

THOMAS J. GOLNIK

SKRIPT

für den Biologieunterricht
der Jahrgangsstufe K II

ERSTER TEIL



Lieber Kollegiat, liebe Kollegiatin, dieses Skript für den Biologieunterricht der Oberstufe soll es Ihnen leichter machen, sich in der großen Fülle der Themen zu orientieren, und Ihnen besonders auch dabei helfen, den Unterricht effizient vor- und nachzubereiten. Die jeweils beigefügten **Standardaufgaben** sollen Ihnen

Übungsmaterial für die unteren Anforderungsbereiche an die Hand geben. Ich hoffe, dass dieses Heft ein nützlicher Begleiter für Sie sein wird und Ihnen dabei helfen kann, im Biologieunterricht maximale Erfolge zu erzielen.

Thomas J. Golnik

Übersicht über den Biologieunterricht der Jahrgangsstufe K II

(= Q 11 des Regelgymnasiums)

B 11.1 Strukturelle und energetische Grundlagen des Lebens		
	Zytologie. Bau, Funktion und Zusammenwirken licht- und elektronenmikroskopisch erkennbarer Zellbestandteile • Biomembran und Transportvorgänge in Zellen • Eu- und Prokaryotenzelle • lichtmikroskopische Untersuchungen	LB 6–31
	Enzymatik. Struktur und Eigenschaften von Proteinen • Rolle der Enzyme im Stoffwechsel, ihre Eigenschaften und Wirkungsweise • Regulation und Hemmung der Enzymaktivität • experimentelle Untersuchungen	LB 32–45
	Stoffwechselbiologie. Grundmuster biochemischer Prozesse • Assimilation: Energiebindung und Stoffaufbau durch Photosynthese • Dissimilation: Energiefreisetzung durch Stoffabbau bei Zellatmung und Gärung	LB 46–73
B 11.2 Genetik und Gentechnik		
	Molekulargenetik. Nucleinsäuren als Speicher der genetischen Information, ihre Replikation (Vervielfältigung) und die Realisierung der genetischen Information im Prozess der Proteinbiosynthese • Ursachen und Folgen von Genmutationen	LB 74–101
	Zytogenetik. Körperzellenbildung durch Zellzyklus und mitotische Zellteilung sowie Keimzellenbildung durch meiotische Zellteilung • Ursachen und Folgen von Genommutationen	LB 102–107
	Klassische und Humangenetik. Die Mendel'schen Regeln der Vererbung und ihre Erweiterungen • Erbgänge beim Menschen: Blutgruppensysteme, Erbkrankheiten, genetische Beratung	LB 108–125
	Gentechnik. Künstliche Neukombination von Erbanlagen mit molekulargenetischen Techniken • Anwendungen der Gentechnik in der Tier- und Pflanzenzucht, Lebensmittel- und Medikamentenherstellung, Kriminalistik, Gendiagnostik und Gentherapie	LB 126–145
B 11.3 Populationsdynamik und Biodiversität		
	Beeinflussung der Entwicklung von Populationen durch Umweltfaktoren • Populationsentwicklung des Menschen • anthropogene Einflüsse auf die Biodiversität und deren Bedeutung	K-III-LB 62–81



1 Lichtmikroskopisches Bild von Tier- und Pflanzenzelle

Gemeinsamkeiten	Tier- und Pflanzenzellen zeigen im Lichtmikroskop einen ähnlichen Bau: Beide besitzen als Grundsubstanz das Zellplasma , in dem ein Zellkern eingebettet ist und das von einer Zellmembran gegenüber dem extrazellulären Raum abgegrenzt wird.
Unterschiede	Pflanzenzellen besitzen in der Mitte der Zelle eine oft sehr große Vakuole und eine nach außen auf die Zellmembran aufgelagerte Zellwand ; außerdem finden sich in Pflanzenzellen, die dem Licht ausgesetzt sind, die grün gefärbten Chloroplasten .
Zellgrößen	Pflanzenzellen (100 µm und mehr) sind, v. a. bewirkt durch die Vakuole, oft deutlich größer als Tierzellen (unter 50 µm). 1 Mikrometer (µm) entspricht 0,001 Millimeter.
Zellkern	Der Zellkern enthält das genetische Material (DNA) mit den Erbinformationen (Gene). Der Bau und die Lebensfunktionen einer Zelle werden direkt und indirekt durch die Gene bewirkt. Somit kann man den Zellkern als „Steuerzentrale“ der Zelle ansehen.
Zellmembran	Die Zellmembran ist ein äußerst dünnes, flexibles Häutchen. Es grenzt die Zelle ab und ermöglicht einen (teilweise kontrollierten) Stoffaustausch zwischen dem extra- und dem intrazellulären Raum.
Zellplasma (Zytoplasma)	Das mehr oder weniger zähflüssige Zellplasma besteht aus Wasser und einem großen Anteil darin gelöster Stoffe. Es bettet die Organellen der Zelle ein, ermöglicht den Stoffaustausch zwischen ihnen und trägt mit seinem Volumen zur Aufrechterhaltung des Zellinnendrucks bei, der die Zelle in ihrer Form stabilisiert.
Vakuole	Die Vakuole ist ein von einer einfachen Membran umgebenes Organell, das mit Zellsaft gefüllt ist; dieser besteht zum größten Teil aus Wasser, in dem verschiedene Stoffe (z. B. Salze, Farb-, Speicher- und Abfallstoffe) gelöst sind. Eine junge Pflanzenzelle besitzt mehrere kleine Vakuolen, die immer mehr Wasser aufnehmen und dadurch größer werden, bis sie aneinanderstoßen und sich zur zentral gelegenen Vakuole der erwachsenen Zelle vereinigen. Durch die Volumenzunahme der Vakuole werden das Zellplasma und die darin eingebetteten Organellen an den Rand der Zelle gedrückt. Die Vakuole spielt somit – neben ihrer Funktion als Stoffspeicher – eine große Rolle beim Wachstum der Zelle und bei der Aufrechterhaltung des Zellinnendrucks.
Zellwand	Die Zellwand besteht zum größten Teil aus dem Polysaccharid Zellulose . Die bei jungen Zellen noch sehr dünne Zellwand wird nach und nach mit immer neuen Schichten Zellulose verstärkt, in die auch weitere Stoffe eingelagert werden. Dadurch wird die Zellwand immer fester und trägt bei erwachsenen Zellen maßgeblich zur hohen Stabilität pflanzlicher Gewebe bei.
Chloroplasten	In die als Chloroplasten bezeichneten Organellen pflanzlicher Zellen ist ein grüner Farbstoff, das Chlorophyll , eingelagert. Mithilfe des Chlorophylls kann in den Chloroplasten die Photosynthese ablaufen. Bei diesem Stoffwechselfvorgang wird aus Wasser und Kohlenstoffdioxid unter Einbindung von Lichtenergie der energiereiche Nährstoff Glucose (Traubenzucker) produziert; als weiteres Produkt entsteht Sauerstoff.
Standardaufgaben	<ol style="list-style-type: none"> a) Beschriften Sie die gekennzeichnete Bestandteile einer Tier- bzw. Pflanzenzelle! b) Fertigen Sie eine beschriftete Skizze einer Tier- bzw. Pflanzenzelle an! c) Vergleichen Sie Tier- und Pflanzenzelle! d) Beschreiben Sie das Wachstum einer Pflanzenzelle! e) Begründen Sie die unterschiedliche Größe typischer Tier- und Pflanzenzellen! f) Begründen Sie den Unterschied in der Stabilität von Tier- und Pflanzenzellen!



2 Die Biomembran

Vorkommen	Sowohl die Zelle als Ganzes als auch die Organellen im Zellinneren sind durch Membranen begrenzt. Zellkern, Chloroplasten und Mitochondrien besitzen sogar zwei Membranen: eine äußere und eine innere. Da sämtliche Membranen bei Lebewesen prinzipiell gleich aufgebaut sind, bezeichnet man sie allesamt als Biomembranen.
Funktionen	Membranen dienen in erster Linie der Kompartimentierung , d. h. der Abgrenzung einzelner Räume mit jeweils spezifischen Bedingungen. Einen solchen Raum nennt man Kompartiment. Biomembranen ermöglichen jedoch auch den Stoffaustausch zwischen dem Außen- und dem Innenraum eines Kompartiments. Darüber hinaus besitzen viele Membranen auch eingelagerte Enzyme, mit deren Hilfe an ihnen Stoffwechselreaktionen ablaufen. Über eingelagerte Rezeptoren für Botenstoffe (z. B. Hormone) und durch den Aufbau elektrischer Potentiale ermöglichen Biomembranen Kommunikationsvorgänge auf zellulärer Ebene. Durch die Einlagerung von Makromolekülen, die zum extrazellulären Raum hin ausgerichtet sind (Antigene), spielen Biomembranen auch bei der Zell-Zell-Erkennung eine wichtige Rolle.
Bau	Der prinzipiell einheitliche Bau aller Biomembranen wird mit dem Flüssig-Mosaik-Modell beschrieben. Nach diesem Modell besteht eine Biomembran aus einer Doppelschicht aus Phospholipiden sowie aus Proteinen , die in die Membran ein- oder ihr aufgelagert sind. Die Zellmembran weist außerdem Ketten von Kohlenhydraten auf.
Phospholipide	Ein Phospholipid-Molekül besitzt einen polaren (und somit hydrophilen) Kopf sowie zwei unpolare (und somit hydrophobe) Schwänze . Im wässrigen Milieu lagern sich Phospholipide daher so zusammen, dass ihre Schwänze möglichst nicht mit dem Wasser in Kontakt kommen (hydrophobe Wechselwirkung). So bilden sich Schichten von Phospholipiden aus, die mehr oder weniger große Bläschen begrenzen. In den meisten Fällen sind sowohl im Innen- als auch im Außenraum eines solchen Bläschens polare Substanzen (v. a. Wasser) enthalten. Daher bildet sich als Begrenzung eine Doppelschicht von Phospholipiden, bei denen jeweils die Köpfe ins polare Milieu beiderseits der Membran ausgerichtet sind, während sich die Schwänze im Inneren der Membran gegenüberliegen. Da die Ausrichtung der Phospholipide und damit die Bildung der Membranen aufgrund der Eigenschaften der Moleküle von selbst erfolgt, also keinen Energieeinsatz erfordert, spricht man hier von self assembly („Selbst-Zusammenbau“).
Membranproteine	Verschiedene Proteinen sind in die Phospholipid-Doppelschicht ein- bzw. ihr aufgelagert. Hier finden sich Transportproteine , die für den kontrollierten Stoffdurchtritt durch Membranen bedeutsam sind, Enzymproteine , an denen Stoffwechselreaktionen in einer festgelegten Reihenfolge ablaufen, sowie Rezeptorproteine , die auf der Außenseite der Zellmembran Stoffe nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip binden und dadurch im intrazellulären Raum Reaktionen auslösen können.
Membrankohlenhydrate	Die nur auf der Außenseite der Zellmembran befindlichen Kohlenhydratketten (Glykokalyx) dienen bei der Zell-Zell-Erkennung als Antigene , die z. B. für die Zusammenlagerung von Zellen zu Geweben und bei der Abwehr körperfremder Zellen durch das Immunsystem bedeutsam sind.
Standardaufgaben	<ol style="list-style-type: none">Nennen Sie drei konkrete Beispiele für Biomembranen!Geben Sie die Funktionen von Biomembranen an!Erläutern Sie den Begriff Kompartimentierung!Beschreiben Sie die Bildung einer Phospholipid-Doppelschicht!Fertigen Sie eine beschriftete Skizze vom Bau der Zellmembran an!Nennen Sie drei Arten von Membranproteinen! Beschreiben Sie jeweils ihren Bau!Erklären Sie den Begriff Flüssig-Mosaik-Modell!



