

Inhaltsverzeichnis

Vorwort *XXIII*

Einleitung *1*

- 1 Eine Einführung in das Studium der Biophysik** *3*
- 1.1 Woher kommt und wozu treiben wir Biophysik *3*
- 1.2 Eine kurze Geschichte der Biologischen Physik *6*
- 1.3 Leben als Zusammenspiel von Genetik und Physik *11*
- 1.3.1 Die Erfindung der molekularen Elektronenspeicher *12*
- 1.3.2 Selbstorganisation smarterer Moleküle durch formabhängige zwischenmolekulare Kräfte *13*
- 1.3.3 Der Muskel als Musterbeispiel der hierarchischen Struktur biologischer Materie *14*
- 1.3.4 Biomineralisierung als Prototyp der Selbstorganisation biologischer Materie *15*
- 1.3.5 Skalengesetze der Physik als Konstruktionsprinzip *16*
- 1.3.6 Die Natur als Konstrukteur *17*
- 1.4 Literatur *20*

Einführung in die Zellbiophysik *21*

- 2 Die Zelle** *23*
- 2.1 Die Zelle als dicht gepacktes, kolloidales System aus funktionellen Untereinheiten *23*
- 2.2 Die funktionellen Kompartimente (Organellen) der Zelle *27*
- 2.3 Wie neue Zellen entstehen *32*
- 2.4 Die Zellteilung *34*
- 2.5 Literatur *36*
- 2.6 Weiterführende Literatur *36*

3 Einführung in die Thermodynamik *37*

- 3.1 Phänomenologische Thermodynamik *38*

| | | |
|----------|---|-----------|
| 3.1.1 | Thermodynamische Potenziale | 42 |
| 3.1.2 | Thermodynamische Gleichgewichte | 46 |
| 3.2 | Statistischer Zugang zur Wärmelehre | 50 |
| 3.2.1 | Unterscheidung zwischen Mikro- und Makrozuständen | 50 |
| 3.2.2 | Abgeschlossene Systeme ohne Materialaustausch: die kanonische Gesamtheit | 51 |
| 3.2.3 | Reale Gase: die van der Waals-Gleichung | 55 |
| 3.2.4 | Der Entropiebegriff für Mikrozustände | 57 |
| 3.2.5 | Systeme mit Teilchenaustausch: die großkanonische Gesamtheit | 58 |
| 3.2.6 | Chemische Potenziale in verdünnten Lösungen | 60 |
| 3.2.7 | Der osmotische Druck | 64 |
| 3.2.8 | Verteilung einer Substanz zwischen zwei Phasen | 66 |
| 3.2.9 | Chemische Reaktionen | 68 |
| 3.2.10 | Diffusion | 70 |
| 3.3 | Methode der Kreisprozesse zur Herleitung der Entropie | 71 |
| 3.4 | Herleitung der Zustandsgleichung eines idealen Gases im Rahmen der statistischen Mechanik | 72 |
| 3.5 | Herleitung der Gibbs-Duhem-Beziehung | 74 |
| 3.6 | Weiterführende Literatur | 75 |
| 4 | Biologisch essenzielle physikochemische Reaktionen | 77 |
| 4.1 | Das Säure/Base-Gleichgewicht | 77 |
| 4.1.1 | Die Stärke von Säuren und Basen: der pH-Wert wässriger Lösungen | 79 |
| 4.1.2 | Das Säure/Base-Gleichgewicht in Gegenwart von Salzen (Pufferwirkung) | 81 |
| 4.2 | Reaktionen mit Elektronentransfer (Redoxreaktionen) | 84 |
| 4.2.1 | Zwischenspeicherung freier Elektronen | 84 |
| 4.2.2 | Redoxreaktionen | 85 |
| 4.2.3 | Das Redoxpotenzial | 85 |
| 4.2.4 | Literatur | 89 |
| 4.2.5 | Weiterführende Literatur | 89 |
| 5 | Wichtige Bausteine lebender Systeme und deren Polymerisation | 91 |
| 5.1 | Die Aminosäuren und ihre Polymere | 92 |
| 5.1.1 | Die Polyaminosäuren (Proteine) | 95 |
| 5.2 | Die Purin- und Pyrimidinbasen | 96 |
| 5.2.1 | Nukleoside und Nukleotide | 97 |
| 5.2.2 | Polynukleotide | 98 |
| 5.3 | Zucker spielen eine vielfältige Rolle als Energiespeicher, Strukturelement und molekulare Erkennungsgruppe | 99 |
| 5.4 | Der Träger der biologischen Energie (biologisches Energiequant): ATP (Adenosin-triphosphat) | 104 |
| 5.5 | Die Topologie der Moleküle bestimmt die Funktion | 105 |
| 5.6 | Chemische Strukturformeln | 105 |

