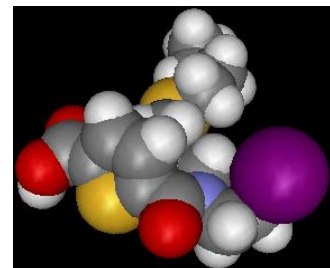
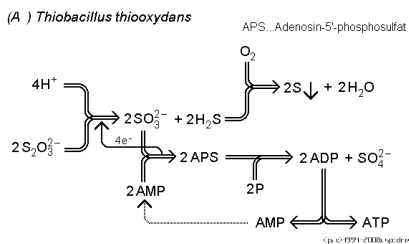
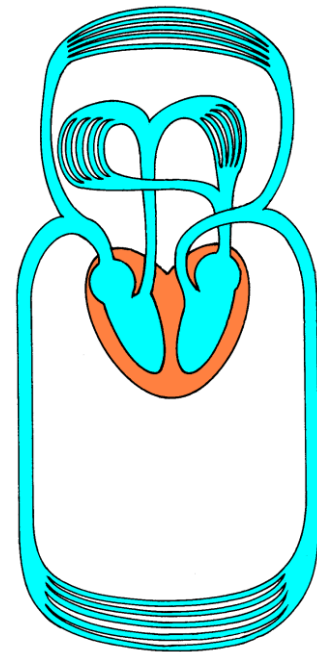
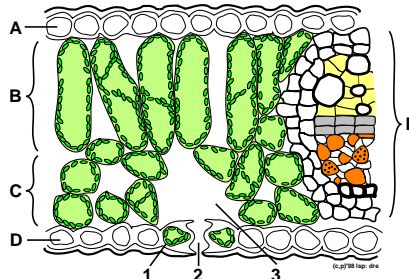


# Biologie

für die Sekundarstufe II

## - Stoff- und Energiewechsel -

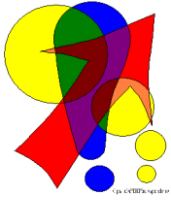
Autor: L. Drews



Version 3.5 (2020)

**Legende:**

mit diesem Symbol werden zusätzliche Hinweise, Tips und weiterführende Ideen gekennzeichnet

**Nutzungsbestimmungen / Bemerkungen zur Verwendung durch Dritte:**

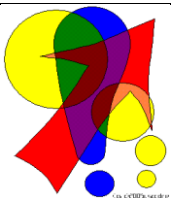
- (1) Dieses Skript (Werk) ist zur freien Nutzung in der angebotenen Form durch den Anbieter (lern-soft-projekt) bereitgestellt. Es kann unter Angabe der Quelle und / oder des Verfassers gedruckt, vervielfältigt oder in elektronischer Form veröffentlicht werden.
- (2) Das Weglassen von Abschnitten oder Teilen (z.B. Aufgaben und Lösungen) in Teildrucken ist möglich und sinnvoll (Konzentration auf die eigenen Unterrichtsziele, -inhalte und -methoden). Bei angemessen großen Auszügen gehören das vollständige Inhaltsverzeichnis und die Angabe einer Bezugsquelle für das Originalwerk zum Pflichtteil.
- (3) Ein Verkauf in jedweder Form ist ausgeschlossen. Der Aufwand für Kopierleistungen, Datenträger oder den (einfachen) Download usw. ist davon unberührt.
- (4) Änderungswünsche werden gerne entgegen genommen. Ergänzungen, Arbeitsblätter, Aufgaben und Lösungen mit eigener Autorenschaft sind möglich und werden bei konzeptioneller Passung eingearbeitet. Die Teile sind entsprechend der Autorenschaft zu kennzeichnen. Jedes Teil behält die Urheberrechte seiner Autorenschaft bei.
- (5) Zusammenstellungen, die von diesem Skript - über Zitate hinausgehende - Bestandteile enthalten, müssen verpflichtend wieder gleichwertigen Nutzungsbestimmungen unterliegen.
- (6) Diese Nutzungsbestimmungen gehören zu diesem Werk.
- (7) Der Autor behält sich das Recht vor, diese Bestimmungen zu ändern.
- (8) Andere Urheberrechte bleiben von diesen Bestimmungen unberührt.

**Rechte Anderer:**

Viele der verwendeten Bilder unterliegen verschiedensten freien Lizenzen. Nach meinen Recherchen sollten alle genutzten Bilder zu einer der nachfolgenden freien Lizenzen gehören. Unabhängig von den Vorgaben der einzelnen Lizenzen sind zu jedem extern entstandenen Objekt die Quelle, und wenn bekannt, der Autor / Rechteinhaber angegeben.

<b>public domain</b> (pd)	Zum Gemeingut erklärte Graphiken oder Fotos (u.a.). Viele der verwendeten Bilder entstammen Webseiten / Quellen US-amerikanischer Einrichtungen, die im Regierungsauftrag mit öffentlichen Mitteln finanziert wurden und darüber rechtlich (USA) zum Gemeingut wurden. Andere kreative Leistungen wurden ohne Einschränkungen von den Urhebern freigegeben.
<b>gnu free document licence</b> (GFDL; gnu fdl)	
<b>creativecommons</b> (cc) 	od. neu  ... Namensnennung ... nichtkommerziell ... in der gleichen Form ... unter gleichen Bedingungen

Die meisten verwendeten Lizenzen schließen eine kommerzielle (Weiter-)Nutzung aus!

**Bemerkungen zur Rechtschreibung:**

Dieses Skript folgt nicht zwangsläufig der neuen **ODER** alten deutschen Rechtschreibung. Vielmehr wird vom Recht auf künstlerische Freiheit, der Freiheit der Sprache und von der Autokorrektur des Textverarbeitungsprogramms microsoft® WORD® Gebrauch gemacht.

Für Hinweise auf echte Fehler ist der Autor immer dankbar.

---

# Inhaltsverzeichnis:

Seite

<b>0. Vorbemerkungen .....</b>	<b>6</b>
Kapitel-Quellen und weiterführende Links: .....	7
<b>1. Einteilung / Grundprinzipien der Stoffwechselfvorgänge .....</b>	<b>8</b>
Exkurs: moderne systemische Betrachtung nach MATURANA und VARELA.....	9
<b>1.1. Grundbegriffe des Stoff- und Energiewechsels .....</b>	<b>9</b>
<b>2. Stoffwechsel der Zellen .....</b>	<b>11</b>
<b>2.1. Übersicht über die wichtigsten Stoffe in Zellen .....</b>	<b>11</b>
2.1.1. Wasser.....	11
2.1.2. Lipide – Fette und ähnliche Stoffe .....	11
2.1.3. Saccharide - Kohlenhydrate .....	11
2.1.4. Aminosäuren, Proteine – Eiweiße.....	12
2.1.5. Nucleinbasen, Nucleide, .....	12
<b>2.2. chemische Grundlagen.....</b>	<b>13</b>
2.2.1. Prinzipien biochemischer Reaktionen.....	14
2.2.2. Baustein-Modell eines Metabolismus .....	17
<b>2.3. Biokatalyse und Metabolismus .....</b>	<b>18</b>
<b>3. Enzyme (Wirkstoffe) .....</b>	<b>21</b>
<b>3.0. Allgemeines zu Enzymen.....</b>	<b>21</b>
3.0.1. Einteilung der Enzyme nach ihrer Funktion .....	24
<b>3.1. struktureller Bau von Enzymen .....</b>	<b>25</b>
<b>3.2. Funktionsweise von Enzymen .....</b>	<b>27</b>
3.2.1. das Baustein-Modell der Enzym-Funktionsweise.....	29
Exkurs: Katalyse .....	30
3.2.2. Enzymreaktionen mit Coenzymen .....	32
3.2.2.1. Probleme am aktiven Zentrum.....	34
Exkurs: Coenzym A.....	35
Exkurs: Vitamine als Coenzyme .....	36
<b>3.3. Abhängigkeit der Enzymaktivität .....</b>	<b>37</b>
3.3.1. Substratabhängigkeit der Enzymaktivität .....	37
3.3.1.1. die Substrat-Abhängigkeit im Baustein-Modell.....	41
3.3.2. Temperaturabhängigkeit der Enzymaktivität.....	42
3.3.3. pH-Abhängigkeit der Enzymaktivität .....	44
<b>3.4. Regulation der Enzymaktivität (Modulation) .....</b>	<b>45</b>
3.4.1. Aktivierung / Inhibition (Hemmung).....	45
3.4.1.1. isosterische Regulation (Modulation) .....	46
3.4.1.1.1. kompetitive Hemmung .....	46
3.4.1.1.2. unkompetitive Hemmung .....	48
3.4.1.2. nicht-isosterische Regulierung / nicht-kompetitive Modulation .....	49
3.4.1.3. allosterische Effekte (Modulation) nach MONOD .....	51
3.4.2. Modulation von Metabolismen .....	52
3.4.2.1. Produkt-Hemmung .....	52
3.4.2.2. Ausgangsstoff-Aktivierung .....	54
<b>3.5. Transport von Energie und Reduktionsäquivalenten .....</b>	<b>58</b>
Exkurs: Energie, Enthalpie und Entropie .....	59
3.5.1. Das ATP-System.....	64
Exkurs: Kopplung, Wirkungsgrad, Geschwindigkeit und Leistungsvermögen .....	66
3.5.1.1. Energie-Kopplungs-Mechanismen.....	67
3.5.2. Wasserstoff-Transport-Systeme (NAD <sup>+</sup> , NADP <sup>+</sup> und FAD).....	69
<b>3.6. Experimente mit und zu Enzymen .....</b>	<b>72</b>
Methode: Planen eines Experiment's .....	76
<b>4. Hormone .....</b>	<b>81</b>

<b>5. wichtige Stoffwechselfvorgänge</b> .....	<b>87</b>
<b>5.1. Dissimilations-Vorgänge</b> .....	<b>88</b>
5.1.1. anaerobe Dissimilation (Gärungen) .....	90
5.1.1.0. Geschichte der Dissimilation.....	91
5.1.1.1. Glycolyse.....	93
Glycolyse – Gesamtüberblick .....	100
5.1.1.2. Nach der Glycolyse ablaufende anaerobe Vorgänge .....	105
5.1.1.2.1. alkoholischen Gärung .....	106
alkoholische Gärung – Gesamtüberblick .....	109
5.1.1.2.2. Milchsäure-Gärung .....	110
Milchsäure-Gärung – Gesamtüberblick.....	112
5.1.1.2.3. Buttersäure-Gärung .....	117
5.1.1.2.4. Propionsäure-Gärung .....	117
5.1.1.2.5. Milchsäure-Gärung aus Apfelsäure (malolaktische Gärung) .....	117
5.1.1.2.6. Methan-Gärung.....	118
5.1.1.2.7. Homoacetat-Gärung .....	118
5.1.1.2.7. weitere Gärungen? .....	118
5.1.2. aerobe Dissimilation (Zellatmung) .....	119
5.1.2.1. Zitrat-Zyklus.....	120
Zitronensäure-Zyklus – Gesamtüberblick .....	128
5.1.2.2. Atmungskette (Endoxidation).....	129
Exkurs: ATP-Synthase .....	133
5.1.4. Dissimilation beim Menschen .....	137
5.1.5. weitere ausgewählte Assimilationsvorgänge .....	138
<b>5.2. Assimilations-Vorgänge</b> .....	<b>139</b>
5.3.1. heterotrophe Assimilation .....	139
<b>4.1. heterotrophe Assimilation</b> .....	<b>141</b>
4.1.1. heterotrophe Assimilation (auf zellulärer Ebene) .....	142
4.1.1.1. der Glyoxylat-Zyklus – das Zitronensäure-Zyklus-Äquivalent der niederen Organismen.....	143
5.3.1.1.1. Gluconeogenese.....	144
4.1.2. heterotrophe Assimilation (auf Organ-Ebene).....	145
4.1.2.1. besondere Stoffwechselabläufe beim Menschen .....	145
4.1.2.2. CORI-Zyklus.....	145
4.1.3. heterotrophe Assimilation (auf Organismen-Ebene) .....	147
5.4.1. das Verdauungssystem des Menschen .....	148
Exkurs: Parasiten im Verdauungstrakt .....	156
<b>4.2. autotrophe Assimilation</b> .....	<b>157</b>
4.2.1. Evolution der Photosynthese .....	160
4.2.2. Photosynthese.....	161
4.2.2.0. Bedeutung der Photosynthese.....	163
4.2.2.0.1. detaillierte Daten zur Rolle der Photosynthese in der Biogeosphäre ...	165
4.2.2.1. Lichtreaktionen (lichtabhängige Reaktionen der Photosynthese) .....	166
Exkurs: Licht und Energie .....	171
4.2.2.1.1. Photosynthese in anderen Organismengruppen .....	176
anoxygene Photosynthese .....	177
4.2.2.2. Dunkelreaktionen (lichtunabhängige Reaktionen der Photosynthese) .....	179
4.2.2.3. spezielle Formen der Kohlenstoff-Assimilation .....	187
4.2.2.3.1. prinzipieller Ablauf des HATCH-SLACK-Zyklus.....	188
4.2.2.3.2. C <sub>4</sub> -Pflanzen.....	190
4.2.2.3.3. CAM-Pflanzen.....	191
4.2.2.3.4. reverser bzw. reduktiver Zitrat-Zyklus .....	193
4.2.3. Photorespiration / Lichtatmung .....	195
4.2.4. Retinal-Photosynthese .....	197
4.2.5. Chemosynthese .....	199
weitere gesammte Daten, Tabellen und Schemata: .....	206



---

## 0. Vorbemerkungen

Die Namen von Wissenschaftlern oder Autoren bzw. deren Namen in abgeleiteten Begriffen werden in diesem Skript in Großbuchstaben geschrieben. So wird dann schnell klar, ob der KOCH ein Wissenschaftler oder ein Meister der Küche (Koch) war, dem wir eine Entdeckung zu verdanken haben.

Am Ende der Abschnitte sind Quellen und weiterführende Literatur oder gar Internet-Adressen (Link's) angegeben. Leider kann bei den Internet-Adressen nicht für die Gültigkeit oder Verfügbarkeit garantiert werden. Mit aktuellen Suchmaschinen lassen sich die Begriffe und Themen aber hochaktuell nachrecherchieren.

Noch ein Hinweis zu den Urheberrechten. Alle Erkenntnisse dieses Skriptes stammen nicht von mir. Sie wurden von mir nur zusammengetragen und eventuell neu zusammengestellt. Ich habe immer versucht – und tue es immer noch – alle Themen gründlich zu recherchieren. Wenn an einzelnen Stellen die wirklichen Urheber nicht zu erkennen sind oder mir unbekannt geblieben sein, dann verzeihen Sie mir bitte. Für korrigierende Hinweise bin ich immer offen. Die meisten Abbildungen sind anderen Quellen nachempfunden oder nachgezeichnet. Auch hier hoffe ich, keine schützenswerten Ideen geklaut zu haben. Die Graphiken und Fotos aus anderen Quellen sind immer mit der Quelle selbst angegeben. Bei freien Quellen ist der Autor oder Urheber – soweit ermittelbar – in Klammern mit angezeigt.

Oft werden Sie unorthodoxe Standpunkte und Theorien vorfinden. Die habe ich mir nicht ausgedacht. Sie sind heute in der Wissenschaft heiß diskutiert oder auch schon anerkannt. Viele traditionelle Lehrbücher mögen Veränderungen in wissenschaftlichen Lehren und Erkenntnissen überhaupt nicht. Gerade deshalb stelle ich solche Skripte – wie dieses – zusammen. Auch wenn einige Theorien nicht wahrer sind, als so manche traditionelle, ist ein Beschäftigen mit ihnen – auch für Schüler – ein sehr sinnvoller Arbeitsgegenstand.

Vielleicht schaffe ich es auch mal wieder, die eine oder andere pseudowissenschaftliche These ganz "ernsthaft" mit aufzunehmen. Hier sei es die Aufgabe der Lernenden den Unsinn vom Sinnvollen zu trennen oder die Theorien der Unwissenschaftlichkeit zu überführen – viel Spaß! Nicht alles was geschrieben steht ist auch wahr – auch wenn wir dies gerne glauben mögen.

Bei allem Wahrheitsgesäusel darf man nicht vergessen, dass vieles in der Biologie – auch bis heute – noch Spekulation, Theorie und These ist. Die Schul-Biologie schöpft sowieso nur den Rahm ab. Vieles wird idealisiert – und damit auch schnell falsch – dargestellt. Wissenschaft ist ein dynamischer Prozess – er wird von Menschen für Menschen gemacht und ist damit mindestens zweiseitig fehleranfällig.

Viele Themen oder Sachverhalte werden mehrfach und an verschiedenen Stellen im Skript auftauchen. Dies liegt einfach an der starken Verzahnung der Themen. Querverbindungen sind weitestgehend als Link's (→ [Verknüpfungen](#)) angegeben. Je nach Dateiform funktionieren diese dann auch zumindestens auf Computern. In der Papierform müssen Sie sich an den Begriffen und Überschriftennummern orientieren. Andere Skripte werden mit einem Buch-Symbol und einem Kurznamen gekennzeichnet (📖 **Cytologie**).

Inhaltlich geht das Skript in vielen Fällen über die konkreten Forderungen des Lehrplans für die Fachoberschule hinaus. Damit ergeben sich pädagogische Freiheiten für den Lehrer und der interessierte Schüler / Student hat Gelegenheit sich angrenzende Themen zu erschließen.

---

**Kapitel-Quellen und weiterführende Links:**

/1/ <http://de.wikipedia.org> oder [www.wikipedia.org](http://www.wikipedia.org)

**empfehlenswerte Suchmaschinen im Internet:**

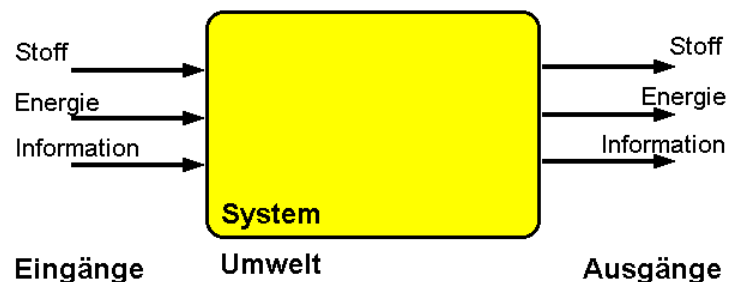
/i/ [www.google.de](http://www.google.de)  
/ii/ [www.exalead.de](http://www.exalead.de)  
/iii/ [de.vivisimo.com](http://de.vivisimo.com)  
/iiii/ [www.msn.de](http://www.msn.de)

**interessante Links (übergreifend):**

<http://www.rpi.edu/dept/bcbp/molbiochem/MBWeb/mb1/MB1index.html> (Biochemie (engl.))  
<http://www.wikipathways.org> (Metabolismen)

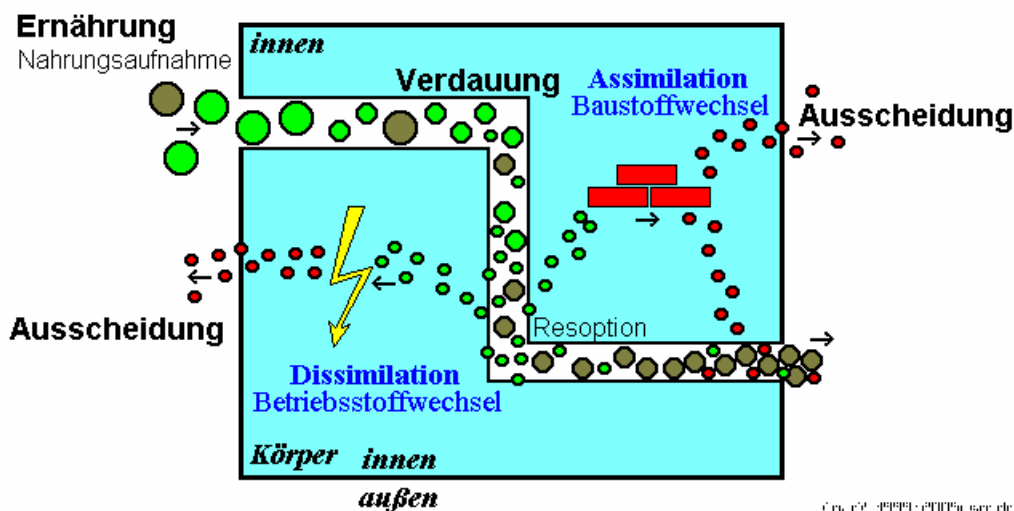
# 1. Einteilung / Grundprinzipien der Stoffwechselfvorgänge

Für jedes Lebewesen – auch für kleinere lebende Einheiten (z.B. einzelne Zelle eines Mehrzellers) – lässt sich eine klare Grenze des Organismus festlegen. Modellhaft spricht man auch von einem (lebenden) System. Alles was außerhalb der Grenze existiert, wird als Umgebung oder Umwelt bezeichnet. Mit der Umgebung tauscht jeder lebende Organismus Stoffe, Energie und Informationen aus. Eingehende Größen werden als Input (Eingänge), die ausgehenden als Output (Ausgänge) zusammengefasst.



© paco2008/isp/dre

Innerhalb des Systems sind zwei grundlegende Funktionen zu erfüllen. Der Organismus muss sich selbst aufbauen, erhalten und erweitern sowie den eigentlichen inneren Betrieb aufrechterhalten. Der stoffliche Aufbau wandelt die aufgenommenen (körperfremden) Stoffe (Input, Nahrungsaufnahmen) in körpereigene Stoffe um. Diese werden zum Aufbau von Körperstrukturen benötigt. Da ständig körpereigene Strukturen verbraucht oder abgebaut werden bzw. auch von selbst zerfallen, muss für deren Nachbildung gesorgt werden. Die Prozesse, die körperfremde Stoffe in körpereigene umwandeln, nennt man Assimilation. Dazu werden auch alle nachgelagerten Umwandlungs- und einfachen Abbau-Prozesse gezählt.