3 Transportvorgänge bei Zellen

Konzentration	Anteil der Teilchen eines Stoffes in einem bestimmten Raum (z. B. in mol/l oder in %)
Diffusion	Liegen Teilchen von Flüssigkeiten oder Gasen innerhalb eines Raumes in unterschiedlicher Konzentration vor (Konzentrationsgradient/-gefälle), so bewegen sie sich vom Ort ihrer hohen zum Ort ihrer niedrigen Konzentration. Ursache dafür ist die Eigenbewegung der Teilchen (Brown'sche Bewegung, Wärmebewegung). Die Geschwindigkeit der Diffusionsbewegung hängt von der Temperatur und vom Ausmaß des Konzentrationsgradienten ab.
Osmose	Kann an einer selektiv permeablen Membran (z. B. Biomembran) das Lösungsmittel (v. a. Wasser) diffundieren, nicht aber der gelöste Stoff, spricht man von Osmose.
Zellinnendruck	Osmotisch bedingter Wasserein- bzw. -ausstrom bewirkt eine Volumenzu- bzw. -abnahme des Zellplasmas (und ggf. des Zellsaftes) und damit einen Anstieg bzw. Abfall des Drucks im Inneren der Zelle, der u. a. Auswirkungen auf ihre Form hat.
passiver und aktiver Transport	Bewegen sich Teilchen aufgrund der Diffusion entsprechend ihrem Konzentrationsgradienten, so muss für diesen Vorgang keine Energie eingesetzt werden: Er geschieht von selbst. Man spricht hier von einem passiven Transport. Sollen Teilchen entgegen ihrem Konzentrationsgradienten transportiert werden, so muss dafür Energie (in Zellen: ATP-Energie) aufgewendet werden. Dies wird als aktiver Transport bezeichnet.
Diffusion an Biomembranen	Sehr kleine unpolare Teilchen (z. B. O ₂ , CO ₂) können sich ungehindert durch Biomembranen bewegen (einfache Diffusion); bei größeren und allen polaren Teilchen ist ein Membrandurchtritt nur mithilfe von eingelagerten Transportproteinen möglich: Kanal-/Tunnelproteine erlauben den Durchtritt, wenn die Teilchen des Stoffes nach Größe, Form und Polarität zum Kanal passen (z. B. Wasser, Ionen); die Teilchen von Stoffen, die durch Carrier-Proteine transportiert werden, müssen sich nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip an den Carrier anlagern und werden dann durch Strukturänderung des Carriers auf die andere Seite gebracht (z. B. Glucose). Carrier-Transport kann passiv oder aktiv erfolgen.
Vesikeltransport	Stoffe, deren Moleküle zu groß sind, um eine Biomembran mithilfe von Transportproteinen passieren zu können, werden durch Vesikel transportiert. Ein Vesikel ist ein von einer Biomembran abgeschnürtes Bläschen, das im Inneren den zu transportierenden Stoff enthält. Wird ein Stoff aus dem extrazellulären Raum ins Zellinnere transportiert, indem sich die Zellmembran um diesen Stoff herum einstülpt und ihn so in ein Vesikel einschließt, spricht man von Endozytose . Verschmilzt ein Vesikel mit der Zellmembran und gibt so seinen Inhalt an den extrazellulären Raum ab, wird dies als Exozytose bezeichnet.
Membranfluss	Nicht nur bei der Endo- bzw. Exozytose von Stoffen an der Zellmembran, sondern auch intrazellulär können Stoffe durch Vesikel transportiert werden. Dabei wird ein Vesikel von der Membran eines Organells (z. B. vom endoplasmatischen Reticulum) abgeschnürt, um einen Stoff (z. B. ein Protein) zu anderen Organellen (z. B. zum Golgi-Apparat) zu bringen. Indem das Vesikel mit der Membran des Ziel-Organells verschmilzt, wird der transportierte Stoff in dessen Inneres abgegeben. Da durch den Vesikeltransport laufend Membranabschnitte zwischen Organellen ausgetauscht werden, spricht man von Membranfluss.
Standardaufgaben	<ol style="list-style-type: none"> a) Definieren bzw. erläutern Sie die Begriffe Diffusion, Osmose und Membranfluss! b) Erklären Sie die Formveränderung von Zellen infolge osmotischer Prozesse! c) Vergleichen Sie passiven und aktiven Transport! d) Begründen Sie die Notwendigkeit von Transportproteinen für den Membrandurchtritt polarer Stoffe! e) Erläutern Sie die Möglichkeiten des Stofftransports durch eine Biomembran! f) Beschreiben Sie den Vorgang der Endo- bzw. Exozytose!



4 Elektronenmikroskopisches Bild der Zelle

4.1 Zusammenwirken von Zellorganellen bei der Produktion und dem Export eines Proteins

Stoffexport durch Zellen	Zellen, deren Hauptaufgabe es ist, Stoffe zu produzieren, die ausgeschüttet werden und außerhalb der Zelle wirken sollen, bezeichnet man zusammenfassend als Drüsenzellen. Die von ihnen ausgeschütteten Stoffe nennt man Sekrete. Dazu gehören z. B. Verdauungsenzyme, Hormone und Tränenflüssigkeit. Viele Sekrete enthalten Proteine.
Zellkern	Der Zellkern ist von einer doppelten Biomembran umgeben, die man als Kernhülle bezeichnet und in der sich immer wieder Öffnungen, die Kernporen , befinden. Durch die Kernhülle ist das genetische Material im Inneren des Zellkerns geschützt; zudem kann durch diese Kompartimentierung auch die für die Vorgänge im Zellkern nötige Ausstattung mit Enzymen und Stoffen gewährleistet werden. Das genetische Material liegt im Zellkern als Chromatin , also in seiner „Arbeitsform“ vor. Chromatin besteht aus DNA , die um Histonproteine gewickelt ist. Ein Abschnitt der DNA, der die Bauanleitung für ein bestimmtes Protein enthält, wird Gen genannt. Im Prozess der Transkription wird dieser DNA-Abschnitt kopiert. Die Kopie wird nicht aus DNA-, sondern aus RNA-Nucleotiden erstellt: Es handelt sich um die mRNA (messenger RNA), die den Zellkern durch die Kernporen verlässt und so ins Zellplasma gelangt.
Ribosomen	Ribosomen sind sehr kleine kugelige Zellbestandteile, die nicht von einer Biomembran begrenzt werden, sondern aus rRNA (ribosomale RNA) und Enzymproteinen bestehen. Sie finden sich in großer Zahl entweder frei im Zellplasma oder sind an das endoplasmatische Reticulum (ER) gebunden. Die aus dem Zellkern kommende mRNA, lagert sich an ein Ribosom an. Hier findet die Translation statt, bei der nach der Vorlage des genetischen Codes der mRNA das entsprechende Protein synthetisiert wird. Bei den Ribosomen, die frei im Zellplasma liegen, wird dieses Protein ebenfalls ins Zellplasma hinein hergestellt – solche Proteine sind für den intrazellulären Gebrauch bestimmt. Bei den ans ER gebundenen Ribosomen erfolgt die Produktion des Proteins in den Innenraum (das Lumen) des ER hinein – solche Proteine sind für den Einbau in Biomembranen bzw. für den Export bestimmt.
endoplasmatisches Reticulum (ER)	Das endoplasmatische Reticulum (ER) ist ein von einer einfachen Biomembran begrenztes Organell, das aus miteinander verbundenen Röhren besteht und v. a. der Speicherung und dem Transport von Stoffen dient. Ein im Lumen des ER befindliches Protein, das exportiert werden soll, wird im Inneren eines Vesikels abgeschnürt, das man als ER-Vesikel bezeichnet. Durch aktiv bewegliche Kinesinproteine wird das Vesikel entlang von Zytoskelettfasern zu einem Dictyosom (Golgi-Apparat) transportiert. Es verschmilzt mit dessen Membran und gibt das Protein auf diese Weise ins Lumen des Dictyosoms ab.
Dictyosom (Golgi-Apparat)	Ein Dictyosom ist ein von einer einfachen Biomembran begrenztes Organell, das einem Stapel aus flachen Säcken ähnelt. Es gilt als „Poststation“ der Zelle: Vesikel, die durch Endozytose entstanden bzw. für die Exozytose bestimmt sind, verschmelzen zunächst mit einem Dictyosom, wodurch ihr Inhalt ins Lumen des Dictyosoms gelangt. Hier werden die angelieferten Stoffe ggf. weiterverarbeitet und anschließend in neue Vesikel verpackt, die man als Golgi-Vesikel bezeichnet. Soll ein Stoff (z. B. ein vom ER herangebrachtes Protein) aus der Zelle exportiert werden, so wird das Golgi-Vesikel nun von Kinesinproteinen zur Zellmembran transportiert.
Zellmembran	Golgi-Vesikel, die zum Export vorgesehene Stoffe enthalten, verschmelzen mit der Zellmembran und entleeren so ihren Inhalt in den extrazellulären Raum (Exozytose).
Standardaufgaben	a) Geben Sie Beispiele für Zelltypen mit Stoffexport und die von ihnen exportierten Stoffe an! b) Beschreiben Sie die Herstellung und den Export eines Proteins unter Einbeziehung einer beschrifteten Skizze!