- 5.7 Literatur 106
- 5.8 Weiterführende Literatur 106

- 6 Physikalische Eigenschaften von Proteinen 107**
 - 6.1 Grundlegendes zur Struktur der Proteine 107
 - 6.2 Physikalische Wechselwirkungen in und zwischen Proteinen 112
 - 6.2.1 Kovalente Bindungen 112
 - 6.2.2 Veränderung der Bindungswinkel 113
 - 6.2.3 Drehungen von kovalenten Bindungen 113
 - 6.2.4 Sterische Abstoßung 114
 - 6.2.5 Ramachandran-Diagramm und Geometrie der Peptid-Bindung 115
 - 6.3 Elektrostatische Wechselwirkungen 118
 - 6.3.1 Punktladungen in Dielektrika 118
 - 6.3.2 Bornsche Selbstenergie 119
 - 6.3.3 Punktladungen in Elektrolyt-Lösungen 120
 - 6.3.4 Dipolare oder van der Waals-Wechselwirkungen 126
 - 6.4 Wasserstoffbrücken-Bindungen 131
 - 6.5 Hydrophobe Wechselwirkung 133
 - 6.6 Dehydratisierungskräfte 138
 - 6.7 Depletion forces, eine durch Makromoleküle vermittelte Wechselwirkung 139
 - 6.8 Freie Volumen-Effekte in Lösungen vieler Komponenten (molecular crowding) 141
 - 6.8.1 Gelpermeationschromatografie als Bewegung in einem „gefüllten“ Volumen 143
 - 6.8.2 Chemische Reaktionen und Aktivitätskoeffizienten in Lösungen mit geringem freiem Volumen 145
 - 6.9 Visualisieren von Molekülstrukturen 148
 - 6.10 Die Theorie der skalierten Partikel – ein analytisches Modell zur Berechnung des zugänglichen Volumens in gefüllten Lösungen 149
 - 6.11 Literatur 151
 - 6.12 Weiterführende Literatur 152

- 7 Proteinfaltung, Konformations-Umwandlungen und -Fluktuationen 155**
 - 7.1 Proteinfaltung 155
 - 7.1.1 Der Phasenraum der Proteinfaltung 158
 - 7.1.2 Thermisch getriebene Passage über energetische Barrieren 159
 - 7.1.3 Theorie des Übergangszustands 160
 - 7.1.4 Theorie von Kramers 162
 - 7.1.5 Die Proteinfaltung wird durch lokale und nichtlokale Wechselwirkungen bestimmt 167
 - 7.1.6 Mehrere kinetisch verknüpfte Minima im Trichter 173
 - 7.1.7 Tiefe kinetische Fallen 174
 - 7.2 Sekundärstruktur-Elemente, Faltung aufgrund lokaler Wechselwirkungen und Konformationsumwandlungen 176

| | | |
|----------|--|------------|
| 7.2.1 | Kooperative Konformationsumwandlungen: das Reißverschlussmodell | 178 |
| 7.2.2 | Schmelzen von DNA | 183 |
| 7.2.3 | Kooperativität von Umwandlungen im Bild eines chemischen Gleichgewichts | 187 |
| 7.2.4 | Kooperativität bei der Ligandenbindung: der Hill-Koeffizient | 189 |
| 7.2.4.1 | Kooperativität bei Ligandenbindung: das Modell von Monod, Wyman und Changeux am Beispiel des Hämoglobins | 191 |
| 7.2.5 | Vorhersage von Protein-Sekundärstrukturen | 195 |
| 7.3 | Dynamik von Biomakromolekülen | 196 |
| 7.3.1 | Simulation von Proteinstrukturen | 196 |
| 7.3.2 | Dynamik von Proteinen bei tiefen Temperaturen | 203 |
| 7.4 | Genauere Betrachtung der Theorie des Übergangszustands | 208 |
| 7.5 | Ergänzung zur Kramersschen Theorie der Reaktionsrate | 212 |
| 7.6 | Der Verlet-Algorithmus zur Integration der Zeitschritte in klassischen Molekulardynamik-Simulationen | 213 |
| 7.7 | Literatur | 214 |
| 7.8 | Weiterführende Literatur | 215 |
| 8 | Molekulare Erkennung | 219 |
| 8.1 | Das Konzept der spezifischen Bindung | 219 |
| 8.1.1 | Strategien zur Erzielung hoher Spezifität | 221 |
| 8.1.2 | Beispiele für spezifische Bindungen | 223 |
| 8.2 | Mechanisches Brechen spezifischer Bindungen | 227 |
| 8.2.1 | Exkurs über die mechanische Stabilität der Proteinfaltung | 236 |
| 8.2.2 | Mechanisches Brechen der Basenpaarung in DNA | 240 |
| 8.3 | Thermisch fluktuierende Federn: der Brownsche Oszillator | 242 |
| 8.4 | Literatur | 250 |
| 8.5 | Weiterführende Literatur | 250 |
| | Biologische Membranen | 253 |
| 9 | Molekulare Architektur und Funktionen biologischer Membranen | 255 |
| 9.1 | Weshalb sollen sich Physiker für biologische Membranen interessieren? | 255 |
| 9.2 | Mikroanatomie biologischer Verbundmembranen: Erythrozyten als Paradigma | 257 |
| 9.3 | Molekulare Architektur biologischer Membranen | 261 |
| 9.3.1 | Membranen als Multikomponenten-Lipidlegierungen: das Lipidom | 261 |
| 9.3.1.1 | Über die Verteilung der Lipide zwischen den Kompartimenten: ein erster Weg zur Spezialisierung der Membranen | 263 |
| 9.3.1.2 | Die vier Hauptklassen der Membranproteine: ein Überblick | 266 |
| 9.4 | Aufbau elektrischer Potenziale durch molekulare Pumpen und Ionen-Transporter | 269 |

