

ORIGINS

Aus Molekülen werden Zellen

Aus der Reihe **FIDS!** - **Forschung in die Schule!**
Fakultät für Physik der LMU München

Zusammenarbeit von:
Dr. Pascal Eitner und Prof. Dr. Juan Gaviria

Dr. Cecilia Scorza
Kordinatorin



Materialien

Wissenschaftliche Hintergründe

Aktivitäten und Aufgaben

Anwendungen in der aktuellen Forschung

Zielsetzung

Alle auf der Erde lebenden Organismen teilen eine gemeinsame Biochemie, gleiche Mechanismen der Informationsspeicherung und -vererbung, die Biomoleküle RNA, DNA und Proteine, Kofaktoren und die Energiewährung ATP. Sie sind alle aus Zellen aufgebaut, enthalten Wasser als Lösungsmittel und teilen eine Handvoll zentraler Stoffwechselwege miteinander, deren Reaktionen von Proteinen gemeinsamer Abstammung katalysiert werden.

In diesem Modul wollen wir lernen, spezifische Beispiele grundlegender biologischer Prozesse und Merkmale zu beschreiben, die innerhalb einer Domäne des Lebens – also einer großen Verwandtschaftsgruppe – geteilt werden. Wir erkennen das Konzept der gemeinsamen Abstammung, das die Gemeinsamkeiten der biologischen Abläufe in verschiedenen Lebewesen erklärt.

So können wir die Wechselwirkungen zwischen lebenden Systemen und ihrer Umgebung beschreiben, die den Fluss von Materie und Energie beeinflussen.

Inhaltsverzeichnis

Zielsetzung.....	Fehler! Textmarke nicht definiert.
5.1 Die Kennzeichen des Lebens	4
5.2 Die Zelle beginnt zu leben	5
5.3 ATP als Energiewährung	7
5.4 Der genetische Code entfaltet sich	8
5.5 Sauerstoff wird zur weltweiten Bedrohung	10
Aktivitäten	11
Aktivität 1– Energie im ATP-Modell	11
Aktivität 2– Photosynthese	112
Teil I: Beobachtung der zellulären Photosynthese	133
Teil II: Beobachtung der Pflanzenatmung	144
Anhang 1:.....	16
Anhang 2:.....	17
Literaturquellen.....	18
Bildnachweis.....	18

5.1 Die Kennzeichen des Lebens



Abb. 1: Elektrische Entladungen an einem lebenden Blatt. (Foto: wikipedia)

Jeder von uns kann intuitiv belebte von unbelebten Objekten unterscheiden – trotzdem ist die Frage nach dem Wesen des Lebens erst spät gelöst worden. Die Magie des Lebendigen scheint zunächst schwer greifbar zu sein. Warum lebt ein Baum, aber ein Stück nasse Holzkohle nicht? Am Material scheint es ja nicht unbedingt zu liegen. Es verwundert nicht, dass Menschen früher an eine immaterielle „Lebenskraft“ (*Vis vitalis*, Abbildung 1) glaubten, die die Objekte beseelte und dafür sorgte, dass die Materie organisch wurde, also eine Eigenschaft annahm, die nur für lebende Materie gelten sollte. Für frühe Kulturen war die Natur viel stärker von dieser Lebenskraft durchdrungen, als wir aufgeklärten Menschen das heute empfinden. Aber selbst in modernen Sciencefiction-Märchen wird diese Lebenskraft beschworen („Möge die Macht mit uns sein“).

Im 19. Jahrhundert wurde die Existenz einer Lebenskraft schrittweise widerlegt. Der deutsche Chemiker Friedrich Wöhler (Abbildung 2, links) zeigte 1828, dass sich ein Bestandteil von Lebewesen aus einer unbelebten Vorstufe herstellen ließ. Durch Erhitzen des anorganischen Salzes Ammoniumcyanat entstand auf diese Weise Harnstoff – ganz ohne Lebenskraft. 1860 veränderte der französische Mikrobiologe Louis Pasteur (Abbildung 2, rechts) ein Rezept zur Spontanzeugung von Schimmelpilzen. Dazu sollte man Zuckerwasser mit Hefe einige Tage offen stehen lassen, bis sich aus den Bestandteilen der Lösung dank Lebenskraft einfache Organismen wie Schimmelpilze gebildet hatten. Pasteur wiederholte das Experiment, kochte die Lösung aber zuvor und schloss sie anschließend luftdicht ab. Offensichtlich ließ sich die Lebenskraft mit diesen einfachen Mitteln austricksen, denn es bildeten sich keine Schimmelpilze. Heute wissen wir, dass Überdauerungsformen der Pilze – sogenannte Sporen – in der Luft allgegenwärtig sind und die Versuchsansätze zur Spontanzeugung kontaminiert haben. Pasteurs und weitere Versuche zeigten, dass keine Lebenskraft existierte. Wie aber konnte man das Phänomen Leben dann erklären?



Abb. 2: Wöhler (links) und Pasteur (rechts) widerlegten die Lebenskraft (Fotos: wikipedia).

Heute definieren wir das Leben über fünf Eigenschaften, die alle gleichzeitig erfüllt sein müssen.

- Belebte Objekte ...
- 1) ... reagieren auf ihre Umwelt (Reizbarkeit)
 - 2) ... wachsen und vermehren sich (Fortpflanzung)
 - 3) ... speichern und vererben Information (Vererbung)
 - 4) ... verändern Stoffe chemisch (Stoffwechsel)
 - 5) ... bestehen aus Eiweiß und Nukleinsäuren (Biomoleküle)

Wenn wir uns diese Kriterien anschauen, können wir verstehen, warum für viele Wissenschaftler Viren keine Lebewesen sind: Bei ihnen lässt sich kein eigener Stoffwechsel nachweisen. Auf der anderen Seite finden sich viele Kennzeichen des Lebens auch bei unbelebten Objekten. So lässt sich bei einer Kerze Stoffwechsel nachweisen, weil das Kerzenwachs in Wasser und Kohlenstoffdioxid umgewandelt wird. Reizbarkeit ist ebenfalls vorhanden, da die Flamme den Luftzug spürt. Aber eine Kerze pflanzt sich nicht fort, und sie gibt auch keine Information an andere Kerzen weiter. Bei der Betrachtung des fünften Kriteriums – das Vorhandensein der Biomoleküle – zeigt

sich aber noch eine ganze andere Problematik dieses subjektiven Lebensbegriffes. Er gilt nur für Leben auf der Basis von Kohlenstoffverbindungen wie es hier auf der Erde existiert. Die ersten Zellen auf der Erde dürften bereits alle fünf genannten Kriterien erfüllt haben, auch wenn sie noch sehr einfach aufgebaut waren.

Tierische Elektrizität

1780 entdeckte der italienische Naturforscher Luigi Galvani (Abbildung 3), dass sich durch elektrische Stimulierung von Froschschenkelnerven eine Zuckung der Muskulatur hervorriefen ließ, obwohl der Frosch schon nicht mehr lebte. Demnach musste Elektrizität ein natürlicher Teil des Frosches gewesen sein. Das Phänomen wurde als tierische Elektrizität bekannt und inspirierte auch Mary Shelleys Roman „Frankenstein“, in dem eine Leiche durch Blitzschlag wiederbelebt wird.