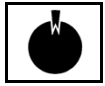


4.2 Chloroplasten und Mitochondrien

Gemeinsamkeiten	Sowohl Chloroplasten als auch Mitochondrien besitzen eine doppelte Membran : Die äußere ist glatt, die innere stark gefaltet, wodurch ihre Oberfläche vergrößert ist. Durch die innere Membran sind beide Organellen in zwei Kompartimente geteilt: die Grundsubstanz innerhalb der Innenmembran und den Intermembranraum zwischen den beiden Membranen. Beide Organellen besitzen eigene, ringförmige DNA und Ribosomen .
Chloroplast	Die innere Membran des Chloroplasten besitzt sackförmige Einstülpungen (Thylakoide). In die Thylakoidmembran sind Farbstoffe, z. B. das grüne Chlorophyll eingelagert. Mit deren Hilfe kann der Chloroplast die Energie des Lichtes in chemische Energie umwandeln und – im Prozess der Photosynthese – für die Herstellung des energiereichen Monosaccharids Glucose aus energiearmen Ausgangsstoffen (Wasser und Kohlenstoffdioxid) nutzen; als weiteres Produkt entsteht dabei Sauerstoff. Wird sehr viel Glucose gebildet, so werden die Moleküle zum Polysaccharid Stärke verknüpft – daher finden sich in der als Stroma bezeichneten Grundsubstanz eines Chloroplasten oft Stärkekörner . Der Intermembranraum wird bei Chloroplasten auch als Thylakoidinnenraum bezeichnet.
Mitochondrium	Die innere Membran eines Mitochondriums besitzt Einstülpungen, die oft kammförmige Gestalt haben. In diese Membran eingelagert finden sich v. a. Enzymkomplexe für die Atmungskette , den letzten Schritt der im Mitochondrium ablaufenden Zellatmung . Die Grundsubstanz, die man beim Mitochondrium als Matrix bezeichnet, enthält weitere Enzyme für diesen Stoffwechselfvorgang. In der Zellatmung werden energiereiche organische Substanzen (z. B. Glucose) unter Verbrauch von Sauerstoff zu den energiearmen Produkten Wasser und Kohlenstoffdioxid abgebaut. Die dabei frei werdende Energie wird zum Aufbau energiereicher ATP-Moleküle (Adenosintriphosphat) aus ADP (Adenosindiphosphat) und Phosphat genutzt, die als „universelle Energiewährung der Zelle“ für alle Lebensprozesse genutzt werden, die Energie benötigen, z. B. für Bewegungsvorgänge, aktive Transportmechanismen oder die Synthese energiereicher Verbindungen.

4.3 Pro- und Eukaryoten

Prokaryoten	Die Prokaryotenzelle ist der älteste auch heute noch vorkommende Zelltyp. Zu den Prokaryoten gehören die Bakterien, Cyanobakterien („Blaualgen“) und Archaeen. Ihre Zellen sind sehr klein (unter 10 µm); sie besitzen weder einen Zellkern noch membranbegrenzte Organellen, jedoch Ribosomen. Das genetische Material liegt als ringförmiges Chromosom frei im Zellplasma; außerdem finden sich dort kleinere DNA-Ringe, die als Plasmide bezeichnet werden. Prokaryotenzellen sind von einer Zellwand aus Murein umgeben. Sie pflanzen sich ungeschlechtlich durch Zweiteilung (Spaltung) fort, können jedoch untereinander Plasmide austauschen (Konjugation).
Eukaryoten	Die Zellen der Eukaryoten (Einzeller, Pflanzen, Pilze, Tiere) haben sich aus Prokaryotenzellen entwickelt. Im Unterschied zu diesen besitzen sie stets einen Zellkern mit Kernhülle und zahlreiche Organellen, die von einfachen oder doppelten Membranen begrenzt sind. Eukaryotenzellen sind zumeist deutlich größer als prokaryotische Zellen. Ihr genetisches Material liegt in strangförmigen Chromosomen vor, die jeweils zwei Enden (Telomere) aufweisen. Eukaryoten pflanzen sich ungeschlechtlich oder geschlechtlich fort, wobei zur geschlechtlichen Fortpflanzung eigene Zelltypen (Ei- bzw. Samenzelle) gebildet werden, die man zusammenfassend als Keimzellen bezeichnet.
Standardaufgaben	<ol style="list-style-type: none"> a) Fertigen Sie eine beschriftete Skizze vom Feinbau eines Chloroplasten bzw. Mitochondriums an! b) Geben Sie die Reaktionsgleichung der Photosynthese bzw. der Zellatmung an! c) Beschriften Sie die gekennzeichneten Teile einer Pro- bzw. Eukaryotenzelle! d) Vergleichen Sie Pro- und Eukaryotenzelle!



1 Struktur von Proteinen

Proteine	Proteine sind organische Makromoleküle . Ihre Monomere sind Aminosäuren , die zu mehr oder weniger langen Ketten verbunden sind. Eine solche Kette faltet sich in eine für das jeweilige Protein spezifische dreidimensionale Form. Alle Proteine eines Organismus werden nach der Vorlage von Genen im Prozess der Proteinbiosynthese hergestellt. Proteine erfüllen sehr vielfältige Aufgaben: Die meisten sind jedoch Enzyme (Biokatalysatoren, z. B. Amylase, RNA-Polymerase) oder Strukturproteine , d. h. Proteine, die direkt Bauelemente von Zellen und Körperteilen sind (z. B. Keratin – Haare, Actin/Myosin – Muskeln).
Aminosäuren	In den Proteinen von Lebewesen sind 20 verschiedene Aminosäuren zu finden, deren Grundbau bei allen gleich ist: An ein zentrales Kohlenstoffatom sind ein Wasserstoffatom , eine Aminogruppe ($-\text{NH}_2$) und eine Carboxylgruppe ($-\text{COOH}$) gebunden; an der vierten Bindungsstelle befindet sich ein Rest . Die 20 Aminosäuren unterscheiden sich voneinander in ihrem Rest: Es gibt große und kleine, polare und unpolare Reste, saure und basische und solche mit positivem oder negativem Ionencharakter.
Peptidbindung	Unter Abspaltung eines Wassermoleküls kann die Carboxylgruppe einer Aminosäure mit der Aminogruppe einer zweiten Aminosäure eine kovalente Bindung (Atombindung) ausbilden: Diese Art der Bindung heißt Peptidbindung ($-\text{CO}-\text{NH}-$). In Proteinen sind auf diese Weise oft 100 und mehr Aminosäuren verkettet: Proteine werden daher auch als Polypeptide bezeichnet.
Primärstruktur	Die Kette von Aminosäuren, die nach der Vorlage eines Gens durch die Translation an den Ribosomen erzeugt wird, bildet die Primärstruktur des Proteins.
Tertiärstruktur	Infolge von Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Aminosäuren untereinander und mit der wässrigen Umgebung des Zellplasmas faltet sich die Kette in eine für die jeweilige Aminosäuresequenz charakteristische dreidimensionale Struktur, die man als Tertiärstruktur des Proteins bezeichnet. Da sich diese Faltung aufgrund der Eigenschaften der beteiligten Moleküle von selbst ausbildet, handelt es sich dabei um <i>self assembly</i> .
Konformation und Denaturierung	Die räumliche Struktur, in der ein Protein seine Aufgabe erfüllen kann, wird als seine Konformation bezeichnet. Wird die Konformation durch Faktoren wie zu hohe Temperatur, zu große Abweichung vom optimalen pH-Wert oder durch die Anwesenheit von Schwermetallionen irreversibel verändert, spricht man von Denaturierung.
Quartärstruktur	Manche Proteine erreichen ihre Konformation erst, indem sich mehrere Tertiärstrukturen zu einem Komplex zusammenlagern (z. B. Hämoglobin – 4 Tertiärstrukturen, RNA-Polymerase – 12 Tertiärstrukturen). In diesen Fällen spricht man von einer Quartärstruktur .
Standardaufgaben	<ol style="list-style-type: none">Nennen Sie drei konkrete Beispiele für Proteine, und geben Sie jeweils deren Funktion an!Geben Sie die allgemeine Strukturformel einer Aminosäure an!Formulieren Sie in Strukturformelschreibweise eine Reaktionsgleichung für die Verknüpfung zweier Aminosäuren mit den Resten R_1 und R_2!Definieren Sie die Begriffe Primärstruktur, Tertiärstruktur, Konformation und Denaturierung eines Proteins!Das Gen für ein bestimmtes Protein enthält (verschlüsselt im genetischen Code) lediglich Informationen zu dessen Primärstruktur; um seine Aufgabe erfüllen zu können, muss das Protein jedoch in einer bestimmten Tertiärstruktur vorliegen. Erklären Sie, warum es dennoch nicht notwendig ist, dass der genetische Code auch Informationen zur Tertiärstruktur des Proteins enthält!Erklären Sie, warum zu hohes Fieber lebensbedrohlich ist!