| | | |
|-----------|---|------------|
| 9.4.1 | Mechanismus des Ionen-Transports durch P-Typ-ATPasen | 271 |
| 9.4.2 | Zur Energetik der Pumpen | 272 |
| 9.5 | Ein kurzes Intermezzo über die Biosynthese der Membranen | 273 |
| 9.5.1 | Proteintransfer in Mitochondrien | 276 |
| 9.6 | Intrazellulärer Transport durch Vesikel schafft Ordnung in den Zellen | 277 |
| 9.6.1 | Konditionierung der Proteine: eine Aufgabe des Golgi-Apparats | 279 |
| 9.7 | Eisen-Import durch Clathrin-ummantelte Vesikel | 280 |
| 9.8 | Signalübertragung und Signalverstärkung an Membranen | 282 |
| 9.9 | Photonenempfänger der Augen funktionieren nach dem Prinzip der Hormonverstärker | 284 |
| 9.10 | Balance zwischen Universalität und Spezifität der Signal-Übertragung an Membranen | 290 |
| 9.11 | Enzymgekoppelte Hormonverstärker (Rezeptor-Tyrosinkinasen) | 292 |
| 9.12 | Literatur | 294 |
| 9.13 | Weiterführende Literatur | 295 |
| 10 | Selbstorganisation, Phasenumwandlungen und Dynamik biologischer Membranen | 297 |
| 10.1 | Selbstorganisation und lyotroper Polymorphismus der Lipide in Wasser: einschalige Vesikel als Null-Modell biologischer Membranen | 298 |
| 10.1.1 | Der hydrophobe Effekt bestimmt die Selbstorganisation und Stabilität der Zellmembranen | 301 |
| 10.2 | Thermisch und elektrisch induzierte strukturelle Phasenumwandlungen der Membranen | 302 |
| 10.2.1 | Thermotrope Phasenumwandlung | 302 |
| 10.2.2 | Zur Kontrolle der Phasenumwandlung und deren Bedeutung für das Überleben der Zellen | 306 |
| 10.2.3 | Membranen als geladene Grenzflächen: ladungsinduzierte Phasenumwandlungen und Modifikation lokaler pH-Werte an Oberflächen | 307 |
| 10.3 | Molekular-statistisches Modell der Phasenumwandlung | 310 |
| 10.3.1 | Charakterisierung der flüssigkristallinen Ordnung | 310 |
| 10.3.2 | Theoretische Modelle der Phasenumwandlung | 312 |
| 10.4 | Hierarchie dynamische Membranprozesse | 314 |
| 10.5 | Membranen als Flüssigkeiten zwischen zwei und drei Dimensionen | 316 |
| 10.6 | Messung hydrodynamischer Radien und Reibungskoeffizienten von Membranproteinen | 319 |
| 10.7 | Die effektive Reibung durch molekulare Entbindungsprozesse | 321 |
| 10.8 | Das Freie-Volumen-Modell: die Beweglichkeit hängt von der Packungsdichte der Lipide ab | 322 |
| 10.9 | Beobachtung der molekularen Dynamik durch quasielastische Neutronenstreuung (QENS) und Fluoreszenz-Korrelations-Spektroskopie (FCS) | 323 |

| | | |
|-----------|--|------------|
| 10.9.1 | Die Verteilungsfunktionen molekularer Sonden bilden die gemeinsame Basis der Methoden | 323 |
| 10.9.2 | Quasielastische Neutronenbeugung | 324 |
| 10.9.3 | Fluoreszenzkorrelations-Spektroskopie FCS | 328 |
| 10.9.4 | Literatur | 332 |
| 11 | Membranen als semiflexible elastische Schalen | 335 |
| 11.1 | Einführung in die Grundlagen der Elastizität weicher Schalen | 335 |
| 11.1.1 | Methoden der Messung elastischer Konstanten | 340 |
| 11.2 | Formenvielfalt biologischer Schalen als Minimalflächen der elastischen Energie | 342 |
| 11.3 | Lokale Modulation und Stabilisierung der Formen durch Zytoskelett-Membran-Kopplung | 345 |
| 11.4 | Erythrozyten sind Wunderwerke der mechanischen Konstruktion | 347 |
| 11.5 | Membranen als statistische Flächen, Membranflackern und Ondulationskräfte | 349 |
| 11.5.1 | Fourier-Spektroskopie der dynamischen Rauigkeit von Vesikeln und Zellen | 349 |
| 11.5.2 | Konsequenzen und hilfreiche Anwendungen: entropische Spannungen und Ondulationskräfte | 351 |
| 11.5.3 | Die Peristenzlänge semiflexibler Membranen | 355 |
| 11.5.4 | Die biologische Bedeutung der Ondulationen | 356 |
| 11.5.5 | Literatur | 357 |
| 12 | Thermomechanische Prinzipien der Feinstruktur und Funktion biologischer Membranen | 359 |
| 12.1 | Warum sollen wir uns mit Phasendiagrammen von Lipid-Legierungen befassen? | 359 |
| 12.2 | Thermodynamik der Lipidmischungen | 360 |
| 12.3 | Selektive Lipid-Protein-Wechselwirkung und Proteinsortierung | 368 |
| 12.3.1 | Sortierung von Lipiden und Proteinen durch das Prinzip der Längenadaption | 368 |
| 12.3.2 | Durch Lipide vermittelte Protein-Protein Wechselwirkung | 370 |
| 12.3.3 | Entropiegetriebene Proteinaggregation | 371 |
| 12.3.4 | Optimierung von Membranprozessen durch das Prinzip der Längenadaption | 371 |
| 12.3.5 | Membran-Defekte als Modulatoren der Enzymaktivität | 373 |
| 12.4 | Globale Formenvielfalt durch laterale Phasentrennung und metastabile Domänenbildung | 374 |
| 12.4.1 | Phasentrennung führt zur Bildung metastabiler Domänen | 375 |
| 12.5 | Krümmungselastische Prinzipien des intrazellulären Transports | 377 |
| 12.5.1 | Lokale Invaginationen als Speicher und Initiatoren des Vesikeltransports | 377 |
| 12.5.2 | Das Problem der Vesikelabspaltung | 380 |

