.5.1. Allgemeines . . . . .	103
3.5.2. Enzyme (Fermente) . . . . .	103
3.5.3. Der Energiestoffwechsel . . . . .	105

3.5.3.1. Allgemeines	105
3.5.3.2. Die Energiegewinnung	106
Die Glykolyse	107
Der Zitronensäurezyklus	112
Die Atmungskette	118
3.5.3.3. Die Regulierung des Energiestoffwechsels	121
3.5.4. Der Stoffaustausch	122
3.5.4.1. Passiver und aktiver Stofftransport	122
3.5.4.2. Pinozytose und Phagozytose	127
3.5.5. Die Zellvermehrung und das Zellwachstum	130
3.5.5.1. Die Mitose	130
Morphologie und Mechanismus	130
Bau und Funktion der Chromosomen	134
Die Faktoren der Zellteilung	145
3.5.5.2. Mitosestörungen und Polyploidie	147
3.5.5.3. Zytostatika und Antimetabolite	148
3.5.5.4. Die Amitose	149
3.5.5.5. Das Wachstum der Zelle	150
4. Die Zelldifferenzierung	151
4.1. Bau der Eizellen	151
4.2. Der allgemeine Entwicklungsablauf	154
4.3. Die Bildung der Keimzellen	160
4.3.1. Allgemeines	160
4.3.2. Die Meiosis	164
5. Spezielle Zellfunktionen	168
5.1. Epithelzellen	168
5.2. Drüsenzellen	173
5.3. Endothelzellen	174
5.4. Die Zellen der Stützgewebe	177
5.5. Die Blutzellen	179
5.6. Die Plasmazelle	184
5.7. Die Mastzelle	187
5.8. Die männlichen Geschlechtszellen	189
5.8.1. Formen und Bau	189
5.8.2. Die Befruchtung	193
5.8.3. Die genotypische Geschlechtsbestimmung	194
5.9. Die Muskelzellen	197
5.9.1. Der Bau der Muskelzellen	197
5.9.2. Die Elementarvorgänge bei der Muskelkontraktion	205
5.10. Die Nervenzellen	209
5.10.1. Entwicklung und Bau	209
5.10.2. Funktion der Nervenzellen	217
5.10.3. Die Neurosekretion	220
5.11. Sinneszellen	223
5.11.1. Allgemeines	223
5.11.2. Die Lichtsinneszellen	226
6. Die Eiweißbiosynthese	230
7. Zellalterung und Zelltod	234
8. Biokybernetik	235
9. Literaturverzeichnis	238
10. Sachwortverzeichnis	241

## 1. EINLEITUNG

Die großartig geschaffene Technik, die der Mensch im 20. Jahrhundert sich zu Nutzen macht, bedeutet immer noch wenig dem gegenüber, was die Natur in wunderbarer Weise und Vollkommenheit geschaffen hat: das Leben. Noch können wir es nicht definieren, doch offenbart es sich uns in Form von organisierter Materie, deren Bausteine unter Energieaufwand in einer gesetzmäßigen Ordnung gehalten werden. Die sich daraus ergebende notwendige Energiegewinnung ist eine der Grundeigenschaften des Lebens: der **Energiestoffwechsel**. Gleichzeitig wird ein Teil der gewonnenen Energie zum Aufbau neuer organischer Substanz verwendet. Darin äußert sich eine weitere Eigenschaft des Lebens: **Wachstum und Vermehrung**. Diesen genannten Eigenschaften liegt eine Anzahl gesetzmäßiger biochemischer Reaktionsabläufe zugrunde, die sich nur unter ganz bestimmten physikalischen Bedingungen vollziehen. Zu diesen Bedingungen gehört eine Reihe von **Umweltfaktoren**, deren Summe die **Lebensbedingungen** bildet. Auf Grund der kosmischen Verhältnisse sind diese unterschiedlich. Alle Organismen haben aber das Vermögen, sich im einzelnen den für ihren Lebensablauf günstigen (optimalsten) Bedingungen anzupassen. Die Grundlagen eines solchen Vermögens beruhen auf der Fähigkeit des Organischen, auf Veränderungen der Umweltbedingungen mit bestimmten chemisch-physikalischen Reaktionen zu antworten. Dies ist schließlich eine dritte wesentliche Eigenschaft des Lebens: die **Reizbarkeit**. Mit ihr in enger funktioneller Beziehung steht auch die Fähigkeit zu einer **aktiven Bewegung**, die als weiteres Kennzeichen des Lebens angesehen werden kann. Alle Merkmale sind an bestimmte Strukturgefüge gebunden, die insgesamt die **Individualität** darstellen.

Alle genannten Eigenschaften sind das Ergebnis biochemischer Reaktionen, denen chemische Verbindungen zugrunde liegen. Diese dienen zu einem Teil dem Aufbau **biologischer Strukturen** und zum anderen der Erhaltung dieser Strukturen. Diese wirken nicht unabhängig voneinander, sondern nur miteinander und bilden eine funktionelle Einheit. Die einfachste Organisationsstufe des Lebens, die gewissermaßen einen Elementarorganismus darstellt und alle notwendigen Strukturelemente enthält, ist die **Zelle**<sup>1</sup>. Somit weist dieses Gebilde auch alle Eigenschaften des Lebens auf; sie können an ihr untersucht werden. Daß dies so ist, beweist uns deutlich die Tatsache, daß es eine große Anzahl verschiedener Lebewesen gibt, deren **Organismus** aus einer einzigen Zelle besteht. Es sind dies die **Einzeller** oder **Proto-**

<sup>1</sup> von cella (lat.) = **Kammer**

zoen<sup>1</sup>. Ihnen gegenüber steht das große Heer der Vielzeller oder Metazoen<sup>2</sup>. Sie heißen auch noch Gewebetiere, weil sich bei ihnen die einzelnen Zellen zu einem Zellverband zusammengeschlossen haben. Da nun hier nicht alle Zellen sämtliche Funktionen ausüben (Prinzip der Arbeitsteilung), kommt es zur Ausbildung verschiedener Zellen und somit zum Aufbau besonderer Gewebe. Somit haben diese Zellen neben allgemeinen Zellfunktionen (z. B. Energiestoffwechsel) auch noch spezielle Aufgaben zu verrichten. Solche speziellen Funktionen sind aber an bestimmte Zellstrukturen gebunden. Demzufolge haben alle Zellen außer den Strukturen für die allgemeinen Funktionen auch noch besondere Zellelemente für die Ausübung spezieller Funktionen. Ihre Entwicklung bezeichnet man als Zelldifferenzierung.

Nun hat die Entwicklung der Elektronenmikroskopie gezeigt, daß die Lichtmikroskopie uns nur ein recht grobes Bild von den Zellstrukturen gibt. In Wirklichkeit sind diese viel komplizierter gebaut. Man bezeichnet daher alles, was man lichtmikroskopisch nicht mehr sehen kann, als submikroskopische Strukturen oder als Ultrastruktur. Ihre Darstellung bildet einen wesentlichen Teil dieser Ausführungen.

## 2. GESCHICHTE UND METHODEN DER ZELLFORSCHUNG

Schon seit Jahrtausenden versucht die Menschheit, das Rätsel des Lebens zu lösen. In allen Epochen der Vergangenheit haben sich zahlreiche Gelehrte darum bemüht. Wenn auch anfangs das magisch-mythische Denken vor allem in der praktischen Heilkunst vorherrschte, so war man doch stets um eine Erklärung der Lebensvorgänge und den Körperbau der Organismen bemüht. Man kann zwei Fähigkeiten des Menschen hervorheben, die ihn von der magisch-mythischen Naturbetrachtung zur wissenschaftlichen Erforschung der Natur geführt haben: die genaue Beobachtungsgabe von Naturvorgängen und das folgerichtige Denken. So wurde schon vor der Zeitrechnung ein beachtliches Wissen über den Bau der Pflanzen, der Tiere und des Menschen gelehrt, vor allem von Alkmaion, Hippokrates, Aristoteles und Theophrast. Durch Galen und seine Zeitgenossen wurde die Menschenkunde im 3. Jahrhundert n. d. Ztr. beachtlich (in erster Linie durch Sektionen) bereichert. Im Mittelalter wurde allerdings weder die biologische noch die medizinische Wissenschaft wesentlich erweitert. Beide verharren auf überliefertem Wissen und Tradition, wobei Aristoteles für das biologische und Galen für das medizinische Wissen als Autorität galten.