2 Wirkungsweise von Enzymen

Enzyme als Biokatalysatoren	<p>Zur Aufrechterhaltung ihrer Lebensfunktionen müssen in jeder Zelle zahlreiche biochemische Reaktionen ablaufen, die fast alle eine wesentlich höhere Aktivierungsenergie bräuchten, als sie im Körper erzeugt werden kann. Um die Aktivierungsenergie deutlich (z. B. auf 30–40 °C) herabzusetzen, kommen Enzyme zum Einsatz, die als Katalysatoren wirken.</p> <p>Alle Enzyme sind Proteine. Wenn sie in Konformation vorliegen, besitzen sie einen in jeweils spezifischer Weise geformten Molekülabschnitt, der eine Art Tasche bildet. Man bezeichnet diese als das aktive Zentrum des Enzyms. Den umzusetzenden Stoff nennt man in diesem Zusammenhang das Substrat des Enzyms. Die Namen von Enzymen enden zumeist auf -ase.</p>
Wirkungsweise eines Enzyms	<p>Damit ein Enzym seine katalytische Wirkung entfalten kann, müssen sich die Teilchen des Substrats nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip im aktiven Zentrum des Enzyms anlagern. So kommt es zur Bildung des Enzym-Substrat-Komplexes, bei dem das Substrat durch Wechselwirkungen mit dem Enzym destabilisiert und damit reaktionsfreudig gemacht wird: Es gerät in einen aktivierten Übergangszustand. In diesem Zustand reicht die Körpertemperatur aus, um die Reaktion in Gang zu bringen: Aus dem Substrat wird das Produkt. Da dieses nun eine andere Form besitzt als das Substrat, passt es nicht mehr in das aktive Zentrum des Enzyms und wird daher freigesetzt. Das Enzym geht unverändert aus der Reaktion hervor und kann das nächste Substrat binden.</p>
Substratspezifität	<p>Aufgrund der spezifischen Form des aktiven Zentrums kann nur ein ganz bestimmtes Molekül (oder ein sehr ähnlich geformtes Molekül) nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip an ein Enzym binden. Enzyme sind daher substratspezifisch.</p>
Wirkungsspezifität	<p>Aufgrund seiner jeweils spezifischen Methode, mit der ein Enzym beim Substrat den aktivierten Übergangszustand bewirkt, kann es bei diesem Substrat auch nur eine ganz bestimmte Reaktion katalysieren. Enzyme sind daher wirkungsspezifisch.</p>
Standardaufgaben	<ol style="list-style-type: none"> a) Definieren Sie die Begriffe Aktivierungsenergie, Katalysator und Enzym! b) Begründen Sie die Notwendigkeit von Biokatalysatoren in Zellen! c) Beschreiben Sie den Ablauf einer enzymatisch katalysierten Reaktion unter Mitverwendung beschrifteter Skizzen! d) Fertigen Sie je eine beschriftete Skizze an, um mit deren Hilfe den Begriff Substratspezifität bzw. Wirkungsspezifität zu erläutern! e) Erklären Sie, warum sich in einer lebenden Zelle oft weit mehr als 1000 verschiedene Enzyme befinden! f) Durch eine Mutation im Gen für ein bestimmtes Enzymprotein kann es dazu kommen, dass dieses eine veränderte Primärstruktur besitzt. Erörtern Sie die Auswirkungen dieser Veränderung auf die Funktionstüchtigkeit des Enzyms!

3 Beeinflussung der Enzymaktivität

3.1 Einfluss von Umgebungsfaktoren

Temperatur	<p>Wenn man, ausgehend von einer geringen Temperatur, die Temperatur, bei der eine enzymatisch katalysierte Reaktion abläuft, erhöht, so steigt die Reaktionsgeschwindigkeit exponentiell an. Das liegt daran, dass die Geschwindigkeit, mit der sich Teilchen (also auch Enzyme und Substrate) bewegen, von der Temperatur abhängig ist: Gemäß der RGT-Regel (Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel) steigt die Geschwindigkeit einer Reaktion um das Doppelte bis Dreifache, wenn die Temperatur um 10 °C erhöht wird, denn so besteht pro Zeiteinheit eine deutlich höhere Chance, dass Enzym und Substrat sich treffen und einen Enzym-Substrat-Komplex bilden können, was für die Reaktion unabdingbar ist.</p>
------------	---



Enzymatik

Steigt die Temperatur jedoch über einen bestimmten Wert, so sinkt bei enzymatisch katalysierten Reaktionen die Reaktionsgeschwindigkeit wieder ab. Dazu kommt es durch die immer stärkere **Hitzedenaturierung** des Enzymproteins, also durch den Verlust seiner Konformation, wodurch auch das aktive Zentrum verformt wird, das so keine Substrate mehr binden kann.

Die größte Reaktionsgeschwindigkeit wird also bei einer Temperatur erzielt, bei der einerseits die Geschwindigkeit der Teilchenbewegung möglichst groß ist, andererseits aber auch das Enzym noch in Konformation vorliegt. Dieser Wert wird als das **Temperaturoptimum** des Enzyms bezeichnet. Er hängt von der konkreten Struktur des Enzymproteins ab und kann je nach Art des Lebewesens sehr verschieden sein; das Temperatur-optimum menschlicher Enzyme beträgt ca. 37 °C.

Die grafische Darstellung zur Abhängigkeit der Geschwindigkeit einer enzymatisch katalysierten Reaktion von der Temperatur ergibt somit eine **Optimumskurve**.

pH-Wert

Der pH-Wert ist ein Maß für die Konzentration an Protonen (H^+) in einer Lösung. Er gibt damit an, wie sauer oder wie basisch (alkalisch) die Lösung ist: Ein pH-Wert von 7 beschreibt eine neutrale Lösung; je kleiner der pH-Wert, desto saurer, je größer der pH-Wert, desto basischer ist die Lösung.

Durch eine Änderung des pH-Werts kommt es infolge einer zusätzlichen Anlagerung oder durch die Abwanderung von Protonen zu Veränderungen in den Eigenschaften von Aminosäuren und somit zur Beeinträchtigung der Konformation von Enzymproteinen. Ähnlich wie bei der Temperatur existiert für jedes Enzym daher jeweils ein bestimmter pH-Wert, bei dem die Konformation optimal ausgeprägt ist (**pH-Optimum**), weswegen bei diesem Wert auch die Reaktionsgeschwindigkeit am größten ist. Je weiter sich der tatsächliche pH-Wert vom pH-Optimum des Enzyms entfernt, desto mehr nimmt die Reaktionsgeschwindigkeit ab.

Die grafische Darstellung zur Abhängigkeit der Geschwindigkeit einer enzymatisch katalysierten Reaktion vom pH-Wert ergibt somit eine **Optimumskurve**.

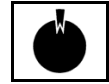
Schwermetallionen

Die Ionen von Schwermetallen (z. B. Kupfer, Silber, Blei, Quecksilber) binden an bestimmte Aminosäuren, verändern damit deren Eigenschaften und zerstören so die Konformation der Enzymproteine. Je höher die Konzentration an Schwermetallionen ist, desto mehr Enzyme werden denaturiert; je mehr Enzyme ausfallen, desto geringer ist die Geschwindigkeit der enzymatisch katalysierten Reaktion.

Substratkonzentration

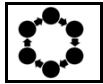
Eine Steigerung der Konzentration an Substratmolekülen führt – bei gleichbleibender Enzymmenge – zu einem kontinuierlichen Anstieg der Reaktionsgeschwindigkeit, da eine immer größere Chance besteht, dass Substrat und Enzym sich treffen: Es kommt pro Zeiteinheit also häufiger zur Bildung von Enzym-Substrat-Komplexen und damit zur Reaktion. Die Rate des Anstiegs der Reaktionsgeschwindigkeit bei ansteigender Substratkonzentration schwächt sich ab einer gewissen Konzentration allerdings immer mehr ab, bis ab einem bestimmten Wert kein weiterer Anstieg mehr erfolgt: Die **Maximalgeschwindigkeit (V_{max})** ist erreicht. Dies lässt sich damit erklären, dass es nun so viele Substratmoleküle gibt, dass die aktiven Zentren aller vorhandenen Enzymmoleküle ständig besetzt werden. Eine weitere Steigerung der Reaktionsgeschwindigkeit ist nun nicht mehr möglich, ohne nicht auch die Konzentration an Enzymen zu erhöhen.

Die grafische Darstellung zur Abhängigkeit der Geschwindigkeit einer enzymatisch katalysierten Reaktion von der Substratkonzentration ergibt somit eine **Sättigungskurve**.



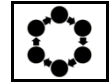
3.2 Einfluss von Hemmstoffen (Inhibitoren)

reversible Hemmstoffe (Inhibitoren)	Inhibitoren sind Stoffe, die zwar an Enzyme binden und diese damit blockieren, jedoch – anders als z. B. Schwermetallionen – nicht zur irreversiblen Denaturierung führen, sondern durch die Eigenbewegung der Teilchen ihre Bindung ans Enzym auch wieder lösen können, sodass dieses anschließend wieder aktiv ist. Inhibitoren sind in der Regel keine Gifte, sondern dienen der natürlichen Regulation der Enzymaktivität.
kompetitive Hemmung	<p>Besitzen die Moleküle eines Stoffes eine ähnliche Struktur wie die Substratmoleküle eines bestimmten Enzyms, so kann dieser Stoff mit dem eigentlichen Substrat um den Platz im aktiven Zentrum des Enzyms konkurrieren. Derartige Stoffe werden als kompetitive Inhibitoren bezeichnet. Solange nämlich ein Inhibitormolekül das aktive Zentrum eines Enzyms besetzt, kann dieses keine Substrate umsetzen. Liegt also neben dem Substrat auch der Inhibitor vor, so kommt es weniger häufig zur Reaktion: Die Reaktionsgeschwindigkeit der enzymatisch katalysierten Reaktion ist somit in Anwesenheit des Inhibitors geringer als wenn das Substrat allein vorläge. Durch eine Steigerung der Substratkonzentration – bei gleichbleibender Enzym- und Inhibitormenge – nähert sich die Reaktionsgeschwindigkeit jedoch immer weiter der Maximalgeschwindigkeit der nicht-gehemmten Reaktion an, da die Substratmoleküle, wenn sie in sehr hohen Konzentrationen vorliegen, fast stets das „Wettrennen“ um die aktiven Zentren der Enzyme gewinnen; ein Inhibitor kann nur noch sehr selten einmal an ein Enzym binden und dieses dadurch vorübergehend blockieren.</p> <p>Die grafische Darstellung zur Abhängigkeit der Geschwindigkeit einer enzymatisch katalysierten Reaktion von der Substratkonzentration in Anwesenheit eines kompetitiven Inhibitors ergibt somit eine Sättigungskurve, bei der die Maximalgeschwindigkeit der nicht-gehemmten Reaktion bei sehr hoher Substratkonzentration so gut wie erreicht wird.</p>
allosterische Hemmung	<p>Manche Stoffe konkurrieren nicht mit dem Substrat um das aktive Zentrum, sondern können nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip an einer ganz anderen Stelle an das Enzym binden. Diese Stelle wird als allosterisches Zentrum bezeichnet. Allosterische Inhibitoren haben zumeist völlig andere Molekülstrukturen als das Substrat des Enzyms. Die Anbindung eines solchen Inhibitors an das allosterische Zentrum führt zu einer Konformationsänderung des Enzyms, bei der auch das aktive Zentrum verformt wird. Somit kann ein derart gehemmtes Enzym nun keine Substrate mehr umsetzen: Die Reaktionsgeschwindigkeit ist im Vergleich zur ungehemmten Reaktion geringer. Da es hier keine Konkurrenz zwischen dem Substrat und dem Inhibitor gibt, ändert auch eine gesteigerte Substratkonzentration nichts daran, dass ein allosterisch gehemmtes Enzym keine Reaktion katalysieren kann, solange der Inhibitor an dieses Enzym gebunden ist.</p> <p>Die grafische Darstellung zur Abhängigkeit der Geschwindigkeit einer enzymatisch katalysierten Reaktion von der Substratkonzentration in Anwesenheit eines allosterischen Inhibitors ergibt somit eine Sättigungskurve, bei der die Maximalgeschwindigkeit auch bei sehr hoher Substratkonzentration stets unter jener der nicht-gehemmten Reaktion bleibt.</p>
Standardaufgaben	<ol style="list-style-type: none"> a) Stellen Sie die Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit einer enzymatisch katalysierten Reaktion von der Temperatur bzw. von der Substratkonzentration grafisch dar! Interpretieren Sie Ihre Darstellung! b) Das Enzym Pepsin katalysiert Verdauungsvorgänge im Magen (pH-Wert 1–2); das Enzym Trypsin katalysiert die gleiche Art von Verdauungsvorgängen im Zwölffinger- und im Dünndarm (pH-Wert 7–8). Erklären Sie, warum trotz gleicher Funktion zwei unterschiedliche Enzyme nötig sind! c) Fertigen Sie je eine beschriftete Skizze an, um mit deren Hilfe eine kompetitive bzw. allosterische Enzymhemmung zu erläutern!