- 12.6 Membranfusion als Zusammenspiel zwischen spezifischen und generischen Prozessen 381
- 12.6.1 Energetik der Porenbildung 385
- 12.7 Geometrische Konstruktion der Phasendiagramme 385
- 12.8 Literatur 388
- 12.9 Weiterführende Literatur 390

- 13 Zelladhäsion als Wechselspiel spezifischer, universeller und elastischer Kräfte 391**
- 13.1 Einleitung 391
- 13.2 Modellsysteme liefern Einblick in die Physik der Adhäsion 395
- 13.3 Zelladhäsion als Streitprozess 398
- 13.4 Die Zelladhäsion als Benetzungsübergang 399
- 13.4.1 Hebekräfte stabilisieren die Adhäsion durch Domänenwachstum 403
- 13.5 Eine Zwischenbilanz 403
- 13.5.1 Bioadhäsion und Gewebebildung 404
- 13.5.2 Adaption der Zelladhäsion 406
- 13.6 Adhäsionsdomänen sind Aktivatoren der Immunantwort 407
- 13.7 Zusammenfassung 408
- 13.8 Klassifizierung der Zellrezeptoren 409
- 13.9 Zur Stimulation der T-Lymphozyten durch Antigen präsentierende Zellen (APZ) 410
- 13.10 Literatur 411

- Biophysik der Nervenleitung 413**

- 14 Physiologie und Elektrostatik der Nervenleitung 415**
- 14.1 Das Nervensystem und Phänomenologie der Nervenleitung 416
- 14.1.1 Signalübertragung an den Synapsen durch Signalsubstanzen 419
- 14.2 Elektrostatik der Nervenleitung 421
- 14.2.1 Das elektrische Membranpotenzial: Ein Überblick 421
- 14.2.2 Wie elektrochemische Potenziale Ionenströme durch passive Membranen treiben 423
- 14.2.3 Das Plancksche Diffusionspotenzial 425
- 14.2.4 Das Donnan-Potenzial 426
- 14.2.5 Die Goldman-Gleichung des stationären Membranpotenzials (Ruhepotenzials) 427
- 14.2.6 Das stationäre Potenzial V_{SS} 429
- 14.2.7 Das Ruhepotenzial und die Strombilanz des Tintenfisch-Axons bestätigt die Goldman-Gleichung 430
- 14.2.8 Zur Strombilanz: Balance zwischen aktiven und passiven Strömen 432
- 14.2.9 Literatur 433
- 14.2.10 Weiterführende Literatur 433

| | | |
|-----------|--|------------|
| 15 | Elektrodynamik der Nervenerregung | 435 |
| 15.1 | Erregung der Nervenmembran: das Aktionspotenzial | 435 |
| 15.1.1 | Beobachtung der Aktionspotenziale mit Fluoreszenzsonden und Transistoren | 437 |
| 15.2 | Der elektrische Äquivalenzkreis erregbarer Membranen | 438 |
| 15.3 | Fundamentale Experimente der Neurophysik | 439 |
| 15.3.1 | Analyse der Ionenströme durch Variation der Elektrolyt-Konzentration | 439 |
| 15.3.2 | Trennung der Ströme durch Anwendung von Kanal-Blockern | 441 |
| 15.3.3 | Wie viele Ionen fließen beim Aktionspotenzial? | 441 |
| 15.3.4 | Einzelkanalmessungen mit Flecken-Klemm-Technik (patch-clamp technique) | 441 |
| 15.3.5 | Zellen benötigen eine Erholungsphase (Refraktärphase) | 443 |
| 15.3.6 | Das Aktionspotenzial muss durch einen Verschiebungsstrom eingeschaltet werden | 443 |
| 15.4 | Die Huxley-Hodgkin-Gleichungen | 444 |
| 15.5 | Molekulare Mechanismen des Ionentransports durch Kationen-Kanäle | 448 |
| 15.6 | Der molekulare Mechanismus der Signalübertragung an den Synapsen | 451 |
| 15.7 | Kinetik und Statistik des Ionentransports durch Membranen | 455 |
| 15.7.1 | Ionentransport durch Ionophore und Antibiotika | 455 |
| 15.7.2 | Analyse der Kinetik der Porenbildung durch Spannungssprung-Experimente | 458 |
| 15.7.3 | Fourier-Spektroskopie der Stromfluktuationen | 460 |
| 15.8 | Ein thermodynamisches Modell elektrisch und chemisch gesteuerter kooperativer Prozesse | 463 |
| 15.9 | Kooperative Modelle der Nervenerregung | 466 |
| 15.10 | Zusammenfassung | 468 |
| 15.11 | Literatur | 469 |
| 16 | Die Signalfortpflanzung in Axonen und Axon-Modelle | 471 |
| 16.1 | Nervenleiter als Koaxial-Kabel mit diffusivem Signaltransport | 471 |
| 16.2 | Die Huxley-Hodgkin-Gleichung und die Ausbreitung aktiver Aktionspotenziale | 474 |
| 16.3 | Zur Beschleunigung der Signalfortpflanzung erfand die Natur die Myelinhülle | 475 |
| 16.4 | Das Fitzhugh-Nagumo-Modell der Nervenerregung | 478 |
| 16.5 | Bezug der Nervenleitung zum van der Pol-Oszillator | 482 |
| 16.6 | Die Nervenfasern als aktives Impuls-Übertragungssystem: ein elektrisches Modell | 484 |
| 16.6.1 | Realisierung des Fitzhugh-Modells durch Tunnelioden | 484 |
| 16.6.2 | Literatur | 488 |