Heute weiß man, dass alle lebenden Zellen elektrische Ströme erzeugen: Ständig werden Ladungen (meist Na^+ , K^+ - oder Ca^{2+} -Ionen) über die Zellmembran transportiert. Die dadurch entstehenden Konzentrationsunterschiede erzeugen eine elektromotorische Kraft, die sich die Zellen zunutze machen, um andere Transport- oder Syntheseprozesse anzutreiben (zum Beispiel Protonentransport und ATP-Erzeugung). Dementsprechend verschwindet die „tierische Elektrizität“ erst mit dem Tod des Organismus. Sie lässt sich aber nicht wieder reaktivieren wie die Forscher anfangs glaubten.

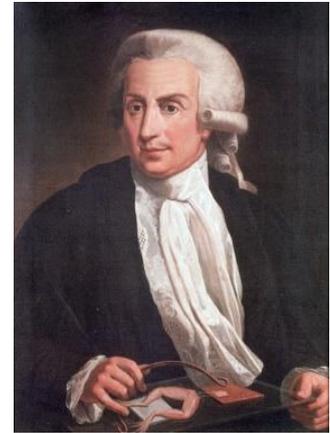


Abb. 3: Luigi Galvani (Gemälde: Künstler unbekannt).

5.2 Die Zelle beginnt zu leben

Wann aus autonomen Stoffwechselprozessen in kleinen Reaktionsräumen die ersten lebenden Zellen entstanden sind, lässt sich nicht genau rekonstruieren, da aus dieser Zeit keine Fossilbelege überliefert sind. Die ältesten Spuren von Lebewesen sind etwa 3,5 Milliarden Jahre alt. Ein Stoffwechsel mit Biomolekülen muss damals schon vorhanden gewesen sein. Auch eine einfache Form der Informationsspeicherung und Vermehrung muss es schon gegeben haben (siehe RNA-Welt). Die ersten Zellen mögen zwar nur einfach aufgebaut gewesen sein, aber im Wesentlichen gibt es sie auch heute noch: Man

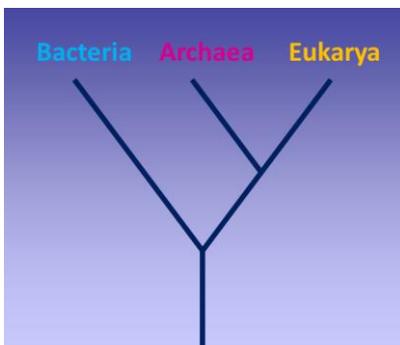


Abb. 4: Die drei Domänen des Lebens. (Grafik: P. Eitner, nach Woese)

nennt sie Prokaryonten. Dazu gehören zwei Gruppen – die Bakterien und die Archaeen –, die dadurch charakterisiert sind, dass ihr Erbgut nicht in einem Zellkern eingeschlossen ist, sondern frei im Zellsaft vorliegt. Äußerlich sind sich diese zwei Gruppen sehr ähnlich, aber in ihrer inneren Struktur, Genetik und Biochemie weisen sie große Unterschiede auf. Sie unterscheiden sich sogar stärker voneinander als Pflanzen und Tiere. Deshalb werden Bakterien und Archaeen heute als zwei Domänen des Lebens allen anderen Lebewesen – den Eukaryonten – gegenübergestellt (Abbildung 4). Ob Bakterien und Archaeen nacheinander oder gleichzeitig auftraten, lässt sich bislang nicht entscheiden. Aber durch den Vergleich des

Erbgutes vieler Arten von Prokaryonten kann man erschließen, wie die ersten Zellen aussahen und über welche Eigenschaften sie in dieser Zeit schon verfügten.

Bakterien und Archaeen (Abbildung 5) sind Einzeller. Sie kommen beinahe überall vor, wo es auch Wasser gibt. Dazu zählen so extreme Lebensräume wie die Erdkruste, Gletscherränder, heiße Quellen, Salzseen, Tiefseeböden und die Magenschleimhaut. Einige Arten ertragen Eiskälte, kochende Hitze, extreme Salz- und Säurekonzentrationen, enormen Druck und viele andere lebensfeindliche Bedingungen. Ihr flüssiger Zellinhalt ist von einer Zellmembran aus Fettmolekülen umgeben, in die Eiweiße eingelagert sind. Außerhalb der Zellmembran findet man eine Zellwand, die sich bei Bakterien aus Murein und bei Archaeen aus Pseudomurein zusammensetzt.

Der Zellinhalt besteht hauptsächlich aus Wasser, in dem Ionen und Biomoleküle gelöst sind. Das Erbgut – die DNA – liegt als geschlossener Ring offen in der Zellflüssigkeit. Große Enzymkomplexe, die als Ribosomen bezeichnet werden, übersetzen die genetische Information in Eiweiße, und durch Mutationen im Erbgut können Eiweißvarianten entstehen, die den Zellen neue Eigenschaften verleihen.

Die ersten Prokaryonten besaßen nur wenige Möglichkeiten, Energie aus chemischen Verbindungen freizusetzen. Zu den ursprünglichsten Prozessen gehören die Methano- und die Acetogenese. Bei ersterem entsteht als Endprodukt Methan (CH_4) und bei letzterem Essigsäure ($\text{CH}_3\text{-COOH}$). Die Nutzung chemischer Energie muss schon zu diesem frühen Zeitpunkt ein stabiles Merkmal bei Bakterien und Archaeen gewesen sein. Auch wenn die Substrate und Produkte des Energiestoffwechsels verschieden waren, nutzen seitdem alle lebenden Zellen dieselbe „Energiewährung“ – das ATP.

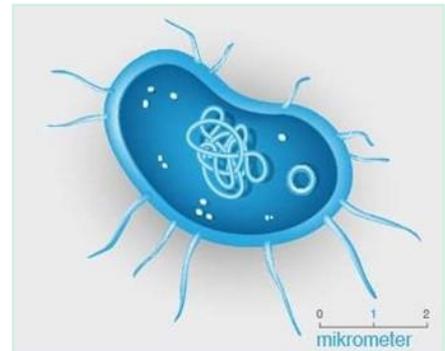


Abb. 5: Eine prokaryontische Zelle ist sehr klein, einfach gebaut und besitzt keinen Zellkern. Man erkennt DNA in der Mitte und Ribosomen am Rand. (Grafik: bzga.de)

Viren

Viren werden von den meisten Wissenschaftlern nicht zu den Lebewesen gezählt, weil sie über keinen eigenen Stoffwechsel verfügen. Über diese Einschätzung wird jedoch in der Wissenschaft noch immer diskutiert [1]. Die Größe von Viren reicht von zehn bis zu einigen hundert Nanometern. Ihre Gestalt kann kugelig, zylinderartig oder sehr komplex sein wie beispielsweise bei den Bakteriophagen (Abbildung 6). Für ihre Vermehrung brauchen Viren immer eine lebende Zelle, die vom Virus so umprogrammiert wird, dass sie neue Viren produziert.