1 Begriffssystem zum Stoffwechsel

Stoff- und Energiewechsel	Unter dem Begriff Stoffwechsel fasst man die Vorgänge der Aufnahme, Umwandlung und Abgabe von Stoffen in biologischen Systemen (Organismen, Organe, Zellen, Organellen) zusammen. Die biochemischen Reaktionen des Stoffwechsels sind – wie alle chemischen Reaktionen – zugleich auch mit Energiewechselprozessen verbunden, da sie entweder Energie freisetzen (exergone Reaktion) oder aber Energie einbinden (endergone Reaktion).
Anabolismus und Katabolismus	Besitzen die Ausgangsstoffe einer Reaktion einen geringeren Energiegehalt als die Reaktionsprodukte, so handelt es sich um einen anabolen Stoffwechselvorgang: Die Stoffe werden im Energieniveau „ nach oben geworfen “ (Anabolismus). Reaktionen, bei denen die Ausgangsstoffe energiereicher sind als die Reaktionsprodukte sind dagegen katabole Stoffwechselprozesse: Bei diesen werden die Stoffe von einem höheren Energieniveau „ herabgeworfen “ (Katabolismus). Anabole Prozesse binden Energie ein, katabole Prozesse setzen Energie frei.
Assimilation und Dissimilation	Stoffwechselprozesse, die dazu dienen, unter Verwendung von aus der Umgebung aufgenommenen körperfremden Stoffen körpereigene organische Stoffe aufzubauen , gehören zu den Prozessen der Assimilation („Angleichung“). Werden dagegen organische Stoffe abgebaut , so handelt es sich um einen Prozess der Dissimilation („Ungleichmachung“). Assimilationsvorgänge erfolgen unter Einbindung von Energie: Es handelt sich also um anabole und damit endergone Reaktionen. Bei den Dissimilationsvorgängen wird dagegen Energie freigesetzt: Sie sind katabol und damit exergon.
autotrophe und heterotrophe Assimilation	Assimilationsvorgänge, die energiearme anorganische Stoffe als Ausgangsstoffe verwenden, werden autotroph genannt. So ist die Photosynthese ein Vorgang der autotrophen Assimilation, da hier zum Aufbau von Glucose die energiearmen anorganischen Stoffe Wasser und Kohlenstoffdioxid verwendet werden. Dienen jedoch energiereiche organische Stoffe als Ausgangsstoffe für die Assimilation, so spricht man von einem Vorgang der heterotrophen Assimilation. Dies trifft z. B. auch auf den Menschen zu, der zum Aufbau seiner körpereigenen organischen Stoffe körperfremde organische Stoffe mit der Nahrung aufnehmen muss.
aerobe und anaerobe Dissimilation	Der Abbau energiereicher organischer Stoffe zur Freisetzung von Energie kann mithilfe von Sauerstoff (aerob) oder ohne Sauerstoff (anaerob) erfolgen. Die Zellatmung ist ein Prozess der aeroben Dissimilation . Sie liefert pro Molekül Glucose 38 ATP-Moleküle . Bei der anaeroben Dissimilation , zu der die verschiedenen Formen von Gärungen gehören, können pro Molekül Glucose lediglich 2 ATP-Moleküle gewonnen werden. Die Gärung ist für einige Bakterienarten typisch, andere Bakterien und alle Eukaryoten nutzen jedoch bevorzugt die wesentlich effektivere Zellatmung.
Standardaufgaben	<ol style="list-style-type: none">Definieren Sie die Begriffe Assimilation, Dissimilation, Anabolismus und Katabolismus!Erstellen Sie ein Schema, in dem die folgenden Begriffe systematisch geordnet sind: Dissimilation, autotroph, Stoffwechsel, Assimilation, anaerob, heterotroph, aerob! Ordnen Sie anschließend die Vorgänge Photosynthese, Zellatmung und Gärung in dieses System ein!Vergleichen Sie die autotrophe mit der heterotrophen Assimilation, und ordnen Sie folgende Gruppen von Lebewesen den beiden Assimilationsformen zu: Tiere, Pilze, Pflanzen, Bakterien, Cyanobakterien!Stellen Sie den Reaktionsverlauf einer anabolen und einer katabolen Reaktion in jeweils einem Energieniveauschema dar, und erläutern Sie Ihre Darstellung am Beispiel der Photosynthese bzw. Zellatmung!



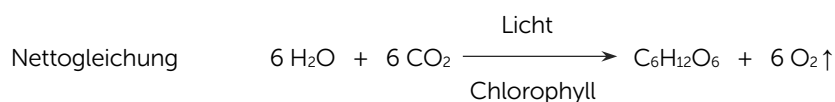
2 Grundprinzipien des Stoffwechsels

Kleinschrittigkeit, Vernetzung und Homöostase	Der Umbau einer Verbindung in eine andere erfolgt in der Zelle zumeist über viele Zwischenschritte. Die Verbindungen, die dabei als Zwischenstufen gebildet werden, können jeweils auch zur Bildung ganz anderer Produkte verwendet werden. So sind die verschiedenen Stoffwechselwege miteinander vernetzt , wodurch die Biochemie einer Zelle in der Lage ist, trotz unterschiedlicher Versorgung mit Stoffen eine weitgehend gleichbleibende Konzentration aller benötigten Verbindungen aufrechtzuerhalten (Homöostase).
Enzymabhängigkeit	Fast alle biochemischen Reaktionen können bei Körpertemperatur nur ablaufen, wenn sie von Enzymen katalysiert werden. Da alle Enzyme substrat- und wirkungsspezifisch sind, liegen pro Zelle oft mehrere Tausend verschiedener Enzyme gleichzeitig vor.
energetische Kopplung	Die Prozesse des katabolen (exergonen) und des anabolen (endergonen) Stoffwechsels sind in Zellen durch von Energietransportsysteme verbunden (energetische Kopplung), von denen das ADP-ATP-System das weitaus bedeutendste ist. Um an das relativ energiearme Adenosindiphosphat (ADP) ein weiteres Phosphat (P) anlagern zu können, muss Energie aufgewandt werden; wenn das so gebildete Adenosintriphosphat (ATP) sein drittes Phosphat wieder abgibt und so zu ADP + P zerfällt, wird die eingebundene Energie wieder frei. Die bei einer exergonen Reaktion freigesetzte Energie kann somit zum Aufbau von ATP genutzt werden, mit dessen Hilfe sie zum Ort einer endergonen Reaktion transportiert und dort genutzt werden kann, wodurch das ATP wieder in ADP + P zerfällt.
Standardaufgaben	<ul style="list-style-type: none"> a) Erstellen Sie ein Schema, um mit dessen Hilfe die Begriffe Kleinschrittigkeit, Vernetzung und Enzymabhängigkeit biochemischer Prozesse zu erläutern! b) Genveränderungen (Mutationen) können dazu führen, dass ein Lebewesen ein bestimmtes Enzymprotein nicht in Konformation produzieren kann. Erörtern Sie, welche Auswirkungen dies auf die Homöostase haben kann! c) Stellen Sie das Prinzip der energetischen Kopplung durch das ADP-ATP-System in einem Schema grafisch dar!

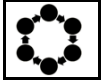
3 Assimilation: Photosynthese

3.1 Überblick, Netto- und Bruttogleichung

Überblick	Die Photosynthese ist ein Vorgang der autotrophen Assimilation. Die energiearmen anorganischen Ausgangsstoffe Wasser und Kohlenstoffdioxid werden zum energiereichen organischen Produkt Glucose (Traubenzucker) verbunden; als weiteres Produkt entsteht Sauerstoff . Da das Energieniveau der Ausgangsstoffe geringer ist als das des Produkts, handelt sich um einen endergonen/anabolen Vorgang; die dafür nötige Energie wird bereitgestellt, indem mithilfe von Farbstoffen (wie z. B. Chlorophyll) Lichtenergie in chemische Energie umgewandelt wird.
-----------	--



To-do-Liste der Photosynthese	<ul style="list-style-type: none"> ① Absorption (Aufnahme) von Lichtenergie und deren Umwandlung in chemische Energie ② Gewinnung von Wasserstoff (H₂) aus der Spaltung von Wasser ③ Aufbau von Glucose (C₆H₁₂O₆) durch die Kombination von Kohlenstoffdioxid (CO₂) mit dem bei ② gewonnenen Wasserstoff unter Einbindung der bei ① gewonnenen chemischen Energie
-------------------------------	---



Stoffwechselbiologie

Tracer-Methode

Um erkennen zu können, in welche Verbindungen eine bestimmte Atomsorte bei chemischen Reaktionen eingebaut wird, bietet sich die Tracer-Methode an (*trace* – Spur). Bei dieser kommen besondere **Isotope** des betreffenden Elements zum Einsatz, die man anhand ihres abweichenden Atomgewichts identifizieren kann. Die verschiedenen Isotope eines Elements unterscheiden sich zwar im Atomgewicht, verhalten sich in chemischen Reaktionen aber allesamt gleich.