- 17 Biorhythmik durch Synchronisation selbsterregender Oszillatoren** 489
- 17.1 Kontrolle der Herzkontraktion: ein lebenswichtiges Beispiel 490
- 17.2 Abnormale Rhythmen: der Herzblock 492
- 17.3 Zellkulturen als Herz-Modell 494
- 17.4 Zur Theorie der externen Stimulation selbsterregender Oszillatoren:
Herzflimmern als Problem der Phasenstabilisierung 496
- 17.5 Zusammenfassung: Deterministisches Chaos 497
- 17.6 Periodische Erregung und Synchronisation des van der
Pol Generators 498
- 17.7 Literatur 500

- 18 Mikroanatomie und Funktion des Zytoskeletts** 501
- 18.1 Zur Struktur und Biochemie der Bausteine 501
- 18.1.1 Aktin-Filamente sind reversibel polymerisierbare Polymere 502
- 18.1.2 Mikrotubuli als lebende Nano-Röhren 504
- 18.1.3 Die Intermediär-Filamente 507
- 18.2 Der Aktin-Kortex als Vielzweckmaschine: Manipulation der
Struktur der Aktin-Netzwerke in der Zelle 508
- 18.2.1 Pseudopodienbildung: Solitäre Aktin-Polymerisationswellen
treiben die Zellbewegung an 509
- 18.2.2 Filopodien als Fühler und Beutefänger der Zellen 513
- 18.3 Aktin-Bindungsproteine als Regulatoren des Aktin-basierten
Zytoskeletts 514
- 18.4 Molekulares Modell der Pseudopodienbildung durch
„Wanderdünen-Mechanismus“ 519
- 18.5 Molekulare Modelle der Pseudopodienbildung 521
- 18.6 Externe Signale kontrollieren die Aktivität der Aktin-
Bindepoteine über biochemische Schalter 523
- 18.7 Literatur 525
- 18.8 Weiterführende Literatur 526

- 19 Molekulare Linearmotoren der Zellen** 527
- 19.1 Aktin-Polymerisation als Antriebssystem 527
- 19.2 Die Motoren der Myosin-Familie 528
- 19.3 Der molekulare Mechanismus der Krafterzeugung 530
- 19.3.1 Prozessivität und Kinetik der Motoren 532
- 19.4 Mikrotubuli-assoziierte Motoren der Kinesin- und
Dynein-Familien 533
- 19.5 Kraftspektroskopie der Myosin-Motoren mit optischen Pinzetten 535
- 19.5.1 Der Dynein-Motor hat eine Gangschaltung 538
- 19.6 Theorien der Linearmotoren 539
- 19.7 Literatur 541

| | | |
|-----------|---|-----|
| 20 | Der Muskel: Anatomie und Phänomenologie der Funktion | 543 |
| 20.1 | Morphologie des Muskels: der Muskel als Anordnung parallel geschalteter Linearmotoren | 543 |
| 20.2 | Das Querbrücken-Modell der Muskelkontraktion | 545 |
| 20.3 | Thermomechanik der Muskelkontraktion: die Hill-Gleichung | 546 |
| 20.4 | Zur Energieversorgung und Kontrolle der Stimulation der Muskeln | 550 |
| 20.4.1 | Muskeln nutzen verschiedene Quellen von ATP | 550 |
| 20.4.2 | Ca ²⁺ -Impulse triggern die Muskelkontraktion | 551 |
| 20.4.3 | Literatur | 553 |
| 21 | Protonen-getriebene Rotationsmotoren | 555 |
| 21.1 | Mikroanatomie des Rotationsmotors | 557 |
| 21.2 | Phänomenologie des Protonen-getriebenen Motors | 558 |
| 21.2.1 | Experiment zur Aufklärung der Struktur des Motors | 560 |
| 21.2.2 | Experiment zur Messung der Drehmomente | 560 |
| 21.2.3 | Experiment zur Messung des Arbeitsverhältnisses | 562 |
| 21.3 | Molekulare Modelle des bakteriellen Rotationsmotors | 563 |
| 21.4 | Bakterien navigieren durch Analyse der Gradienten der Lockstoffe und besitzen die Fähigkeit zur Adaption (Chemotaxis) | 564 |
| 21.5 | Umschlag der Drehrichtung als Festkörperumwandlung der Flagellenwand | 569 |
| 21.6 | Literatur | 572 |
| 22 | Leben bei kleinen Reynoldszahlen: Krafterzeugung durch Flagellen und Cilien | 573 |
| 22.1 | Die Flagellen und Cilien der Spermien und Einzeller: Analogien der Feinstruktur | 573 |
| 22.2 | Das Gleitmodell der Cilien-Biegung | 574 |
| 22.3 | Die Bewegungsmoden der Flagellen und Cilien bestimmen die Funktion der Antriebselemente | 575 |
| 22.4 | Wie Bakterien und Spermien sich durchs Wasser schrauben und Cilien ihre Bewegung koordinieren | 578 |
| 22.4.1 | Was synchronisierte Schlagbewegungen der Cilien bewegen können | 580 |
| 22.4.2 | Literatur | 582 |
| 23 | Makromoleküle des extrazellulären Raums | 583 |
| 23.1 | Gewebe als Verbundmaterial aus Zellen und Makromolekülen | 583 |
| 23.2 | Zellulose als Schutzhülle der Pflanzenzellen | 586 |
| 23.3 | Der Glaskörper des Auges als lebenswichtiges Beispiel einer Gel-Sol-Koexistenz | 587 |
| 23.4 | Das Zytoskelet als Stabilisator lateraler Verbindungen zwischen Epithelzellen oder Endothelzellen | 588 |
| 23.5 | Literatur | 590 |