Über die Entstehung der Viren herrscht noch Unklarheit. Eine Hypothese besagt, dass sich die Viren erst nach den ersten Zellen entwickelt haben. Einigen Wissenschaftlern zufolge könnte sich ein Teil des Erbguts jener frühen Zellen selber ausgeschleust und von einer Membran umhüllte Partikel gebildet haben. Einer anderen Hypothese zufolge könnte es sich bei Viren um degenerierte Zellen aus der Frühzeit der Zellentstehung handeln [2, 3]. Seit ihrer Existenz haben sich Viren immer wieder in fremdes Erbgut eingemischt – oft ohne die Wirtszelle zu zerstören. Da auch Viren sich verändern können, stellen sie einen unberechenbaren Evolutionsfaktor dar, der immer wieder für Überraschungen sorgt. Sie sollten deshalb als Treiber der zellulären Evolution und nicht nur als minimalistische genetische Parasiten betrachtet werden.

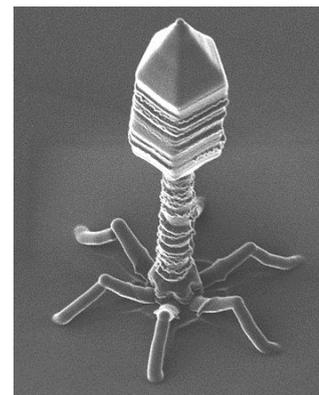
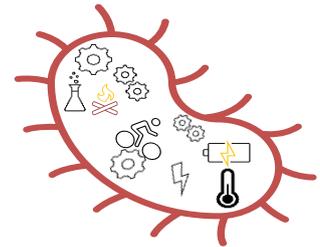


Abb. 6: Ein Bakteriophage (Foto: Magoo0311)

5.3 ATP als Energiewährung

Die Zelle braucht Energie, um ihre Lebensvorgänge (z. B. Stoffwechsel, Reizbarkeit, Vermehrung) aufrechtzuerhalten. Dazu zählen verschiedene Formen von Arbeit:

- a) Mechanische Arbeit (z. B. in Muskelzellen)
- b) Chemische Arbeit (z. B. in Drüsenzellen)
- c) Elektrische Arbeit (z. B. in Nervenzellen)
- d) Thermische Arbeit (z. B. in Leberzellen)



Auf der Angebotsseite gibt es prinzipiell viele energiereiche Verbindungen, die jeweils unterschiedlich viel Energie bereitstellen können (z. B. Phosphate, reduzierte Verbindungen). Auf der Nachfrageseite benötigen zelluläre Prozesse unterschiedlich viel Energie (z. B. besonders viel für Proteinbiosynthese). Beim menschlichen Güterhandel gibt es nicht für jede Ware eine eigene Währung. So halten auch die Zellen nicht für jeden Prozess verschiedene Energieträger vor, weil dies viel zu aufwändig wäre. Um Angebot und Nachfrage im Energiestoffwechsel optimal aufeinander abzustimmen, braucht die Zelle eine einheitliche Energiewährung. Diese muss schnell verfügbar und in kleinen Portionen vorhanden sein – so wie Kleingeld. Außerdem muss die universelle Währung stabil genug sein, um Energie speichern zu können, und sie muss sich nach der Energieabgabe regenerieren lassen wie ein Akku.

Genau diese Aufgaben erfüllt die Verbindung ATP (Adenosin-Tri-Phosphat, Abbildung 7), die in allen lebenden Zellen vorkommt. Zwar gibt es noch andere energiereiche Phosphatverbindungen (z. B. das dem ATP verwandte GTP), aber ATP fungiert als zentrale Energiemühle. Das bedeutet, dass ATP wie

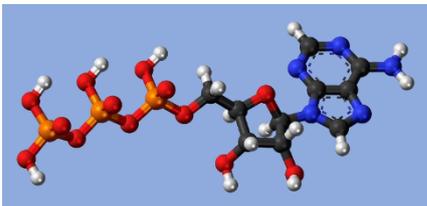


Abb. 7: Räumliche Struktur des ATP-Moleküls. Die energiereichen Phosphate sind links im Bild. (Grafik: Jynto, CCO 1.0)

ein Akkumulator mit Energie beladen werden als auch Energie abgeben kann. Dadurch nimmt ATP Energie aus dem abbauenden Stoffwechsel (Dissimilation) auf und stellt sie für den aufbauenden Stoffwechsel (Assimilation) bereit. Das Molekül ATP enthält ein Adenosin (Adenin + Ribose), an das eine Kette von drei Phosphatmolekülen gebunden ist. Die Bindungen zwischen den einzelnen Phosphaten ist sehr energiereich, und durch die Spaltung dieser Bindungen kann diese sogenannte chemische

Energie freigesetzt werden. Sie beträgt 32,3 kJ/mol bei Abspaltung eines Phosphats und 64,6 kJ/mol bei Abspaltung eines Diphosphats.

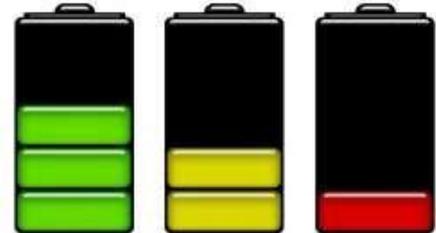


Diese freigesetzte Energie kann bei Bedarf auf Moleküle (z. B. Eiweiße) übertragen werden, damit diese Arbeit verrichten können. Danach muss das ATP wieder regeneriert werden, indem an der ATP-Synthase in den Mitochondrien oder Chloroplasten wieder ein Phosphat auf ADP übertragen wird. Da dieser Vorgang langsam ist, wird bei Tieren ADP in Muskelzellen in den ersten 6 bis 10 Sekunden der Belastung mit Hilfe eines anderen Energiespeichers, Kreatinphosphat, regeneriert. Dabei wird eine Phosphatgruppe von Kreatinphosphat abgespalten und auf ADP übertragen. Der Auf- und Entladezyklus eines ATP-Moleküls lässt sich grob abschätzen: Eine eukaryontische Zelle benötigt etwa 10^7 ATP-Moleküle pro Sekunde. Ein Mensch mit 4×10^{10} Zellen verbraucht am Tag etwa 60-100 kg ATP. Bei einem Gesamtvorrat von 60 g ATP pro Mensch wird ein ATP-Molekül etwa 1-2mal pro Minute regeneriert.

Die Tatsache, dass alle Organismen dieselbe Energiewährung für ihren Stoffwechsel nutzen, ist ein weiteres Indiz für einen gemeinsamen Ursprung des Lebens. Klar ist aber auch, dass ein Organismus nur so groß werden kann, wie er imstande ist, genügend chemische Energie für seine Lebensprozesse zur Verfügung zu stellen.

Woher weiß die Zelle, wieviel Energie sie braucht?