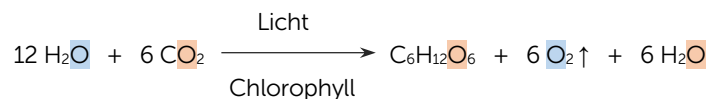
Zur Beantwortung der Frage, welcher der Ausgangsstoffe bei der Photosynthese den **Sauerstoff** liefert, der an die Atmosphäre abgegeben bzw. in die Glucose eingebaut wird, kam neben dem normalen Sauerstoff mit einem Atomgewicht von 16 (^{16}O) das schwere Isotop ^{18}O zum Einsatz. Wenn eine Pflanze Wasser mit ^{18}O , jedoch Kohlenstoffdioxid mit ^{16}O erhielt, um Photosynthese zu betreiben, so ließ sich in der dadurch produzierten Glucose kein ^{18}O nachweisen; der an die Atmosphäre abgegebene Sauerstoff bestand jedoch ausschließlich aus ^{18}O -Atomen. Wurde der Versuch aber wiederholt, wobei sich der schwere Sauerstoff diesmal im Kohlenstoffdioxid befand, während das Wasser Sauerstoff in Form von ^{16}O -Atomen enthielt, so produzierte die Pflanze durch ihre Photosynthese Glucose, in der sich ^{18}O -Atome befanden, sowie gasförmigen Sauerstoff, der ausschließlich aus ^{16}O -Atomen bestand – darüber hinaus ließen sich in den Pflanzenzellen anschließend auch Wassermoleküle mit ^{18}O -Atomen nachweisen.

Die Ergebnisse der Tracer-Experimente lassen folgende Schlüsse zu:

- Der bei der Photosynthese als Gas frei werdende Sauerstoff stammt vollständig aus der Spaltung von Wasser, nicht aus dem Kohlenstoffdioxid.
- Der Sauerstoff in der Glucose stammt vollständig aus dem Kohlenstoffdioxid, nicht aus dem Wasser.
- Außerdem werden Sauerstoffatome aus dem Kohlenstoffdioxid auch zur Synthese von Wassermolekülen verwendet.

Bruttogleichung

Unter Einbeziehung der Erkenntnisse aus den Tracer-Experimenten musste die Nettogleichung der Photosynthese erweitert werden:



Standardaufgaben

- Definieren Sie den Begriff Photosynthese!
- Erläutern Sie die Bedeutung der Tracer-Methode am Beispiel der Photosyntheseforschung!
- Geben Sie die Bruttogleichung der Photosynthese an!

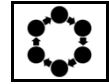
3.2 Licht, Pigmente, Absorption, Photosystem

Licht

Als autotropher Assimilationsvorgang ist die Photosynthese davon abhängig, dass sie aus der Umwelt mit Energie versorgt wird, die sie zum Aufbau der energiereichen Glucose nutzen kann. Bei dieser Energie handelt es sich um Licht, weswegen die Photosynthese auch als photoautotrophe Assimilation bezeichnet wird. Mit dem Begriff Licht kennzeichnet man **elektromagnetische Strahlung** im Wellenlängenbereich von **ca. 400 nm** (kurzwellig, sehr energiereich, blau) **bis ca. 700 nm** (langwellig, weniger energiereich, rot).

Pigmente

Verbindungen, die aufgrund ihrer Molekülstruktur in der Lage sind, Lichtwellen zu **absorbieren** (aufzunehmen) und auf diese Weise Lichtenergie in chemische Energie umzuwandeln, werden als Pigmente (Farbstoffe) bezeichnet. Die Wellenlängen, die nicht absorbiert werden können, werden vom Pigment **reflektiert** (abgestrahlt). Wenn sie in unser Auge gelangen, erregen sie dort mithilfe spezifischer Rezeptoren einen Farbeindruck. Wenn ein Pigment sämtliche Wellenlängen absorbiert, erscheint es für unser Auge schwarz; reflektiert es dagegen alle Wellenlängen, so erscheint es weiß.



Absorption von Licht	Die Absorption von Lichtenergie durch Pigmente beruht darauf, dass bestimmte Elektronen des Pigments von Photonen (Lichtteilchen) angeregt werden können. Sie gelangen dadurch auf ein höheres Energieniveau, d. h. sie entfernen sich weiter von ihrem Atomkern. Befindet sich neben dem Pigment ein Molekül mit einer hohen Bereitschaft zur Aufnahme von Elektronen , so können die angeregten Elektronen vom Pigment auf dieses Akzeptormolekül überspringen. Auf diese Weise ist Lichtenergie (Energie der Photonen) in chemische Energie (Energie der Elektronen) umgewandelt worden.
Oxidation und Reduktion	Verliert ein Molekül (wie z. B. ein Pigment) Elektronen, so spricht man davon, dass es oxidiert wird; nimmt ein Molekül (wie z. B. der Akzeptor) Elektronen auf, so sagt man, dass es reduziert wird. Eine chemische Reaktion, bei der Elektronen von einem Molekül auf ein anderes übergehen, ist somit eine Redoxreaktion (Reduktion + Oxidation).
Photosystem	<p>In der Thylakoidmembran eines Chloroplasten sind verschiedene Pigmente eingelagert, die gemeinsam einen recht großen Bereich des Lichtspektrums absorbieren und damit für die Photosynthese nutzbar machen können. Zu diesen Pigmenten gehören die Chlorophylle a und b (absorbieren v. a. Blau und Rot, reflektieren Grün und Gelb) und die Carotinoide (absorbieren v. a. Blau und Grün, reflektieren Gelb, Orange, Rot).</p> <p>Die verschiedenen Pigmente liegen jedoch nicht wahllos in der Thylakoidmembran verstreut, sondern sind dort zu Photosystemen zusammengefasst. Ein Photosystem besteht aus einem zentral gelegenen Reaktionszentrum sowie aus einem kreisförmig um das Zentrum herum gruppierten Lichtsammelkomplex. Die verschiedenen Pigmente des Lichtsammelkomplexes (Chlorophylle a und b sowie Carotinoide) sind so angeordnet, dass sie die Energie der von ihnen jeweils absorbierten Wellenlängen untereinander bis zum Reaktionszentrum weiterleiten können. Das Reaktionszentrum besteht aus einem Chlorophyll-a-Molekül mit einem daneben befindlichen Akzeptormolekül, einem Protein. Die Elektronen des Chlorophylls werden durch die vom Lichtsammelkomplex absorbierte Energie angeregt und dann vom Akzeptor übernommen.</p> <p>Man unterscheidet die Photosysteme I (P 700) und II (P 680), die prinzipiell ähnlich aufgebaut sind und im ersten Abschnitt der Photosynthese zusammenwirken.</p>
Standardaufgaben	<p>a) Erklären Sie, warum man die Photosynthese als photoautotrophe Assimilation bezeichnet!</p> <p>b) Chlorophyll ist ein in Chloroplasten enthaltenes Pigment. Erklären Sie, warum es für unser Auge grün erscheint!</p> <p>c) In einem Experiment liegen Chlorophyll-Moleküle in einer Lösung zusammen mit Akzeptormolekülen vor, haben jedoch keine Möglichkeit verlorene Elektronen wiederzuerlangen. Das Gemisch wird mit Licht betrachtet. Man kann nach kurzer Zeit eine Entfärbung des Chlorophylls beobachten. Erklären Sie diese Beobachtung!</p> <p>d) Fertigen Sie eine beschriftete Skizze vom Aufbau eines Photosystems an!</p>

3.3 Abschnitte der Photosynthese

Die Photosynthese läuft in zwei voneinander getrennten Abschnitten ab, die man als Primär- und Sekundärreaktionen bezeichnet. Früher nannte man diese Abschnitte auch die Licht- und die Dunkelreaktion der Photosynthese.

Primärreaktionen	Die Primärreaktionen der Photosynthese laufen an den Thylakoidmembranen ab. Hier wird durch die Pigmente der Photosysteme Lichtenergie absorbiert und in chemische Energie umgewandelt. Diese wird benutzt, um ADP und Phosphat zu ATP zu verbinden. Außerdem kommt es an den Thylakoidmembranen zur Spaltung (Photolyse) von Wasser : Dabei wird einerseits Wasserstoff gewonnen, der zum Aufbau der Glucose benötigt wird, andererseits entsteht so auch Sauerstoff , der über die Spaltöffnungen der Laubblätter an die Atmosphäre abgegeben wird. Der Wasserstoff wird auf das Transportmolekül NADP ⁺ übertragen, wodurch dieses zu NADPH + H⁺ reduziert wird.
------------------	---

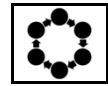


Stoffwechselbiologie

Sekundärreaktionen	Die Produktion der Glucose erfolgt im Stroma des Chloroplasten. Das dafür benötigte Kohlenstoffdioxid ist über die Spaltöffnungen der Laubblätter aus der Atmosphäre aufgenommen worden. Das Kohlenstoffdioxid wird mit dem Wasserstoff, der durch das NADPH + H⁺ aus den Primärreaktionen herangebracht wird, reduziert, um Glucose bilden zu können. Die dafür nötige Energie wird vom ATP geliefert, das ebenfalls aus den Primärreaktionen stammt.
Transportsysteme	Energietransport: $ADP + P \rightleftharpoons ATP$ Wasserstofftransport: $NADP^+ + 2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons NADPH + H^+$
Standardaufgaben	a) Stellen Sie in einer Tabelle die Ausgangsstoffe und Produkte der Primär- und der Sekundärreaktionen der Photosynthese gegenüber! Berücksichtigen Sie dabei auch die beiden Transportsysteme! b) Stellen Sie die Verbindung der Primär- und der Sekundärreaktionen der Photosynthese durch die zwei Transportsysteme in einem Schema grafisch dar!