<sup>1</sup> von prōtos (gr.) = das erste, zōon (gr.) = Tier

<sup>2</sup> von metá (gr.) = nach, danach



### 3. ALLGEMEINER BAU UND FUNKTIONEN DER ZELLE

#### 3.1. Der Zellaufbau

##### 3.1.1. Die Zellorganellen

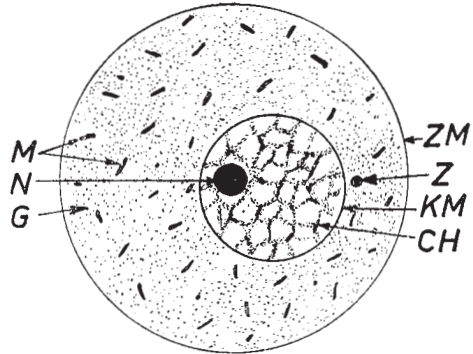
Die tierische Zelle unterscheidet sich von der pflanzlichen Zelle in erster Linie durch das Fehlen einer festen Zellwand. Diese besteht bei Pflanzen aus Zellulose und verleiht ihr eine bestimmte Festigkeit. Die Pflanzenzellwand ist gegenüber dem Verwesungsprozeß sehr widerstandsfähig und kann unter gewissen Bedingungen noch lange nach dem Zelltod in ihrer Form und Struktur erhalten bleiben. Diesen Tatsachen ist es auch zu verdanken, daß die Pflanzenzelle früher als die tierische Zelle entdeckt worden ist. Dagegen werden die Zellen der Tiere nur von einer dünnen Zellmembran begrenzt, die allerdings nur auf dem elektronenmikroskopischen Bild eindeutig zu erkennen ist und deren Existenz bis dahin abgelehnt wurde (S. 31).

Durch den Prozeß der Arbeitsteilung bei Vielzellern, der mit einer Differenzierung der Zellen verbunden ist, kommt es bei diesen Organismen zur Ausbildung einer großen Anzahl von Zelltypen, die sich in ihrer Form wesentlich voneinander unterscheiden. Sie haben im Rahmen ihres Zellverbandes (Gewebes) spezielle Aufgaben zu erfüllen. Trotz der z. T. recht unterschiedlichen biologischen Funktion der einzelnen Zelltypen und ihrer abweichenden Form haben alle die meisten Strukturen gemeinsam. Da die Zelle die kleinste Lebenseinheit ist, sollen diese konstanten Strukturen entsprechend den Organen eines Organismus als Organelle (auch Organoide) bezeichnet werden. So besteht zunächst jede Zelle aus dem Zelleib und dem Zellkern (Nukleus). Am Zelleib kann man die Zellmembran, die Mitochondrien<sup>1</sup>, das Zentralkörperchen und das Grundplasma unterscheiden. Bei vielen Zellen läßt sich zudem als weiteres Organell der Golgi-Apparat nachweisen. Alle diese Zellbestandteile, die den Zellkern umgeben, bezeichnet man in ihrer Gesamtheit als Zytoplasma. Der Kern besteht aus der Kernmembran, einem oder mehreren Kernkörperchen (Nucleoli) und dem im Kernsaft liegenden Chromatin<sup>2</sup>. Alle in einer Zelle aktiv tätigen Strukturen bilden das Protoplasma. Abb. 1 zeigt schematisch die Form und ungefähre Größe dieser Organelle, wie man sie ganz allgemein — mit Ausnahme der Zellmembran — in fixierten und gefärbten Präparaten lichtmikroskopisch beobachten kann. Ihr Bau bis zur sublichtmikroskopischen Ultrastruktur wird weiter unten ausführlich dargestellt.

<sup>1</sup> mítos (gr.) = Faden; chón-dros (gr.) = Körnchen

<sup>2</sup> chrómá (gr.) = Farbe

Abb. 1. Lichtmikroskopisches Schema einer tierischen Zelle.  
 Ch Chromatin, G Grundplasma, KM Kernmembran, M Mitochondrien, N Kernkörperchen, Z Zentralkörperchen, ZM Zellmembran



Außer diesen funktionell aktiven Zellstrukturen können in differenzierten Zellen noch Substanzen in flüssiger (Vakuolen) oder fester Form (Granula) auftreten, die entweder von der Zelle selbst gebildet und gespeichert (z. B. Granula der Leukozyten, Glykogen, Fett) oder aufgenommen (phagozytiert) werden (S. 127). Derartige Stoffe werden insgesamt als *Paraplasma* bezeichnet. Unter *Metaplasma* werden dagegen alle Gebilde zusammengefaßt, die als spezifische Funktionsstrukturen im Zytoplasma gebildet werden (z. B. die Myofibrillen, S. 201).

Bevor Bau und Funktion der einzelnen Zellstrukturen näher dargestellt werden, sollen hier noch einige Bemerkungen über die physikalische Beschaffenheit des Protoplasmas und seine wesentlichen chemischen Bestandteile angeführt werden.

### 3.1.2. Die chemischen Bestandteile des Protoplasmas

Das Protoplasma stellt eine gallertartige Masse dar, deren *Viskosität* von verschiedenen Faktoren abhängt, wie z. B. vom Säuregrad (pH-Wert) und der Salzkonzentration (Molarität). Durch Veränderung dieser Faktoren kann das ganze Protoplasma oder Teile desselben von einer mehr flüssigen Phase (Sol-Zustand) in eine mehr festere Form (Gel-Zustand) reversibel überführt werden (Sol-Gel-Transformation). Derartige Phänomene kann man z. B. ständig bei Amöben zwischen der festeren Ektoplasmaschicht, dem *Plasmagel*, und dem mehr flüssigeren Endoplasma, dem *Plasmamol*, beobachten (Abb. 2). Die Oberfläche des Ektoplasmas ist durch ein festeres „Häutchen“ begrenzt, das *Plasmalemma*. Im Endoplasma befinden sich Einschlüsse, wie z. B. die Nahrungsvakuolen und kontraktile Vakuolen. Dagegen kann man am Ektoplasma bereits einfache Kontraktionen beobachten, wodurch das Plasmamol in eine bestimmte Richtung getrieben wird und

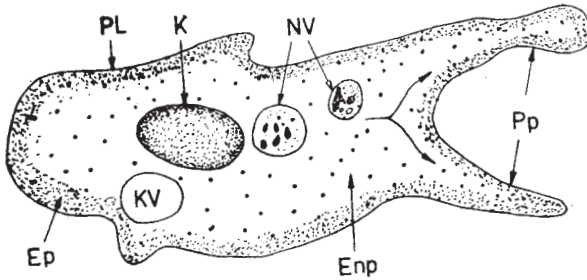


Abb. 2. Schematische Darstellung einer nackten Amöbe. Enp Endoplasma, Ep Ektoplasma, K Kern, KV kontraktile Vakuole, NV Nahrungsvakuole, PL Plasmalemma, Pp Pseudopodien.

damit der Amöbe eine „Bewegung“ ermöglicht. Hierbei kommt es zur Bildung von Pseudopodien, die in Form von Lobopodien (lappenförmig) oder Filopodien (fadenförmig) erscheinen. Als weitere Differenzierung kann ein Achsenstab aus längsgerichteten Molekülen als „Stützorganell“ in solchen Pseudopodien hinzukommen, wie dies z. B. bei den Axopodien der Heliozoen der Fall ist. Durch unphysiologische Veränderungen der genannten Faktoren kann das Protoplasma leicht in eine irreversible, festere Form überführt werden (z. B. Fixierung durch Säuren), was man als *Denaturierung* bezeichnet.

Durch elektronenmikroskopische Untersuchungen wissen wir heute, daß die Zellorganelle nicht in einem amorphen Grundplasma liegen, sondern daß dieses fibrilläre Strukturen enthält. Somit stellt das Protoplasma auch im sublichtmikroskopischen Bereich ein „geordnetes“ Strukturgefüge dar, das in verschiedene Funktionsbereiche (Kompartimente) unterteilt ist. Ein solcher Ordnungszustand kann freilich nur unter ständiger Energiezufuhr aufrechterhalten werden, da jedes System eine Entropiezunahme<sup>1</sup> und damit einen ungeordneten Zustand anstrebt.

Die verschiedenen Strukturkomponenten des Protoplasmas sind die eigentlichen Träger aller Lebensvorgänge. Somit können wir einen Schritt weiter gehen und nach der chemischen Beschaffenheit des Protoplasmas fragen. Eine genauere Analyse zeigt, daß der größte Teil dieser Masse aus Wasser (70—90%) besteht. In ihm sind einige anorganische Salze (NaCl, KCl, MgCl<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub>, NaHCO<sub>3</sub>, NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>) gelöst, die seine Molarität bewirken (Leberzellen sind z. B. etwa 0,34 molar). Dabei ist

<sup>1</sup> Unter Entropie versteht man ein Maß für den molekularen Ordnungszustand der Materie, wobei Übergang in einen ungeordneten Zustand eine Zunahme und Übergang in einen geordneten Zustand eine Abnahme der Entropie bedeuten.

bemerkenswert, daß die einzelnen Ionen sehr unterschiedlich verteilt sind. So sind z. B. die Zellen reich an  $K^+$ , aber arm an  $Na^+$  und  $Cl^-$ , während außerhalb der Zellen (extrazellulär) umgekehrte Verhältnisse herrschen (S. 125). Ein Teil Wasser ist an Strukturen gebunden (Hydrationswasser) und steht nicht als Transportmittel zur Verfügung (S. 39).