ATP wird nicht einfach auf Vorrat produziert, sondern an den aktuellen Bedarf der Zelle angepasst. So werden unerwünschte Reaktionen im Stoffwechsel vermieden und Ressourcen geschont. Wie kann die Zelle aber den „Füllstand“ ihrer Energie-Akkus feststellen? Und wie kann sie die ATP-Produktion in Mitochondrien bzw. Chloroplasten ankurbeln oder herunterfahren?



In höheren Organismen (Eukaryonten) sind diese Mechanismen stark konserviert, aber auch einfache Zellen (Prokaryonten) verfügen bereits über entsprechende Vorstufen. Zwei Proteine messen den Energiegehalt – also das Verhältnis von ATP zu AMP – und schalten je nach „Ladezustand des Akkus“ energieliefernde Prozesse an oder regulieren energieverbrauchende Prozesse hoch. Das zentrale Sensormolekül heißt AMPK (AMP-aktivierte Proteinkinase). Es wird durch AMP („entladener Akku“) aktiviert und hemmt z. B. die Proteinsynthese oder die Zellteilung, bei denen viel ATP verbraucht wird. So bleibt mehr ATP für unverzichtbare Prozesse übrig. AMPK wirkt entweder direkt durch Phosphorylierung von Enzymen oder Transkriptionsfaktoren oder auch indirekt, indem nachgeschaltete Bestandteile einer Signalkaskade verändert werden.

Bei Eukaryonten findet sich daneben noch ein zweites regulatorisches Molekül, das TOR (Target Of Rapamycin) getauft wurde. Dieses Protein arbeitet als Gegenspieler zu AMPK und wird durch ATP aktiviert. TOR sorgt dann seinerseits dafür, dass der Energiestoffwechsel in den Organellen gebremst wird und das zu viel vorhandene ATP für den aufbauenden Stoffwechsel verwendet, also verbraucht, wird.

5.4 Der genetische Code entfaltet sich

Ein weiterer Hinweis auf einen gemeinsamen Ursprung aller Organismen ist die Tatsache, dass alle Lebewesen die gleichen Mechanismen nutzen, um Information zu speichern und an die nächste Generation weiterzugeben. Die sogenannte Erbinformation liegt als Abfolge von vier organischen Basen vor: Adenin (A), Thymin (T), Guanin (G) und Cytosin (C). Um mit diesen vier Buchstaben die 20 natürlichen Aminosäuren, aus denen Proteine aufgebaut sind, zu kodieren, sind jeweils drei Basen zu einem Codon (kodierende Einheit) zusammengefasst. Daraus ergeben sich rein rechnerisch 64 ($4^3 = 64$) verschiedene Codons, von denen jedes eine bestimmte Aminosäure kodiert (Abbildung 8). Bei der überwiegenden Mehrzahl aller Lebewesen handelt es sich für ein bestimmtes Codon um dieselbe Aminosäure, weshalb

man von einem universellen Code spricht. Da es aber mehr Codons als Aminosäuren gibt, können mehrere Codons die gleiche Aminosäure kodieren. Einen solchen Code bezeichnet man als degeneriert. Wie aber ist dieser universelle Code entstanden? Und wie sind die Ausnahmen von dieser Regel zu deuten?

Francis Crick, der Mitentdecker der DNA-Struktur, hielt den genetischen Code für einen „eingefrorenen Zufall“. Dementsprechend gäbe es keine zwingenden physikalisch-chemischen Gründe dafür, dass ein bestimmtes Codon mit einer bestimmten Aminosäure kombiniert wäre. Später erkannte man aber, dass die Kodierung in Bezug auf Fehlertoleranz optimiert worden ist. Die Funktion von Proteinen kann empfindlich dadurch gestört werden, dass eine falsch eingebaute Aminosäure die räumliche Struktur des Proteins verändert. Um diesen Zusammenhang zu untersuchen, generierten Forscher eine Million Zufallscodes, die mit dem bei Lebewesen verwirklichten Code verglichen wurden: nur hundert der zufälligen Codes waren besser dazu geeignet, stabile Proteine herzustellen als der natürliche. Diese Zahl reduzierte sich sogar noch drastisch – auf 1 zu 1 Million – wenn typische Mutationsmuster und Lesefehler berücksichtigt wurden. Der genetische Code ist also alles andere als zufällig!

Dieser Befund wird durch weitere Argumente unterstützt. Ein energetischer Erklärungsansatz fokussiert darauf, dass Aminosäuren im Laufe der Bioproteinsynthese zunächst an tRNA gebunden sind. Hier zeigen sich unterschiedliche Bindungspräferenzen, je nachdem, ob die Aminosäuren beispielsweise polare, aliphatische oder aromatische Reste tragen. Die theoretisch besten Paarungen zwischen tRNA und Aminosäure wichen dabei nur unwesentlich von den heute beobachtbaren Kombinationen ab [3], sodass es elementare chemisch-strukturelle Gründe für die heutige Belegung der Codons geben muss.

Dennoch gibt es Ausnahmen zum genetischen Code. Zum einen verwenden nicht alle Lebewesen für eine bestimmte Aminosäure dieselbe Auswahl an Codons, zum anderen wurden vereinzelt Codons umgewidmet. So steht „AUA“ in unseren Mitochondrien anders als im Zellkern nicht für „Isoleucin“, sondern für „Methionin“. Auch die Chloroplasten der Pflanzen verwenden einen genetischen Code mit kleinen Unterschieden. Wie die chemische Analyse von Aminosäuren außerdem gezeigt hat, kamen einige Bausteine – vor allem mit aromatischen Seitenketten – in frühen Proteinen nicht vor (siehe Modul 4.4). Der genetische Code war also nicht von Anfang an so, wie wir ihn heute kennen, sondern wurde vermutlich mehrfach erweitert. Die bestehenden Codons mussten dazu umgewidmet werden, was womöglich über kleine Veränderungen an den Transportmolekülen (tRNA) oder den Belademolekülen der Transporter (Aminoacyl-tRNA-Synthetasen) vonstattenging. Über die Frage, warum das Spektrum an proteinogenen Aminosäuren erweitert wurde, kann heute nur spekuliert werden. Neuere

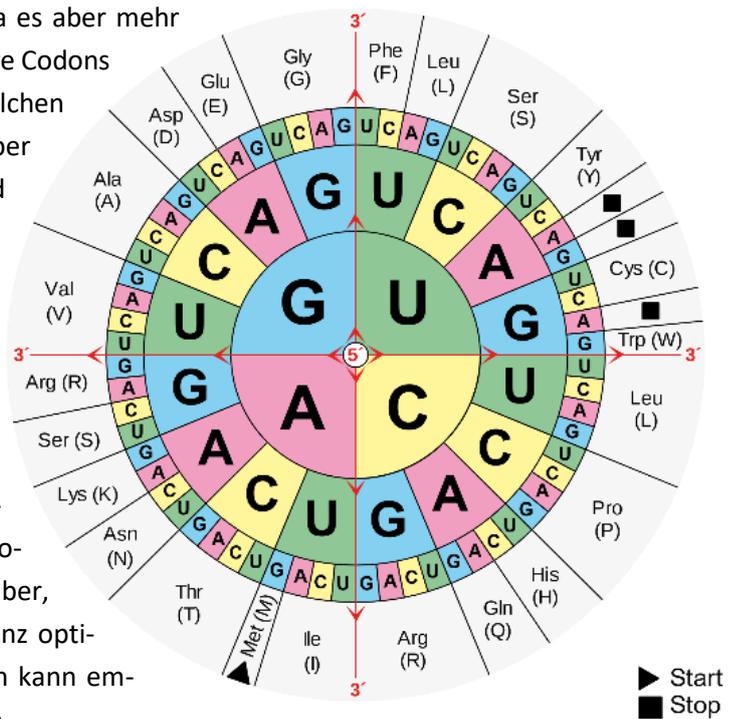


Abb. 8: Eine Darstellung des genetischen Codes (Code-Sonne): In der Abfolge von innen nach außen wird einem Basentriplett der mRNA (gelesen von 5' nach 3') hier eine der zwanzig kanonischen Aminosäuren zugeordnet oder ein Stopcodon markiert. (Grafik: wikipedia)