3.4 Details der Primärreaktionen

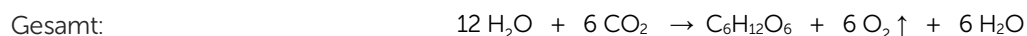
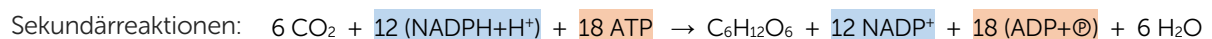
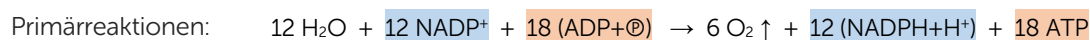
Photosystem II (P 680)	Die Primärreaktionen laufen an den Thylakoidmembranen des Chloroplasten ab. Das hier eingelagerte Photosystem II (P 680) wird von Licht angeregt; das angeregte P 680 verliert 2 Elektronen (e⁻) an den daneben befindlichen Akzeptor . Es füllt seine durch diese Oxidation entstandene Elektronenlücke mit 2 e ⁻ aus einem Wassermolekül, das im Thylakoidinnenraum gespalten wird (Photolyse). Dabei entstehen außer den 2 e ⁻ auch 2 Protonen (H ⁺) sowie ein Sauerstoffatom (also ein halbes Sauerstoffmolekül: ½ O ₂). Der Sauerstoff wird über die Spaltöffnungen des Laubblattes an die Umwelt abgegeben; die Protonen bleiben zunächst im Thylakoidinnenraum.
Elektronentransport und ATP-Synthese	Die 2 e ⁻ , die der Akzeptor vom P 680 übernommen hat, wandern in einer Folge von Redoxreaktionen von einem benachbarten Membranprotein zum nächsten: Man bezeichnet diese nebeneinander in die Membran eingelagerten Moleküle daher auch als Elektronentransportkette . Die Energie der Elektronen ermöglicht einem der Membranproteine in der Kette den aktiven Transport von Protonen aus dem Stroma in den Thylakoidinnenraum. Dies trägt zum Aufbau eines Konzentrationsgradienten der Protonen bei: Im Thylakoidinnenraum ist deren Konzentration deutlich höher als im Stroma, was zu einer starken Diffusionsbestrebung führt. Der einzige Weg, wie Protonen den Innenraum verlassen und ins Stroma fließen können, führt durch den Kanal eines Membranproteins, das den Namen ATP-Synthase trägt. Hier wird die Energie der hindurchströmenden Protonen genutzt, um auf der Membranaußenseite aus ADP und Phosphat das energiereiche ATP aufzubauen, das die Energie zu den Sekundärreaktionen transportiert.
Photosystem I (P 700) und Synthese von NADPH + H ⁺	Durch Licht wird auch das Photosystem I (P 700) angeregt, das sich am Ende der Elektronentransportkette in der Thylakoidmembran befindet. Auch das P 700 verliert 2 e ⁻ an den daneben befindlichen Akzeptor. Es füllt die so entstandene Elektronenlücke mit den 2 e ⁻ , die ursprünglich aus dem P 680 stammten und von dort über die Elektronentransportkette zum P 700 gebracht worden sind. Die 2 e ⁻ , die der Akzeptor vom P 700 übernommen hat, gelangen über eine weitere, sehr kurze Elektronentransportkette zum Enzym NADP-Reductase , das auf der Außenseite der Thylakoidmembran diese 2 e ⁻ zusammen mit 2 Protonen (insgesamt also ein H ₂ -Molekül) auf den Wasserstofftransporter NADP ⁺ überträgt und dieses so zu NADPH + H⁺ reduziert. Das NADPH + H ⁺ transportiert den Wasserstoff zu den Sekundärreaktionen.
Zusammenfassung	Im Ergebnis der Primärreaktionen ist unter Lichteinwirkung Wasser gespalten worden (Photolyse), wodurch einerseits Sauerstoff produziert und andererseits Wasserstoff in Form von NADPH + H ⁺ für die Sekundärreaktionen bereitgestellt wurde. Die Energie des Lichtes ist in Form energiereicher Elektronen im NADPH + H ⁺ sowie in Form von ATP gespeichert worden und steht nun ebenfalls für die Sekundärreaktionen zur Verfügung.



3.5 Details der Sekundärreaktionen

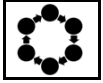
zyklische Prozesse	Die Sekundärreaktionen im Stroma des Chloroplasten laufen in Form eines zyklischen Prozesses ab, der nach seinem Entdecker als Calvin-Zyklus bezeichnet wird. In einem biochemischen Zyklus unterscheidet man drei Abschnitte: die Fixierungs-, die Reaktions- und die Regenerationsphase. Während der Fixierungsphase wird der Ausgangsstoff (in diesem Fall: Kohlenstoffdioxid) an ein Akzeptormolekül gebunden und somit in den Zyklus „eingeschleust“. In der Reaktionsphase laufen dann die „beabsichtigten“ Reaktionen ab (in diesem Fall: Synthese von Glucose aus Kohlenstoffdioxid und Wasserstoff unter Einbindung von Energie). Ein Teil der dabei entstandenen Produkte verlässt den Zyklus und kann genutzt werden; der Rest jedoch wird in der Regenerationsphase zum Akzeptormolekül des Zyklus umgebaut, sodass dieses dann wieder neue Ausgangsstoffe fixieren kann.
Fixierungsphase (Fixierung des CO ₂)	Der Ausgangsstoff Kohlenstoffdioxid wird enzymatisch an das C ₅ -Akzeptormolekül Ribulose-1,5-bisphosphat gebunden: $6 C_5... + 6 CO_2 \rightarrow 6 C_6...$. Das so entstandene C ₆ -Molekül ist instabil; es zerbricht zu zwei C ₃ -Molekülen namens 3-Phosphoglycerinsäure : $6 C_6... \rightarrow 12 C_3...$
Reaktionsphase (Reduktion des CO ₂)	Die 3-Phosphoglycerinsäure wird mit Hilfe der Energie aus den ATP -Molekülen, die in den Primärreaktionen gebildet wurden, aktiviert (= reaktionsfreudig gemacht). Auf das so aktivierte Molekül wird Wasserstoff übertragen, den das NADPH + H⁺ aus den Primärreaktionen herantransportiert, d. h. das Molekül wird reduziert. Es entsteht das energiereiche C ₃ -Molekül Glycerinaldehyd-3-Phosphat , von dem zwei Moleküle den Zyklus verlassen und zu einem Molekül Glucose verbunden werden: $2 C_3... \rightarrow C_6H_{12}O_6$. Außerdem wird dabei auch Wasser frei.
Regenerationsphase (Regeneration des CO ₂ -Akzeptors)	Die im Zyklus verbliebenen Glycerinaldehyd-3-Phosphat-Moleküle werden mit Hilfe von ATP -Energie aus den Primärreaktionen schrittweise wieder zu Ribulose-1,5-bisphosphat umgebaut, das nun erneut als CO ₂ -Akzeptor zur Verfügung steht: $10 C_3... \rightarrow 6 C_5...$
Zusammenfassung	Die Sekundärreaktionen erfolgen in einem zyklischen Prozess, dem Calvin-Zyklus. Unter Verwendung der in den Primärreaktionen erzeugten Überträgermoleküle ATP und NADPH + H ⁺ werden Kohlenstoffdioxidmoleküle reduziert und zu Glucose verbunden. Dabei wird auch Wasser produziert.

3.6 Bruttogleichungen



Standardaufgaben

- a) Beschreiben Sie den Ablauf der Primärreaktionen der Photosynthese!
- b) Stellen Sie den Fluss der Elektronen während der Primärreaktionen in einem beschrifteten Schema dar!
- c) Benennen Sie die drei Phasen der Sekundärreaktionen der Photosynthese, und beschreiben Sie jeweils die während dieser Phasen ablaufenden Prozesse!
- d) Erklären Sie, warum kurze Zeit nach dem Entzug von Licht auch keine Glucose mehr gebildet werden kann!
- e) Geben Sie die Bruttogleichung der Primär- bzw. der Sekundärreaktionen an!
- f) Begründen Sie, wie sich die Konzentrationen folgender Stoffe im Stroma des Chloroplasten verändern, nachdem man das Licht ausgeschaltet hat: a) ATP, b) 3-Phosphoglycerinsäure, c) Glucose, d) Ribulose-1,5-bisphosphat, e) Kohlenstoffdioxid!

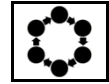


3.7 Bedeutung der Photosyntheseprodukte

Sauerstoff	Der durch die Photolyse des Wasser freigesetzte Sauerstoff wird von der Pflanze zur aëroben Dissimilation (Zellatmung) in den Mitochondrien verwendet. Wird mehr Sauerstoff gebildet, als von der Pflanze selbst benötigt wird, so diffundiert er durch die Spaltöffnungen der Laubblätter in die Umgebungsluft.
Glucose	Die in den Sekundärreaktionen gebildete Glucose dient einerseits als Ausgangsstoff für Dissimilationsprozesse (Zellatmung und Gärung) zum Zwecke der ATP-Gewinnung. Zum anderen stellt die Glucose jedoch auch den Ausgangsstoff für die Synthese aller anderen Biomoleküle dar (Kohlenhydrate, Fette, Proteine, DNA und RNA, Pigmente usw.); sie ist somit Voraussetzung für den Aufbau von Biomasse, die ihrerseits die Grundlage für die Ernährung aller heterotrophen Lebewesen bildet. Letztlich wird derzeit nicht benötigte Glucose in Form von Stärke oder anderen Kohlenhydraten oder in Form von Fett gespeichert ; in vielen Pflanzen erfolgt dies v. a. in der Wurzel und in den Samen.

3.8 Abhängigkeit der Photosynthese von Umweltfaktoren

CO ₂ -Angebot	<p>Die Abhängigkeit der Photosyntheserate von der CO₂-Konzentration wird grafisch durch eine Sättigungskurve beschrieben. Der natürliche CO₂-Gehalt der Luft (ca. 0,04 %) liegt weit unter dem Sättigungswert. Dieser wird von der Menge verfügbarer Ribulose-1,5-bisphosphat-Moleküle bestimmt, denn dies sind die Akzeptoren, mit deren Hilfe CO₂ fixiert wird. Ist die CO₂-Konzentration so hoch, dass sämtliche Akzeptoren stets sofort ein CO₂-Molekül fixieren können, so führt auch eine noch weitere Steigerung der CO₂-Konzentration nicht mehr zu einer gesteigerten Photosyntheserate.</p> <p>Aufgrund der Tatsache, dass die Photosyntheserate einer Pflanze nicht direkt gemessen werden kann, sondern zumeist über das Ausmaß des an die Umwelt abgegebenen Sauerstoffs bestimmt wird, beginnt die entsprechende Kurve nicht im Koordinatenursprung, sondern bei einer gewissen CO₂-Konzentration, die als Kompensationspunkt bezeichnet wird: Hier wird durch Photosynthese genau so viel Sauerstoff produziert, wie die Pflanze durch ihre Zellatmung selbst verbraucht. Eine darüber hinausgehende Photosyntheserate führt zu einem „Überschuss“ an Sauerstoff, der an die Umwelt abgegeben wird und folglich gemessen werden kann.</p>
Lichtintensität	<p>Auch die Abhängigkeit der Photosyntheserate von der Lichtintensität wird grafisch durch eine Sättigungskurve beschrieben. Der Sättigungswert wird hier durch die zur Verfügung stehenden Photosysteme bestimmt: Ist die Lichtintensität so hoch, dass alle Photosysteme ständig Elektronen abgeben, so kann die Photosyntheserate auch durch eine noch weitere Erhöhung der Lichtintensität nicht mehr gesteigert werden.</p> <p>Aufgrund der indirekten Messung der Photosyntheserate über die Menge des an die Umwelt abgegebenen Sauerstoffs weist auch die Lichtintensitätskurve einen Kompensationspunkt auf.</p>
Lichtqualität	Da die verschiedenen Wellenlängen des Lichts die Energiequelle für den endergonen Vorgang der Photosynthese darstellen, steht die Photosyntheserate in einem direkten Zusammenhang mit dem jeweils vorhandenen Anteil an Wellenlängen, die von den Photosynthesepigmenten absorbiert werden können. Das kombinierte Absorptionsspektrum aller Pigmente entspricht somit dem Wirkungsspektrum der Photosynthese.
Temperatur	Da die Reaktionen der Photosynthese – insbesondere die Sekundärreaktionen – von Enzymen abhängig sind, wird in Hinsicht auf die Temperatur auch die Photosyntheserate insgesamt von der Temperaturabhängigkeit der beteiligten Enzyme bestimmt (vgl. Kap. 3.1). Die grafische Darstellung der Abhängigkeit der Photosyntheserate von der Temperatur ergibt somit eine Optimumskurve .



limitierender Faktor Für eine möglichst hohe Photosyntheserate müssen die verschiedenen Umweltfaktoren jeweils in optimalem Ausmaß vorliegen. Der Faktor, der am weitesten von seinem Optimalwert entfernt ist, begrenzt die Photosyntheserate insgesamt (limitierender Faktor). Unter natürlichen Bedingungen ist dies zumeist der CO₂-Gehalt der Luft.