© paco2008/isp/dre

Alle laufenden Vorgänge in einem System benötigen Energie. Diese muss von Außen aufgenommen werden. In den seltensten Fällen steht sie in einer sofort nutzbaren Form zur Verfügung. Prozesse, die Energie für die Lebensprozesse bereitstellen und dabei zumeist energiereiche in energieärmere Stoffe umwandeln, werden der Dissimilation zugeordnet.

Aus dieser Sicht ist die Photosynthese (normalerweise zur autotrophe Assimilation gezählt) eine Mischform. Bei ihr werden sowohl körperfremde Stoffe (Cohlendioxd und Wasser) in körpereigene (Glucose) umgewandelt, als auch Energie (ATP) für weitere Lebensprozesse bereitgestellt. Der energiebereitstellende Teil würde eigentlich eher der Dissimilation zugeordnet werden.

Unter Beachtung der Quellen von Energie, Elektronen oder Cohlenstoff für den Zellstoffwechsel ergeben sich unterschiedliche Trophien (Ernährungsweisen).



Energie-Quelle	Redox-Reaktion	chemo-			troph
	Licht / Photochemische Reaktion	photo-			
Elektronen-Quelle	organische Verbindungen		organo-		
	anorganische Verbindungen		litho-		
Cohlenstoff-Quelle	organische Verbindungen			hetero-	
	anorganische und organische Verb.			mixo-	
	anorganische Verbindungen			auto-	

nach /A/

### Exkurs: moderne systemische Betrachtung nach MATURANA und VARELA

MATURANA und VARELA reduzieren die Kommunikation des Systems sogar nur auf Stoffe und Energie. Diese kann dann im System eine Bedeutung haben oder nicht – und dementsprechend Information darstellen.

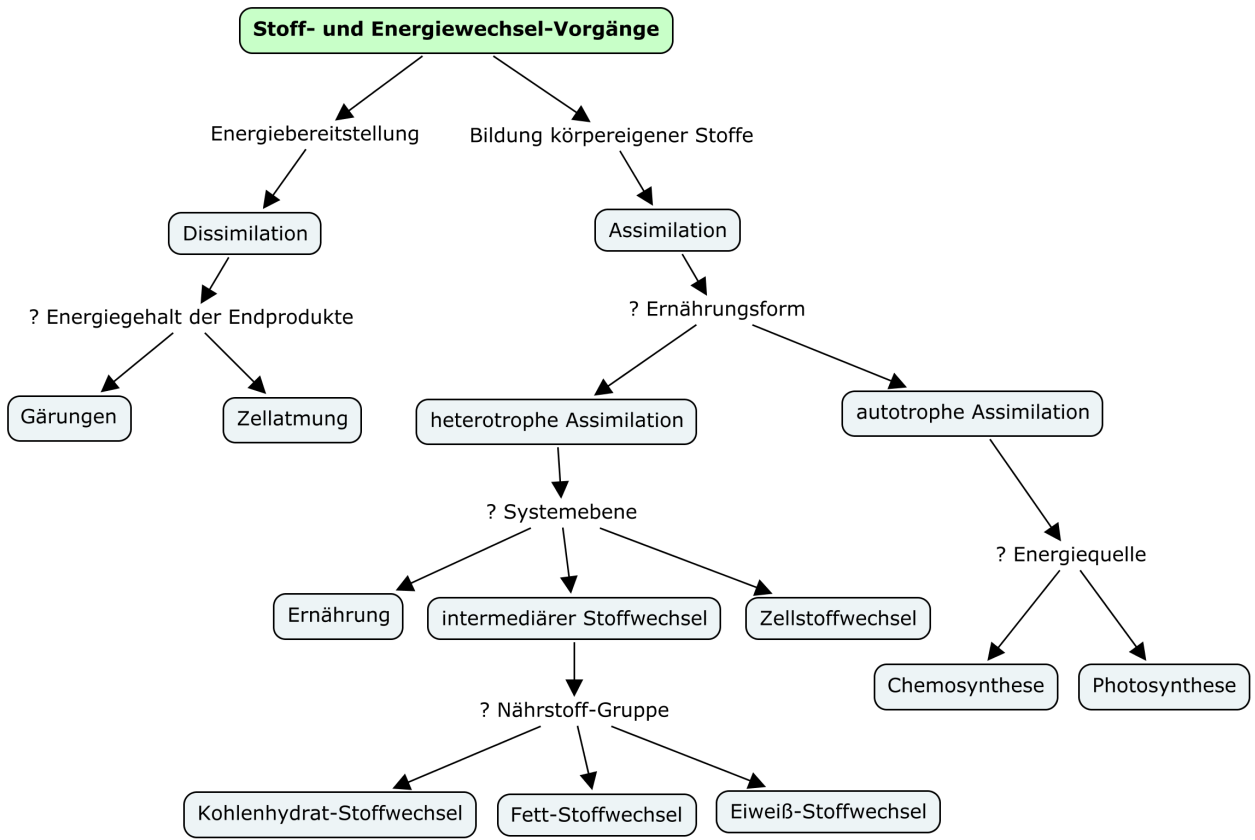
## 1.1. Grundbegriffe des Stoff- und Energiewechsels

Einteilung der Stoffwechselfvorgänge, Definitionen, ...

Ebenen

- Gesamt-Organismus
- Organsysteme (z.B. Verdauungs-System)
- Zelle / Zell-Bestandteil
- Stoffwechsel zwischen Organismus-Ebene und Zell-Ebene (Verteilung, Transport, Speicherung, ...)

intermediärer Stoffwechsel (Stoffwechsel zwischen Aufnahme der Nährstoffe und Ausscheidung der Endprodukte)



---

## 2. Stoffwechsel der Zellen

### 2.1. Übersicht über die wichtigsten Stoffe in Zellen

siehe Kurz-Vorstellung:

📖 [Cytologie](#)

ausführlich in den Skripten:

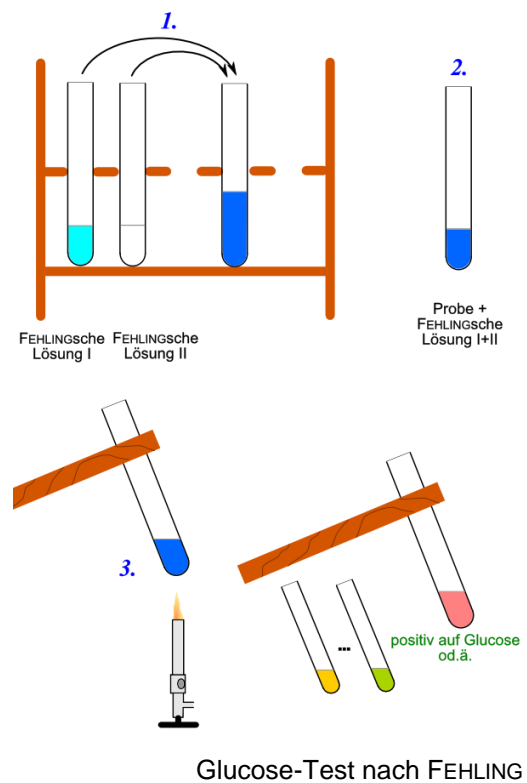
📖 [Organische Chemie \(für Biologie und Ernährungslehre\)](#)

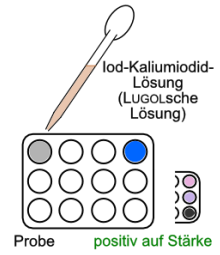
📖 [Ernährungslehre \(Teil 1 u. 2\)](#)

#### 2.1.1. Wasser

#### 2.1.2. Lipide – Fette und ähnliche Stoffe

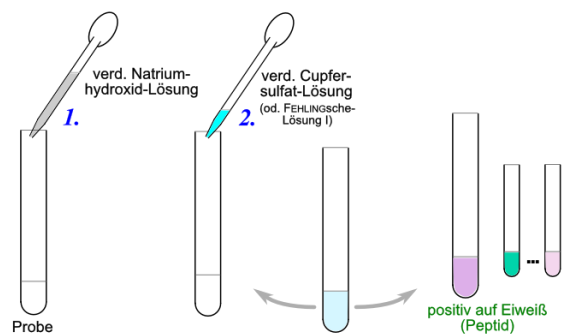
#### 2.1.3. Saccharide - Kohlenhydrate





Stärke-Nachweis nach LUGOL  
(mit Iod-Kaliumiodid-Lösung)

### 2.1.4. Aminosäuren, Proteine – Eiweiße



Eiweiß- / Peptid-Nachweis mit Biuret-Reaktion

### 2.1.5. Nucleinbasen, Nucleide, ...

## 2.2. chemische Grundlagen

Chemische Reaktionen laufen unter den unterschiedlichsten Bedingungen ab. Es gibt endotherme (endergone) und exotherme (exergone) Reaktionen. Die bei einigen Reaktionen umgesetzten Energiemengen sind dabei recht erheblich (z.B. Verbrennung von Glucose mit Sauerstoff).

Typische chemische Reaktionen laufen in einem oder sehr wenigen Teilschritten ab. Die Chemiker nennen dies dann Reaktions-Mechanismus. Üblicherweise treffen sich die reagierenden Teilchen durch Bewegung (Wärme-Bewegung der Teilchen, BROWNsche Molekularbewegung, Diffusion). Ist die Energie des Zusammenstoßes ausreichend groß, dann wandeln sich die Teilchen in die, eines anderen Stoffes.

Im nebenstehenden Beispiel ist dies für eine Reaktion von Kohlenstoff mit Sauerstoff dargestellt.

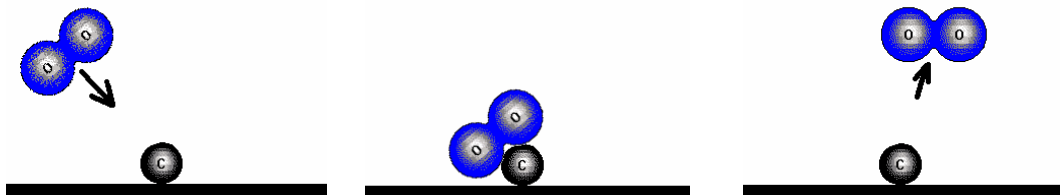
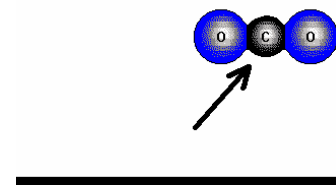
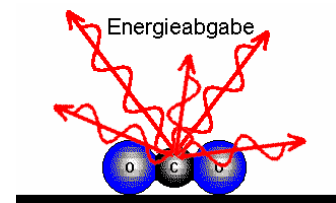
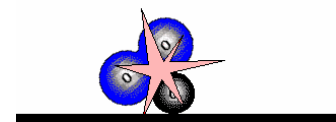
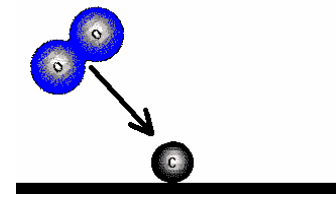
Als chemische Gleichung stellen wir das dann so dar:



Die meisten chemischen Reaktionen sind können auch umgekehrt ablaufen. Häufig ist aber eine Richtung deutlich bevorteilt, so dass man die andere Richtung vernachlässigen kann.



Treffen sich die Teilchen ohne die notwendige Energie für eine Reaktion (Aktivierungs-Energie), dann prallen sie von einander ab (untere Abbildungs-Reihe). Durch Zusammenstöße mit anderen Teilchen können sie Energie aufnehmen, bis diese irgendwann für eine Reaktion reicht.



Viele Reaktionen bräuchten sehr hohe Start-Temperaturen und extreme pH-Werte (z.B. Redoxreaktionen und viele Säure-Base-Reaktionen). Diese Bedingungen sind innerhalb einer Zelle aber kaum realisierbar. Alle Reaktionen laufen in den Zellen "friedlich" nebeneinander bei "Normalbedingungen" und auch ohne große energetische Erscheinungen ab. Wie kann das sein? Wie funktioniert denn sowas?

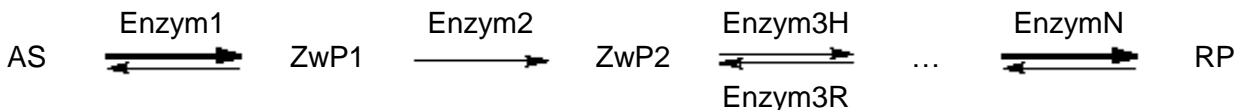
---

## 2.2.1. Prinzipien biochemischer Reaktionen

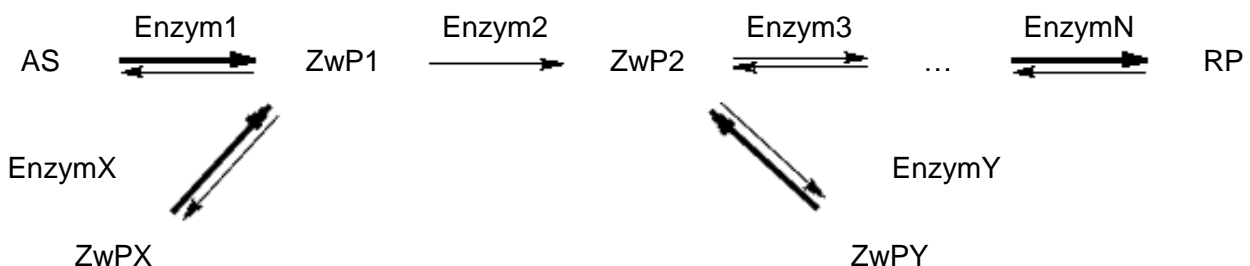
Alle chemischen Reaktionen in Zellen werden katalysiert. Dies bedeutet, dass sie nur unter Anwesenheit eines **Katalysator** ablaufen, der zwar an der Reaktion teilnimmt, aber nach der Reaktion unverändert vorliegt. Die Katalysatoren in den Zellen sind die unzähligen **Enzyme** (Fermente). Man spricht oft auch von Biokatalysatoren. Mit den Biokatalysatoren finden die Reaktionen nun alle unter zellulären Bedingungen (Körper-Temperatur, Normaldruck, durchschnittlicher pH-Wert) statt. Praktisch laufen alle stofflichen und energetischen Umsetzungen in sehr kleinen Schritten ab. Der Ausgangsstoff (AS) – häufig einfach nur als Substrat bezeichnet – wird über verschiedene Zwischenprodukte (ZwP) in das Reaktionsprodukt gewandelt.



Für jede einzelne Teilreaktion (Einzelschritt) ist ein passendes Enzym notwendig. Auch hier sind Hin- und Rückreaktionen für die meisten Teilschritte beobachtbar. Nur in seltenen Fällen wird nur eine Richtung durch das Enzym realisiert oder Hin- und Rückreaktion laufen ungefähr gleichstark ab.



Manchmal sind für Hin- und Rückreaktion auch unterschiedliche Enzyme verantwortlich. In der Praxis kommen dann noch Verzweigungen und Zusammenführungen – bis hin zu Kreisläufen (Cyclen) – vor.



Die Summe solcher Reaktionsschritte (Reaktionsketten) nennt man **Metabolismus** (oder auch Stoffwechsel). Oft werden größere und typische Reaktionsabläufe unter einem speziellen Metabolismus geführt (z.B. Glykolyse-Metabolismus). Alle Metabolismen bilden ein bis heute nicht vollständig aufgeklärtes chemisches Netzwerk. Und gerade dies scheint aber das Leben an sich zu sein.

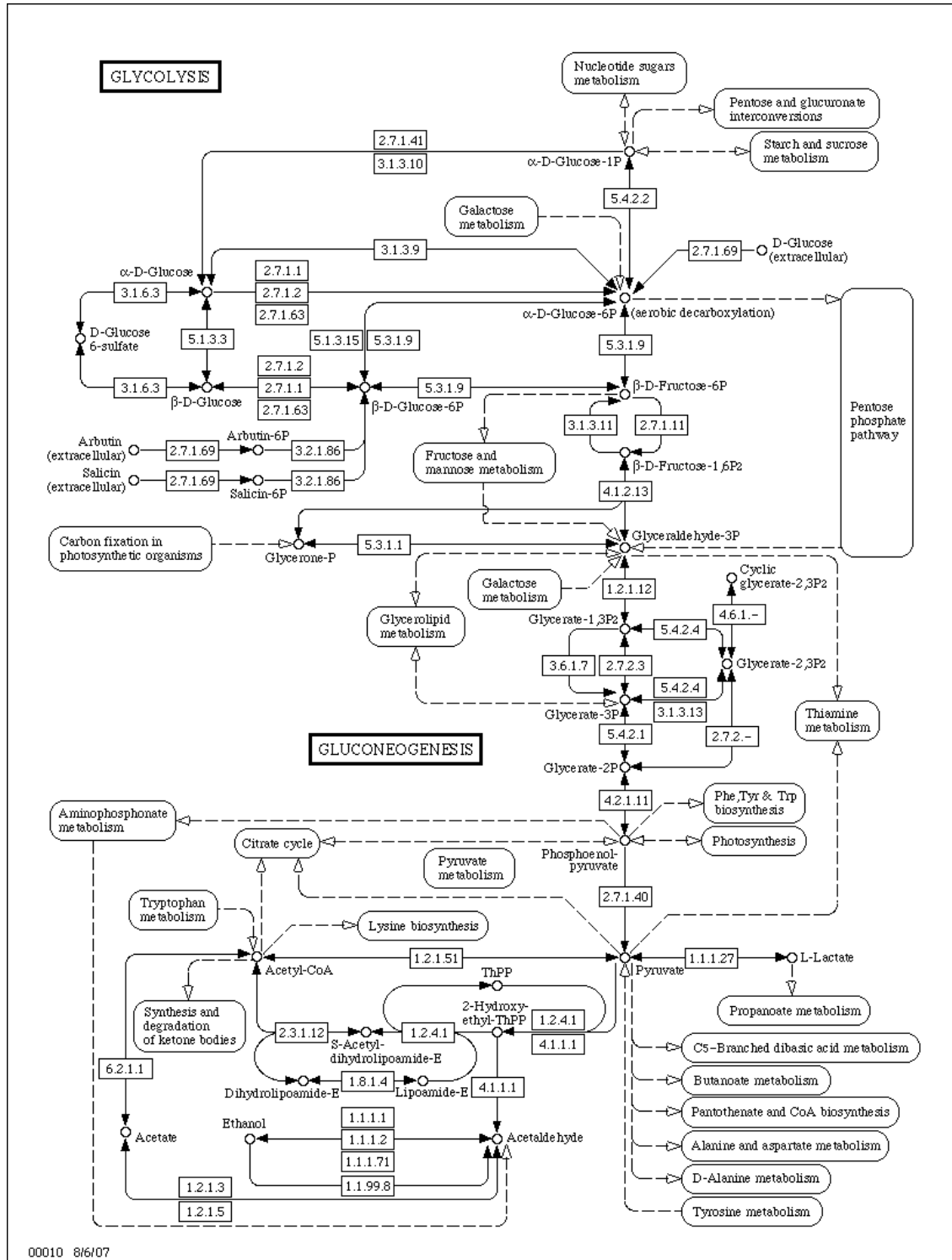
Grundsätzlich wird zwischen aufbauenden Vorgängen – also die Bildung körpereigener Stoffe – und abbauenden Vorgängen ((teilweiser) Abbau körpereigener Stoffe) unterschieden.

Aufbauende Prozesse bzw. Stoffwechsel-Wege werden **Anabolismus** genannt. Katabolismen (Einzahl: **Katabolismus**) beinhalten die abbauenden Reaktions-Folgen. Der Auf- und Abbau einer Substanz wird auch als **Turnover** bezeichnet.

Anabolismus und Katabolismus laufen üblicherweise gleichzeitig ab und stehen in einem gewissen Gleichgewicht. Die Zelle steuert die Lage des Gleichgewichtes, in dem sie mal den Aufbau und mal den Abbau bevorzugt, jenachdem was gerade gebraucht wird.

Auf der nächsten Seite sehen wir ein Beispiel für einen Metabolismus. Hier handelt es sich vorrangig um die Glycolyse – ein zentraler Teil der Dissimilation. Die einzelnen Stoffe sind an den Knoten eingetragen. Die Pfeile kennzeichnen die Reaktionsrichtung. Die eckigen Kästchen mit den Nummern stehen für die gebrauchten Enzyme. Auf das Prinzip der Nummerierung gehen wir später kurz ein (→ [1.1. Enzyme und enzymatische Reaktionen](#)).

Wie man sieht – existieren neben den geraden Wegen (normale Reaktionsketten) – auch oft Alternativwege.



Q: [www.kegg.com](http://www.kegg.com)

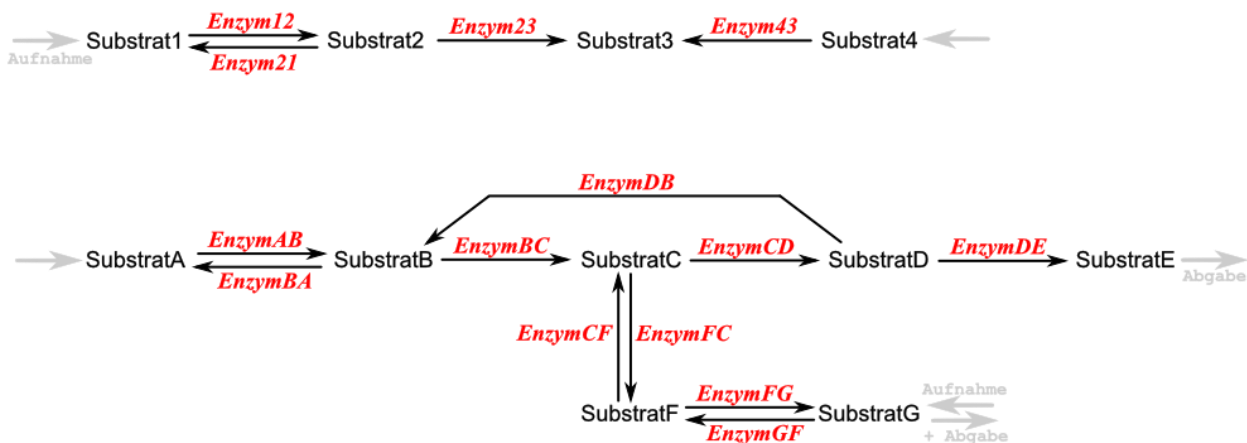
Glycolyse- u. Gluconese

Dies macht die Flexibilität des zellulären Stoffwechsel aus, zum Anderen wird aber auch gerade dadurch die Erforschung und das Verständnis des Stoffwechsels so schwierig.