Forschungen legen jedoch nahe, dass dies mit dem Anstieg des freien Sauerstoffs in der Biosphäre zusammenhing [3, 4]. Sauerstoff bildet sehr reaktive und damit für Biomoleküle schädliche Verbindungen, vor denen aromatische Aminosäuren Schutz bieten können.

5.5 Sauerstoff wird zur weltweiten Bedrohung

Auch wenn es für uns etwas widersinnig klingt: Der Anstieg der Sauerstoffkonzentration in der Atmosphäre stellte das Leben vor etwa 2,4 Milliarden Jahren auf eine harte Probe. Für die damals vorhandenen Zellen war der Luftsauerstoff kein zentraler Bestandteil des Energiestoffwechsels, sondern ein störendes, weil aggressives Molekül. Es ist nach Fluor und Chlor das drittstärkste Oxidationsmittel, korrodiert Metalle und oxidiert sehr viele organische sowie anorganische Verbindungen. Besonders problematisch für die Zelle sind die Sauerstoff-Radikale (O_2^- , mit ungepaartem Elektron!), die den Stoffwechsel an vielen Stellen stören können, indem beispielsweise Enzyme und Redoxsysteme durch Elektronenentzug ihren Ladungszustand verändern und damit ihre Funktion verlieren.

Dass der atmosphärische Sauerstoffgehalt über einen Zeitraum von etwa 50 Millionen Jahren um 2-5 Größenordnungen anstieg, hatte mehrere Gründe. In erster Linie war dies eine Folge der Fotosyntheseleistung vieler Prokaryonten. Einzeller nutzten schon früh das Sonnenlicht, um Protonen über die Membran zu transportieren und mit dem dabei entstehenden Protonengradienten die ATP-Erzeugung zu ermöglichen (siehe Modul 3.1). Eine Gruppe von ihnen, die Cyanobakterien, hat dann diese frühe Form der Fotosynthese weiterentwickelt. Dazu gehörte der Neuerwerb eines Wasser spaltenden Komplexes, der als Abfallprodukt Sauerstoff freisetzte. Der Sauerstoff löste sich zuerst im Wasser der Ozeane und wurde dort durch ebenfalls gelöste organische Stoffe sowie Schwefelwasserstoff und Eisen²⁺-Ionen abgefangen und chemisch gebunden. Aus diesem Grund gelangte zunächst kaum zusätzlicher Sauerstoff in die Atmosphäre. Erst als durch die Fotosynthese mehr Sauerstoff freigesetzt worden war als durch die Oxidation der genannten Moleküle/Ionen verbraucht wurde, stieg der Sauerstoff-Anteil in der Luft an (Abbildung 9).

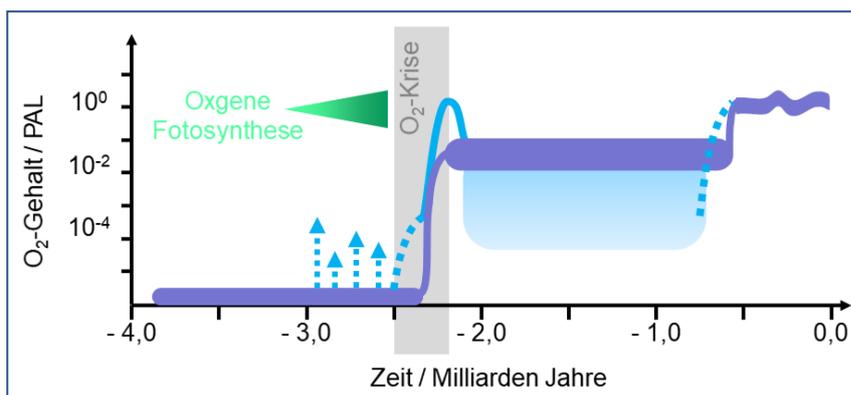


Abb.9: Entwicklung des Sauerstoffgehalts in der Erdatmosphäre im Vergleich zum heutigen Wert (PAL: present atmospheric level). (Grafik: P. Eitner, verändert nach [5])

Schließlich war die Luft voll von dem gefährlichen Oxidationsmittel, das sich zunehmend auch in den oberen Boden- und Wasserschichten wiederfand. In dieser Zeit sind sicherlich viele Einzeller – andere Lebensformen gab es zu der Zeit noch nicht – ausgestorben. Überleben konnten nur diejenigen, die den

Sauerstoff und seine reaktiven Stoffwechselprodukte entgiften konnten. So bildet Sauerstoff unter bestimmten Bedingungen mit Wasser die aggressive Verbindung Wasserstoffperoxid (H_2O_2). Noch heute besitzen fast alle Zellen Enzyme, die genau solche Verbindungen „entschärfen“. So spaltet die Katalase das H_2O_2 in Wasser und Sauerstoff, die Superoxiddismutase fördert die Umwandlung des Superoxid-Anions mit Wasser zu Wasserstoffperoxid und molekularem Sauerstoff ($2 O_2^- + 2 H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$), wonach dann die Katalase den Rest erledigt.

Aber eine viel folgenreichere Entwicklung stand noch aus. Vertreter der Purpurbakterien schafften es, die Oxidationskraft des Sauerstoffs in etwas Nützliches für die Zelle umzumünzen. Bei diesem Prozess dient der Sauerstoff als letzter Elektronenakzeptor in einer Kette von Redoxmolekülen. Durch seine „Zugkraft“ treibt der Sauerstoff den Elektronentransport entlang der Membran als auch den damit verbundenen Protonentransport über die Membran an. Die Rede ist von der Zellatmung, die dank der Oxidationskraft des Sauerstoffs der Zelle ein Vielfaches an Energie aus dem Abbau organischer Moleküle wie Zucker oder Fett liefern kann.