- 24 Physik flexibler Makromoleküle: vom Einzelmolekül zur Lösung 591**
- 24.1 Von Gaußschen Kette zu wurmartigen Polymeren oder von universellen zu spezifischen Eigenschaften 592
 - 24.2 Das Flory-Modell des ausgeschlossenen Volumens (self-avoiding-walk-Modell) 595
 - 24.3 Persistenzlänge als Maß der Kettensteifigkeit semiflexibler Polymere 597
 - 24.4 Charakterisierung der Struktur makromolekularer Lösungen 598
 - 24.5 Eine kurze Bemerkung zu nematisch flüssigkristallinen Zuständen steifer Stäbchen 600
 - 24.6 Thermodynamik makromolekularer Lösungen und Polyelektrolyte 601
 - 24.7 Phasentrennung in Polymerlösungen 604
 - 24.8 Besonderheiten makromolekularer Lösungen und Anwendungen in Natur und Technik 606
 - 24.8.1 Der osmotische Druck und der Dampfdruck 606
 - 24.9 Modifikation der Skalengesetze und Eigenschaften durch Aufladung der Makromoleküle: die Ladungskondensation 608
 - 24.10 Der elektro-osmotische Zusatzdruck von geladenen Polymeren 609
 - 24.11 Der elektrostatische Beitrag zum Virialkoeffizienten geladener Makromoleküle 611
 - 24.12 Häufig benutzte Bezeichnungen des Kapitels 24 611
 - 24.13 Literatur 612
 - 24.14 Weiterführende Literatur 612
- 25 Molekulare Dynamik und Elastizität semiflexibler Filamente 613**
- 25.1 Einzelfilamentdynamik und Elastizität semiflexibler Filamente 614
 - 25.2 Messung der Biegesteifigkeit, der Rauigkeit und der Verhedderungslänge semiflexibler Filamente 615
 - 25.3 Die anisotrope Federkonstante semiflexibler Filamente 617
 - 25.4 Relaxationszeiten der thermischen Anregungen 618
 - 25.5 Zusammenfassung 619
 - 25.6 Literatur 620
- 26 Viskoelastizität homogener Netzwerke und Gele 621**
- 26.1 Das Prinzip der Viskoelastizität und was wir daraus lernen können 621
 - 26.1.1 Kontinuumsmechanische Konzepte und Methoden der Rheometrie 623
 - 26.1.2 Grundlagen der Relaxationsexperimente 624
 - 26.1.3 Grundlagen der Impedanzspektroskopie 626
 - 26.2 Konzepte und Methoden der Nanorheometrie 628
 - 26.3 Viskoelastische Impedanz verschlaufter und schwach verknoteter Netzwerke des Aktins 630
 - 26.4 Zusammenfassung 633

| | | |
|-----------|---|------------|
| 26.5 | Literatur | 634 |
| 26.6 | Weiterführende Literatur | 634 |
| 27 | Physik und Funktion der Gele: Zustände zwischen Festkörper und Flüssigkeit | 635 |
| 27.1 | Die Elastizität homogener Gele gleicht der Gummi-Elastizität idealer Netzwerke | 636 |
| 27.2 | Die Gummi-Elastizität verknotteter semiflexibler Netzwerke | 637 |
| 27.3 | Kontrolle der Filamentsteifigkeit durch Bündelbildung | 639 |
| 27.4 | Gelbildung als Perkulationsprozess | 640 |
| 27.5 | Perkulationsübergänge des Aktin-Netzwerks | 642 |
| 27.6 | Nichtlineares mechanisches Verhalten und Grenzen der Stabilität der Aktin-Gele | 644 |
| 27.7 | Selbstorganisation des Zytoskeletts in Riesenvesikel – auf dem Weg zu mechanischen Zellmodellen | 645 |
| 27.8 | Stabilisierung der Pflanzen und Bäume durch Fasersysteme | 646 |
| 27.9 | Literatur | 648 |
| 28 | Zellen als Mechanosensoren | 649 |
| 28.1 | Das Endothelium als semipermeable Barriere und Mechanosensor | 650 |
| 28.2 | Hormon-induzierte Reorganisation des Aktin-Kortexes und Kontraktion der Zellen | 653 |
| 28.3 | Generische Mechanismen der Zytoskelett-Reorganisation durch intrazelluläre Signale | 654 |
| 28.3.1 | Die Aktivierung der glatten Muskulatur folgt demselben Schema | 657 |
| 28.4 | Spannungssensoren kontrollieren die Adhäsionsstärke der Endothelzellen | 657 |
| 28.4.1 | Warum benutzen Zellen verschieden schnelle Signalwege? | 660 |
| 28.5 | Zusammenfassung | 660 |
| 28.6 | Literatur | 661 |
| 29 | Mikromechanik der Zelle | 663 |
| 29.1 | Mikromechanische Methoden zur Kartierung von Deformations- oder Kraftfeldern | 663 |
| 29.1.1 | Methode der Kraftfeld-Kartierung | 664 |
| 29.2 | Messung der Zell-Substrat-Wechselwirkung durch Kraftfeld-Mikroskopie | 667 |
| 29.3 | Globale mechanische Stabilisierung der Zellen: ein Epilog | 671 |
| 29.4 | Literatur | 674 |
| | Photosynthese | 677 |
| 30 | Primärprozesse der Photosynthese | 679 |
| 30.1 | Bemerkungen zur Evolution der Photosynthese und Bioenergetik | 680 |