Aus evolutionärer Sicht ist der Stoffwechsel die Lebensader. Der Gesamt-Metabolismus (einer Zelle) kann sich scheinbar teilen und in neuen Zellen weiterlaufen. Einmal angehalten oder nachhaltig gestört – kommt ein Metabolismus nicht wieder in Gang. Das Leben ist dann ausgelöscht. Nur aus lebenden Zellen (Stoffwechseln / Metabolismen) können wieder lebende Systeme entstehen. So gesehen ist das Leben in unseren Zellen die Fortsetzung des Stoffwechsels der ersten lebenden Einheit. Natürlich haben sich in den vergangenen Milliarden von Jahren viele Änderungen und Anpassungen ergeben – viele können wir nachweisen, andere nur vermuten.

### Aufgaben:

1. Definieren Sie die Begriffe *Metabolismus, Anabolismus und Katabolismus!*
2. Geben Sie für das folgende Reaktions-Schema – das Modellhaft Ausschnitte des Stoffwechsels einer Zelle darstellen soll – an, wo man z.B. einen oder mehrere *Metabolismen, Anabolismen bzw. Katabolismen erkennen kann!*



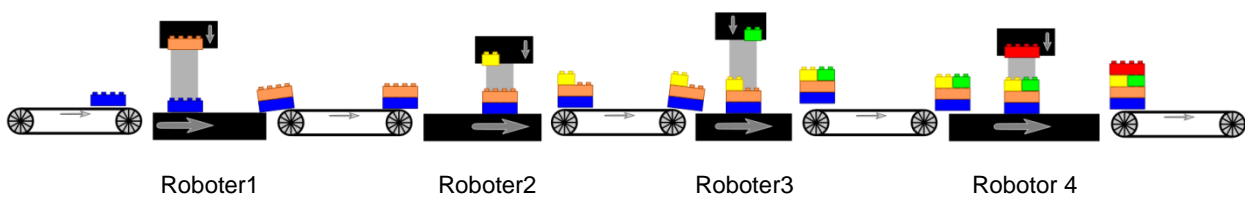
3. Beurteilen Sie, welche der Substrate als Nährstoffe für die Zelle dienen! Welche sind davon essentiell? Begründen Sie! (Wie gehen dabei davon aus, dass alle Substrate in der Zelle gebraucht werden.)
4. Durch eine Mutation (im genetischen Material) kommt es zum Verlust des Enzyms 21. Welche Konsequenzen für die Metabolismen und die vollständige Bildung aller Stoffe hat diese? Erläutern Sie ausführlich!
5. Durch andere Mutationen kommt es jeweils zu folgenden Veränderungen:
  - a) Das Enzym BC ist nun das Enzym BF.
  - b) Das Enzym CD wird funktionsuntüchtig.
  - c) Das Enzym AB wird funktionsuntüchtig.
  - d) Das Enzym AB kann nur noch Substrat A in C umwandeln.
 Diskutieren Sie die möglichen Veränderungen und Konsequenzen, die sich der jeweiligen Veränderung ergeben! Welche der "mutierten" Zellen könnten überleben?



## 2.2.2. Baustein-Modell eines Metabolismus

Unser Baustein-Modell basiert auf den berühmten Plastik-Bausteinen, die wir wohl alle aus unserer frühen Jugend kennen (Lego® oder wie sie sonst so hießen). Natürlich übernimmt in unserem Modell nicht eine Person die Bearbeitung, sondern das macht "dumme" Maschine bzw. Roboter, die jeweils ganz spezielle Aufgaben übernehmen. In den Abbildungen sind diese immer grau-schwarz gezeichnet. Die Maschinen oder Roboter können immer nur ganz spezielle Operationen ausführen, also z.B. einen roten 8er-Baustein auf einen gelben setzen usw. usf. Dies entspricht in der Stoffwechsel-Realität den Enzymen, die auch jeweils eine ganz spezielle Aufgabe übernehmen, z.B. eine ausgewählte Hydroxyl-Gruppe (OH-Gruppe) eines ganz bestimmten Zuckers in eine Carboxyl-Gruppe (CHO-Gruppe) umzuwandeln.

Um eine größere stoffliche Umsetzung in der Zelle durchzuführen, werden viele kleine Reaktionsschritte aneinandergeschaltet. In unserem Baustein-Modell sind es mehrere Roboter, die hintereinander angeordnet sind und nach und nach die Umformungen vornehmen.



Der abgebildete Produktions-Ablauf stellt aus einem blauen Baustein einen speziellen bunten Baustein-Block her. Die Förder-Bänder zwischen den einzelnen Maschinen sollen die Diffusion verdeutlichen.

Realität	Baustein-Modell (Darstellung)	Bemerkungen / Hinweise
Enzym	Roboter / Maschine (grau, schwarz)	
Stoff / Substrat / Baugruppe	Plastik-Baustein (diverse Farben)	in der Realität passt nicht jede Stoffgruppe oder jede Baueinheit auf eine oder zu einer anderen, wie bei den Bausteinen
Diffusion	Förderband	
Metabolismus	Folge von Maschinen / Robotern → Fließband	

### Aufgaben:

1. Könnte der Beispiel-Baustein-Block auch in einer "normalen chemischen Reaktion" gebildet werden? Wie müsste das aussehen? Wie würde die Reaktionsgleichung aussehen?

Wenn es aus Ihrer Sicht nicht gehen sollte, dann begründen dieses genauer!

2. Sind für die Herstellung des Beispiel-Blockes auch andere Produktions-Abfolgen (Metabolismen) denkbar? Begründen Sie Ihre Meinung!

## 2.3. Biokatalyse und Metabolismus

Chemische Reaktionen laufen unter den unterschiedlichsten Bedingungen ab. Es gibt endotherme (endergone) und exotherme (exergone) Reaktionen. Die bei einigen Reaktionen umgesetzten Energiemengen sind recht erheblich (z.B. Verbrennung von Glucose mit Sauerstoff). Einige Reaktionen bräuchten sehr hohe Start-Temperaturen und extreme pH-Werte (z.B. Redoxreaktionen und viele Säure-Base-Reaktionen). Alle Reaktionen laufen in Zellen aber "friedlich" nebeneinander bei "Normalbedingungen" und auch ohne große energetische Erscheinungen ab. Wie kann das sein? Wie funktioniert das?

Alle chemischen Reaktionen in Zellen werden katalysiert. Dies bedeutet, dass sie nur unter Anwesenheit eines **Katalysator** ablaufen, der zwar an der Reaktion teilnimmt, aber nach der Reaktion unverändert vorliegt. Die Katalysatoren in den Zellen sind die unzähligen **Enzyme**. Man spricht oft auch von Biokatalysatoren. Mit den Biokatalysatoren finden die Reaktionen nun alle unter zellulären Bedingungen (Körper-Temperatur, Normaldruck, durchschnittlicher pH-Wert) statt.

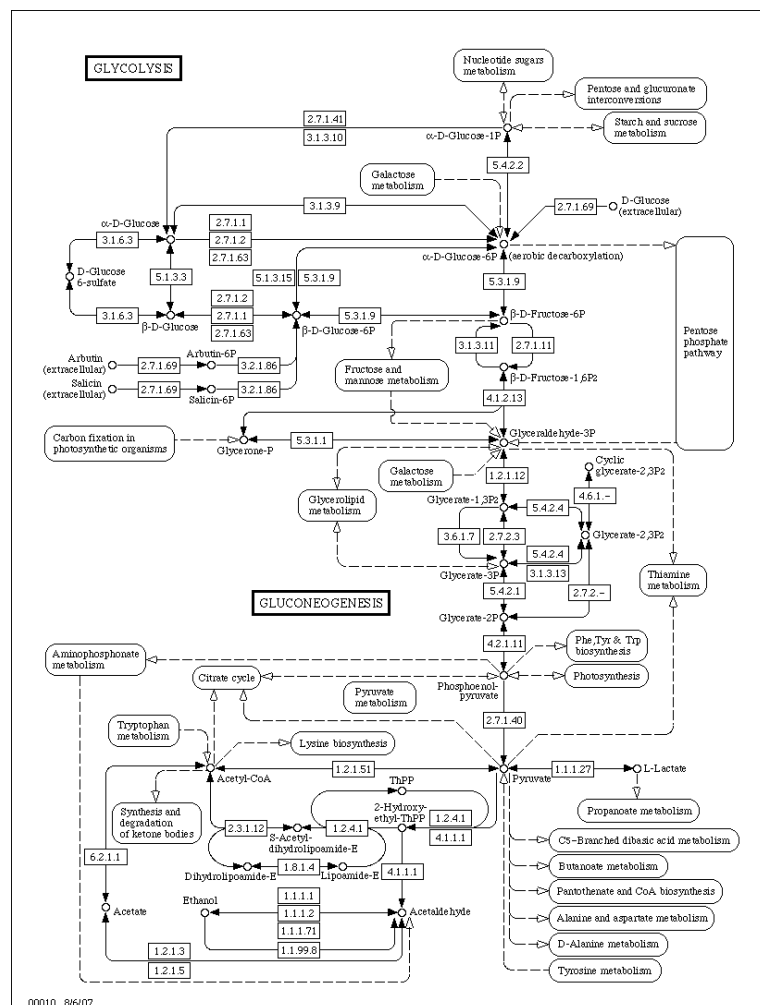
Praktisch laufen alle stofflichen und energetischen Umsetzungen in sehr kleinen Schritten statt. Die Summe solcher Reaktionsschritte (Reaktionsketten) nennt man **Metabolismus** (oder auch Stoffwechsel). Oft werden größere und typische Reaktionsabläufe unter einem speziellen Metabolismus geführt (z.B. Glykolyse-Metabolismus). Alle Metabolismen bilden ein bis heute nicht vollständig aufgeklärtes chemisches Netzwerk. Und gerade dies scheint aber das Leben an sich zu sein.

Grundsätzlich wird zwischen aufbauenden Vorgängen – also die Bildung körpereigener Stoffe – und abbauenden Vorgängen (teilweiser) Abbau körpereigener Stoffe) unterschieden.

Aufbauende Prozesse werden **Anabolismus** genannt. Katabolismen (Einzahl: **Katabolismus**) beinhalten die abbauenden Prozesse. Der Auf- und Abbau einer Substanz wird auch als **Turnover** bezeichnet.

Nebenstehend sehen wir ein Beispiel für einen Metabolismus. Hier handelt es sich um die Glycolyse – ein zentraler Teil der Dissimilation. Die einzelnen Stoffe sind an den Knoten eingetragen. Die Pfeile kennzeichnen die Reaktionsrichtung. Die eckigen Kästchen mit den Nummern stehen für die gebrauchten Enzyme. Auf das Prinzip der Nummerierung gehen wir später kurz ein (→ [1.1. Enzyme und enzymatische Reaktionen](#)).

Wie man sieht – existieren neben den geraden Wegen (normale Reaktionsketten) – auch oft Alternativwege.



Q: [www.kegg.com](http://www.kegg.com)

Glycolyse- u. Glucogenese

---

Dies macht die Flexibilität des zellulären Stoffwechsel aus.

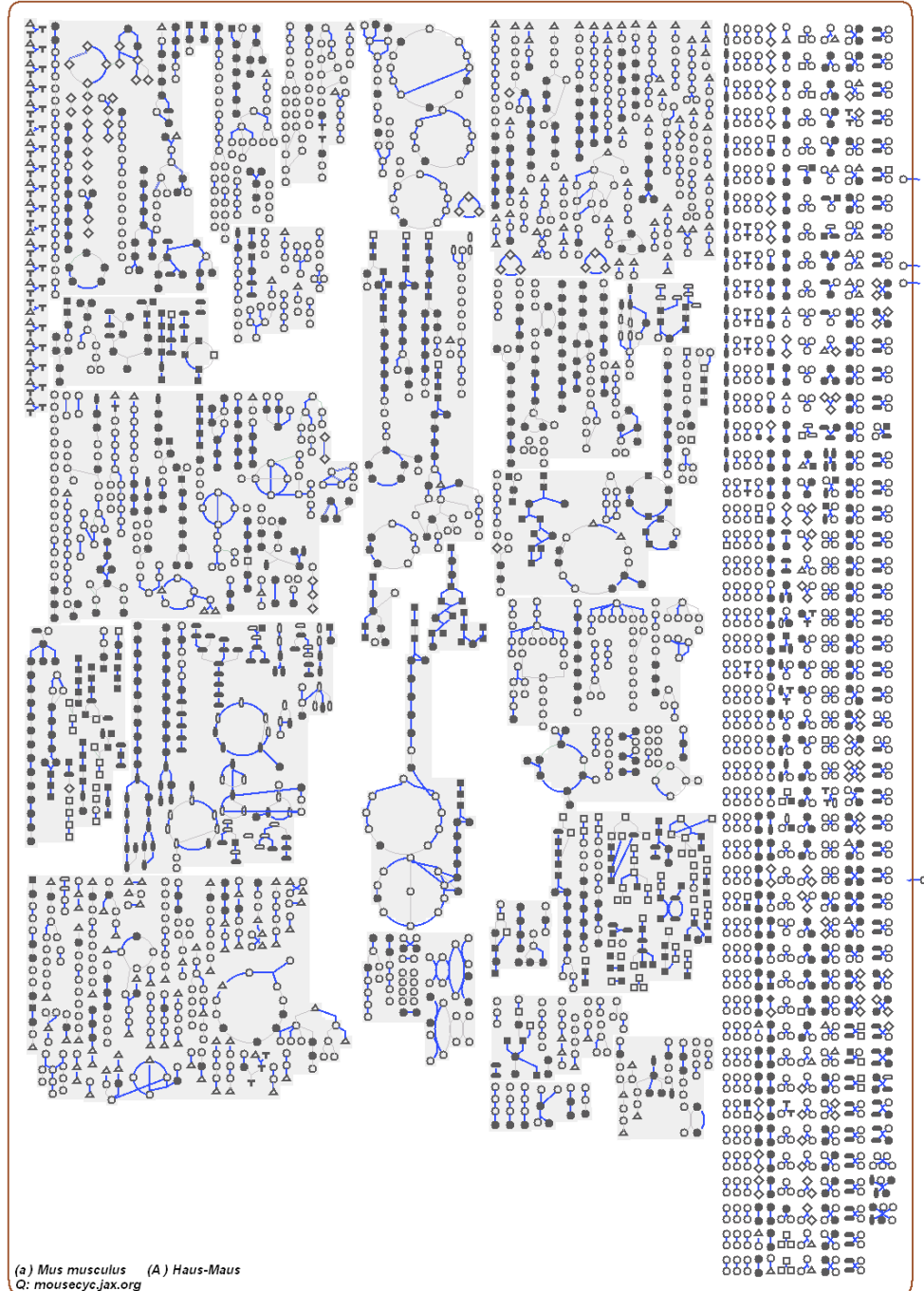
Aus evolutionärer Sicht ist der Stoffwechsel die Lebensader. Der Gesamt-Metabolismus (einer Zelle) kann sich scheinbar teilen und in neuen Zellen weiterlaufen. Einmal angehalten oder nachhaltig gestört – kommt ein Metabolismus nicht wieder in Gang. Das Leben ist dann abgestorben. Nur aus lebenden Zellen (Stoffwechseln / Metabolismen) können wieder lebende Systeme entstehen. So gesehen ist das Leben in unseren Zellen die Fortsetzung des Stoffwechsels der ersten lebenden Einheit.

**weitere Links:**

<http://www.wikipathways.org>

**weiteres Beispiel für einen Metabolismus (für (A) Haus-Maus bzw. exakt (a) Mus musculus)**

Jedes Symbol stellt einen Stoff des jeweils aufgeklärten Metabolismus dar. Viele Querverbindungen fehlen in der Abb. – sind aber auf der Internetseite abfragbar. Weiterhin findet man auf der Seite Detailinformationen zu allen Stoffen und Einzelreaktionen sowie Informationen zu weiteren Metabolismen – so auch vom Menschen (a) *Homo sapiens sapiens*.



**Legende und Beispiel für eine Symbolerklärung:**

	Amino Acids
	Carbohydrates
	Proteins
	Purines
	Pyrimidines
	Cofactors
	tRNAs
	Other
	(Filled) Phosphorylated

Compound: [ALPHA-TUBULIN]  
 Reaction: L-tyrosine + [ALPHA-TUBULIN] + ATP = phosphate + ADP + L-TYROSYL-[ALPHA-TUBULIN]

**Internet-Link:**

<http://mousecyc.jax.org>

---

## 3. Enzyme (Wirkstoffe)

### 3.0. Allgemeines zu Enzymen

Enzyme sind die **Katalysatoren** der Zelle. Früher wurde für sie weitaus häufiger die Bezeichnung **Fermente** verwendet. Katalysatoren sind Stoffe, die das Reaktionsgeschehen beeinflussen (meist beschleunigen) und am Ende der Reaktion wieder (unverbraucht) vorliegen. Durch einen veränderten Reaktionsverlauf der **Katalyse** (Reaktionen mit Hilfe von Katalysatoren) ergibt sich eine geringere Aktivierungsenergie im Vergleich zur nicht-katalytischen Reaktion.

Alle Enzyme basieren auf Proteinen. Sie entstammen also prinzipiell biologischen Systemen. Was nicht heißen soll, dass sie nur innerhalb von Zellen usw. arbeiten können. Viele Enzyme können auch außerhalb und noch nach dem Tod der Zelle od. des Organismus weiter arbeiten. Sie sind die eigentlichen "Arbeiter" der Zelle. Die Objekte ("Werkstücke") an denen sie ihre Arbeit verrichten, nennt man Substrate. Enzyme heißen deshalb auch **Biokatalysatoren**.

Allen gemeinsam ist die Besonderheit, dass sie bei üblichen Lebensbedingungen funktionieren. In der chemischen Industrie ist so etwas nur mit wenigen Katalysatoren und auch nur bei relativ wenigen Reaktionen möglich. Die meisten Katalysatoren (oft sind es Metalle oder Metalloxide) müssen zum Arbeiten eine bestimmte Betriebstemperatur (typisch: zwischen 200 und 800 °C) haben.

Die Natur ist mit ihren Betriebstemperaturen im Bereich der "Zimmertemperatur" der technischen Chemie Millionen von Forschungsjahren voraus.

Enzyme erhalten Namen, die zumeist den bearbeiteten Stoff (das Substrat) und die Funktion (Aufgabe oder Art der chemischen Reaktion) anzeigen. Die Namen enden üblicherweise auf **-ase**. Viele Enzyme haben (zusätzliche) Trivial-Namen (z.B. Endopeptidase (Verdauungsenzym des Magens): Pepsin). Zur eindeutigen Kennzeichnung der Millionen verschiedener Enzyme und sicheren Unterscheidung wird heute ein Ziffern-Code verwendet (vergeben von der E.C. – Enzyme Commission). Die Einteilung ist künstlich und orientiert sich im Wesentlichen an der chemischen Funktion des Enzyms. Im E.C.-Code entsprechen die funktionsorientierten Gruppen den primären Nummern 1 bis 6.

Die Folgenummern beschreiben die Untergruppen bzw. Unterfunktionen eines Enzyms (2. und 3. Nummer). Die letzte Nummer ist die Reihennummer zum Aufzählen der Enzyme in der entsprechenden Sub-Sub-Klasse/-Gruppe.

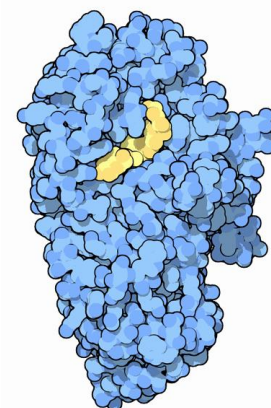
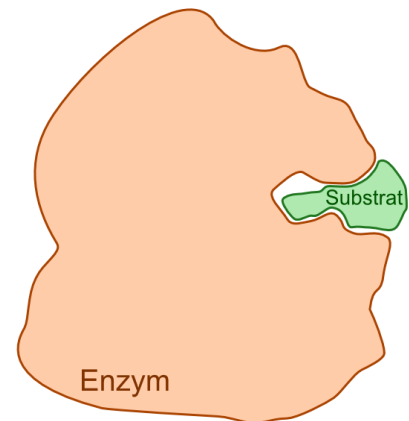
Durch die mehrfache Untergliederung erhält man letztendlich einen Vier-Zahlen-Code. Für Pepsin lautet er z.B.: 3.4.23.1 .

Daneben existiert noch ein Vier-Zeichen-Code, der in vielen Protein-Datenbanken (z.B.: RCSB PDB → [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)) verwendet wird. Hier wird dann das menschliche Pepsin unter 1PSO geführt. Weiterhin existiert noch eine gebräuchliche Benennung über die Gene, auf deren Basis die Proteine in der Zelle produziert werden. Bei Pepsin würde der Name dann PGA3 lauten.

Betrachtet man den Bau eines Enzym's genauer, dann stellt man fest, dass neben einem Protein-Teil auch noch ein kleinerer Nicht-Protein-Teil vorhanden ist

Alle Enzyme bestehen zum Großteil aus Eiweißen (Proteinen oder Proteiden). Sie haben deshalb auch sehr große molare Massen (typisch 200.000 g/mol (20000 d (d = Dalton =  $1,66 \cdot 10^{-24}$  g = 1 u) und schwerer).

Die einatomigen, kleinemolekularen oder kristallinen Katalysatoren in der technischen Chemie sind im Vergleich dazu sehr klein.