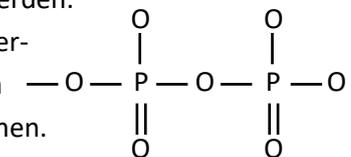
Aktivitäten

Aktivität 1 – Energie im ATP-Modell

Hintergrund

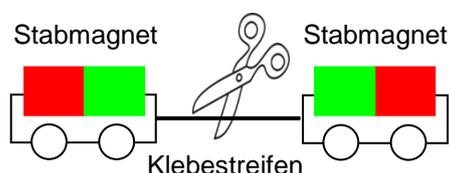
Um zu verstehen, warum ATP ein energiereiches Molekül ist, muss man seinen Aufbau betrachten. Von den drei Bausteinen (Adenin, Ribose und Triphosphat) befindet sich die Energie vor allem in den Phosphaten. Betrachtet man deren Valenzstichformel (siehe unten), erkennt man, dass die Phosphatgruppen nur durch eine Sauerstoffbindung (P-O-P) zusammengehalten werden.

Weil diese Bindung instabil (schwach) ist, kann sie leicht durchtrennt werden, wodurch Energie frei wird. Mit einem einfachen Modell kann man die auftretenden Kräfte und die freiwerdende Energie gut veranschaulichen.



Durchführung

Dazu braucht man zwei kleine Plastikwägelchen gleicher Bauart, die man mit einer kurzen Schnur oder einem Stück Klebestreifen verbindet. Dann befestigt man jeweils einen Stabmagneten auf den Wägelchen (siehe Zeichnung). Die Magnete sollten so ausgerichtet sein, dass sie mit dem jeweils gleichen Pol zueinander zeigen. Jetzt durchtrennt man die Schnur oder den Klebestreifen mit einer Schere.



Aufgaben:

1. Beschreiben Sie was passiert, wenn Sie die Schnur durchgeschnitten haben. Was ist der Grund für diese Reaktion.

Die beiden Wägelchen stoßen sich voneinander ab und rollen auseinander. Bei Magneten gilt, dass sich gleichnamige Pole abstoßen.

- Übertragen Sie die Elemente des Modells auf die Spaltung von ATP und erklären Sie, warum die P-O-P Bindung energiereich ist.

Die beiden Wagelchen stehen fur die Phosphatgruppen. Diese tragen jeweils einen Sauerstoff mit einem ungepaartem Elektron, sodass sich dort eine negative Ladung befindet. Diese negativen Ladungen entsprechen den magnetischen Polen im Modell. Auch fur elektrische Ladungen gilt, dass sich gleichnamige Ladungen abstoen. Die P-O-P Bindung enthalt potenzielle Energie, weil sie die Abstoung der Phosphate nur knapp verhindert.

- Argumentieren Sie, warum man in Bezug auf die Energie ein ATP-Molekul mit einer gespannten Feder vergleichen kann.

So wie beim ATP durch Spaltung einer Phosphatgruppe Energie frei wird, so enthalt auch eine gespannte Feder potenzielle Energie, die sie bei Entspannung wieder abgeben kann.

Aktivitat 2– Photosynthese

Hintergrund

Die Fotosynthese ist eine Reaktion, bei der die Energie des Sonnenlichts in chemische Energie umgewandelt wird. Fast das gesamte Leben auf der Erde beruht auf diesem Prozess, der die Sonnenenergie fur alle Lebewesen nutzbar macht. Die Fotosynthese hat auerdem die Zusammensetzung der Atmosphare verandert und somit zu massiven Anpassungen der Organismen gefuhrt.

In diesem Experiment lasst sich die Fotosyntheserate indirekt bestimmen. Dazu werden aus Blattern kleine Scheiben ausgestanzt, aus denen durch Unterdruck die enthaltene Luft entfernt wird. Bei Belichtung entstehen an den Blattscheiben Sauerstoffblaschen, die ihren Auftrieb verstarken, sodass sie zur Oberflache der Losung aufsteigen. Die Anzahl der aufgestiegenen Blattscheiben ist ein Ma fur den produzierten Sauerstoff und damit fur die Fotosynthese.

Material (Vorbereitung durch die Lehrkraft)

A. Verdunnte Seifenlosung

- Geben Sie etwa zehn Tropfen Spulmittel in ein Becherglas mit 2 l Leitungswasser. Verruhren Sie es sanft, um Schaumbildung zu vermeiden.
- Geben Sie 140 ml der verdunnten Seifenlosung in 10 Kunststoffbecher.
- Kennzeichnen Sie die Becher als "Kontrolllosung". Geben Sie jeder Gruppe einen Becher.

B. Bicarbonatlosung

- Überfuhren Sie 5,0 g Natronpulver (enthalt Bicarbonat) in ein Becherglas oder anderen Behalter mit 2,5 l Leitungswasser. Gut mischen.
- Fugen Sie 500 ml verdunnte Flussigseifenlosung (zuvor hergestellt) hinzu. Gut mischen.
- Geben Sie 140 ml der Seifen-/Bicarbonatlosung in 20 Plastikbecher.
- Beschriften Sie diese Becher mit "CO₂-Losung". Jede Gruppe erhalt zwei Becher.

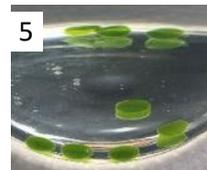
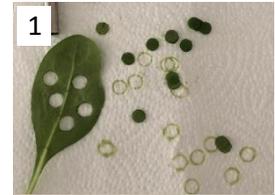
Jede Übungsgruppe sollte vor Beginn des Versuchsablaufs die folgenden Materialien erhalten:

1 Kunststoffbecher mit Kontrolllosung (verdunnte Flussigseife)
2 Kunststoffbecher mit CO ₂ -Losung (verdunnte Seife/Bikarbonat)
Blatter der zu untersuchenden Pflanzen (Spinat, Kopfsalat, Efeu etc.)

Teil I: Beobachtung der zellulären Photosynthese

Durchführung (für Lernende):