Die Hauptmasse der organischen Verbindungen bilden die Eiweiße. Weitere Substanzen sind: Fette, Lipide, Kohlenhydrate, Mucopolysaccharide und Nukleinsäuren. Hinsichtlich Masse und Bedeutung nehmen die Eiweiße zweifellos im „Leben“ der Zelle eine vorrangige Stellung ein, wenngleich die Nukleinsäuren eine gewisse Schlüsselfunktion einnehmen. Während diese an anderer Stelle erörtert werden (S. 52), wollen wir hier die übrigen Substanzen etwas näher betrachten.

Die molekularen Bausteine der Eiweiße sind die Aminosäuren. Dies sind Fettsäuren, die noch eine (vereinzelt zwei) Aminogruppe( $-NH_2$ ) enthalten; sie befindet sich gewöhnlich in  $\alpha$ -(Alpha-)Stellung (1. C-Atom nach der Karboxylgruppe). Die einfachste Aminosäure ist Glykokoll (Glycin), das chemisch eine  $\alpha$ -Aminoessigsäure ist:  $H_2N-CH_2COOH$ .

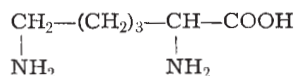
Eine  $CH_2$ -Gruppe mehr weist Alanin auf, das somit eine  $\alpha$ -Aminopropionsäure ist (Formel I)<sup>1</sup>. Einzelne Aminosäuren haben noch eine weitere funktionelle Gruppe, wie z. B. das Zystein, das in  $\beta$ -Stellung (am 2. C-Atom) eine Thiogruppe ( $-SH$ ) trägt und somit eine  $\alpha$ -Amino- $\beta$ -thiopropionsäure ist (II). Es gibt aber auch Aminosäuren mit zwei Karboxylgruppen (Monoaminodikarbonsäuren), wie z. B. Glutaminsäure, die eine  $\alpha$ -Aminoglutarsäure ist (III). Umgekehrt haben einzelne zwei  $NH_2$ -Gruppen, wie z. B. Lysin, das eine  $\alpha$ -,  $\epsilon$ -Diaminokapronsäure ist (IV):



I Alanin

II Zystein

III Glutaminsäure



IV Lysin

Die Monoaminodikarbonsäuren neigen zum sauren, die Diaminomonokarbonsäuren zum basischen pH-Bereich. Einzelne Aminosäuren

<sup>1</sup> Außerdem gibt es noch ein  $\beta$ -Alanin ( $H_2N-CH_2-CH_2-COOH$ ), die einzige in der Natur vorkommende  $\beta$ -Aminosäure; sie ist ein wesentlicher Baustein der Pantothersäure (S. 113).

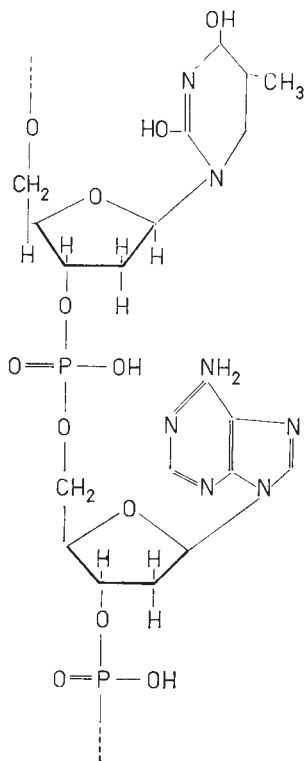


Abb. 22. Teil (2 Nucleotide) eines DNS-Moleküls.

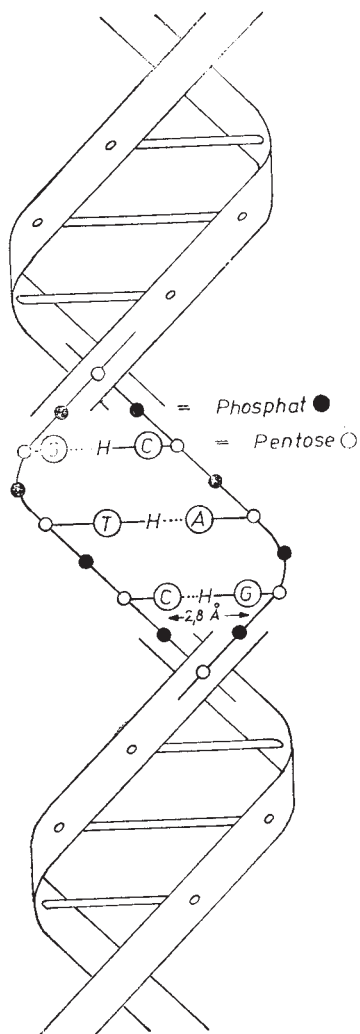


Abb. 23. Schema der DNS-Doppelspirale. Die Basenpaare sind durch Wasserstoffbrücken verbunden. (Original)

Über die Aufeinanderfolge (Sequenz) der einzelnen Basen innerhalb der DNS-Moleküle weiß man kaum etwas. Dagegen haben genaue Analysen gezeigt, daß bei der DNS sowohl das Verhältnis von Adenin zu Thymin als auch von Guanin zu Cytosin jeweils 1 : 1 ist. Allerdings ist das Verhältnis dieser beiden Basenpaare ihrerseits zueinander nicht 1 : 1, sondern bei tierischen Zellen sind meist etwas mehr Adenin und Thymin zugegen.



leuchtend rot gefärbte Granula. Dieser Effekt ist auf die Anwesenheit bestimmter Fermente (Dehydrogenasen) in den Mitochondrien zurückzuführen, welche die farblose Lösung durch Oxydation (hier Dehydrierung, S. 105) in einen roten Farbstoff (Triphenylformazon) überführen.

Die Lage der einzelnen Mitochondrien innerhalb der Zelle ist zum Teil recht unterschiedlich. So sind sie in manchen Zellen im gesamten Zytoplasma nahezu gleichmäßig verteilt, während sie z. B. in den zylinderförmigen Nierentubuluszellen hauptsächlich im basalen Bereich liegen (Abb. 15). Die Lagerung der Mitochondrien an bestimmten Stellen der Zellen hat offenbar eine funktionelle Bedeutung, denn wir wissen heute, daß diese Zellorganelle die Energietransformatoren der Zelle sind (S. 79). Sie werden deshalb überwiegend dort lokalisiert sein, wo sich die meisten energieverbrauchenden Prozesse abspielen.

Für die topographische Orientierung der einzelnen Mitochondrien sind zweifellos ihre aktive Bewegung und eine passive Fortbewegung durch Zytoplasmaströmungen bedeutsam, wie man es z. B. im Phasenkontrastmikroskop beobachten kann. Bei Anwendung verschiedener Pharmaka (Nikotinsäure, Arsenik, Trypaflavin) verkürzen sie sich und wandern in Kernnähe.