$\alpha$ -Amylase (Kalotten-Modell):  
blau: Atome des Enzym-Eiweiß;  
gelb: Substrat  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

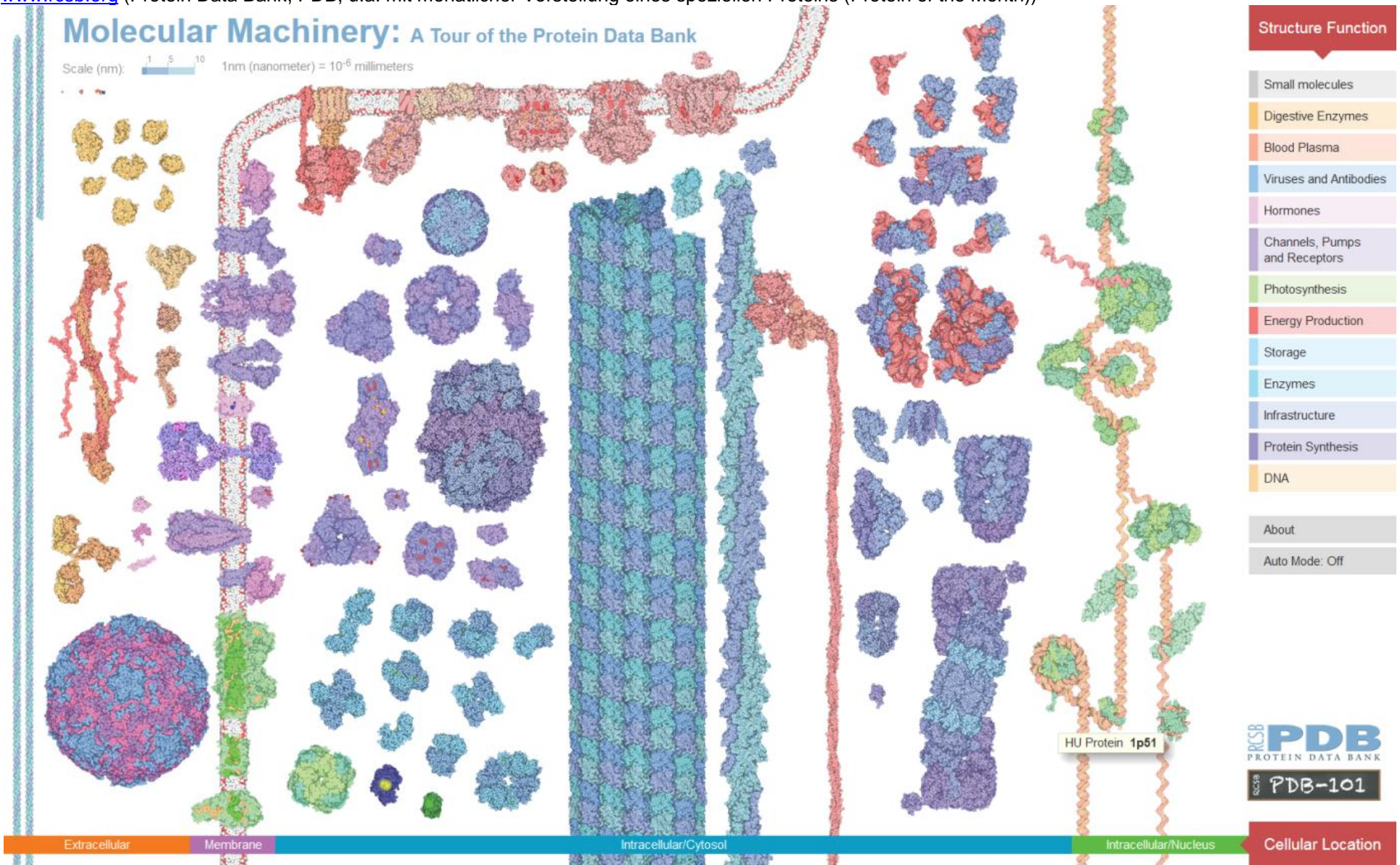
---

Die Atompackungsdichte der Enzyme ist relativ hoch, obwohl in ihrem Inneren noch viele Hohlräume existieren.

Im Internet finden sich mehrere Datenbanken, die Strukturen und auch einfache Abbildungen von Proteinen anbieten.

**interessante Links:**

[www.rcsb.org](http://www.rcsb.org) (Protein Data Bank, PDB; u.a. mit monatlicher Vorstellung eines speziellen Proteins (Protein of the Month))



Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

### 3.0.1. Einteilung der Enzyme nach ihrer Funktion

In der klassischen Biochemie werden die Enzyme nach ihrer Funktion eingeteilt. Dabei werden chemische Kriterien in den Vordergrund geschoben. Dies darf aber nicht darüber hinwegtäuschen, dass Enzyme einer Funktions-Gruppe sehr unterschiedlich gebaut und zusammengesetzt sein können.

Gr.	Name	Funktion(en)	Beispiel(e) E.C.-Code Substrat: funktioneller Name ( <i>Enzym-Name</i> ) ( <i>Trivialname(n)</i> )
1.	<b>Oxireduktasen</b>	führen Redoxreaktionen durch	1.1.1.1 Alkohol: NAD-Oxidoreduktase ( <i>Alkoholdehydroxyreduktase</i> ) 1.9.3.1. Cytochrom c: O <sub>2</sub> -Oxireduktase ( <i>Zytochromoxydase</i> )
2.	<b>Transferasen</b>	übertragen funktionelle Gruppen / Molekülteile von einem Ort / Molekül zu / auf einem anderen	2.3.1.9. Acetyl-CoA: Acetyl-CoA-Acetyltransferase ( <i>Acetyl-CoA-Acetyltransferase, Azetoazetyl-CoA-Thiolase</i> ) 2.6.1.1. L-Aspartat: 2-Oxoglutarat-Aminotransferase ( <i>Aspartat-Aminotransferase</i> )
3.	<b>Hydrolasen</b>	spalten Bindungen mit Hilfe von Wasser auf	3.1.1.3. Glycerolesterhydrolase ( <i>Lipase</i> ) 3.2.1.1. α-1,4-Glukan-4-Glukan-Hydrolase ( <i>α-Amylase</i> )
4.	<b>Lyasen (Synthasen)</b>	spalten von komplexen Molekülen in kleine Produkte od. Aufbau von Molekülen ohne Wasser als Reaktionspartner (Bildung und Auflösung von Doppelbindungen)	4.1.1.1. 2-Oxosäure-Carboxylyase ( <i>Pyrovatdekarboxylase</i> )
5.	<b>Isomerasen</b>	umwandeln eines Isomeres in ein anderes	5.3.1.1. D-Glycerinaldehyd-3-Phosphat-Ketoisomerase ( <i>Triosephosphatisomerase</i> ) 5.3.1.9. D-Glucose-6-Phosphat-Ketoisomerase ( <i>Glucosephosphatisomerase</i> )
6.	<b>Ligasen (Synthetasen)</b>	zusammensetzen von komplexen Molekülen aus einfachen (meist unter Abbau von ATP)	6.1.1.7. L-Alanin: tRNS-Ligase (AMP) ( <i>Alanyl-tRNS-Synthetase</i> ) 6.4.1.1. Pyrovat: CO <sub>2</sub> -Ligase (ADP) ( <i>Pyrovatkarboxylase</i> )

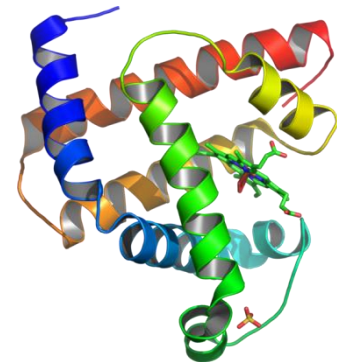


### 3.1. struktureller Bau von Enzymen

Im Band-Modell (Bändermodell) kann man die Sekundärstruktur (Helikalisierung oder Faltung der Primärstruktur (Polypeptidkette)) und die Tertiärstruktur (Faltung der Sekundärstruktur) besonders gut erkennen.

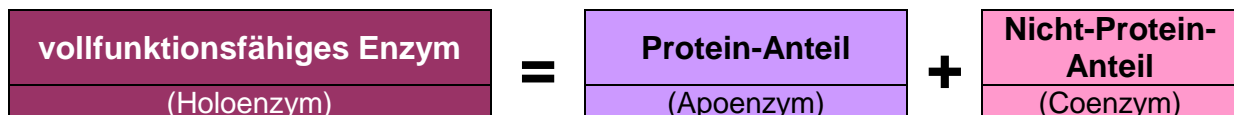
Neben dem eigentlichen Eiweiß-Körper ("Apo"-Enzym) gehört meist noch eine andere funktionelle Einheit dazu – das "Co"-Enzym. Zusammen nennt man alles "Holo"-Enzym. Ist das **Coenzym** ständig an den Eiweiß-Körper (**Apoenzym**) gebunden, spricht man von einer **prosthetischen Gruppe**. **Cosubstrate** oder auch **Cofaktoren** werden nur für den Verlauf der Reaktion kurzzeitig (temporär) an den Eiweißkörper gebunden.

Sie werden dann im Laufe der Enzym-Arbeit verändert oder verbraucht und müssen ständig neu erneuert werden. Nach der Stoffumwandlung werden die (verbrauchten) Co-Substrate bzw. –Faktoren dann wieder abgespalten.

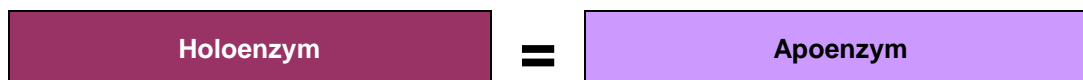
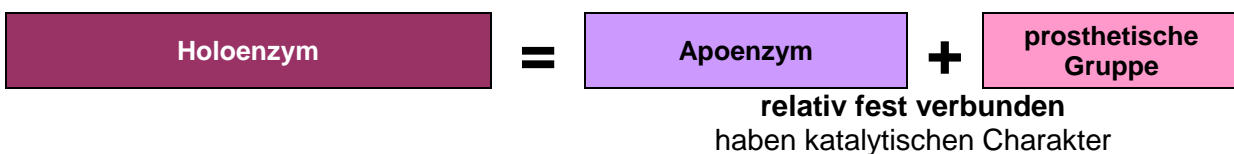
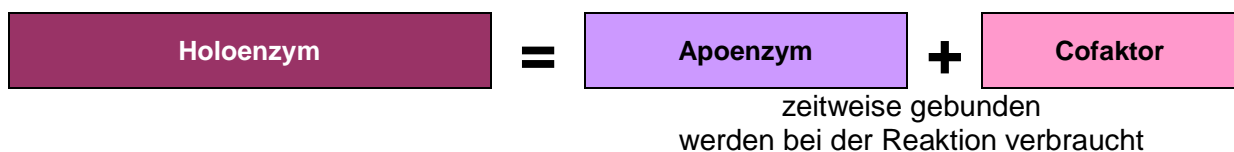


Myoglobin (Muskel Farbstoff),  
Band-Modell  
Q: de.wikipedia.org (Aza Toth)

#### mögliche Zusammensetzungen für ein Enzym: allgemein:



#### spezielle Varianten:



Will man bestimmte Details oder Besonderheiten eines Enzyms besonders deutlich abbilden, werden sehr verschiedene Darstellungs-Möglichkeiten genutzt. Eine davon ist die oben aufgezeigt Band- bzw. Bänder-Modell-Darstellung.

---

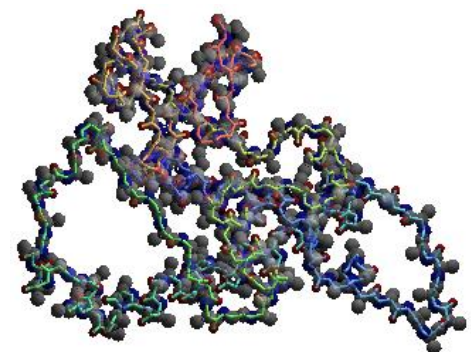
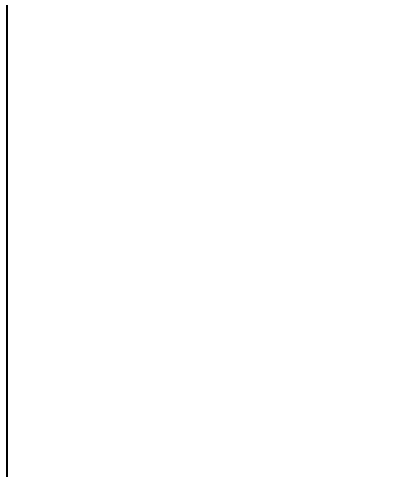
Hier werden neben räumlichen Eigenschaften besonders die Sekundär- und Tertiär-Strukturen eines Proteines (Enzyms) hervorgehoben. Bei Tertiär- und Quartiär-Strukturen werden die räumlichen Ausdehnungen, Lage- und Anordnungs-Beziehungen erkennbar. Um die Atom- oder Aminosäure-Anordnung bzw. die Packungs-Dichte abzubilden verwendet man wieder andere Modelle oder Darstellungen.

**ein Enzym in verschiedenen Modell-Darstellungen:**



Triose-Phosphat-Isomerase  
(Atom-Stab-, Band- u. Raum-Modell)  
Q: en.wikipedia.org

**weitere Beispiele für Enzyme / Modell-Darstellungen:**

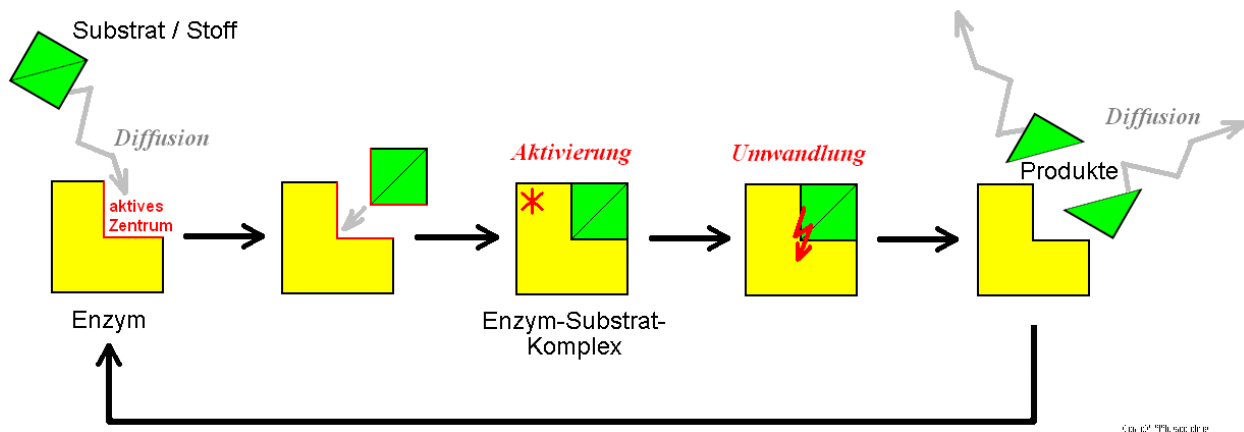


menschliches Enzym  
(Atom-Gerüst ohne Wasserstoff)  
Q: BOINC WorldCommunityGrid  
HumanProteomeFolding-Project

## 3.2. Funktionsweise von Enzymen

In den nachfolgenden schematischen Modellen werden die Stoffe in primitiven geometrischen Formen gehalten, um ein Nachvollziehen / Abzeichnen / Experimentieren mit dem Modell möglichst einfach zu gestalten. Die realen Größenproportionen werden ebenfalls vernachlässigt.

Modellhaft kann man sich den Ablauf einer enzymatischen Reaktion etwa so vorstellen:



Das Substrat (der umzuwandelnde Stoff, Ligand) gelangt durch Wärmebewegung (BROWNSche Molekularbewegung, Diffusion) zum Enzym. Das Substrat muss sich zuerst am aktiven Zentrum des Enzyms anlagern. Das aktive Zentrum ist der Teil des Enzyms, an dem dann nachfolgend die konkrete Aktivität des Enzym (- die chemische Reaktion -) stattfindet. Substrat und aktives Zentrum passen räumlich zueinander. Auch andere Molekül-Eigenschaften, wie z.B. Ladungen und VAN-DEER-WAALS-Beziehungen sorgen für eine sehr genaue Passung.

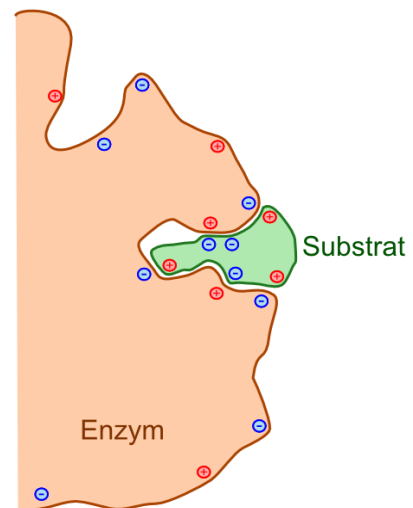
Der gebildete Enzym-Substrat-Komplex kann nun im nächsten Schritt die eigentliche Reaktion ausführen. Nach der Umwandlung des Substrates wandern die Produkte (eins od. mehrere) ab. Das Enzym wird wieder frei und steht für erneute Reaktionen zur Verfügung. Man spricht auch vom katalytischen Zyklus.

Voraussetzung für den Ablauf der enzymatischen Reaktion ist eine genaue Passung des Substrates in das aktive Zentrum. In der Biologie beschreibt man solche notwendigen räumlichen Übereinstimmungen mit dem **Schlüssel-Schloss-Prinzip**.

Nur wenn der Schlüssel (Substrat) exakt in das Schloss (Enzym) passt, dann kann das Schloss auch arbeiten – also das Enzym die Umwandlung durchführen.

Schon 1894 – als noch niemand auch nur annähernd wusste, wie Proteine strukturiert sind, sah der geniale deutsche Chemiker E. FISCHER die räumliche Passung von Enzym (damals noch Ferment genannt) und Substrat voraus.

Von ihm stammt auch das modellhafte Bild von Schlüssel und Schloß. Erst in den 1960er Jahren wurden die ersten Protein-Strukturen aufgeklärt und die These FISCHERS bestätigt.



---

Das Schlüssel-Schloß-Modell (bzw. -Prinzip) hat sich aber in der Praxis als nicht ganz realistisch herausgestellt.

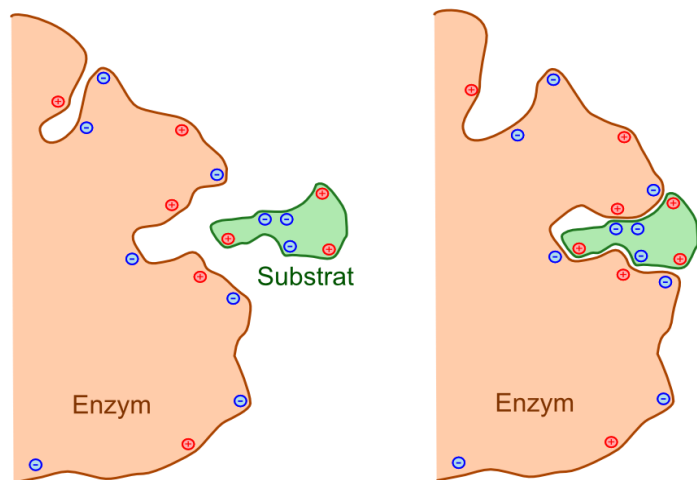
Seit man die Raumstruktur von Substraten und Enzymen genauer bestimmen kann, weiß die Wissenschaft, dass besonders Enzyme während der Substrataufnahme eine deutliche Strukturveränderung durchmachen. Das Enzym besitzt im aktiven Zentrum also gar nicht die vorgefertigte "Schloß"-Struktur, sondern bildet diese erst mit der Aufnahme des Substrates selbst heraus.

Dadurch wiederum wird das Enzym in den "Arbeits-Modus" versetzt (Enzym-Substrat-Komplex) und vollzieht nun die entsprechende Umwandlung.

Diese moderne Betrachtung wird im **Modell der induzierten Passform** (engl.: induced fit) zusammengefasst.

Mit diesem Modell läßt sich nun auch erklären, dass bestimmte Enzyme mit räumlich verschiedenen Substraten z.T. unterschiedliche Reaktionen durchführen.

Ein Enzym ist also das praktisch ein (molekulares) Werkzeug. Durch besondere strukturelle Kniffe ist das Werkzeug leicht benutzbar, wie eine Zange mit langen Hebelgriffen. Das Substrat ist dann das Werkstück, an dem das Werkzeug arbeitet.



### 3.2.1. das Baustein-Modell der Enzym-Funktionsweise

Zum Verdeutlichen der Arbeitsweise eines Enzyms verwenden wir hier ein gut verständliches Modell, mit dem sich jeder schnell identifizieren kann, wenn er in der Kindheit mit Lego® oder ähnlichen Bausteinen gespielt und gebaut hat.

Jedes Enzym führt praktisch nur jeweils eine spezielle Aufgabe aus. In unserem Modell ist dies eine spezielle Baustein-Stapel-Maschine. Sie stapelt einen orange Baustein auf einen blauen.

Dies könnte in einer Fabrik ungefähr so ablaufen:

1) Die arbeitsfähige Maschine (grau und schwarz) wartet auf sein Werkstück. Die Maschine entspricht in der Stoffwechsel-Realität einem **Enzym**.

2) Das Werkstück (blauer Baustein  $\equiv$  **Substrat**) wird der Maschine durch ein Förderband zugeführt. Das Förderband steht für die **Diffusion** – den Antransport – des Substrates.

3) Ist das Werkstück richtig positioniert, dann kann die Maschine arbeiten. Diese Situation nennen wir im Stoffwechsel **Enzym-Substrat-Komplex**.