1. Beschriften Sie den Plastikbecher, der die vom Praktikumslehrer bereitgestellte Seifenlösung enthält, als "Licht-Kontroll-Lösung". Dies ist der Kontrollbecher.
 2. Beschriften Sie den Plastikbecher, mit der bereitgestellten Seifen-/Bicarbonatlösung, mit "15 cm Licht-CO₂-Lösung". Dies ist Ihr Experimentierbecher.
 3. Bereiten Sie mit dem Locher 10 gleichmäßige Blattscheiben für jeden Test vor. Vermeiden Sie beim Stanzen die Hauptadern der Blätter (Abbildung 1).
 4. Entfernen Sie den Kolben von der Spritze und transferieren Sie vorsichtig die Scheiben von den Blättern in den Spritzenkörper oder Zylinder. Schütteln oder klopfen Sie den Spritzenzylinder leicht auf dem Labortisch, um die Scheiben am Boden (nahe der Öffnung) des Zylinders zu sammeln.
 5. Setzen Sie den Spritzenkolben wieder in den Spritzenzylinder ein. Drücken Sie den Kolben, bis nur noch ein kleines Volumen an Luft und Blattscheiben im Zylinder verbleibt (Abbildung 2). Achten Sie darauf, dass Sie die Blattscheiben nicht beschädigen.
 6. Geben Sie mit der mitgelieferten Pipette ein kleines Volumen Bicarbonatlösung (4-5 ml) in die Spritze. Bewegen oder tippen Sie die Spritze sanft, um die Blattscheiben in der Lösung zu suspendieren.
 7. Legen Sie einen Finger fest über die Öffnung der Spritze und ziehen Sie den Kolben langsam zurück, um ein Vakuum zu erzeugen, und halten Sie ihn 10 Sekunden lang (Abbildung 3).
 8. Schütteln Sie die Blattscheiben unter gleichbleibendem Vakuum, um sie in der Lösung zu suspendieren. Drehen Sie die Spritze in eine vertikale Position und lassen Sie den Kolben langsam zurückfahren, um das Vakuum zu lösen.
 9. Wenn die Scheiben nicht sinken, wiederholen Sie die Schritte 7-8. Dieser Vorgang muss eventuell zwei- oder dreimal wiederholt werden, damit alle Scheiben auf den Boden (nahe der Öffnung) des Spritzenkörpers sinken (Abbildung 4).
 10. Wenn alle Scheiben gesunken sind, entfernen Sie den Kolben aus dem Spritzenzylinder. Schütteln Sie die Scheiben und die Lösung schnell und gießen Sie sie in das Becherglas mit der Aufschrift "15 cm Licht - CO₂-Lösung" (Abbildung 5).
- Wenn die Scheiben an der Seite der Spritze kleben, geben Sie eine kleine Menge Bicarbonat-Lösung in die Spritze. Schütteln Sie die Spritze langsam, um die Scheiben zu lösen, und geben Sie sie in das Becherglas.
11. Wiederholen Sie die Schritte 3 bis 9 für das Becherglas mit der Bezeichnung "Licht-Kontrolllösung". Hierbei muss anstatt der Bicarbonatlösung die verdünnte Seifenlösung verwendet werden.
 12. Stellen Sie die „Licht-Kontrolllösung“ im Abstand von ca. 15 cm unter das Licht und starten Sie die Zeitmessung.
 13. Notieren Sie in Tabelle 1 die Anzahl der Scheiben, die am Ende jeder Minute im Becherglas "Licht-Kontroll-Lösung" schwimmen (Anhang 1).
 14. Notieren Sie in Tabelle 2 die Anzahl der Scheiben, die am Ende jeder Minute in dem Becherglas "15 cm Licht-CO₂-Lösung" schwimmen (Anhang 1).
 15. Setzen Sie die Aufzeichnung fort, bis alle Scheiben schwimmen oder 30 Minuten vergangen sind.



Teil II: Beobachtung der Pflanzenatmung

In Teil II soll untersucht werden, was passiert, wenn die Fotosynthese ausbleibt, aber die Zellatmung weiterläuft. Dazu erhalten die Schüler nur einen Plastikbecher mit Bicarbonat-Seifen-Lösung.

Antwort: *Es bilden sich ebenfalls Gasbläschen (CO₂), sodass auch hier die Blattscheiben aufsteigen.*

Durchführung:

1. Beschriften Sie den vom Praktikumslehrer zur Verfügung gestellten Plastikbecher mit Bicarbonat-Seifen-Lösung als " Licht 30 cm-CO₂-Lösung".
2. (Zum Herstellen der Blattscheiben wiederholen Sie die Schritte 3 bis 10 aus Teil I)
(...)
10. Stellen Sie das Becherglas unter die 30 cm entfernte Leuchte und beginnen Sie mit der Zeitmessung.
11. Erfassen Sie in Tabelle 3 die Anzahl der schwimmenden Scheiben am Ende jeder Minute, bis alle Scheiben schwimmen oder 30 Minuten erreicht sind (Anhang 2).
12. Sobald alle Blattscheiben schwimmen, entfernen Sie das Becherglas von der Lichtquelle und stellen es ins Dunkel. Es ist ratsam, das Becherglas mit einer leeren Schachtel oder einem Stück Alufolie zu überdecken.
13. Erfassen Sie in Tabelle 4, wie viele Scheiben am Ende jeder Minute für die nächsten 15 Minuten noch schweben (Anhang 2).

Aufgaben:

Datenerfassung und -analyse

1. Zeichnen Sie die Diagramme mit den Ergebnissen für jeden der Versuche auf ein Blatt Millimeterpapier. Fügen Sie die Mittelwerte aller Gruppen in das Diagramm ein.
 - a) ET50-Licht ist der Punkt, an dem 50 % der Blattscheiben in der Schwebelage sind (der Mittelwert). Ermitteln Sie den ET50-Licht-Wert für jeden Test (falls zutreffend).
 - b) ET50-Atm(ung) ist der Zeitpunkt, an dem 50 % der Scheiben absinken, nachdem die Blattscheiben auf dunkle Bedingungen umgeschaltet wurden. Bestimmen Sie den ET50-Atm-Wert.
 - c) Bestimmen Sie jeweils die Fotosyntheserate: Da die Atmung sowohl im Licht als auch im Dunkeln stattfindet, ist der Kehrwert der Fotosyntheserate (ET-Fotosyn) die Summe der Kehrwerte von der Rate im Licht (ET50-Licht) plus der Rate der Atmung (ET50-Atm).
$$1/\text{ET50-Fotosyn} = 1/\text{ET50-Licht} + 1/\text{ET50-Atm}$$

Diagramm 1: In diesem Diagramm wurde das Becherglas mit den schwimmenden Scheiben in 15 cm Abstand unter die Lichtquelle gestellt.

Durch Extrapolation der obigen Grafik ergibt sich ein Wert von ET50-Licht von 9,5 (grüner Pfeil). Das bedeutet, dass 50 % der Blattscheiben (oder 10 Blattscheiben) bei 9,5 Minuten schwebten.

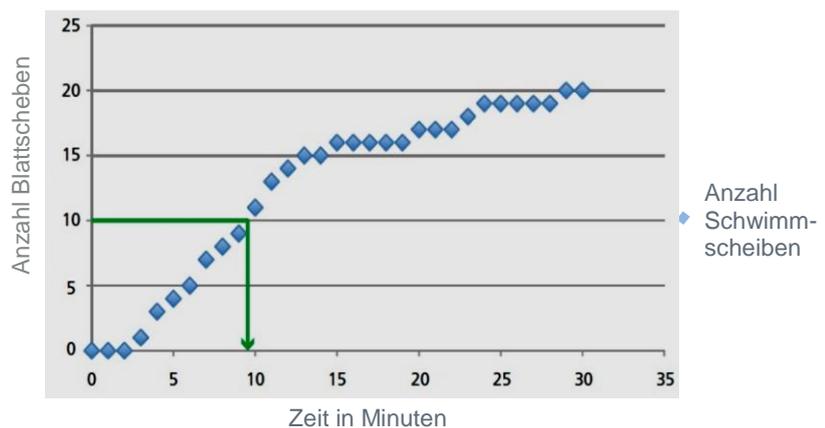
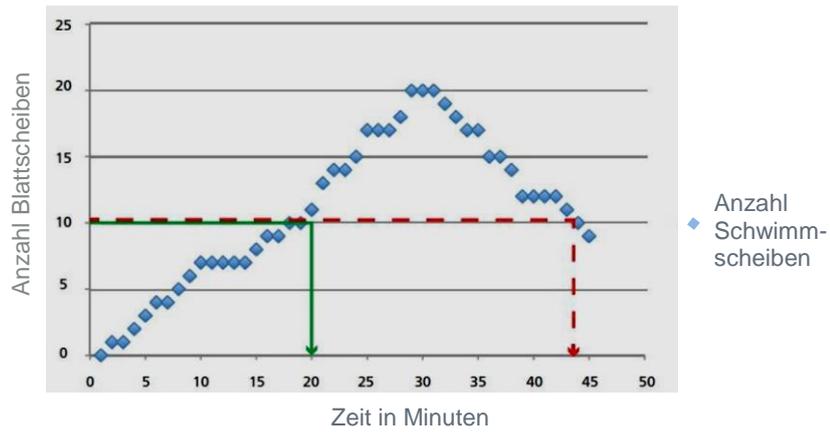