Die Anzahl der Mitochondrien ist bei den verschiedenen Zelltypen recht unterschiedlich und zweifellos durch die Stoffwechselintensität der Zelle bedingt. Dementsprechend sind sie z. B. in den Leberparenchymzellen, den Tubuluszellen der Niere und den sekretorisch tätigen Drüsenzellen sehr zahlreich, während sie z. B. in den Lymphozyten (Abb. 16) und den Granulozyten weniger zahlreich sind. In der Leberparenchymzelle befinden sich etwa 2500 Mitochondrien. Spärlich sind

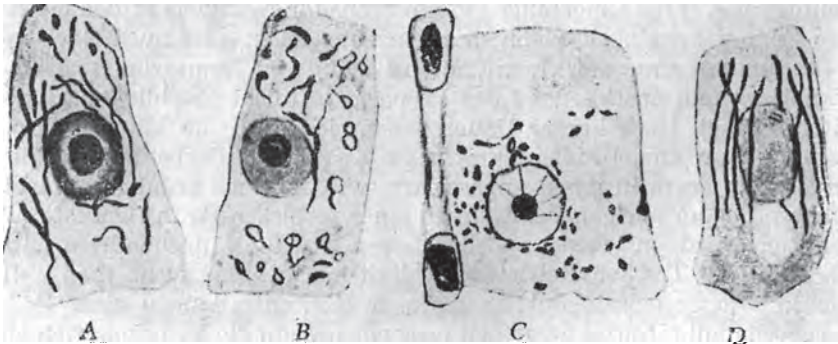


Abb. 29. Periodische Veränderungen der Mitochondrien einer Fischeleberzelle (halbschematisch). A zur Zeit der Nahrungsaufnahme; B 9 Stunden später; C 24 Stunden und D 48 Stunden nach der Fütterung. (Nach de Robertis, aus Brachet u. Mirsky)

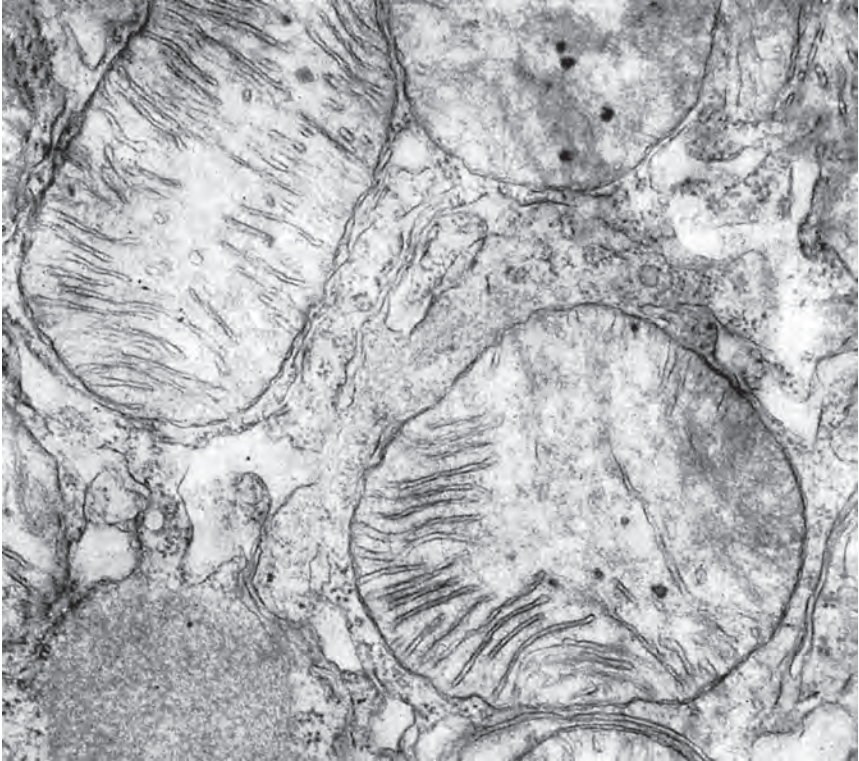


Abb. 30. Mitochondrien einer Leberparenchymzelle. Vergr.: 75 000 : 1.  
(Aufnahme: H. David, Berlin).

bran beträgt etwa 150 bis 160 Å, während die Innenmembranen etwa 180 bis 190 Å dick sind. Die beiden dunklen Lamellen dieser Membranen sind etwa 45 bis 50 Å dick, während die Mittelschicht 60 bis 90 Å mißt. Die Membranstrukturen liegen in einer elektronenoptisch strukturlosen

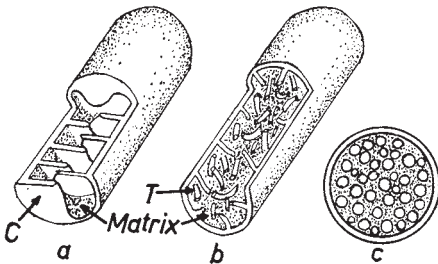


Abb. 31. Schematische Darstellung der wesentlichsten Mitochondrienformen. a Cristae-Typ, b Tubuli-Typ, c Honigwaben-Typ. (a und b nach Wohlfahrt-Bottermann, abgeänd.).

einem Bläschen erweitert und dann gewöhnlich bis an die Zellmembran heranreicht (Abb. 37b). Das Bläschen drückt die Zellmembran zapfenartig nach außen, wobei sich eine ringförmige Eindellung um den „Zilienzapfen“ bildet (Abb. 37c). Danach entwickelt sich der Zapfen zu einer (je nach Zellart) unterschiedlich langen Zilie oder Geißel, die außen von einer Membran begrenzt und innen von einem Schaft gestützt wird. Dieser besteht analog des Zentriols aus 9 ringförmig angeordneten Doppelröhrchen, die ein zentrales Doppelröhrchen umgeben (Abb. 37c). Die Röhrchenfilamenten bestehen aus Proteinen, die außer der Stützfunktion auch noch für die Bewegung der Zilien oder Geißeln bedeutsam sind.

Eine noch spezialisiertere Funktion haben die Basalkörper der Sehzellen von Wirbeltieren. Beide Zentriolen liegen am distalen Ende des Innengliedes (S. 228), wo eins als Basalkörper eine Zilie bildet, die hier das Verbindungsstück zwischen Innen- und Außenglied der Sehzellen darstellt (Abb. 35).

### 3.4.5. Der Golgi-Apparat

Mit der Einführung der Elektronenmikroskopie in die Zellforschung konnte der Feinbau weiterer Zellstrukturen ermittelt werden, deren Existenz bis dahin recht umstritten war. So wurde von dem Neurohistologen Golgi im Jahre 1898 in den Purkinjeschen Ganglienzellen einer Eule (*Strix flammea*) nach bestimmter Vorbehandlung eine Zellstruktur beschrieben, die später zu Ehren seines Entdeckers den Namen Golgi-Apparat erhielt. Er läßt sich nach Behandlung mit solchen Metallverbindungen darstellen, die leicht zum elementaren Metall reduziert werden können, wie Osmiumtetroxidlösung ( $\text{OsO}_4$ ) und Silbernitratlösung ( $\text{AgNO}_3$ ).

Nach Verwendung derartiger Substanzen zeigt sich dieses Zellgebilde als ein Komplex netzartiger Strukturen, gewöhnlich in unmittelbarer Nähe des Zellkernes (Abb. 38). Golgi bezeichnete diesen Komplex, den er auch in anderen Ganglienzellarten fand, als „apparato reticolare interno“, was soviel wie netzartiger Binnenapparat bedeutet. Im Laufe der Zeit sind zahlreiche Bezeichnungen für diese und ähnliche Strukturen in den verschiedenen Zellen angeführt worden, wie Golgi-Substanz, osmiophile Körper u. a. Obwohl der Golgi-Apparat in zahlreichen Zellen in seiner typischen netzartigen Anordnung durch Imprägnierung, d. h. durch Ablagerung und Anreicherung von Metallen dargestellt werden kann, wurde indessen seine Existenz in der lebenden und unpräparierten Zelle immer wieder bezweifelt. In der lebenden Zelle konnte dieser Netzapparat bisher auch nicht beobachtet werden, wengleich auch gewisse Vitalfarbstoffe in dem Bereich der Golgizone angereichert werden.



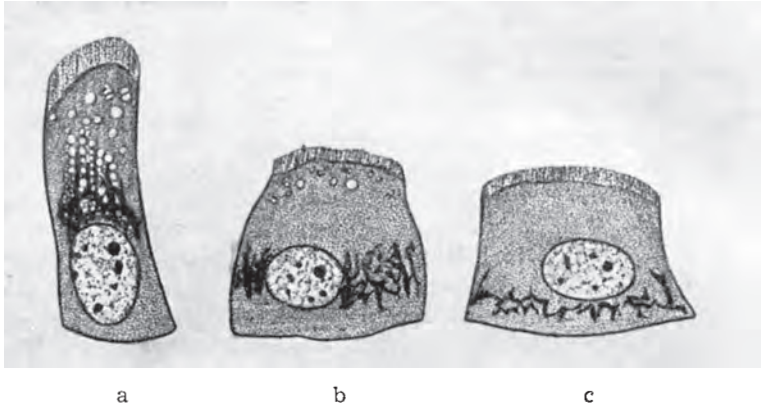


Abb. 38. Golgi-Apparat in den Nierenzellen (Hauptstückzellen) eines Molches. Seine Lage variiert je nach der Funktion der Zellen. (Nach Ries-Gersch)

In zahlreichen elektronenmikroskopischen Untersuchungen an verschiedenen Zellarten konnte aber in letzter Zeit einwandfrei festgestellt werden, daß die nach entsprechenden Fixier- und Imprägnierungsmethoden erhaltenen netzartigen Strukturen in der Tat nichts weiter als Kunstprodukte (Artefakte) sind, die in dieser Form in der lebenden Zelle nicht existieren. Somit stellen sie nichts anderes als eine Anhäufung von Metallniederschlägen infolge von Reduktionsvorgängen dar und demonstrieren gewissermaßen nur die reduktiven Eigenschaften dieses Zellbereiches. Dessen ungeachtet sind im elektronenmikroskopischen Bild vieler Zellen Strukturen zu finden, die mehr oder weniger regelmäßig in unmittelbarer Nähe des Kernes liegen und gegenüber Osmiumsäure reduzierende Eigenschaften aufweisen. Es besteht heute kein Zweifel mehr darüber, daß diese Strukturen den vermeintlichen Golgi-Apparat darstellen, der sich auf Grund der chemischen Eigenschaften seiner Substanzen lichtmikroskopisch bei Anwendung bestimmter Fixier- und Färbetechniken in Form netzartiger Gebilde äußert.