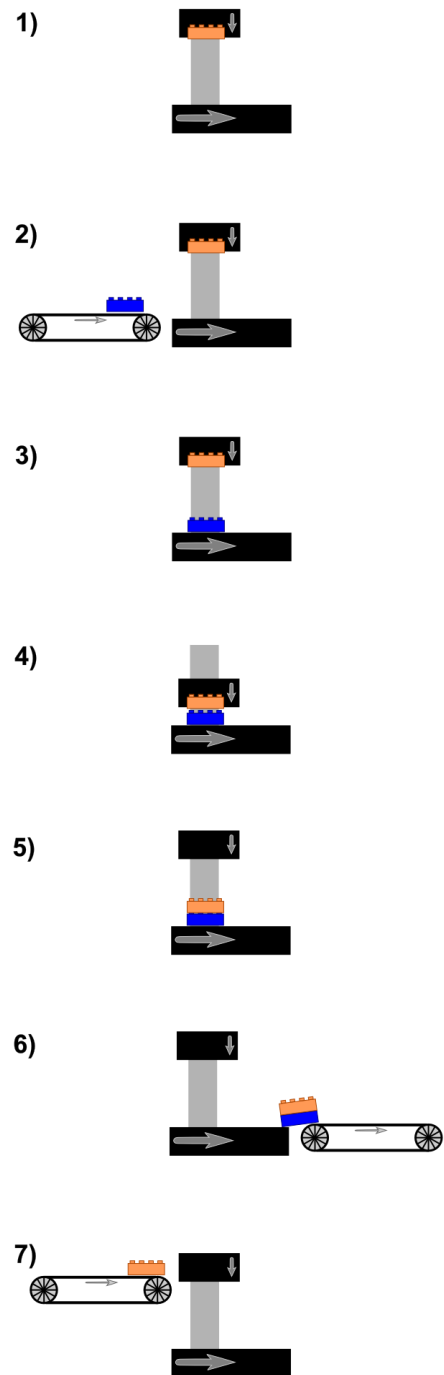
4) Die Maschine positioniert nun den orangenen Baustein auf dem blauen. Damit ist ein Baustein-Block – ein **Produkt** – entstanden.

5) Die Maschine nimmt dann wieder ihre Ausgangs-Position ein, damit der Block die Maschine verlassen kann.

6) Durch ein weiteres Förderband (**Diffusion**) wird nun das Produkt abtransportiert.

7) In vielen Fällen muss nun noch die Ausgangs-Situation wiederhergestellt werden. In unserem Fall muss der orange Baustein zugeführt werden. Die Regeneration eines Enzyms ist in der Stoffwechsel-Welt oft ein extra Energie-aufwändiger Vorgang. Vielfach wird daz ATP benötigt.

Danach beginnt alles von vorne, bis die Maschine irgendwann ihren Geist aufgibt (**denaturiert**), verschrottet (**Abbau**) und letztendlich durch eine neue ersetzt wird (**Protein-Biosynthese**).

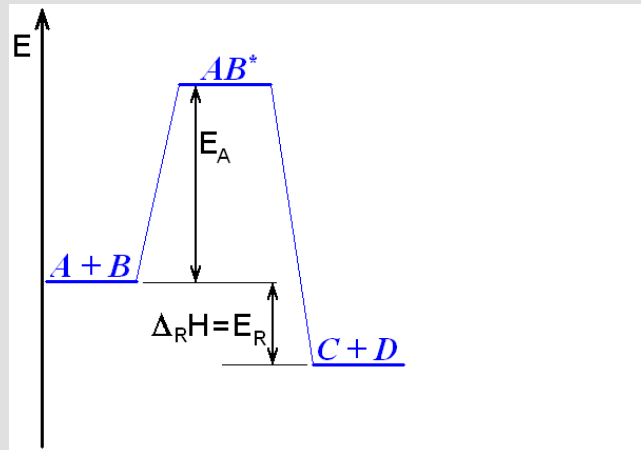


## Exkurs: Katalyse

Betrachten wir zuerst einmal den energetischen Verlauf einer "normalen" Reaktion. Die Ausgangsteilchen, der Stoffe A und B reagieren zu Teilchen von C und D (Reaktionsprodukte).

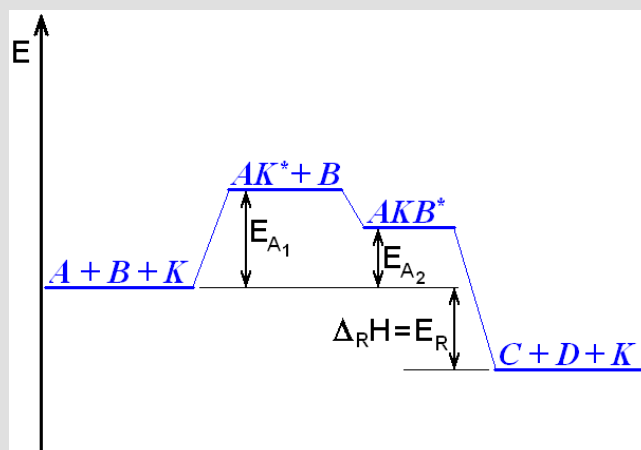


Die meisten chemischen Reaktionen laufen nicht bei Raumtemperatur (Standardtemperatur: 20 °C) ab, weil die Teilchen nicht die notwendige Energie besitzen, um bei einem Zusammenstoß eine Umwandlung in die Reaktionsprodukte ablaufen zu lassen. Es besteht eine energetische Hürde für die Teilchen. Sie kommen sozusagen nicht über den Berg. Den notwendigen Energiewert für eine chemische Reaktion (die eigentliche Stoffumwandlung) nennt man **Aktivierungsenergie ( $E_A$ )**.



Die Teilchen bedürfen also einer Anregung – sprich Energiezufuhr. Um die Reaktion zu starten, können die Ausgangsstoffe (A + B) erwärmt oder gezündet od.ä. werden. Dadurch besitzen dann genug Teilchen die notwendige Energie für eine Umwandlung. Der kurzzeitig existierende Zwischenzustand (Zwischenprodukt, Intermediat) der angeregten Teilchen A und B (Der angeregte Zustand wird durch das Sternchen oder ein Doppelkreuz gekennzeichnet.) kann nun abreaktieren und wandelt sich unter Abgabe von Energie in die Reaktionsprodukte C und D um. Wird mehr Energie abgegeben als aufgenommen (z.B. durch die Erwärmung), dann spricht der Chemiker von einer **exothermen** Reaktion. Bei geringerer Energieabgabe nennt man es **endotherm**. Die Energieabgabe kann auch in einer anderen Form, als z.B. Wärmeenergie erfolgen. Als Vergleichsmaß wird aber immer auf Wärmeenergie (xyz-therm) bezogen. Die **Reaktionsenergie ( $E_R$ )** wird besser als  $\Delta_R H$  (**Reaktionsenthalpie**) bezeichnet.

Bei einer **katalytischen Reaktion** kommt ein zusätzlicher Stoff dazu – der **Katalysator**. Durch ihn nimmt die Reaktion einen anderen Verlauf! Bei einem Katalysator (steht im Allgemeinen für einen Reaktionsbeschleuniger, **Aktivator**) hat der neue Verlauf geringere Aktivierungsenergie-Werte. Schon bei Raumtemperatur (oder einer geringeren Energiezufuhr) haben mehr Teilchen die notwendige Energie. Die Reaktion verläuft also schon vorher, stärker und schneller ab. Nach der Reaktion liegt der Katalysator unverändert vor und kann bei den nächsten Teilchen "helfend" in das Reaktionsgeschehen eingreifen.



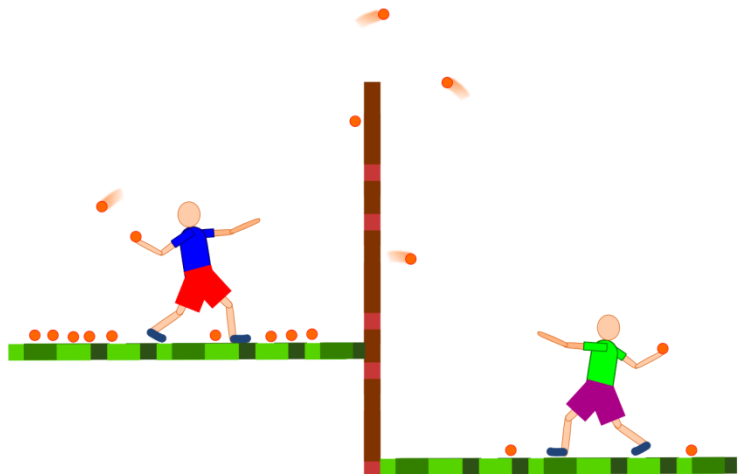
Das unveränderte Vorliegen nach der Reaktion und die Veränderung der Reaktionsgeschwindigkeit sind die begriffsbestimmenden Merkmale für einen Katalysator. Der Begriff wurde erstmals von BERZELIUS 1836 erwähnt und dann von Wilhelm OSTWALD (1853 – 1932) definiert.

Hemmt ein Stoff den Reaktionsverlauf, dann spricht man von einem **Inhibitor** oder **Hemmstoff**.

Allgemein sind Inhibitoren und Aktivatoren also Katalysatoren (im weiteren Sinne). Wegen der größeren Bedeutung wird der Begriff Katalysator (im engeren Sinne) oft auch synonym zu Aktivator benutzt. Die Begriffsdefinition ist also nicht ganz eindeutig!

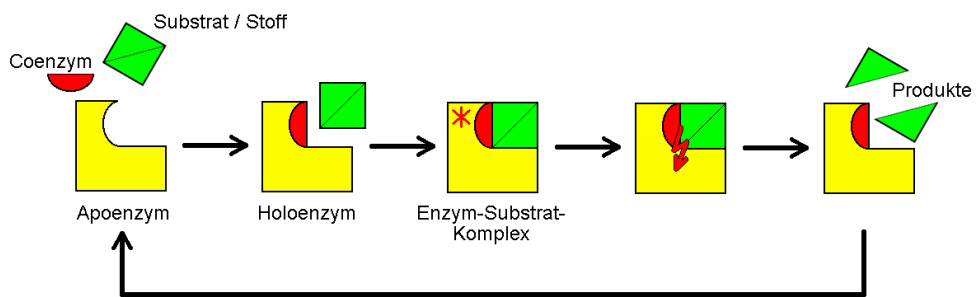
## Aufgaben:

1. Als Modell für den energetischen Verlauf einer Reaktion wird gern der sportliche Wettstreit zweier Personen verwendet, die sich über einen Zaun hinweg Äpfel auf das gegnerische Grundstück werfen. Um verschiedene Situationen zu erzeugen werden verschieden sportliche oder sich in der typischen Leistungsfähigkeit unterscheidende Personen (groß – klein; alt – jung; männlich – weiblich; schneller – langsamer) betrachtet, oder die Grundstücke liegen an einem Hang verschieden hoch. (Wir bedienen hier die üblichen Klischees!) Welche Elemente der Realität sind genau durch welche Modell-Elemente repräsentiert? Erläutern Sie Ihre Auswahl!
2. Skizzieren Sie ein Modell für eine "normale" chemische Reaktion auf! Erläutern Sie anhand des Modells zu welchen stofflichen Verteilungen es nach einer recht langen Zeit kommt!
3. Wie müsste das Modell für eine katalysierte Reaktion aussehen! Beachten Sie, dass die "normale" Reaktion immer noch parallel ablaufen kann! Erläutern Sie Ihr Modell! Diskutieren Sie verschiedene Modelle aus Ihrer Gruppe / Ihrem Kurs!
4. Gesucht ist nun ein Modell für eine sicher inhibitierte Reaktion! Erläutern Sie Ihr Modell! Setzen Sie das Modell dann in ein Energie-Niveau-Schemata für den Reaktionsverlauf um!



### 3.2.2. Enzymreaktionen mit Coenzymen

Bei den nachfolgenden Betrachtungen schauen wir uns an, wie ein Coenzym (z.B. ein Vitamin) in das Reaktionsgeschehen eingreift.



Zu Anfang liegen die einzelnen Komponenten (frei) im Cytoplasma vor. Durch Diffusionsvorgänge gelangen die Teile nach und nach an die passenden Stellen.

Zumeist muss sich zuerst das Coenzym anlagern. Erst das fertige Holoenzym besitzt dann ein vollaushabildetes aktives Zentrum für das Substrat.

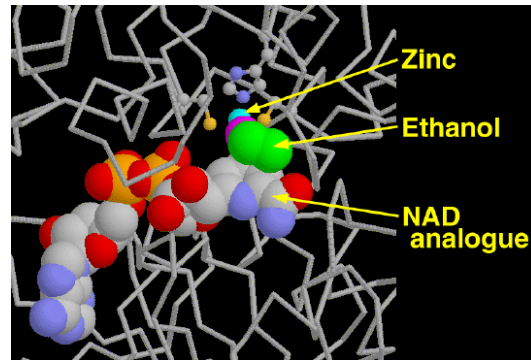
Die arbeitsfertige Gesamteinheit wird auch hier Enzym-Substrat-Komplex genannt. Sofort kommt eine interne Kettenreaktion in Gang.

Durch innermolekulare Umlagerungen und kleinere chemische Reaktionen (Zwischenschritte) wird das Substrat durch das Enzym umgewandelt.

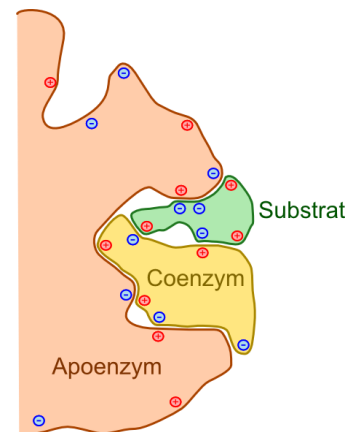
Die Reaktionsprodukte werden am Schluss abgespalten. Die Bindungskräfte zwischen Substrat und Enzym sind rund 10x bis 500x schwächer, als die innermolekularen Bindungen. Oft wird auch noch das Coenzym abgegeben und der Prozess kann nun wieder von vorne beginnen.

Man unterscheidet – wie wir schon kennen gelernt haben – bei den Coenzymen zwei verschiedene Arten.

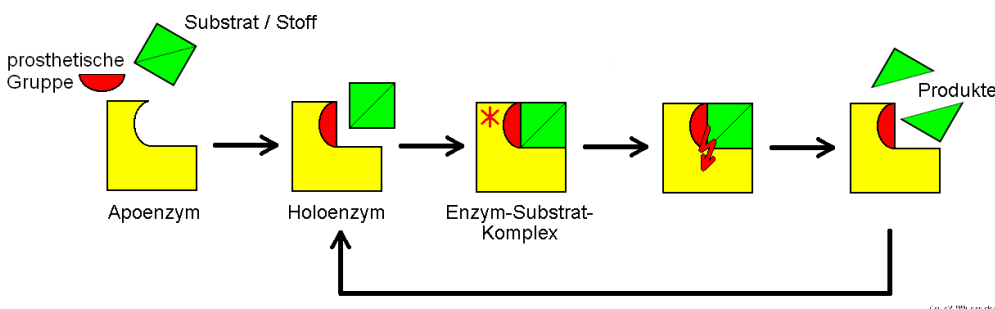
Die eine Art sind die sogenannten prosthetischen Gruppen. Sie verbleiben dauerhaft am Enzym. Ihre Aufgabe liegt dabei vorrangig darin, die Raumstruktur und das aktive Zentrum des Holo-Enzyms zu formen. Nur mit der entsprechenden Form ist das Enzym in der Lage das Substrat auch aufzunehmen:



aktives Zentrum der Alkohol-Dehydrogenase (Apoenzym-Eiweiß (grau; angedeutete Polypeptidkette (Primärstruktur)); NAD-analogue: Coenzym  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

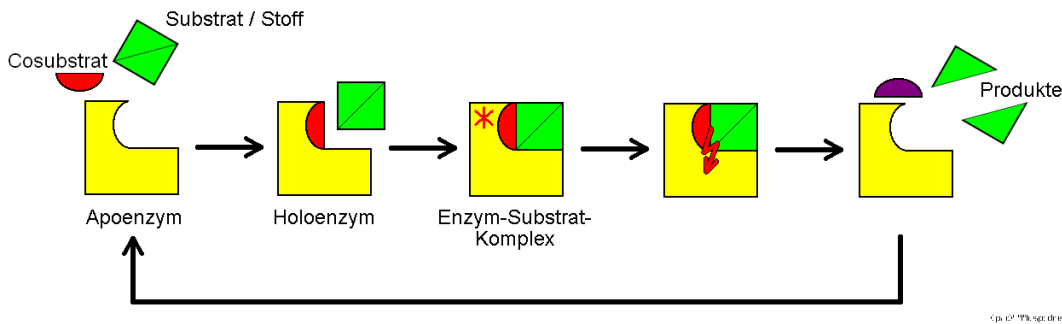


Passung von Substrat und Enzym (Coenzym + Apoenzym) nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip





Bei der zweiten Art nimmt das Coenzym an der Enzym-Reaktion teil. Das Coenzym ist also gewissermaßen auch Substrat, weshalb man es auch Cosubstrat nennt. Ein häufig beobachtetes Cosubstrat ist z.B. ATP (Adenosinriphosphat).



Das Cosubstrat wird mit verändert. Im Falle des ATP entstehen z.B. das ADP (Adenosindiphosphat) oder das AMP (Adenosinmonohosphat). Vielfach werden auch Teile des Cosubstrates auf das eigentliche Substrat übertragen. Bei Reaktionen mit beteiligtem ATP kann das z.B. ein Phosphat-Rest sein.

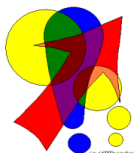
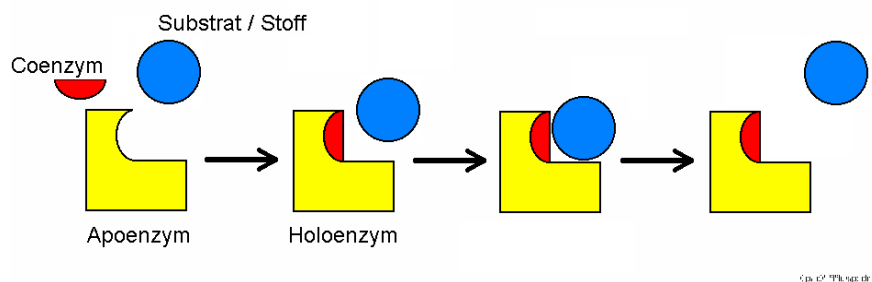
Nach vollzogener Reaktion spalten sich die / das Produkt(e) und auch das (verbrauchte) Coenzym ab. Für eine neue Reaktion muß neues Coenzym zur Verfügung gestellt werden.

Jedes Holoenzym passt im Allgemeinen nur zu einem Substrat. Selten können ähnliche Substrate von dem gleichen Enzym umgewandelt werden. Das aus Eiweiß-Körper und Coenzym gebildete aktive Zentrum ist so gebaut, dass das Substrat hier genau hereinpasst.

Falsche Substrate können sich ev. in das aktive Zentrum einlagern - aber letztendlich keine Passung herstellen. Das Enzym setzt dann das falsche Substrat auch nicht um.

Biochemiker bezeichnen diese Eigenschaft von Enzymen auch als **Substratspezifität**. Nur das zugehörige (passende) Substrat wird umgewandelt. Alle anderen – zufällig auftauchenden Stoffe

– werden normalerweise nicht "beachtet".



Beachten Sie bitte, dass wir in den folgenden Abbildungen zu Enzym-Reaktionen nicht immer alle Einzel-Schritte und das Schließen des Zyklus mit eingezeichnet haben. Es soll hier Wert auf das Wesentliche gelegt werden! Einige Reaktionen funktionieren auch ohne Coenzym, damit aber nicht jedes Mal zwei Schemata gezeichnet werden müssen, haben wir nur den – etwas komplizierteren – Fall mit Coenzym verwendet.

Unter der **Wirkspezifität** (Reaktionsspezifität) versteht der Biochemiker die Eigenschaft eines Enzyms immer die gleiche Reaktion (deshalb auch Reaktionsspezifität genannt) durchzuführen – es hat immer die gleiche Wirkung.

Substratspezifität und Wirkspezifität sind wesentliche Voraussetzungen für einen geordneten Stoffwechsel (Metabolismus).

### 3.2.2.1. Probleme am aktiven Zentrum

Fehlt für einen Enzym-Substrat-Komplex das notwendige Coenzym (z.B. durch Vitamin-Mangel), dann bleibt die Reaktion stecken.

Die eigentlich passenden Substrate können so nicht umgesetzt werden.

Manchmal passen andere Substrate doch in das aktive Zentrum. Wegen irgendwelcher – größerer oder kleinerer – Abweichungen im Molekül-Bau kommt es aber nicht zur Umwandlung dieses "falschen Substrates".

Da der "falsche" Stoff den normalen Prozeß aufhält / hemmt, wird er auch als Hemmstoff / Inhibitor (lat.: inhibeo = behindern, beschränken) bezeichnet.

Nachdem der Inhibitor abgewandert ist, beginnt die Konkurrenz um das aktive Zentrum wieder von vorn. Je nach Konzentration von Substrat und Inhibitor gelangt mal der eine oder das andere Stoff häufiger ins aktive Zentrum.