- 30.2 Die zwei Prozesse der Photosynthese der Pflanzen und die Rolle der Elektronen-Zwischenspeicher 681
- 30.2.1 Die Dunkelreaktionen 683
- 30.2.2 Elektronen-Zwischenspeicher sorgen für die Stöchiometrie der photochemischen Reaktionen 683
- 30.3 Die molekulare Architektur des Photosyntheseapparats der Pflanzen und Algen 685
- 30.4 Das bakterielle Reaktionszentrum: eine zyklisch arbeitende, ATP produzierende Maschine 687
- 30.4.1 Optimierung des Lichteinfangs durch Lichtsammler-Komplexe 688
- 30.4.2 Phänomenologie und Dynamik der Ladungstrennung in photosynthetischen Bakterien 689
- 30.4.3 Photobleich-Experimente als Werkzeuge zum Nachweis der Spezies und der Kinetik der Elementarschritte der Elektronentransfer-Kette 693
- 30.5 Aufklärung der Dynamik der Ladungsdelokalisierung mittels Femtosekunden-Spektroskopie 693
- 30.6 Simultane Bildung von Protonen-Gradienten und Wasserspaltung in Pflanzen und Algen: Ein Beweis der chemo-osmotischen-Hypothese 694
- 30.7 Experimentelle Beweise der Parallelschaltung der Photosysteme und des sukzessiven Elektronentransfers von Wasser auf P680 696
- 30.7.1 Messung der Fluoreszenz-Quantenausbeute des Protonen-Transfers 696
- 30.7.2 Nachweis der Serienschaltung der Reaktionszentren mit molekularen Voltmetern 696
- 30.7.3 Der sukzessive Elektronen-Transfer auf dem Weg zur Wasserspaltung 698
- 30.7.4 Ein einfacher Beweis des chemo-osmotischen Paradigmas 699
- 30.8 Die duale Rolle der F_1F_0 -ATPase als ATP- Synthesemaschine und Rotationsmotor 700
- 30.8.1 Ein Modell des Rotationsmotors 702
- 30.8.2 Zwei elegante Experimente 703
- 30.9 Die oxidative Phosphorylierung (Atmungskette) von der Nahrung zu NADH 704
- 30.10 Die oxidative Phosphorylierung (Atmungskette): Die Elektronentransfer-Kette der Mitochondrien 705
- 30.11 Literatur 707

- 31 Physikalische Grundlagen photobiologischer Prozesse 709**
- 31.1 Die elektronischen Zustände von π -Elektronensystemen 710
- 31.2 Quantenmechanische Grundlagen der Photophysik organischer π -Elektronensysteme 712
- 31.3 Das Molekülorbital- oder Freie-Elektronengas-Modell 714
- 31.3.1 Energiezustände linear und zyklisch konjugierter Moleküle 714

| | | |
|--------|---|-----|
| 31.3.2 | Singulett- und Triplettzustände | 717 |
| 31.4 | Photophysik angeregter Moleküle | 720 |
| 31.4.1 | Absorption und Emission des Lichts | 720 |
| 31.4.2 | Schwingungen bestimmen die Feinstruktur der Spektren: das Franck-Condon-Prinzip | 723 |
| 31.4.3 | Das Jablonski-Termschema der π -Elektronensysteme | 727 |
| 31.4.4 | Physikalische und chemische Reaktionen angeregter Moleküle | 728 |
| 31.4.5 | Konkurrenz zwischen radiativen und strahlungslosen Übergängen | 730 |
| 31.4.6 | Messung der lichtinduzierten Membranpotenziale mittels Stark-Effekt (molekulare Voltmeter) | 733 |
| 31.4.7 | Photophysik der Grün fluoreszierenden Proteine | 734 |
| 31.5 | Bandenverschiebung durch Komplex-Bildung: die Rotverschiebung des speziellen Paares | 737 |
| 31.5.1 | Bemerkung zur Rolle der Austausch-Wechselwirkung | 739 |
| 31.6 | Zur Energiewanderung im Photosyntheseapparat | 739 |
| 31.6.1 | Der Förster-Mechanismus im klassischen Bild | 740 |
| 31.6.2 | Messung des Energietransfers: ein klassisches Experiment | 744 |
| 31.6.3 | Der Austauschmechanismus | 745 |
| 31.7 | Wege und Kinetik des Elektronen-Transfers in bakteriellen Reaktionszentren | 746 |
| 31.8 | Zusammenfassung | 751 |
| 31.9 | Die Richtungscharakteristik der Atomorbitale durch Hydridisierung | 753 |
| 31.10 | Literatur | 754 |
| 31.11 | Allgemeine Literatur | 755 |

Biologische Membranen 757

| | | |
|-----------|---|-----|
| 32 | Anatomie und Physiologie des Hörsinns | 759 |
| 32.1 | Stationen der akustischen Informationsverarbeitung | 759 |
| 32.1.1 | Das Mittelohr als Impedanzwandler | 759 |
| 32.1.2 | Die Ohrmuschel als erstes Element der Informations- verarbeitung | 761 |
| 32.1.3 | Das Ohr ist ein aktiver Schallsender | 762 |
| 32.2 | Struktur und Funktion des Innenohres | 763 |
| 32.3 | Zur neuronalen Organisation und Verarbeitung des Hörens | 765 |
| 32.4 | Über den dynamischen Bereich und die Frequenzcharakteristik des Hörsinns | 766 |
| 32.5 | Optimierung des Hörsinns: Resonanzüberhöhung und zweite Filterung | 768 |
| 32.6 | Zusammenfassung | 772 |
| 32.7 | Literatur | 772 |