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen dieses Organells haben nun gezeigt, daß es eine komplexe Struktur darstellt und gewöhnlich aus einer Membran- und Bläschenkomponente (Golgi-Vakuolen) besteht (Abb. 39). Die Membranstrukturen werden auch hier wie bei den Mitochondrien von zwei osmiophilen Lamellen gebildet, die eine osmiophobe Schicht (Raum) einschließen, so daß auch hier gewissermaßen Doppelmembranstrukturen mit einer Dicke von 150 bis 200 Å vorliegen. Von diesen Doppelmembranen sind gewöhnlich 3 bis 8 blattfederartig zueinander geordnet, so daß der ganze Membrankomplex eine Länge von 0,4 bis 1  $\mu$  und einen Durchmesser von 0,15 bis 0,3  $\mu$

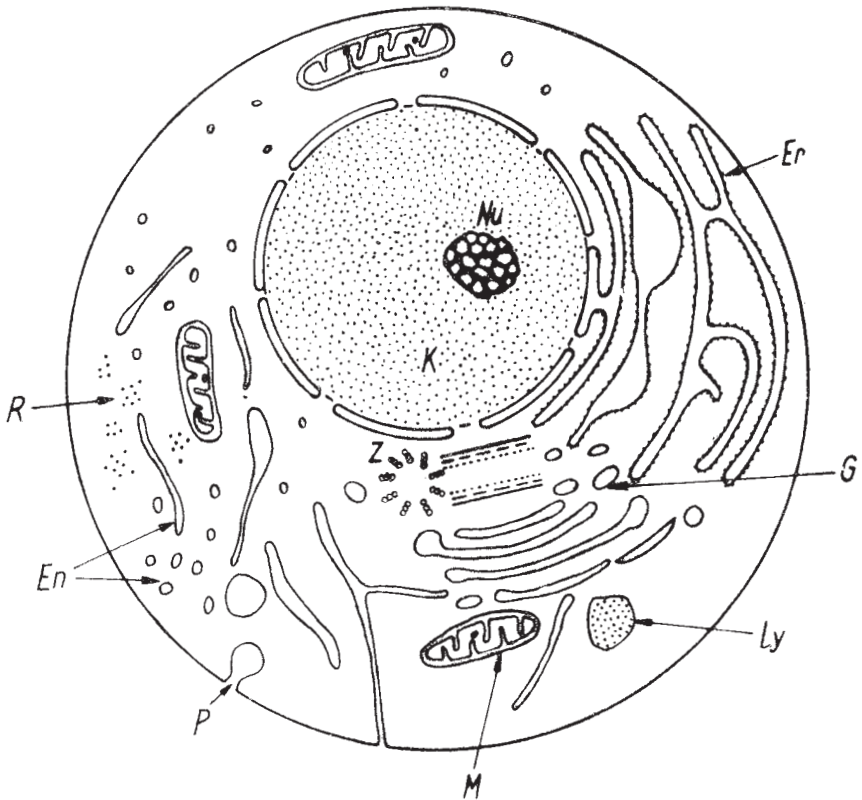


Abb. 48. Schematische Darstellung der Ultrastruktur. G Golgikomplex; En endopl. Retikulum; Er Ergastoplasma; K Kern; Ly Lysosomen; M Mitochondrien; Nu Nukleolus; P Pinozytosebläschen; R Ribosomen; Z Zentriol (Original)

delt es sich um ovale Gebilde, die einen Durchmesser von etwa  $0,5 \mu$  haben und möglicherweise für Leberzellen spezifisch sind (Abb. 47).

In der sonst strukturlosen Matrix sind kristalline Strukturen angedeutet. Elektronenmikroskopische und biochemische Untersuchungen machen es wahrscheinlich, daß diese Strukturen Enzyme enthalten, und zwar Urikase und Katalase. Daher werden sie neuerdings als Peroxysome bezeichnet. Es zeigt sich nämlich, daß Leberzellen von Organismen, die Urikase enthalten, auch typische Peroxysomen haben. Dies sind demnach alle Tiere, die Allantoin als Purinstoffwechselprodukt ausscheiden, während alle anderen, die keine Urikase haben (Reptilien, Vögel, Affen, Mensch), Harnsäure ausscheiden.

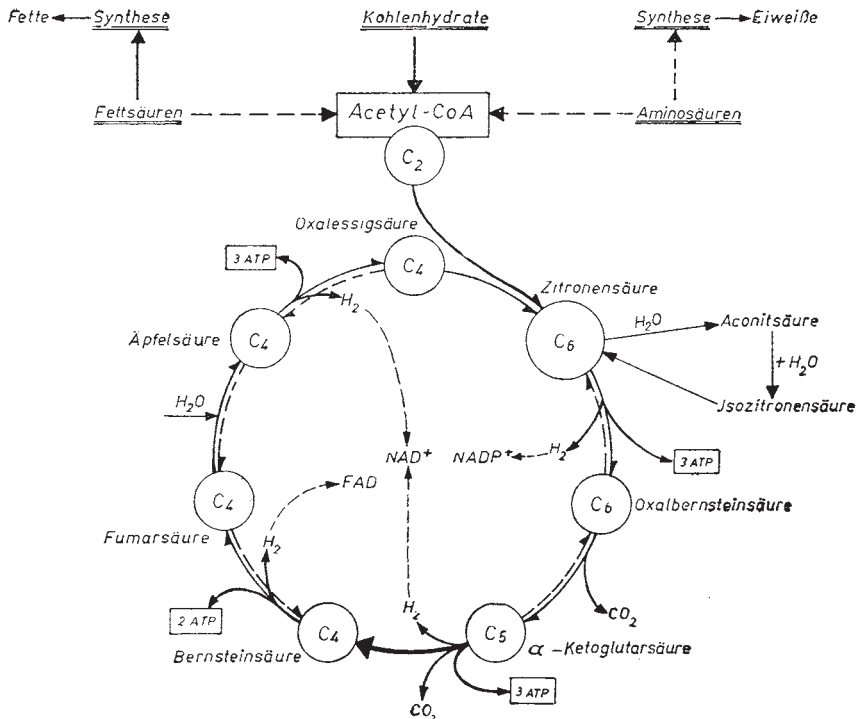


Abb. 50. Schema des Zitronensäurezyklus. (In Anlehnung an Prof. Erdmann, unveröffentlicht.) Die ATP-Mengen werden durch Oxidation des hier abgespaltenen Wasserstoffs in der Atmungskette gewonnen.

verknüpft, und zwar die Oxidation der  $\alpha$ -Ketoglutarat zu Bernsteinsäure (1 ATP)<sup>1</sup>. Allerdings wird hier primär GTP gebildet, das aber sekundär mit ADP-ATP-System im Gleichgewicht steht. Somit werden im Zitratzyklus (bei Verwendung der Atmungskette) beim Abbau eines Acetylrestes 12 ATP und beim Abbau von 1 Mol Glukose 24 ATP gebildet.

Es hat sich aber gezeigt, daß nicht nur die Kohlenhydrate über die Brenztraubensäure mit Hilfe von Coenzym A in den Zitronensäurezyklus eingeschleust und dort zu  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2$  abgebaut werden. Auch die Fettsäuren und teilweise die Aminosäuren werden unter Mitwirkung von Coenzym A und anderen Fermenten in den Zitronensäurezyklus eingeschleust und abgebaut.

Die Fettsäuren werden im Darm durch Einwirkung von Lipasen (S. 103) aus den Fettmolekülen freigemacht, in denen sie mit Glycerin verestert

<sup>1</sup> Genauer: Bei der Übertragung der energiereichen Bindung.