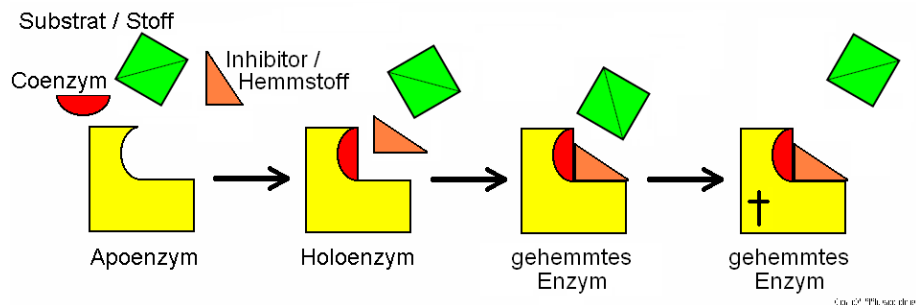
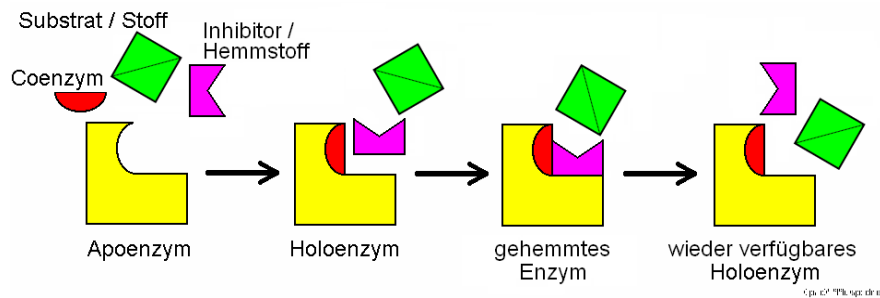
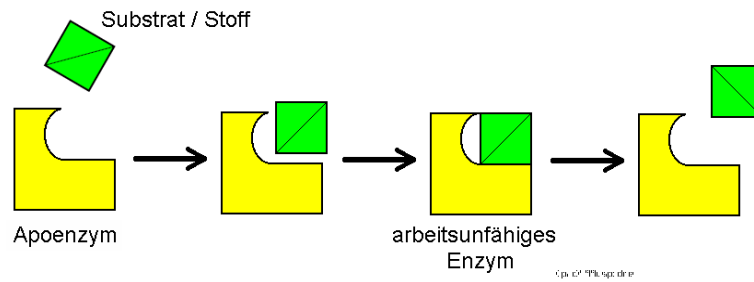
Dies nennen wir **reversible Hemmung**. Die Hemmung erfolgt nur solange der Hemmstoff das aktive Zentrum blockiert. Durch Abwanderung des Hemmstoffs ist der Hemmeffekt umkehrbar (reversibel).

Die Anlagerung des Hemmstoffs kann aber auch so fest sein, dass sich das "falsche" Substrat nicht wieder abtrennen kann. Es steckt im aktiven Zentrum fest. Das Enzym wird blockiert und kann im Weiteren keine Umwandlungen mehr durchführen.

Da diese Beeinflussung der Enzymaktivität nicht mehr umkehrbar ist, sprechen wir von **irreversibler Hemmung**. Sachlich entspricht das der Denaturierung (Gerinnung) der Enzym-Proteine. Diese können nur noch abgebaut werden.

Auch während der natürlichen Stoffwechsel-Vorgänge kommt es ständig zum Abbau von Enzymen. Die Abbau-Enzyme können ja nicht "wissen" / "erkennen", ob ein Enzym noch gebraucht wird. Durch Genexpression (einschließlich der Transkription) und Protein-Biosynthese (Translation) werden ständig neue Enzym-Moleküle nachgebildet (→ [Genetik](#)).

In der Natur hat man auch Enzyme gefunden, die durch einen anderen Stoff noch aktiver wurden. Meist liegt der Anlagerungsort für solche Stoffe aber nicht direkt am aktiven Zentrum. So aktivierte



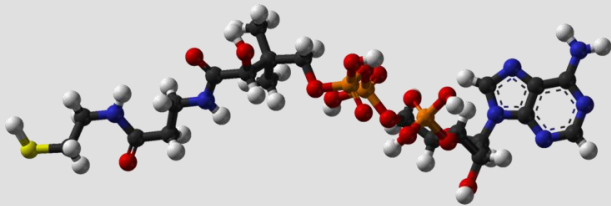
Enzyme arbeiten schneller. Man bezeichnet den aktivierenden Stoff deshalb als **Aktivator**. Prinzipiell können Coenzyme auch als Aktivatoren aufgefasst werden.

Die größte bekannte Steigerung (Aktivierung) der Reaktionsgeschwindigkeit für ein Enzym liegt bei einem Faktor von  $10^{21}$  (Trilliarden) im Vergleich zur normal ablaufenden Reaktion. Normalerweise sind es aber nur Steigerungen um das 1.000- bis 1.000.000-fache.

Genau so gibt es aber auch Stoffe, die an einem – vom aktiven Zentrum entfernten Ort anlagern und das Enzym hemmen. Mehr dazu finden Sie bei der Regulation der Enzymaktivität (→ [3.2. Regulation der Enzymaktivität \(Modulation\)](#)).

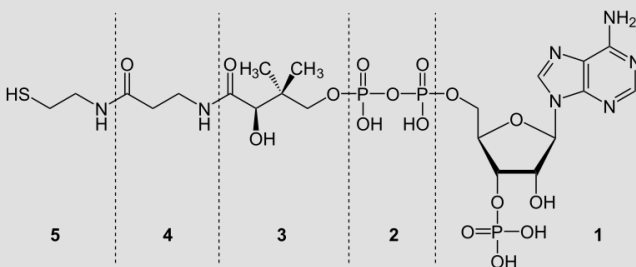
In der Evolution wurden und werden Enzyme hinsichtlich mehrerer Faktoren optimiert. Neben der Reaktionsgeschwindigkeit sind dies noch die Stoffspezifität und die Bindungsstärke. Gerade die Bindungsstärke ist ein heikler Punkt. Ist sie zu stark, dann kann es zur Verzögerung der Reaktion kommen. Die Produkte bleiben zu lange am Enzym und blockieren so einen Neustart des enzymatischen Prozesses. Wenn die Bindungsstärke dagegen zu gering ist, dann kann das Substrat schon frühzeitig wieder abdiffundieren (vor der Umwandlung) und der Gesamtprozess verzögert sich unnötig, weil effektiv gerade kein Substrat-Umsatz erfolgen konnte.

### Exkurs: Coenzym A



Coenzym A (Kugelstab-Modell)

Q: de.wikipedia.org (Benjah-bmm27)



Coenzym A (Strukturformel)

Q: de.wikipedia.org (Benjah-bmm27)

#### Reste:

- 1: 3'-phosphoryliertes-Adenosin
- 2: Phosphor-Säure
- 3: 3: Pantoinsäure (Dihydroxy-Dimethyl-Butansäure)
- 4:  $\beta$ -Alanin
- 5:  $\beta$ -Mercapto-ethylamin  
(Thioethanolamin, Cysteamin)

#### Abschnitte:

- 1+2: 3'-phosphoryliertes-Adenosin-diphosphat
- 3+4: Pantothensäure
- 3+4+5: Pantethein

## Exkurs: Vitamine als Coenzyme

Die große Bedeutung der Vitamine für den Menschen ist jedem bewusst. Die Erklärung ihrer Notwendigkeit für unsere Gesundheit, liegt in ihrer Verwendung im Zell-Stoffwechsel. Vitamine sind zumeist Coenzyme. Somit sind sie für eine Vielzahl von enzymatischen Reaktionen unbedingt notwendig. Fehlen die Coenzyme, können Stoffe nicht ab- oder aufgebaut werden. Sammeln sich z.B. giftige Stoffe an, weil sie nicht schnell genug abgebaut werden, dann sind schädliche Wirkungen zu verzeichnen (die Zelle und wir werden krank).

Auch die Bildung von Stoffen kann lebensnotwendig sein. Fehlt der eine oder andere Stoff, dann bleibt der Stoffwechsel ev. stehen oder sucht sich andere Wege (Metabolismen) als Ausweg. Meist ist auch dies mit negativen Auswirkungen verbunden.

Wirkstoff	Funktion	Vitamin <i>andere essentielle St.</i>
Thiaminpyrophosphat (TPP)	Coccarboxylase (Coenzym der Decarboxylasen)	B <sub>1</sub> (Thiamin)
Flavinmononucleotid (FMN) Flavin-Adenin-Dinucleotid (FAD)	Coenzyme von Hydrogentransferasen und des Enzyms NADH-Dehydrogenase	B <sub>2</sub> (Riboflavin, Laktoflavin)
Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid (NAD) Nicotinamid-Adenin-Dinucleotidphosphat (NADP)	enzymatische Komplemente von Hydrogentransferasen	B <sub>3</sub> (Niacin)
Coenzym A (CoA)	enzymatische Komplemente der Acyltransferasen	B <sub>5</sub> (Pantothensäure)
Pyridoxal-5'-phosphat	Coenzym der Aminotransferasen	B <sub>6</sub> (Pyridoxin)
Tetrahydrofolsäure	Coenzym der Formiattransferasen	B <sub>9</sub> (Folsäure)
Ascorbinsäure	enzymatische Komplemente einer Hydrogentransferase	C (Ascorbinsäure)
Biotin	Coenzym der Carboxylasen	H (Biotin, Bios H)
Phyllochinon	wahrscheinlich an Redoxvorgängen beteiligt	K <sub>1</sub>
Ubichinon	an Redoxvorgängen in Mitochondrien beteiligt	Q
Plastochinon	an Redoxvorgängen in Plastiden beteiligt	
$\alpha$ -Liponsäure	enzymatische Komplemente einer Hydrogentransferase	$\alpha$ -Liponsäure

aus /14/ geändert

Internet-Links:

### 3.3. Abhängigkeit der Enzymaktivität

Die Aktivität von Enzymen ist im Wesentlichen von der Substratkonzentration, der Konzentration anderer Stoffe (Hemmstoffe oder Aktivatoren), der Temperatur und dem pH-Wert abhängig.

Die Beeinflussung der Enzymaktivität durch andere Stoffe wird Modulation genannt. Erst durch sie ist ein geregelter bzw. gesteuerter Ablauf von Stoffwechsel-Prozessen möglich.

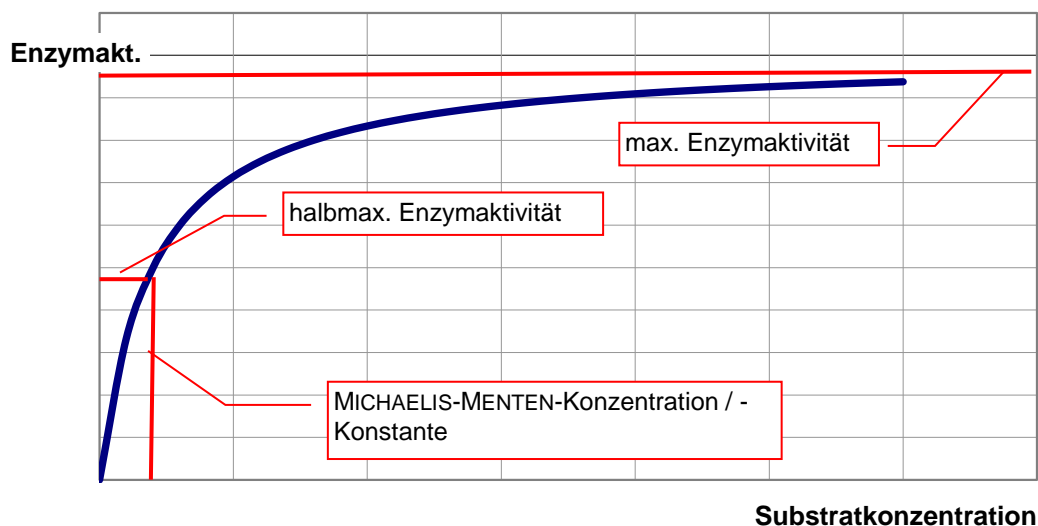
Als Maß für die Enzymaktivität wird die Reaktionsgeschwindigkeit genutzt. In Experimenten werden dabei die unterschiedlichen Stoffumsätze je Zeiteinheit erfasst.

Im Lebensmittel-produzierenden und -verarbeitenden Bereich – einschließlich dem privaten Haushalt – ist die Beeinflussung der Enzymaktivität von ganz entscheidender Bedeutung. Letztendlich sind es die Enzyme aus den Lebensmitteln selbst oder solche aus Bakterien, Pilzen usw., die für Veränderungen an und in den Lebensmitteln verantwortlich sind.

#### 3.3.1. Substratabhängigkeit der Enzymaktivität

Das die Aktivität eines Enzyms von der Substratkonzentration abhängen muss, ist jedem wohl klar. Ein Enzym, das kein Substrat "vorfindet", kann auch nichts leisten. Liegt genug Substrat vor, dann kann das Enzym arbeiten. Da liegt der Schluss nahe, dass je mehr Substrat da ist auch das Enzym schneller arbeiten müsste. Dem ist aber nicht so. Untersuchungen haben gezeigt, dass die meisten Enzyme eine hyperbolische Beziehung zwischen Substratkonzentration und Reaktionsgeschwindigkeit (Enzymaktivität) zeigen.

#### Substratabhängigkeit



Der Anstieg im ersten Teil der Kurve ist durch den steigenden Umsatz bei steigender Konzentration gut zu erklären. Wenn nun aber zu viele Substrat-Moleküle da sind, dann "drängeln" sich die Moleküle vor dem aktiven Zentrum. Auch die Produkte müssen immer erst einmal abtransportiert werden. Die Teilchen behindern sich also gegenseitig. Dies wird umso stärker, je mehr Substrat zur Verfügung steht. Weiterhin benötigt jeder Substratumsatz auch eine bestimmte Zeit. Diese ist von der Konzentration des Substrates unabhängig – bestimmt aber den maximalen Umsatz in einer bestimmten Zeit.

Unter Beachtung aller Effekte und Bedingungen ergibt sich eine bestimmte Reaktionsgeschwindigkeit  $RG$  für das Enzym (Umsatzrate; Enzymaktivität). Praktisch wird diese durch die Veränderung der Substrat-Konzentration  $c[S]$  in einer bestimmten Zeit  $t$  gemessen.

$$RG = \frac{\Delta c[S]}{t} = \frac{c_2[S] - c_1[S]}{t_2 - t_1}$$

Wegen der räumlichen (sterischen) Behinderung und der begrenzten Arbeitsrate kann das Enzym seine maximale Arbeitsgeschwindigkeit fast niemals erreichen.

(Bei vielen Enzymen kommt es auch bei noch höherer Substratkonzentration zu einem Abfall der Aktivität.)

Als Kennwert für die Aktivität eines Enzyms wird die MICHAELIS-MENTEN-Konstante  $K_M$  benutzt.

Sie ist als die Substratkonzentration  $c[S]$  definiert, die eine halbmaximale Reaktionsgeschwindigkeit ermöglicht.

$$K_M = \frac{RG_{\max}}{2} c[S]$$

Der Deutsche Leonor MICHAELIS (1875 – 1949) und die Kanaderin Maud MENTEN (1879 – 1960) veröffentlichten 1913 ihre grundlegenden Arbeiten zur Enzym-Kinetik.

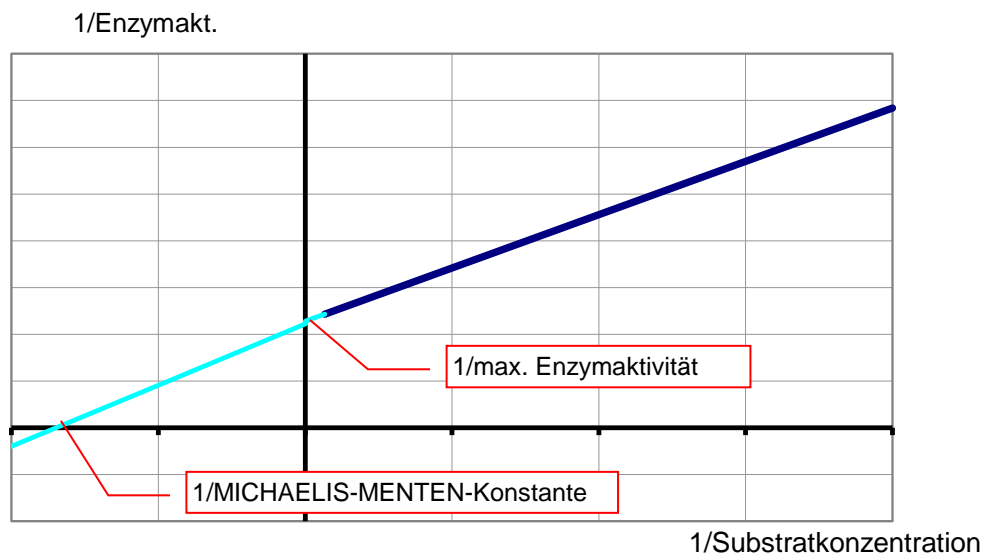
Da die maximale Reaktionsgeschwindigkeit meist nicht messbar ist, benutzt man die LINEWEAVER-BURK-Gleichung (doppelt reziproke Darstellung der Messwerte), um eine Gerade (Graphik unten; dunkelblau) zu erhalten. Diese ist mathematisch einfacher zu behandeln, als die hyperbolische Funktion. Lineare Funktionen lassen sich einfacher verlängern / fortsetzen / interpolieren (hellblauer Teil der Gerade).

$$\frac{1}{RG} = \frac{K_M}{RG_{\max}} \cdot \frac{1}{c[S]} + \frac{1}{RG_{\max}}$$

$$y = m \cdot x + n$$

Aus dem Schnittpunkt mit der y-Achse lässt sich dann die Maximalgeschwindigkeit berechnen. Die MICHAELIS-MENTEN-Konstanten typischer Enzyme liegen zwischen  $10^{-5}$  bis  $10^{-3}$  mol/l.

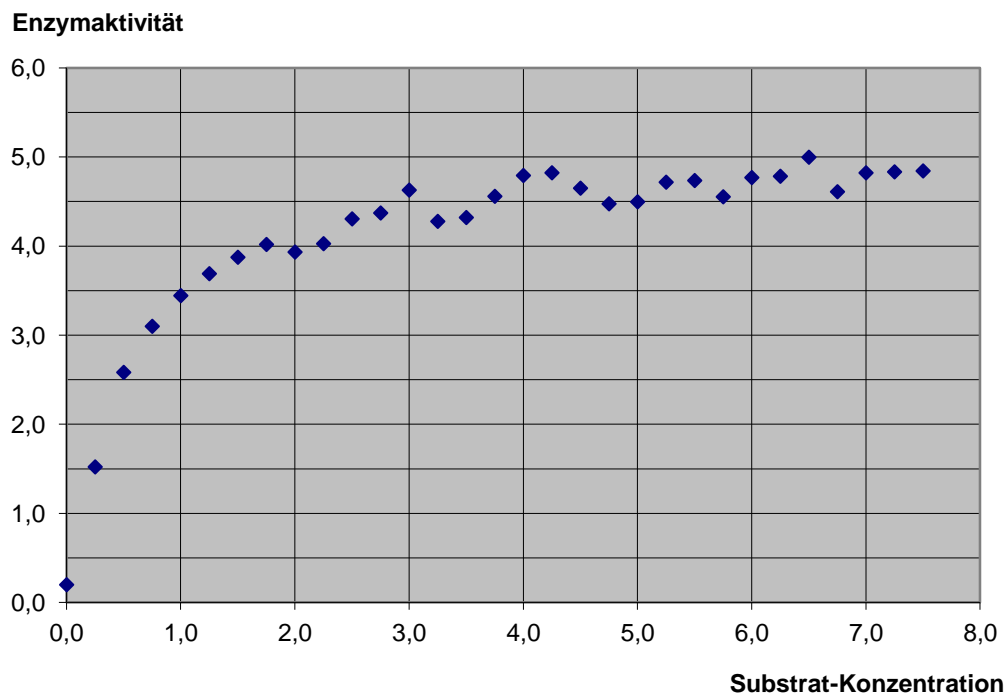
## Substratabhängigkeit



Enzym	Substrat	$K_M$ [ $\mu\text{M}$ ] = [ $\mu\text{mol} \cdot \ell^{-1}$ ]	Wechselzahl [ $\text{s}^{-1}$ ]	
Carboanhydrase	$\text{CO}_2$	8000	600000	
3-Ketosteroid-Isomerase			280000	
Acetylcholinesterase			25000	
Lactat-Dehydrogenase			1000	
Chymotrypsin		5000	100	
Threonin-Desaminase		5000		
$\beta$ -Galactosidase	Lactose	4000		
Pyrovat-Carboxylase	$\text{HCO}_3^-$	1000		
Pyrovat-Carboxylase	Pyrovat	400		
Arginyl-tRNA-Synthetase	ATP	300		
DNA-Polymerase I			15	
Pyrovat-Carboxylase	ATP	60		
Penicillinase	Benzylpenicillin	50	2000	
Tryptophan-Synthetase			2	
Lysozym		6	0,5	
Arginyl-tRNA-Synthetase	Arginin	3		
Arginyl-tRNA-Synthetase	tRNA	0,4		

**Aufgaben (für die gehobene Anspruchsebene):**

1. Bestimmen Sie die Maximalaktivität des Enzym aus dem im Diagramm dargestellten Versuchsergebnissen! Stellen Sie Ihren Wert für eine statistische Auswertung an der Tafel zur Verfügung! Berechnen Sie den Mittelwert der Vorschläge!
2. Erstellen Sie sich eine Wertetabelle mit den Werten aus dem Diagramm!
3. Ergänzen Sie nun zwei Spalten und berechnen Sie darin die reziproken Werte für die Enzymaktivität und die Substratkonzentration!
4. Stellen Sie die letzten beiden Spalten in einem Diagramm dar!
5. Bestimmen Sie  $m$  und  $n$  Ihrer interpolierten linearen Funktion! Geben Sie die Maximalaktivität und die MICHAELIS-MENTEN-Konstante an!
6. Stellen Sie Ihren Wert für eine statistische Auswertung an der Tafel zur Verfügung! Bestimmen Sie den Mittelwert der berechneten Werte! Vergleichen Sie die Mittelwerte von der Ablesung aus dem gegebenen Diagramm (Aufg. 1) und Ihren Berechnungen (Aufg. 5)!