Diagramm 2: In diesem Diagramm wurde das Licht ausgeschaltet, nachdem alle Blattscheiben nach 30 Minuten unter dem Licht geschwommen sind. Das Becherglas mit den Schwimmscheiben wurde in die Dunkelheit gestellt.

Durch Extrapolation des obigen Diagramms ergibt sich ein Wert von ET50-Licht von 20 (grüner Pfeil). Das bedeutet, dass 50 % der Blattscheiben (bzw. 10 Blattscheiben) nach 20 Minuten in der Schwebelage waren. Der extrapolierte Wert für ET50-Atm beträgt $44 - 30 = 14$. Das bedeutet, dass 50 % der Blattscheiben gesunken sind, nachdem die Blattscheiben in dunkle Bedingungen gebracht wurden. Die Fotosyntheserate wird wie folgt berechnet:



Atemfrequenz:

$ET_{50-Atm} = 44 \text{ min} - 30 \text{ min} = 14 \text{ min} \rightarrow 1/ET_{50-Atm} = 1/14 \text{ min} = 0,07 \text{ min}^{-1}$

Rate unter Licht:

$ET_{50-Licht} = 20 \text{ min} \rightarrow 1/ET_{50-Licht} = 1/20 \text{ min} = 0,05 \text{ min}^{-1}$

Rate der Fotosynthese:

$1/ET_{50-Fotosyn} = 1/ET_{50-Licht} + 1/ET_{50-Atm} \rightarrow 1/ET_{50-Fotosyn} = 0,05 \text{ min}^{-1} + 0,07 \text{ min}^{-1} = 0,12 \text{ min}^{-1}$

Geschwindigkeit der Fotosynthese: $1,2 \times 10^{-1} \text{ min}^{-1}$

Aufgaben:

1. Erklären Sie die Rolle des Natriumbicarbonats in diesem Experiment.

Bicarbonat dissoziiert zu CO_2 und H^+ , sodass gelöstes CO_2 für die Fotosynthese zur Verfügung steht.

2. Legen Sie dar, wie sich die Dunkelheit auf die Fotosynthese auswirkt.

Die lichtabhängige Reaktion produziert ATP und Reduktionsäquivalente (NADPH), welche für die CO_2 -Fixierung (Dunkelreaktion) gebraucht werden. Bei Dunkelheit kommt dementsprechend die lichtabhängige Reaktion zum Erliegen, sodass auch kein CO_2 mehr fixiert werden kann. Sauerstoff wird nicht mehr freigesetzt.

3. Erläutern Sie den Einfluss der Lichtintensität auf die Fotosyntheserate.

Prinzipiell steigt die Fotosyntheserate mit zunehmender Lichtintensität, bis ein Maximum erreicht ist. Zunahme und Maximum unterscheiden sich dabei bei Licht- und Schattenpflanzen.

Anhang 1:

Tabelle 1: Licht-Kontrolle-Lösung		Tabelle 2: Licht, 15 cm-CO ₂ -Lösung	
Minute	Anzahl der Schwimmscheiben	Minute	Anzahl der Schwimmscheiben
1		1	
2		2	
3		3	
4		4	
5		5	
6		6	
7		7	
8		8	
9		9	
10		10	
11		11	
12		12	
13		13	
14		14	
15		15	
16		16	
17		17	
18		18	
19		19	
20		20	
21		21	
22		22	
23		23	
24		24	
25		25	
26		26	
27		27	
28		28	
29		29	
30		30	

Anhang 2:

Tabelle 3: Licht, 30 cm-CO₂-Lösung	
Minute	Anzahl der Schwimmscheiben
1	
2	
3	
4	
5	
6	
7	
8	
9	
10	
11	
12	
13	
14	
15	
16	
17	
18	
19	
20	
21	
22	
23	
24	
25	
26	
27	
28	
29	
30	

Tabelle 4: : Dunkel, CO₂-Lösung	
Minute	Anzahl der Schwimmscheiben
1	
2	
3	
4	
5	
6	
7	
8	
9	
10	
11	
12	
13	
14	
15	
16	
17	
18	
19	
20	
21	
22	
23	
24	
25	
26	
27	
28	
29	
30	

Literaturquellen

- [1] Mughal F, Nasir A, Caetano-Anollés G (2020) The origin and evolution of viruses inferred from fold family structure. *Archives of Virology*. Springer. <https://doi.org/10.1007/s00705-020-04724-1>
- [2] Wessner DR (2010) The Origins of Viruses. *Nature Education* 3(9):37
- [3] Yarus M, Widmann JJ, Knight R (2009) RNA–Amino Acid Binding: A Stereochemical Era for the Genetic Code, *J Mol Evol* 69, 406–429.
- [4] Granold M, Hajieva P, Toşa MI, Irimie FD, Moosmann B (2018) Modern diversification of the amino acid repertoire driven by oxygen. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(1), 41–46. <https://doi.org/10.1073/pnas.1717100115>
- [5] Lyons TW, Reinhard CT, Planavsky NJ (2014) The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere, *Nature* 506 (7488) : 307–315. <https://doi.org/10.1038/nature13068>
- [6] Lyons TW, Reinhard CT, Planavsky NJ (2020) Biogeochemical controls on the Redox evolution of earth's oceans and atmosphere. *Elements*, 16(3), 191–196. <https://doi.org/10.2138/gselements.16.3.191>

Bildnachweise

-Titelseite: Gemelos en la cianobacteria *Chroococcus* "Proyecto Agua": Antonio Guillén
CC BY-NC-SA 2.0

-Abb. 6. "bacteriophage" by Magoo0311 ist lizenziert mit CC BY 2.0. Um eine Kopie dieser Lizenz anzuzeigen, besuchen Sie <https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>

-Abb. 7 ATP Molekül, "LY2801653" by Enzymlogic ist lizenziert mit CC BY-SA 2.0. Um eine Kopie dieser Lizenz anzuzeigen, besuchen Sie <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>.

-Abb. 8: Reinhard, C. T., & Planavsky, N. J. (2020). Biogeochemical controls on the Redox evolution of earth's oceans and atmosphere. *Elements*, 16(3), 191–196.
<https://doi.org/10.2138/gselements.16.3.191> CC BY-SA 3.0 DE