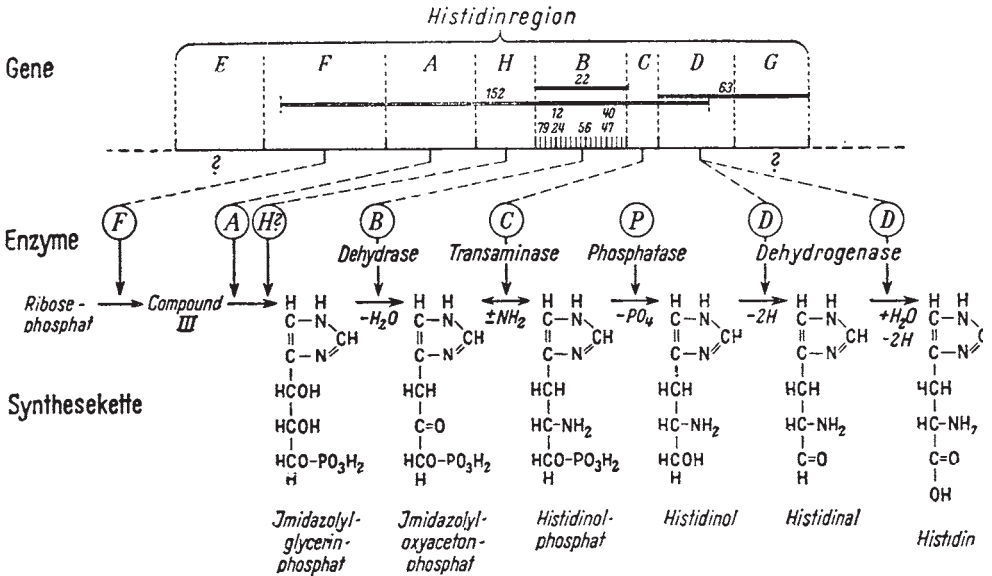


Abb. 58. Schema der linearen Anordnung der Gene, die die Histidinsynthese bei *Salmonella* bewirken. (Aus Egelhaaf, 1961)

Diese besteht aus 8 Genen, die die Bildung von Enzymen determinieren, welche ihrerseits in neun Reaktionsschritten die Histidinsynthese katalysieren, so daß die Synthese fließbandähnlich ablaufen kann (Abb. 58). Eine derartige räumliche Anordnung der Gene zu einer „lückenlosen“ Wirkkette dürfte allerdings in den wenigsten Fällen zu treffen.

Wie experimentelle Befunde andeuten, ist offenbar nicht die bloße Anwesenheit einer bestimmten Genstruktur in der Zelle für die Ausbildung eines Merkmals entscheidend, sondern auch ihre bestimmte Anordnung innerhalb eines Chromosoms. Die Funktion eines Gens wird also gewissermaßen auch noch von anderen Genen mitbestimmt; man sagt, es ist „gekoppelt“. Dieser Funktionszusammenhang der einzelnen Gene läßt eine Unterscheidung von „Haupt“- und „Nebengenen“ zu, wobei erstere vorwiegend die phänotypische Entwicklung bestimmen. Die Wirkung derartiger Nebengene ist für den Menschen insofern interessant, als sie bei gewissen Erbkrankheiten (Bluterkrankheit, Polydaktylie<sup>1</sup>) dafür verantwortlich sind, daß diese in manchen Fällen schwerer, in anderen leichter auftreten.

Bisweilen lassen sich Veränderungen des Phänotypus eines Tieres beobachten, besonders dann, wenn man eine Tierrasse in strenger Inzucht

<sup>1</sup> Auftreten überzähliger Finger oder Zehen

### 3.5.5.5. Das Wachstum der Zelle

Durch die Teilung wird eine Zelle von einer bestimmten Größe in zwei Tochterzellen zerlegt, von denen jede dann halb so groß ist wie die Mutterzelle. Auf diese Phase der Zellteilung erfolgt dann gewöhnlich eine Wachstumsphase, während der die beiden Tochterzellen wieder bis zu einer bestimmten Größe heranwachsen, bevor sich diese dann abermals teilen usw. Offensichtlich ist für die verschiedenen Zellen eine bestimmte Größe erforderlich, wenn eine weitere Teilung erfolgen soll. Beim Seeigeli vollziehen sich die ersten Teilungsschritte nach der Befruchtung allerdings in schneller Folge, so daß die sich teilenden Zellen auch nicht annähernd die Größe der jeweiligen Ausgangszelle erreichen. Während dieser Phase erfolgt kaum eine Vermehrung der Plasmamasse, d. h., es findet kein nennenswertes Wachstum statt. Und erst anschließend beginnt eine Wachstumsphase, während der dann die bis dahin gebildeten Zellen ihre Substanz vermehren und dadurch zu einer bestimmten Größe wieder heranwachsen.

Das Wachstum ist somit eine Grundeigenschaft der lebenden Zelle. Da aber die Zellstrukturen einen steten Auf- und Abbau erfahren, tritt das Wachstum nur dann zutage, wenn die aufbauenden Prozesse in größerem Maße durchgeführt werden als die abbauenden. Demzufolge kann auch eine Verminderung der abbauenden Vorgänge zu einem Wachstum führen. Wachstum beruht also auf einer Vermehrung der biologisch organisierten Zellsubstanz. Gelegentlich können Quellungen, also eine abnorme Wasseraufnahme, ein Wachstum vortäuschen.

Als besondere Erscheinungsformen des Zellwachstums können die schon erwähnte Endomitose und die Bildung von Riesenzellen angesehen werden. Bei der Endomitose führt die Vervielfachung des Chromosomensatzes zur Bildung von Riesenzellkernen, was auch eine Vermehrung des Zytoplasmas zur Folge hat. Wenn wir von den Vogeleiern und den Eiern der Kriechtiere absehen, denen man ja den biologischen Wert einer einzigen Zelle zusprechen muß, so finden wir bei den Metazoen — vor allem bei den Wirbeltieren — verschiedene Zelltypen, die als Riesenzellen aufgefaßt werden können. Hierher gehören z. B. die Megakaryozyten und die Osteoklasten<sup>1</sup>. Die Megakaryozyten treten besonders im Knochenmark auf und erreichen eine Größe bis zu 100  $\mu$  Durchmesser. Der Kern kann teilweise segmentiert sein. Die Megakaryozyten bilden durch Abschnürung von peripheren Zytoplasmateilchen die Blutplättchen (S. 183).

Die Osteoklasten sind mehrkernige Zellen, die überflüssig gewordene Knochenbälkchen abbauen. Eine ähnliche Funktion haben die Knorpelriesenzellen. Die Anzahl der Kerne beider Zelltypen kann sehr groß sein (bis zu 100). Riesenzellen mit zahlreichen bis sehr vielen Kernen

<sup>1</sup> ostéon (gr.) = Knochen; klân (gr.) = zerbrechen



und Wirbeltieren. Außerdem kommen noch amöboide Formen (Fadenwürmer, Milben) und die Explosions-spermien (manche Krebse) vor. Diese haben eine Chitinkapsel, die bei der Berührung mit dem Ei fortgeschleudert wird, was durch die Explosion des Zentrosomenapparates erreicht wird.

## 5. SPEZIELLE ZELLFUNKTIONEN

Die Anzahl der Zellen mit speziellen Funktionen ist im gesamten Tierreich sehr groß. Verständlicherweise können im Rahmen dieser Darstellung nicht alle Zellformen eingehend erörtert werden. Daher sollen hier nur einige der wesentlichsten Zellen — vor allem der Wirbeltiere und des Menschen — in Struktur und Funktion etwas ausführlicher dargestellt werden. Wie bereits angeführt (S. 158), geht aus den 3 Keimblättern eine größere Anzahl unterschiedlich gebauter Zellen hervor, die als Bausteine die verschiedenen Gewebearten bilden: das Epithel-, das Stütz-, das Nerven- und das Muskelgewebe. Hinzu kommen noch einige freie Zellformen und die Geschlechtszellen.

### 5.1. Die Epithelzellen

Das Bauelement des Epithelgewebes ist die Epithelzelle. Die Summe dieser Zellen bildet in Form eines Deckepithels eine lückenlose

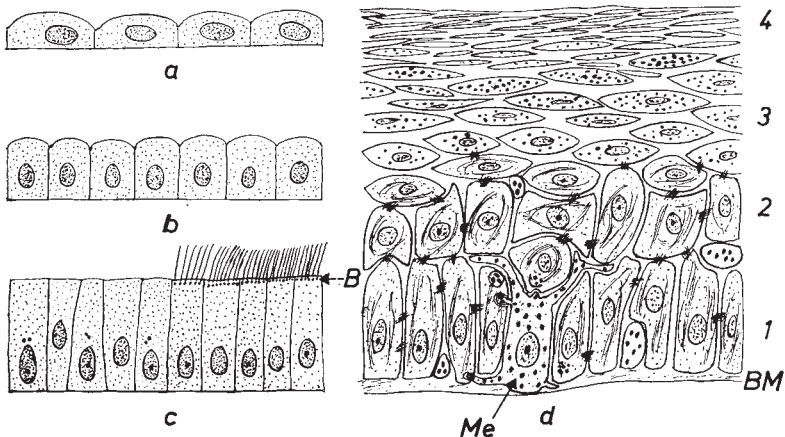


Abb. 68. Schematische Darstellung von Epithelien. a Plattenepithel, b Pflasterepithel, c Zylinderepithel (links mit Diplosomen, rechts mit Basalkörnern und Zilien), d mehrschichtige Epidermis. 1 Stratum basale, 2 Str. spinosum, 3 Str. granulosum, 4 Str. corneum. B Basalkörner, BM Basalmembran, Me Melanozyt.