- 33 Mechanik und Hydrodynamik der Cochlea-Erregung:
das Békésy-Wanderwellen-Modell 773**
- 33.1 Die Experimente von George von Békésy und der Weg zur
Wanderwellen-Hypothese 773
 - 33.2 Zur Theorie der Wanderwellen-Ausbreitung in der Cochlea 775
 - 33.3 Zusammenfassung: Fledermäuse können mit den Ohren sehen 779
 - 33.4 Literatur 780
- 34 Haarzellen als akusto-elektrische Signaltransformatoren 781**
- 34.1 Haarzellen als nichtlineare Verstärker der mechanischen
Basilarmembran-Schwingungen 781
 - 34.1.1 Modell des molekularen Motors der OHZ als piezoelektrischer
Aktuator 786
 - 34.1.2 Die hebelartige Verstärkung der BM-Deformation durch die OHZ 788
 - 34.2 Innere Haarzellen als passive und aktive mechano-elektrische
Transformatoren 790
 - 34.2.1 Zur Mikroanatomie und Funktion der inneren Haarzellen 791
 - 34.2.2 Stereocilien (Stereovili) sind dynamische Strukturen erstaunlicher
Komplexität 792
 - 34.3 Mikroviskoelastische Experimente entlarven Stereovili als
frequenzselektive nichtlineare Verstärker und aktive mechanische
Oszillatoren 793
 - 34.3.1 Modell der aktiven Bewegung der inneren Haarzellen 798
 - 34.4 Innere Haarzellen besitzen die Fähigkeit zur biphasischen Adaption
der Empfindlichkeit 799
 - 34.4.1 Zwei molekulare Modelle der Adaption 800
 - 34.5 Wie die Natur den Hörsinn vor Rauschen durch den Blutstrom
schützt 802
 - 34.6 Zusammenfassung 803
 - 34.7 Literatur 804
- Viren und DNA 807**
- 35 Physik der Viren 809**
- 35.1 Über die Biologie von Viren 810
 - 35.2 Bildung kristalliner Schalen aus asymmetrischen Bausteinen: das
Konzept der Quasiäquivalenz 814
 - 35.3 Die Elastizität der 2D-Proteinkristalle bestimmt die Formenvielfalt
und Stabilität der Viren-Capside 818
 - 35.3.1 Zur Energetik der Selbstorganisation der Capside 824
 - 35.3.2 Zusammenfassung 825
 - 35.3.3 Literatur 826

| | | |
|-----------|--|------------|
| 36 | Die Physik der Selbstorganisation und Verarbeitung des Genoms | 827 |
| 36.1 | Die molekularen Organisationsformen des Genoms in Viren und Eukaryonten | 829 |
| 36.1.1 | Nukleosomen als Speicherform der genetischen Information | 830 |
| 36.2 | Mechanische und elektrostatische Basis der DNA-Verarbeitung | 831 |
| 36.2.1 | Die topologischen Verwicklungen und die Topoisomerie der DNA | 832 |
| 36.2.2 | Elektrostatik und Thermodynamik der DNA-Kondensation | 836 |
| 36.2.3 | Attraktion gleichnamig geladener Stäbchen (elektrisch induzierte DNA-Kondensation) | 838 |
| 36.2.4 | Attraktion geladener Makromoleküle durch Ladungsdelokalisation (Verarmungskräfte) | 839 |
| 36.2.5 | Die elektrische Umladung der Komplexe verhindert die Assoziation | 840 |
| 36.2.6 | Thermische Fluktuationen lockern die DNA-Histon-Bindung | 841 |
| 36.3 | Die Regulation der Genexpression in Prokaryonten | 842 |
| 36.4 | Die DNA-Kondensation in Bakteriophagen erfordert Megapascal-Drucke | 847 |
| 36.5 | Replikation und Translation: eine Zusammenfassung | 850 |
| 36.6 | Polymerasen als molekulare Motoren vermitteln die Transkription | 852 |
| 36.7 | Besonderheiten der Regulation der Genexpression in Eukaryonten | 853 |
| 36.8 | Literatur | 856 |
| 37 | Methoden der Biophysik | 859 |
| 37.1 | Wie beobachtet man die Feinstruktur von Zellen? | 859 |
| 37.2 | Die Abbesche Theorie der Mikroskopie | 861 |
| 37.3 | Methoden der optischen Mikroskopie | 864 |
| 37.3.1 | Phasenkontrastmikroskopie | 865 |
| 37.3.2 | Die Differenzial-Interferenz-Kontrastmikroskopie (DIK) | 867 |
| 37.3.3 | Die Reflektions-Interferenz-Kontrastmikroskopie (RIKM) | 869 |
| 37.3.4 | Das konfokale Raster-Mikroskop | 870 |
| 37.3.5 | Nano-Fluoreszenzmikroskopie | 871 |
| 37.4 | Untersuchung intrazellulärer biochemischer Prozesse durch die Auto-Radiografie | 873 |
| 37.5 | Die Ultrazentrifuge: eine hydrodynamische Methode zur Isolation und Charakterisierung biologischer Makromoleküle | 874 |
| 37.5.1 | Zwei Methoden der analytischen Ultrazentrifugation | 874 |
| 37.5.2 | Die Sedimentations- und Dichtegradientenmethode | 876 |
| 37.5.3 | Die dynamische Sedimentationsmethode | 879 |
| 37.5.4 | Zur Beobachtung der Konzentrationsverteilung | 881 |
| 37.6 | Grundbegriffe der Hydrodynamik | 882 |
| 37.7 | Die Fickschen Gesetze der Diffusion | 884 |
| 37.8 | Literatur | 886 |

Anhang 887

38 **Übungsaufgaben** 889

38.1 **Literatur** 923

Glossar 925

Stichwortverzeichnis 947