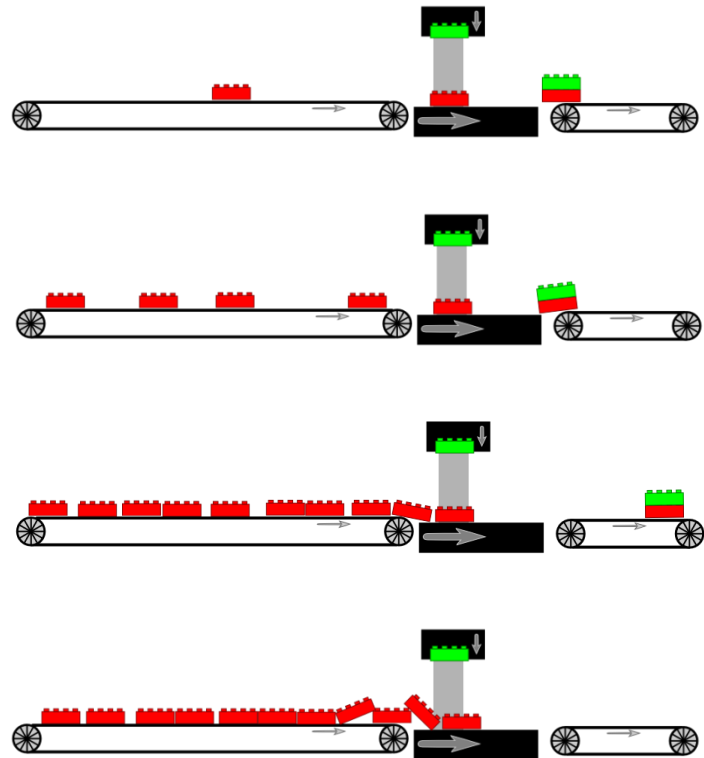
### 3.3.1.1. die Substrat-Abhängigkeit im Baustein-Modell

In unserem Baustein-Modell ließe sich die Substrat-Abhängigkeit z.B. über die Verteilung der Bausteine auf dem zuführenden Förderband beschreiben.

Sind die Bausteine selten, dann wird die umsetzende Maschine nicht ausgelastet sein. Kommen die Bausteine zu schnell an, dann wird es an der Zuführung einen Stau geben, der erst mit viel "Hin- und-Her" mittels des Förderbandes geklärt werden kann. In der Realität müssen die Substrate sich viel hinundher bewegen, bis sie im richtigen Rhythmus in die Maschine gelangen.

An der Arbeitstelle der Maschine (**aktives Zentrum des Enzyms**) kann es zu Beiderungen und Verklemmungen (**sterische Behinderungen**) kommen.

Praktisch müssen auch beachten, dass in den meisten Fällen bei den Enzymen der Zugang für die Substrate der gleiche Weg ist, wie der Abgang der Produkte. D.h. schon Substrate und Produkte behindern sich gleichzeitig.

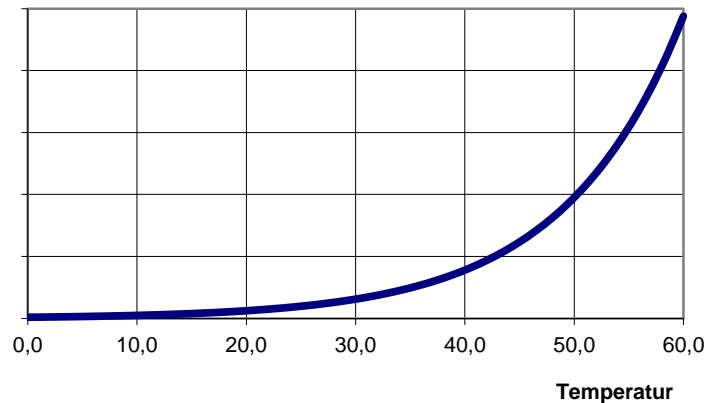


### 3.3.2. Temperaturabhängigkeit der Enzymaktivität

Aus der Chemie kennen wir die RGT-Regel (**R**aktions**G**eschwin**D**igkeits-**T**emperatur-Regel).

Sie besagt, dass bei einer Erhöhung der Temperatur um 10 Grad (bzw. K) die Reaktionsgeschwindigkeit um das 2- bis 3-fache steigt. Selten kann es aber auch das 10-fache sein.

Graphisch dargestellt ergibt sich für jede chemische Reaktion eine exponentielle Kurve für die Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit von der Temperatur.

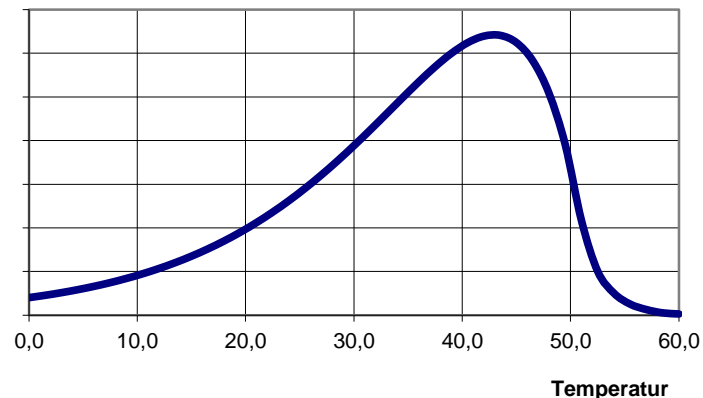


Untersucht man nun die Temperaturabhängigkeit der Enzymaktivität, dann erhält man eine stark abweichende Kurve.

Im ersten Abschnitt stimmt die Kurvenform mit der "normalen" chemischen Reaktion überein. Ab einer bestimmten Temperatur wird der Anstieg geringer und nimmt nach dem Erreichen eines Maximalwertes für die Enzymaktivität ab.

Wie kann diese Kurve interpretiert werden?

Prinzipiell muss ja die RGT-Regel auch für Enzyme gelten. Schließlich sind es ja auch nur chemische Reaktionen, die hier ablaufen.



Natürlich gilt die RGT-Regel auch hier. Bei Enzymen kommt zur reinen Umsatzreaktion eine zweite Reaktion dazu, die unbedingt mit betrachtet werden muss – die Zerstörungsreaktion (Denaturierung) des Enzyms selbst. Beide Reaktionen zusammen ergeben die effektive Reaktionsgeschwindigkeit des Enzyms, welche wir in Experimenten normalerweise messen.

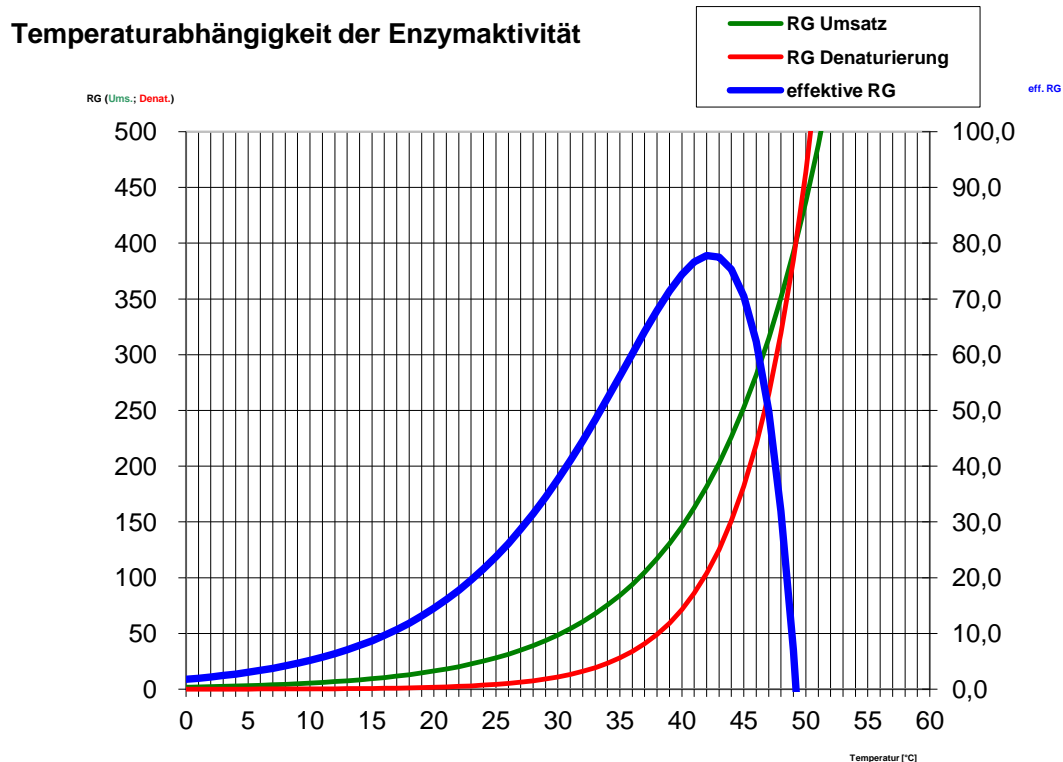
Enzyme – als typische Proteine – unterliegen der Denaturierung. Bei steigenden Temperaturen nimmt diese zu. In gleichwarmen Organismen werden die meisten Enzyme schon kurz über der normalen Körpertemperatur zerstört. Beim Menschen beobachtet man die ersten messbaren Denaturierungen kurz oberhalb von 40 °C. Manche Enzyme werden ab 42 °C schnell und dauerhaft zerstört (man beachte die Steilheit des Aktivitätsabfalls in diesem Bereich) – der Mensch stirbt letztendlich daran.

Von besonderem wissenschaftlichen Interesse sind Organismen, die bei extremen Temperaturen (über 100 °C) in heißen Quellen oder in den heißen, rauchenden Schloten (Smoker) der Tiefsee leben. Ihre Enzymbestecke dürften sich für viele (bio-)chemische Produktionen besonders gut eignen.

### Aufgaben:

1. Bestimmen Sie den RGT-Faktor für die "normale" chemische Reaktion (oberes Diagramm)! Erklären Sie, wie Sie vorgegangen sind!
2. Bestimmen Sie den RGT-Faktor der Enzymreaktion (unteres Diagramm) für den Bereich von 0 bis 30 °C!

Mit einem mathematischen Modell lässt sich der Zusammenhang gut erschließen. In der nachfolgenden graphischen Darstellung sind beide Grundgeschwindigkeiten auf der linken Ordinate (y-Achse, Größenachse) dargestellt. Die effektive Reaktionsgeschwindigkeit (dicke, blaue Linie) gehört zur rechten Ordinate. Sie stimmt sehr gut mit der empirisch gefundenen Situation überein.



### Aufgabe:

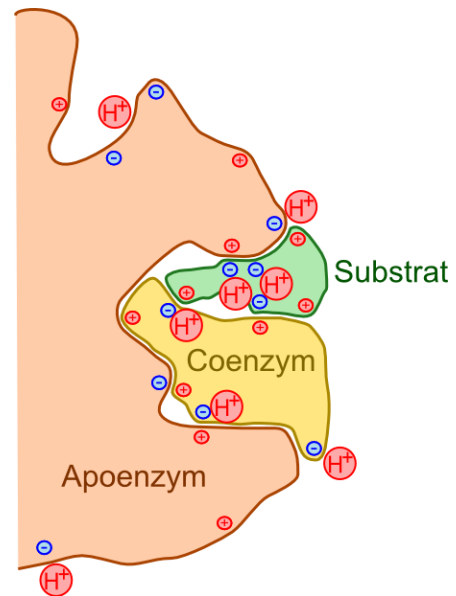
1. Wie könnte man die Temperatur-Abhängigkeit der Enzym-Aktivität im Baustein-Modell verdeutlichen?
2. Erstellen Sie ein Baustein-Modell, dass die Temperatur-Abhängigkeit der Enzym-Aktivität darstellt!

### 3.3.3. pH-Abhängigkeit der Enzymaktivität

Viele Enzyme funktionieren nur in bestimmten Medien – sauer, neutral oder basisch. In abweichenden Medien sinkt die Enzymaktivität sehr stark oder hört ganz auf. Neben direkten chemischen Einflüssen z.B. bei Säuren- oder Basen-Reaktionen sind aber auch Auswirkungen auf das aktive Zentrum zu erwarten. Gehört z.B. eine basische Gruppe zum aktiven Zentrum, die einen sauren Molekülteil des Substrates "erkennt", dann kann in einem sauren Milieu die basische Gruppe neutralisiert sein. Dem aktiven Zentrum fehlen dann u.U. die Erkennungspunkte. Das Substrat wird nicht richtig erkannt oder eingelagert. Der Enzym-Substrat-Komplex kann nicht entstehen und die notwendigen internen Konformationsänderungen im Enzym bleiben aus. Letztendlich verlangsamt sich dadurch die Umsatzgeschwindigkeit. Neben der veränderten Erkennung (Passung) des Substrates kommt es auch zu einer geringeren Bindungskraft. Dies hat ebenfalls negativen Einfluß auf die Enzymaktivität.

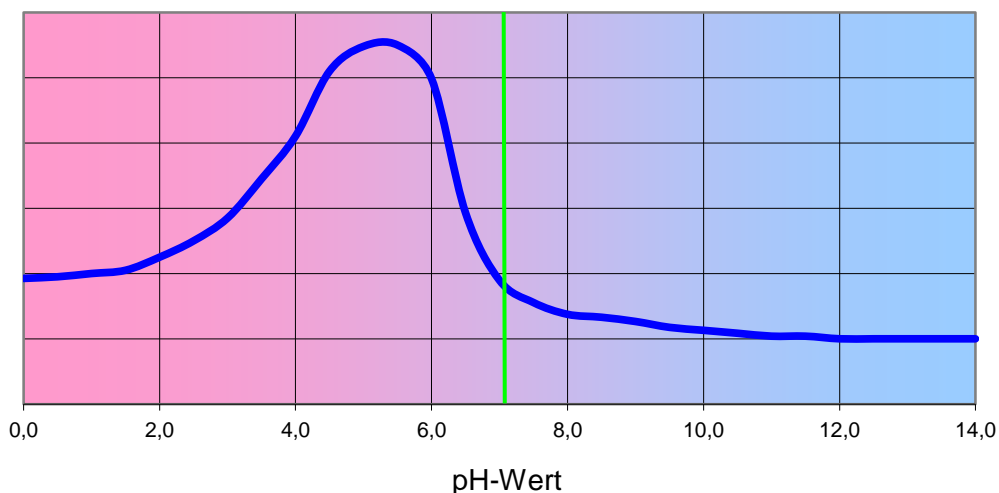
In das veränderte aktive Zentrum kann sich u.U. auch ein anderes – "falsches" – Substrat setzen. Dieses wird normalerweise nicht umgewandelt und verstopft mehr oder weniger nachhaltig das aktive Zentrum.

Veränderungen des pH-Wertes bewirken zumeist eine reversible Beeinflussung der Enzymaktivität. Nachdem wieder das bevorzugte Milieu vorliegt, funktioniert das Enzym wieder uneingeschränkt.



Enzymaktivität

pH-Abhängigkeit



#### **Aufgaben:**

- 1. Interpretieren Sie die obige graphische Darstellung!**
- 2. Warum beeinflusst eine geringere Bindungskraft zwischen Enzym und Substrat – z.B. durch einen veränderten pH-Wert – die Enzymaktivität? Erklären Sie das Phänomen!**

---

### 3.4. Regulation der Enzymaktivität (Modulation)

Ein großes Geheimnis des zellulären Stoffwechsels liegt in der Fähigkeit der Zellen, die einzelnen Enzymreaktionen (Metabolismus (Gruppen von Enzymreaktionen)) zielgerichtet zu beeinflussen – also zu steuern und zu regulieren. Diese Beeinflussung wird auch **Modulation** genannt.

Viele der Wirkmechanismen sind noch ungeklärt. Nur für wenige Beispiel-Prozesse oder – Reaktionen sind die genauen Zusammenhänge bekannt. Besonders bei den Eukaryonten sind die Forschungen erst am Anfang.

Die wohl wichtigste Möglichkeit der Beeinflussung der Enzymaktivität ergibt sich für die Zelle über die Genexpression. Nur wenn genügend Enzyme gebildet wurden, dann kann der jeweilige Reaktionsschritt überhaupt ablaufen. Wird sehr viel Enzym nachgebildet, dann erhöht sich die Chance für ein Zusammentreffen von Enzym und Substrat in der Zelle. In der Konsequenz steigt die effektive Enzymaktivität. Zur Genexpression findet der Leser weitere Ausführungen im Skript "Genetik".

#### 3.4.1. Aktivierung / Inhibition (Hemmung)

Bei den Aktivierungen und Hemmungen geht es zumeist um die Beeinflussung der Enzymaktivität direkt am einzelnen Enzym. Dazu muss klar gestellt werden, dass Aktivierungen relativ selten sind. Die meisten Beeinflussungen (Modulationen) sind Hemmungen. Der Einfachheit wegen beschränken wir uns auch auf diese. Die Grundsätze sind aber auch auf Aktivierungen anzuwenden, obwohl hier dann viele Parameter (Enzymaktivität,  $R_{G_{max}}$ ,  $K_M$ ) in entgegengesetzter Richtung verändert werden.

Die Beeinflussung durch andere Stoffe kann entweder **reversibel** oder **irreversibel** sein. Reversibel bedeutet, der Vorgang befindet sich in einem Gleichgewicht. Wenn viel vom Hemmstoff vorhanden ist, verschiebt sich das Gleichgewicht in Richtung einer stärkeren Hemmung. Verschwindet der Hemmstoff (z.B. durch Abtransport oder Abbau), dann verschiebt sich das Gleichgewicht wieder hin zur "normalen" Enzymaktivität. Der Hemmstoff wird nicht fest an die Anknüpfstelle gebunden. Er kann dort – abhängig von verschiedensten Bedingungen – jederzeit wieder abkoppeln. Bei irreversiblen Hemmungen bindet der Inhibitor fest an. Er kann nicht wieder abkoppeln. Solche Inhibitoren "vergiften" das Enzym. Es fällt dauerhaft aus. Es handelt sich um eine Denaturierung des Eiweiß-Bestandteils. Man spricht in der Ernährungslehre auch von Koagulation oder Gerinnung. Die Zelle kann sich nur noch durch eine Neuproduktion des Enzyms (→ Proteinbiosynthese) über den Engpass hinweghelfen.

Eine weitere Einteilung der Modulationen erfolgt anhand des Wirkortes eines Modulators (Aktivator oder Inhibitor). Ist der Modulator dem eigentlichen Substrat räumlich (sterisch) ähnlich und lagert sich dieser im aktiven Zentrum an, dann spricht man von **isosterischer** (raumgleicher) **Modulation**.

Interessant wird die Enzym-Modulation, wenn z.B. das Endprodukt einer Enzymreaktions-Kette (Metabolismus) auf seine eigenen Enzyme einwirkt. So etwas nennt man Endprodukt-Hemmung und wird später noch ausführlicher erläutert. In einigen Metabolismen konnte man feststellen, dass z.B. ein Ausgangsstoff (Ausgangs-Substrat) seinen eigenen Abbau aktiviert. Auch zu solch einer Ausgangsstoff-Aktivierung später mehr.

Liegt der Bindungsort für den Modulator vom aktiven Zentrum entfernt, dann liegt eine **nicht-isosterische Modulation** vor. Der Modulator hat eine völlig andere räumliche Struktur, als das Substrat.

Durch immer bessere Aufklärung der Enzym-Strukturen konnte man erkennen, dass viele Enzyme in mehrfacher Anzahl zusammen – als ein Komplex – agieren. Dabei sind gegenseitige Beeinflussungen beobachtet worden, die als **allosterische Modulation** bezeichnet werden.

### 3.4.1.1. isosterische Regulation (Modulation)

Die isosterische Hemmung umfasst die Hemmungen, bei denen Stoffe einen Einfluss auf die Enzymaktivität haben, die dem Substrat ähnlich sind. Im Prinzip handelt es sich immer um eine mehr oder weniger direkte Konkurrenz um das aktive Zentrum. Wir unterscheiden kompetitive und unkompetitive Hemmung. Zusätzlich kann jede Hemmung – wie oben erwähnt reversibel oder irreversibel erfolgen. Wir betrachten hier vorrangig den häufigsten Fall: die reversible Hemmung.

Der aufmerksame Leser wird sich fragen, warum spricht man nur von Hemmungen? Sind nicht auch Aktivierungen möglich? Ein solcher Fall ist aber theoretisch auszuschließen, da ein anderer Stoff im aktiven Zentrum eher störend (behindernd) wirken wird. Auch ist kaum anzunehmen, dass dadurch das eigentliche Substrat besser in das katalytische Zentrum passt und auch noch schneller umgewandelt wird.

In der Literatur findet man als weiteres Unterscheidungs-Merkmal noch, ob eine Hemmung vollständig oder nur partiell – also teilweise – erfolgt. Dabei wird die Geschwindigkeit der Weiterreaktion des gehemmten Enzym-(Substrat-)Komplex (EH bzw. ESH) ausgewertet. Ist die Geschwindigkeit gleich Null, dann sprechen wir von einer vollständigen (od. totalen) Hemmung. Bei partiellen Hemmungen wird immer ein Substrat-Umsatz verzeichnet. Die Geschwindigkeit ist dann größer als Null und kleiner als die, des ungehemmten Enzyms.

#### 3.4.1.1.1. kompetitive Hemmung

Bei einer kompetitiven Hemmung konkurrieren Substrat S und Hemmstoff H um das aktive Zentrum des Enzyms E. Ein Coenzym kann – muß aber nicht – an der Enzym-Reaktion beteiligt sein.

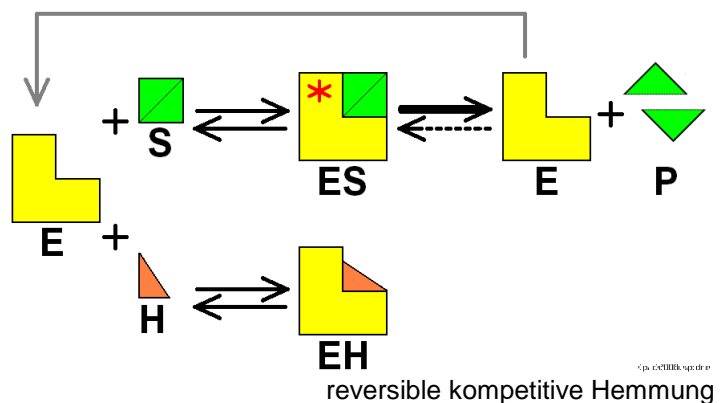
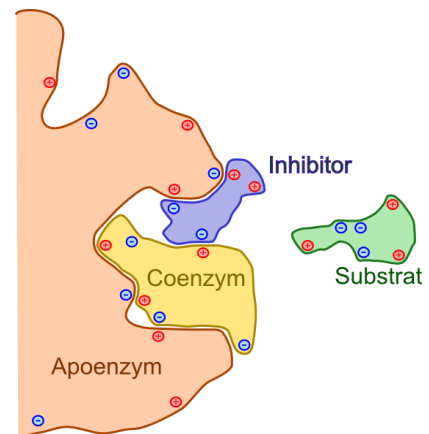
Gelangt das Substrat in das aktive Zentrum (obere Reaktionsreihe) wird das Substrat im Normal-Fall umgewandelt (dicker Reaktions-Pfeil). Es besteht aber auch die Möglichkeit, dass das Substrat unumgewandelt wieder abkoppelt (Rück-Pfeil). Es bildet sich ein Gleichgewicht (Hin- und Rückreaktion verlaufen gleichzeitig).