## 5.5. Die Blutzellen

Zu den freien Zellen gehören die Blutzellen, denen hier noch die Plasmazellen und die Mastzellen angegliedert werden sollen. Die Blutzellen bilden zusammen mit dem Blutplasma das Blut, dessen rote Farbe bei Wirbeltieren und einigen Wirbellosen durch Hämoglobin bedingt wird (S. 21). Wird die Gerinnung des Blutes durch Zugabe von Zitrat- oder Oxalatlösung verhindert (Bindung der Ca-Ionen!), so setzen sich die Blutzellen nach unten ab (Blutkuchen), so daß das Plasma als gelbliche Flüssigkeit über ihnen steht (Blutsenkung!). An der Blutsenkung sind bestimmte Plasmaproteine (Agglomerine) aktiv beteiligt, während ein Albuminkomplex für die Senkungshemmung verantwortlich ist.

Blutzellen finden sich schon bei den Wirbellosen (Würmern, Mollusken). Bei Wirbeltieren überwiegen die roten Blutkörperchen oder Erythrozyten bei weitem (beim Menschen etwa 4 bis 5 Mill. pro mm<sup>3</sup>) und bilden etwa 45% des Gesamtvolumens des Blutes (Hämatokritwert). Bei Säugetieren sind sie kernlos und haben einen Durchmesser von 6 bis 8  $\mu$  (beim Moschustier nur 2,5  $\mu$ ). Lichtmikroskopisch sind sie nach Pappenheim-Färbung rötlich tingiert und bilden beim Menschen und bei Säugern eine bikonkave Scheibe. Im elektronenmikroskopischen Bild erscheinen die reifen, kernlosen Erythrozyten der Säuger als sehr dunkle, völlig homogene Gebilde, an denen außer der Zellmembran keine weiteren Strukturen zu erkennen sind (Abb. 72). Dagegen lassen die Retikulozyten als unreife Formen lichtmikroskopisch sichtbare Strukturen erkennen (Substantia retikulofilamentosa), bei der es sich um RNS-Reste handelt. Bei den kernhaltigen roten Blutzellen der übrigen Wirbeltiere sind dagegen deutlich Mitochondrien und Strukturen des endoplasmatischen Retikulums zu sehen.

Bei den Erythrozyten des Menschen treten des öfteren nach toxischen Einwirkungen sogenannte Heinzsche Körperchen auf, bei denen es sich um denaturiertes Hämoglobin handelt. Sie lassen sich im Tierexperiment darstellen, z. B. mit Hilfe von Azetylphenylhydrazin.

Die hohe Elektronendichte der Säugererythrozyten wird in erster Linie durch das Hb bedingt, das gleichmäßig in das Stromaeiweiß (Stromatin und Elinin) eingelagert ist. Der Fe-Gehalt des Hb beträgt etwa 0,334%. Dennoch enthält das Hb der Säuger etwa 73% des gesamten Eisens. Der Rest verteilt sich auf das Myoglobin (S. 204) und die Zytochrome (S. 119). Beim Menschen beträgt der normale Hb-Gehalt 14 bis 18 g in 100 ml Blut. Ein Erythrozyt enthält etwa  $30 \cdot 10^{-12}$  g Hb.

Die wesentlichste Funktion des Hb besteht im Transport von Sauerstoff, der an die 6. Koordinationsstelle des Eisens gelagert wird (S. 22), wobei dieses keinen Wertigkeitswechsel zeigt. Man bezeichnet diesen Vorgang als Oxygenierung. 1 g Hb kann 1,34 cm<sup>3</sup> Sauerstoff binden. Eine etwa 200mal stärkere Affinität zum Hb besitzt CO (Ver-

giftung!). Starke Oxydationsmittel wie Chlorate und  $\text{H}_2\text{O}_2$  oxydieren Hb zu Methämoglobin (Met-Hb), wobei Fe dreiwertig wird. Met-Hb kann keinen Sauerstoff mehr transportieren, so daß größere Mengen schädlich sind. Auch unter physiologischen Bedingungen wird ständig etwas Met-Hb gebildet, das aber bald wieder fermentativ reduziert wird. Auch das in Erythrozyten vorkommende Gluthation (reduziert) kann das Met-Hb reduzieren.

Eine gewisse Rolle spielt das Hb auch beim  $\text{CO}_2$ -Transport, wobei es mit einer  $\text{HN}_2$ -Gruppe eine Karbaminoverbindung bildet:



Der größte Teil des  $\text{CO}_2$  wird allerdings in den Erythrozyten hydratisiert:



Außer dieser Funktion sind sie auch noch als Träger von Blutgruppen-substanzen biologisch bedeutsam. Dies sind hochmolekulare Verbindungen, die aus Aminosäuren und Kohlenhydraten (Galaktose, Glukosamin) bestehen und als Antigene, und zwar als Agglutininogene wirken. Sie

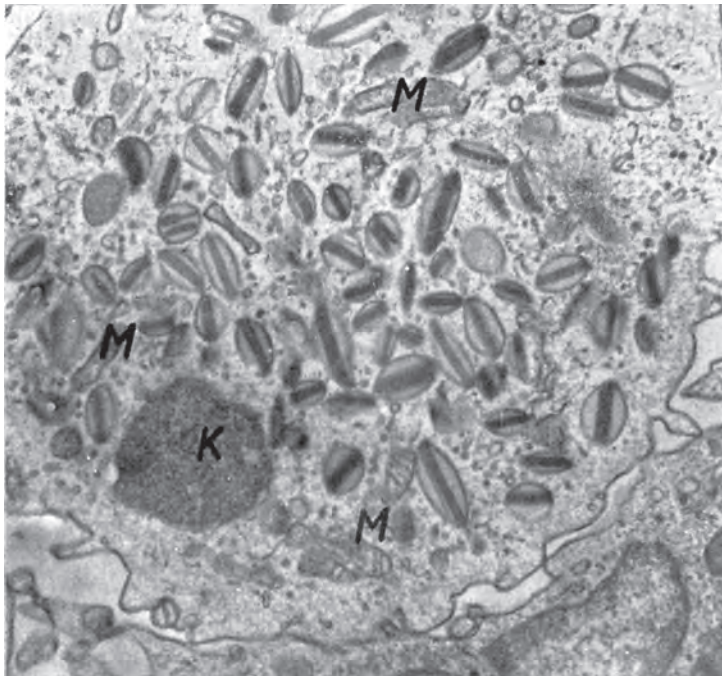


Abb. 75. Teil eines eosinophilen Granulozyten mit zahlreichen Granula im Zytoplasma. K Kern; M Mitochondrien. Vergr.: 14 400:1. (Original-Aufnahme)



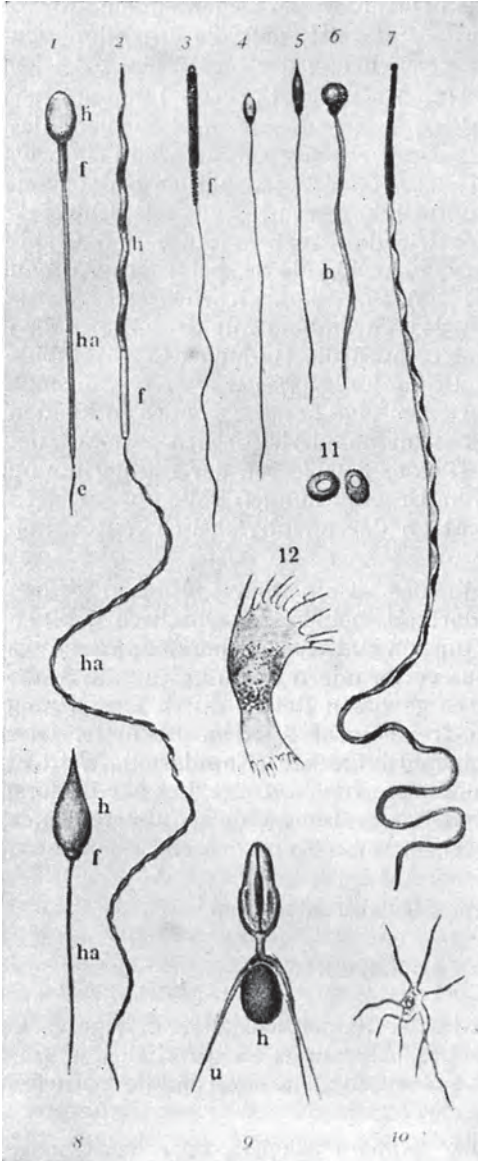


Abb. 78. Verschiedene Spermienformen. 1 Mensch, 2 Rochen, 3 Möwe, 4 Schnecke, 5 Ohrenqualle, 6 Hecht, 7 Käfer, 8 Lungenfisch, 9 zehnfüßiger Krebs, 10 Rübenälchen, 11 Leuchtkrebs, 12 Wasserfloh. h Kopf, ha Schwanz, f Mittelstück, b undulierende Membran, e Endfaden, u unbeweglicher Fortsatz (Aus B o a s)