- Standardaufgaben
- Erläutern Sie die Bedeutung der Photosynthese für die ATP-Produktion durch Zellatmung unter Einbeziehung der Nettogleichungen beider Prozesse!
 - Nennen Sie drei Beispiele für die Speicherung von energiereichen Stoffen durch Pflanzen und deren jeweilige Nutzung durch den Menschen!
 - Stellen Sie die Abhängigkeit der Photosyntheserate (gemessen an der O₂-Abgabe durch die Pflanze) von der CO₂-Konzentration in der Luft grafisch dar, und interpretieren Sie Ihre Darstellung!
 - Begründen Sie, ob eine Pflanze, die mit blauem Licht bestrahlt wird, besser wachsen kann als eine Pflanze, die mit weißem Licht bestrahlt wird!
 - Für keinen Vorgang im Zusammenhang mit der Photosynthese wird direkt Stickstoff (N) benötigt; dennoch führt die Düngung von Pflanzen mit stickstoffhaltigem Dünger zu einem verstärkten Aufbau von Biomasse. Erklären Sie dieses Phänomen!

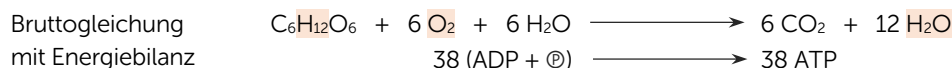
4 Dissimilation: Zellatmung und Gärung

4.1 Überblick und Bruttogleichung

Überblick Die beim Abbau energiereicher Stoffe in Zellen freigesetzte Energie wird zu einem großen Teil zum Aufbau von ATP verwendet, das dann als Energielieferant für endergone Prozesse zur Verfügung steht (vgl. energetische Kopplung, Kap. 2). Ein vollständiger Abbau ist nur in Anwesenheit von Sauerstoff möglich (**aerobe Dissimilation = Zellatmung**): Hierbei werden durch den Abbau eines Moleküls Glucose **38 ATP-Moleküle** gewonnen; die Reaktionsprodukte (H₂O und CO₂) sind energiearm. Fehlt Sauerstoff, so können die energiereichen Verbindungen nur unvollständig abgebaut werden (**anaerobe Dissimilation = Gärung**): Hierbei können durch den Abbau eines Moleküls Glucose nur **2 ATP-Moleküle** gewonnen werden; es bleiben noch immer recht energiereiche Produkte (Ethanol, Milchsäure) übrig, die nicht weiter zur ATP-Erzeugung genutzt werden können. Die Gärung ist für viele Prokaryoten, die Zellatmung dagegen für alle Eukaryoten die übliche Form der Dissimilation; bei Sauerstoffmangel können aber auch eukaryotische Zellen Gärung betreiben.

4.2 Aerobe Dissimilation: Zellatmung

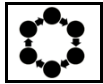
- To-do-Liste der Zellatmung
- Gewinnung von **Wasserstoff** (H₂) aus der Spaltung von Glucose
 - stufenweise Oxidation des Wasserstoffs mit eingeatmetem **Sauerstoff** („**Knallgasreaktion** mit angezogener Handbremse“)
 - Nutzung der bei der Oxidation des Wasserstoffs freigesetzten Energie zum Aufbau von **ATP**



Die vier Abschnitte der Zellatmung am Beispiel eines Glucosemoleküls

1. Glykolyse im Zellplasma. **Glucose** wird in **zwei Moleküle Brenztraubensäure** (C₃H₄O₃) gespalten. Dabei werden 2 Moleküle H₂ aus der Glucose auf 2 Wasserstoffüberträger NAD⁺ übertragen: 2 NAD⁺ + 2 H₂ → 2 (NADH + H⁺). Außerdem entstehen **zwei Moleküle ATP** aus ADP und P. Die Brenztraubensäure wird ins Mitochondrium transportiert.

2. Oxidative Decarboxylierung in der Matrix des Mitochondriums. Aus beiden Brenztraubensäuremolekülen **wird je ein H₂-Molekül auf NAD⁺ übertragen** sowie **je ein CO₂-Molekül abgespalten**. Aus dem C₃-Körper Brenztraubensäure entsteht so ein C₂-Körper, der an ein Enzym gekoppelt und in dieser Form als **aktivierte Essigsäure** bezeichnet wird.



Stoffwechselbiologie

3. Zitronensäurezyklus in der Matrix des Mitochondriums. **Fixierungsphase:** Die aktivierte Essigsäure ($C_2...$) bindet an das C_4 -Akzeptormolekül des Zyklus; es entsteht **Zitronensäure** ($C_6...$). **Reaktionsphase:** Unter schrittweisem Einbau von **3 H_2O -Molekülen** werden nach und nach immer mehr H_2 -Moleküle abgespalten und auf Transportmoleküle übertragen: So werden **3 Moleküle ($NADH + H^+$)** und **1 Molekül $FADH_2$** gebildet. Außerdem entsteht **ein Molekül ATP** direkt. **Zwei Moleküle CO_2** verlassen den Zyklus. **Regenerationsphase:** Das verbliebene C_4 -Molekül wird wieder zum Akzeptormolekül des Zyklus umgebaut.

4. Atmungskette an der inneren Membran des Mitochondriums. Der in den vorigen Abschnitten gewonnene und durch ($NADH + H^+$) und $FADH_2$ herantransportierte Wasserstoff wird schrittweise mit eingeatmetem Sauerstoff oxidiert: $2 H_2 + O_2 \rightarrow 2 H_2O$ (**Knallgasreaktion**). Die bei dieser stark exergonen Reaktion freigesetzte Energie wird zum Aufbau von ATP genutzt. Dabei können **aus 1 Molekül ($NADH + H^+$) jeweils 3, und aus 1 Molekül $FADH_2$ jeweils 2 Moleküle ATP** gebildet werden.

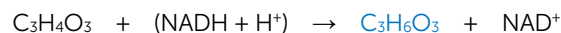
4.3 Anaerobe Dissimilation: Gärung

Das große Problem der Gärung und seine Lösung

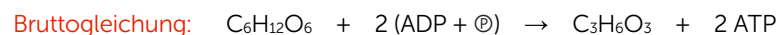
Gärung und Zellatmung beginnen mit demselben Schritt – der Glykolyse im Zellplasma: Hierbei werden u. a. zwei NAD^+ -Moleküle zu $NADH + H^+$ reduziert. Der darin enthaltene Wasserstoff kann unter anaeroben Bedingungen jedoch nicht mit Sauerstoff reagieren: Der Wasserstofftransporter bleibt in seinem reduzierten („beladenen“) Zustand. Für die Glykolyse wird aber „unbeladenes“ NAD^+ benötigt; $NADH + H^+$ muss also auf einem anderen Weg wieder oxidiert („entladen“) werden. Bei der Gärung wird der Wasserstoff auf die Brenztraubensäure oder aus ihr gebildete Produkte übertragen.

Milchsäuregärung

Der Wasserstoff des $NADH + H^+$ wird direkt auf die Brenztraubensäure übertragen – es entsteht **Milchsäure ($C_3H_6O_3$)**:

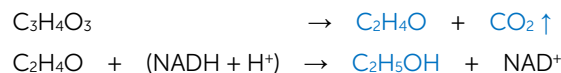


Die Milchsäuregärung findet sich v. a. bei Milchsäurebakterien, mit deren Hilfe z. B. Sauermilchprodukte (Saure Sahne, Joghurt, Käse, Buttermilch usw.), Sauerteig, Sauerkraut oder auch Silagefutter hergestellt werden. Bei Sauerstoffmangel können auch die Zellen vieler Eukaryoten auf Milchsäuregärung „umschalten“.

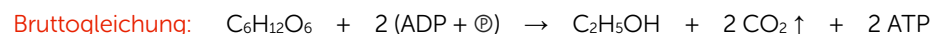


alkoholische Gärung

Der Wasserstoff des $NADH + H^+$ wird auf **Ethanal (C_2H_4O)** übertragen, das durch **CO_2 -Abspaltung** aus der Brenztraubensäure gebildet wurde – es entsteht **Ethanol (C_2H_5OH)**:



Die alkoholische Gärung findet sich v. a. bei Hefepilzen, die diesen Stoffwechselweg unter anaeroben Bedingungen nutzen. Der Mensch setzt dies u. a. im Brauprozess zur Herstellung alkoholischer Getränke (Bier, Wein) und beim Backen von Hefeteigprodukten ein, bei denen die CO_2 -Entwicklung den Teig „gehen“ lässt.



Standardaufgaben

- Geben Sie die Bruttogleichung der Zellatmung, der Milchsäuregärung bzw. der alkoholischen Gärung unter Einbeziehung des energetischen Aspekts an!
- Vergleichen Sie die aërobe und die anaerobe Dissimilation!
- Nennen Sie die Abschnitte der Zellatmung, und geben Sie jeweils deren Ort an!
- Leiten Sie bei der Zellatmung die Menge der 38 aus einem Glucosemolekül gebildeten ATP-Moleküle ab!