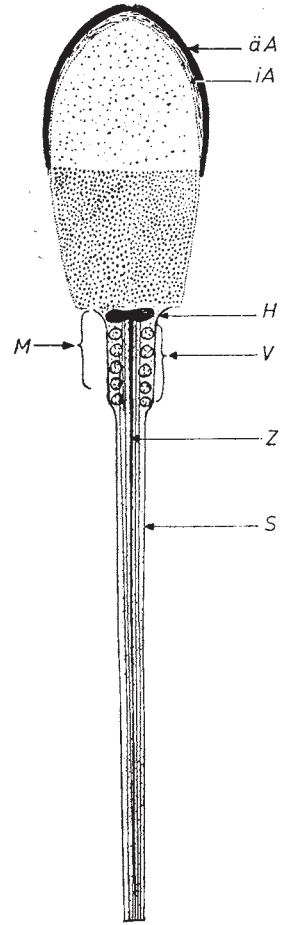


Abb. 79. Schematischer Längsschnitt eines Stierspermiums. äA äußere Akrosomenhülle; iA innere Akrosomenhülle; H Hauptstück mit Zentriol, M Mittelstück, S Schwanz mit Zentralfaden (Z), V Verbindungsstück mit Mitochondrien.

## 5.8.2. Die Befruchtung

Der morphologische Aufbau der Spermien (Samenfäden) macht sie besonders geeignet, ihre biologische Funktion zu erfüllen: durch aktive Bewegungen das Ei aufzusuchen und zu befruchten. Dabei spielt der Schwanz als Bewegungsorganell eine wesentliche Rolle, wodurch eine beachtlich schnelle Fortbewegung erzielt wird (etwa 2 bis 3 mm pro Minute bei Säugetieren). Bei den Spermien des Seeigels macht der Schwanz dabei s-förmige Bewegungen. In der Sekunde durchlaufen etwa 40 bis 60 solcher wellenartigen Bewegungen den Schwanz. Bei der Bewegung und vor allem der Richtung, die die Spermien einnehmen, spielen bestimmte „Locksubstanzen“ eine Rolle. Die das Seeigelei umhüllende Gallertschicht gibt das sogenannte *Echinochrom A* (Gynogamon I) ab, das die Spermien aktiviert. Es handelt sich hierbei um ein Chinonderivat, das noch in großer Verdünnung wirksam ist. Ein weiterer in der Eigallerte vorkommender und als „Fertilizin“ (Gynogamon II) bezeichneter Stoff wirkt einerseits auf art eigene Spermien lähmend und andererseits auf artfremde Spermien verklebend (agglutinierend). Chemisch handelt es sich um ein saures Polysaccharidprotein. Derartige „Befruchtungsstoffe“ (Gamone)<sup>1</sup> kommen offenbar bei allen Tieren vor.

Der Vorgang der Befruchtung ist bei Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung im wesentlichen gleich. Für sein Studium haben sich die Seeigeleier wegen ihrer Durchsichtigkeit im lebenden Zustand als besonders geeignet erwiesen. Werden einem reifen Ei Samenzellen zugegeben, so umschwärmen diese sofort das Ei. Sobald das erste Spermium das Ei berührt, bildet dieses eine kleine Plasmaerhöhung, den Empfängnishügel (Abb. 81a). An dieser Stelle dringt die Samenzelle mit ihrem Kopf und Mittelstück in das Ei ein, während der Schwanz an der Eihülle kleben bleibt. Beim Eindringen des Spermiums in das Ei spielen

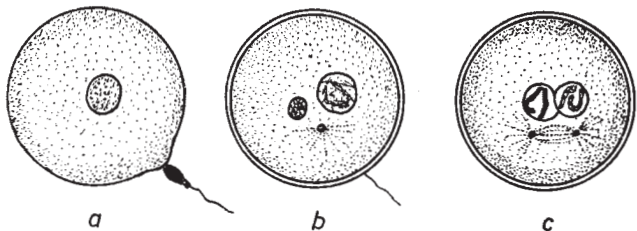


Abb. 81. Schema des Befruchtungsvorganges. a: Bildung des Befruchtungshügels. b: Ei mit Befruchtungsmembran und vergrößertem Spermienkern. c: Teilung des Zentriols, Kerne mit Chromosomen.

<sup>1</sup> gamein (gr.) = heiraten

auch noch von diesem abgegebene Wirkstoffe eine Rolle (Androgamon I und II), die einmal antagonistisch gegenüber den Gynogamonen wirken und zum anderen wahrscheinlich eine Auflösung der Eimembran verursachen. Sobald ein Spermium in das Ei eingedrungen ist, hebt sich vom Eiplasma eine Befruchtungsmembran ab, was gleichzeitig mit einer Verminderung der Oberflächenspannung des Eies verbunden ist. Man nimmt an, daß diese Membran ein Eindringen weiterer Samenzellen verhindert. Diese erste Phase der Befruchtung ist die *Besamung*. Beim eingedrungenen Spermium wird bald der Kopf vom Mittelstück getrennt. Der Kopf wandert sofort in unmittelbare Nähe des Eikernes und schwillt zum männlichen *Vorkern* an, der dem weiblichen Kern an Größe gleichkommt. Das Zentrosom des Spermiums teilt sich, und beide Teile wandern an die entgegengesetzten Pole der Eizelle. Kurz darauf verschmelzen die beiden haploiden Kerne zu einem diploiden *Zygotenkern*. Damit ist die eigentliche Befruchtung vollzogen, die zugleich den Anstoß zur ersten mitotischen Teilung gibt und damit der Anfang der Entwicklung der befruchteten Eizelle (*Zygote*) zum Organismus ist (Abb. 81).

Die Spermien der Säugetiere enthalten in ihrem Kopfabschnitt *Hyaluronidase*. Dieses Ferment bewirkt offensichtlich eine Auflösung der Zwischensubstanz (Hyaluronsäure) der *Coronadiata*, welche das Ei umgibt. Nach den bisher vorliegenden Untersuchungen wird die *Zonapellucida* nach Eintritt einer Spermie in das Ei für weitere Spermien undurchlässig (*Zona-Reaktion*).

Vielfach kommt es vor, daß mehrere Spermien in ein Ei eindringen (*Polyspermie*), aber nur eins sich mit dem Eikern vereinigt. Bei manchen Tieren (Molche, Schnecken) werden die Spermien mit Hilfe einer Samenkapsel (*Spermatophore*) in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt oder in deren unmittelbare Nähe gebracht.

Die Lebensdauer der Spermien ist von mehreren Faktoren abhängig. Die Säugetierspermien sind in leicht alkalihaltigem Milieu mehrere Tage lebensfähig, während sie in saurem schnell befruchtungsunfähig werden. Auch hier gibt es wieder einige Ausnahmen. So erfolgt bei den Fledermäusen die Begattung schon im Herbst, die Befruchtung aber erst im Frühjahr. Eine Bienenkönigin wird nur einmal in ihrem Leben, und zwar vor Beginn ihrer Legetätigkeit („Hochzeitsflug“) begattet. Der dabei empfangene Samen bleibt also 4 bis 5 Jahre befruchtungsfähig.

### 5.8.3. Die genotypische Geschlechtsbestimmung

Nach einer allgemeinen Theorie der Sexualität (M. Hartmann) kommt jeder Eizelle und allen von ihr abstammenden Körperzellen die Fähigkeit (*Potenz*) zu, sich entweder nach der männlichen oder weiblichen Seite zu entfalten. Man bezeichnet diese *bisexuelle Potenz*