Wird der Enzym-Substrat-Komplex ES gebildet, erfolgt umgehend (dicker Pfeil) die Umwandlung des Substrates in das/die Produkte P. (Die Rückreaktion ist nur selten möglich (gestrichelter Pfeil).)

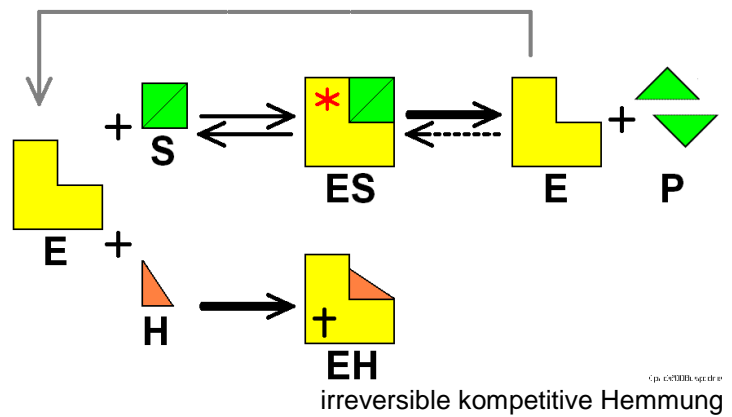
Gelangt alternativ (untere Reaktionsreihe) zum Substrat ein Hemmstoff (H) ins aktive Zentrum bleibt die Aktivität des Enzyms aus. Das Substrat kann nicht andocken, da das aktive Zentrum blockiert ist.

Der Hemmstoff kann nun ev. wieder aus dem aktiven Zentrum abwandern (- dann handelt es sich um eine reversible Hemmung -) und das Enzym steht wieder für die Konkurrenz von Substrat und Hemmstoff bereit.

Der ganze Wettstreit geht nun wieder von vorne los.



Möglich ist auch, dass der Hemmstoff im aktiven Zentrum verbleibt. Solche Enzyme sind dann nicht mehr gebrauchsfähig (Enzym-Tod). Für sie bleibt nur noch die Zell-interne Entsorgung durch den Eiweiß-Abbau. Neue Enzyme müssen durch Biosynthese (Protein-Biosynthese) nachgebildet werden. Insgesamt ist der hemmende Effekt von der Art und der Konzentration des Hemmstoffes und vom Verhältnis Substrat zu Hemmstoff abhängig.



### Aufgaben:

1. **Skizzieren Sie die schematische Darstellung der kompetitiven Hemmung ab und verändern Sie diese so, dass jetzt eine irreversible Hemmung vorliegt!**
2. **Erläutern Sie die Abhängigkeit der Enzymaktivität von der Konzentration des Hemmstoffes! Erstellen Sie ein Diagramm (Kurve skizziert), dass die Abhängigkeit darstellt!**
3. **Erläutern Sie die Abhängigkeit der Enzymaktivität vom Verhältnis von Substrat und Hemmstoff!**

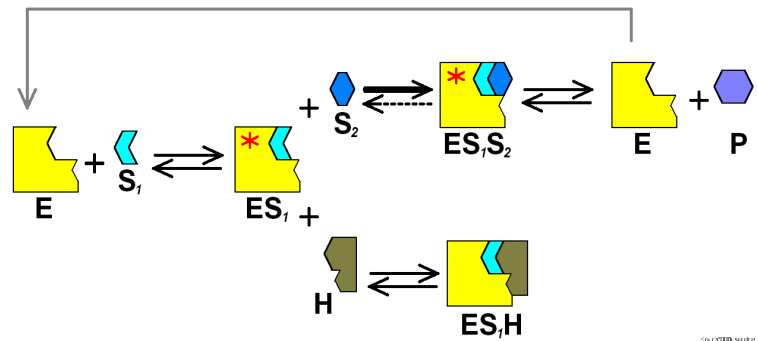
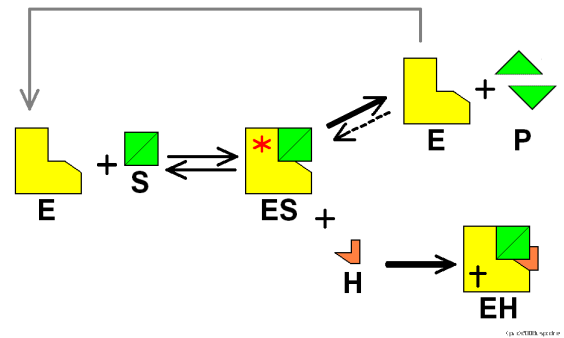
### 3.4.1.1.2. unkompetitive Hemmung

Eine unkompetitive Hemmung kann als Spezialfall der kompetitiven aufgefasst werden. Der Hemmstoff reagiert dabei nicht mit dem freien Enzym sondern erst mit dem Enzym-Substrat-Komplex. Nur wenn der Hemmstoff nicht andockt, dann reagiert der Komplex ab.

Das obere Reaktions-Scheme zeigt eine irreversible unkompetitive Hemmung. Könnte der Hemmstoff wieder abwandern, dann läge eine reversible Hemmung vor.

Unkompetitive Hemmungen treten z.B. bei Redoxketten (Oxidasen) auf. Der Hemmstoff kann erst andocken, wenn eine bestimmte Oxidationsstufe (ein bestimmtes Redoxpotential) erreicht wurde.

Ein anderes Beispiel sind Zwei-Substrat-Enzyme. Nach dem Andocken des ersten Substrates ( $\rightarrow$  Enzym-Substrat-Komplex) konkurriert ein Hemmstoff um das zweite bzw. erweiterte aktive Zentrum. Ein solcher Fall ist als reversibler Vorgang im unteren Reaktions-Schema zu sehen.



#### Aufgaben für die gehobene Anspruchsebene:

1. *Skizzieren Sie die schematische Darstellung der unkompetitiven Hemmung ab und verändern Sie diese so, dass jetzt eine irreversible Hemmung vorliegt!*
2. *Von welchen Stoffkonzentrationen oder Stoff-Verhältnissen ist eine unkompetitive Hemmung (obiges Beispiel) abhängig? Erläutern Sie die verschiedenen Abhängigkeiten!*



### 3.4.1.2. nicht-isosterische Regulierung / nicht-kompetitive Modulation

Von einer **nicht-kompetitive (nicht-isosterischer) Hemmung** spricht man, wenn der Hemmstoff nicht am aktiven Zentrum ankoppelt und meist auch in seiner räumlichen Form (sterisch) vom Substrat abweicht. Für den Hemmstoff gibt es einen weiteren – vom aktiven Zentrum entfernten – Ankoppelort. (In der breiten Schulliteratur wird diese Hemmung auch als allosterische Hemmung geführt! (allosterisch – anderer Ort / Raum))

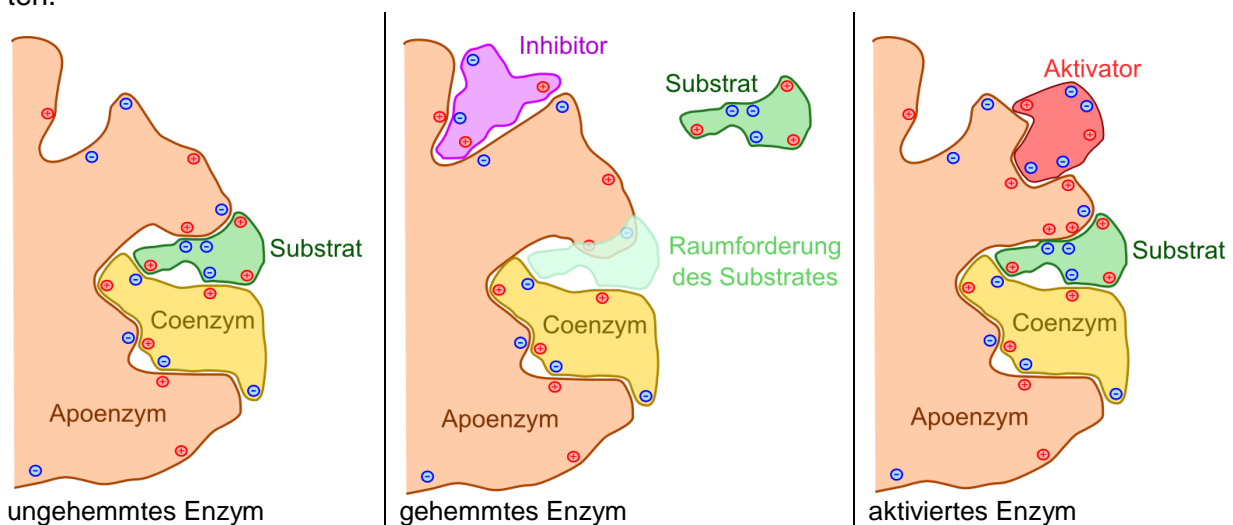
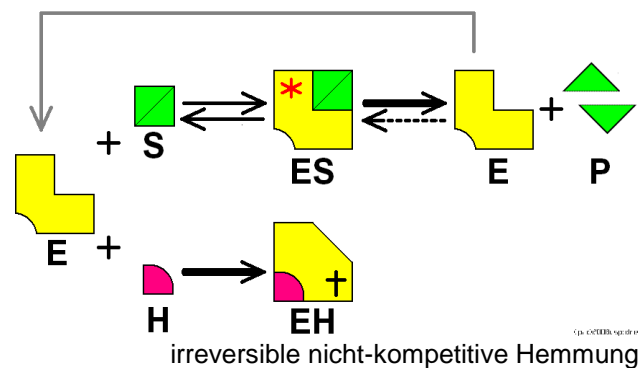
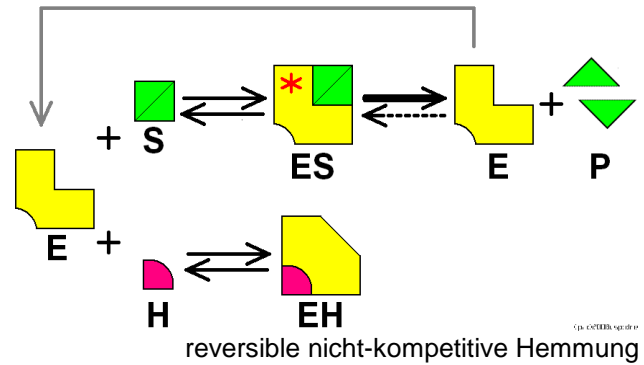
In den meisten Fällen verhalten sich nicht-kompetitiv gehemmte Enzyme ohne Hemmstoff genau so, wie "normale" Enzyme (obere Reaktionszeile) und erfüllen ihre Aufgabe.

Gelangt der Hemmstoff an sein spezifisches Ankoppelzentrum, dann wird die Struktur des Enzyms (vorrangig die, des aktiven Zentrums) geändert. Das Substrat kann nicht mehr ankoppeln. Die Enzymaktivität ist ausgesetzt.

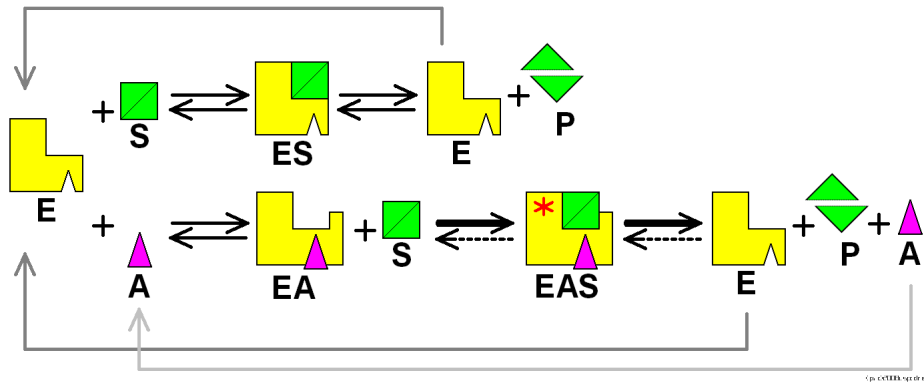
Je nachdem, ob der Hemmstoff wieder abdiffundieren kann oder nicht, handelt es sich um eine reversible oder irreversible nicht-kompetitive Hemmung

(Prinzipiell ist es auch möglich, dass an einen Enzym-Hemmstoff-Komplex noch das Substrat andockt. Es kommt dann meist erst zur Umwandlung des Substrates, wenn der Hemmstoff wieder abgewandert ist. Kommt es dagegen zu einem Stoffumsatz über die Zwischenstufe Enzym-Substrat-Hemmstoff-Komplex, dann nennt man diese Hemmung partiell kompetitiv.)

Bei einer reversiblen Hemmung kann der Hemmstoff wieder abwandern – das Enzym (/das aktive Zentrum) erhält seine ursprüngliche räumliche Struktur zurück und kann dann wieder normal arbeiten.



An einem Enzym mit einem entfernten zweiten Ankoppel-Zentrum kann auch ein Aktivator angreifen. Dieser verbessert das aktive Zentrum noch mehr und optimiert es weiter für die Aufnahme des Substrates.



Auch bei der nicht-kompetitiven Aktivierung sind reversible und irreversible Vorgänge möglich. In der oberen Abbildung finden Sie eine reversible Aktivierung dargestellt.

**Aufgaben für die gehobene Anspruchsebene:**

1. *Skizzieren Sie das Reaktions-Schema für eine irreversible nicht-kompetitive Aktivierung!*
2. *Ist eigentlich auch eine unkompetitive Version der nicht-kompetitiven Enzym-Modulation denkbar? Wenn ja, wie müsste das Reaktions-Schema dann aussehen? Wenn nein, dann legen Sie Gründe für Ihre Voraussage dar!*

### 3.4.1.3. allosterische Effekte (Modulation) nach MONOD

**Wichtiger Hinweis!** In vielen Schulbüchern – aber auch in einigen Fachbüchern – wird die nicht-kompetitive Hemmung begriffsäquivalent als allosterische bezeichnet. Kompetitive Effekte werden dann als orthosterisch betrachtet.

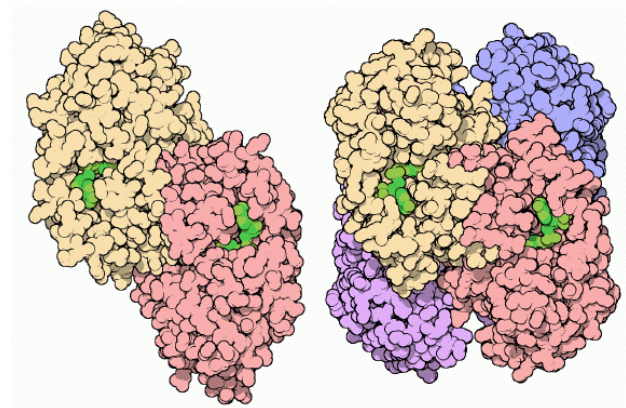
Wir verwenden allosterisch in diesem Skript für die Modulation an oligomeren Enzymen. Bei der Nutzung anderer Literatur solle man immer zuerst die verwendeten Begriffsdefinitionen prüfen!

Von MONOD (1910 - 1976) et. al. stammt eine weitere – etwas andersartige – Modulation. Diese wurde von ihm als allosterisch bezeichnet. MONOD benutzt allosterisch in Bezug auf oligomere Enzyme benutzt, die aus mehreren gleichartigen Teilen (meist 2 (dimer) oder 4 (tetramer)) bestehen. Ein solcher Zusammenschluss von Enzymen oder Enzym-Teilen (Tertiär-Strukturen) ist weitaus üblicher, als man das vielleicht erwartet. Die Teile arbeiten meist mehr oder weniger synchron.

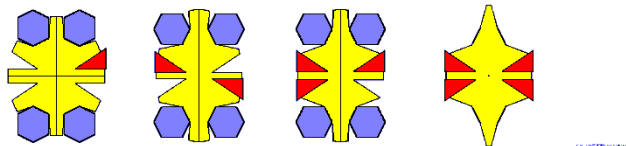
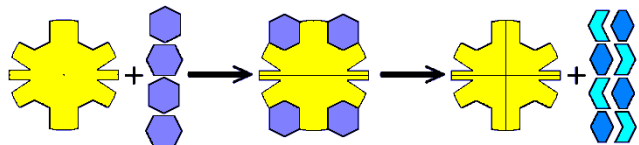
Die allosterische Modulation nach MONOD ergibt sich durch Veränderungen der Quartär-Struktur des oligomeren Enzyms. Eine Ankopplung eines Modulators an einem Monomer verändert die Raumstrukturen an allen anderen Monomere mit. Sind an allen Monomeren die Modulator-Stellen besetzt, ergibt sich der maximale Effekt (Symmetrie-Effekt).

Die Modulations-Effekte können natürlich sowohl fördernd (aktivierend) oder hemmend (inhibierend) sein.

Weiterhin sind natürlich sowohl reversible, als auch irreversible Modulationen möglich.



Enzym (Alkoholdehydrogenase),  
Dimer und Tetramer



oben: Reaktionsschema für ein tetrameres Enzym  
unten: verschiedene allosterische Hemm-Situationen

## 3.4.2. Modulation von Metabolismen

Bei der Modulation von Metabolismen beeinflussen gebildete oder verbrauchte Stoffe (Metaboliten) den Gesamtablauf des Metabolismus. In Einzelfällen sind auch Beeinflussungen über Metabolismen-Grenzen hinweg bekannt geworden. Die Anwesenheit bestimmter Produkte bestimmt dann über das Umlenken von Stoff-Flüssen an Stoffwechsel-Verzweigungen (Verzweigungs-Hemmung).

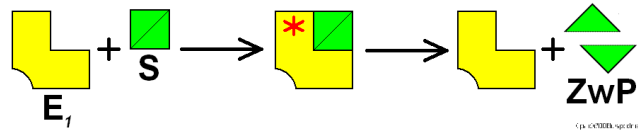
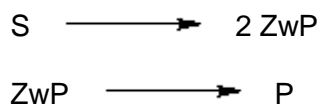
### 3.4.2.1. Produkt-Hemmung

Ein besonderer Fall der Hemmung (Modulation) ist die Produkt-Hemmung. Hier wirkt ein (Zwischen- od. End-)Produkt der Reaktionskette (/ des Metabolismus) als Hemmstoff auf den ersten Reaktionsschritt (dieses Metabolismus). In der Folge werden alle nachfolgenden Reaktionsschritte dann auch langsamer.

Manche Biochemiker unterscheiden zwischen einer Produkt- und der Endprodukt-Hemmung. Bei einer Produkt-Hemmung wirkt der gebildete Metabolit auf sein eigenes Bildungs-Enzym zurück. Diese Art der Hemmung ist zumeist kompetitiv. Bei einer Endprodukt-Hemmung wirkt ein entfernter Metabolit auf ein frühes Enzym des Metabolismus.

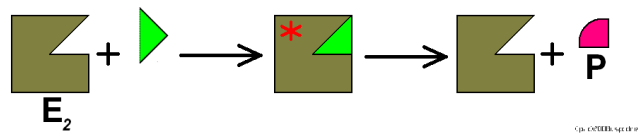
Als Beispiel gehen wir von einem zweischrittigen Modell-Metabolismus mit eben zwei Enzymen ( $E_1$  und  $E_2$ ) aus.

Die Anzahl weiterer Zwischenschritte beeinflusst das Prinzip in keiner Weise. Lediglich der Zeitpunkt für den Effekt wird verzögert.



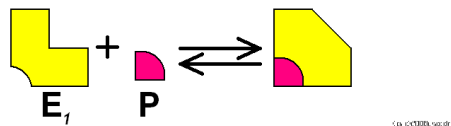
Das Substrat wird vom Enzym  $E_1$  in ein Zwischenprodukt (ZwP) umgewandelt.

Dieses lagert sich im nächsten Metabolismus-Schritt am Enzym 2 an und wird zum Produkt dieses Metabolismus. (Meist sind es natürlich viel mehr Schritte.)



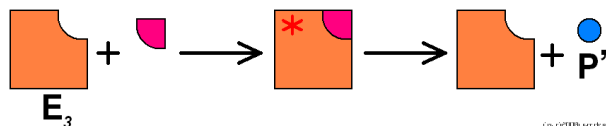
Genau dieses Produkt ist gleichzeitig der Hemmstoff für das erste Enzym ( $E_1$ ) des Metabolismus.

Steht genug (End-)Produkt zur Verfügung, kann es am ersten Enzym andocken und dieses nichtkompetitiv hemmen.



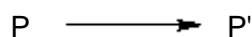
Damit ist keine weitere Produktion in diesem Metabolismus möglich.

Erst, wenn das nun (hemmende) Produkt abgebaut oder in einen nachfolgenden Metabolismus eingeschleust wird (hier durch das Enzym  $E_3$  gekennzeichnet), wird das Enzym 1 wieder frei und kann mit seiner Funktion fortfahren.



Da der Metabolismus nun wieder anläuft, wiederholt sich der Vorgang ständig. Wird zuviel Produkt hergestellt, blockiert dies automatisch den eigenen Metabolismus.

Sinkt die Konzentration des Produkts/Hemmstoffs wieder, weil der (überschüssige) Stoff abgebaut wurde, dann kann die Produktion erneut einsetzen.

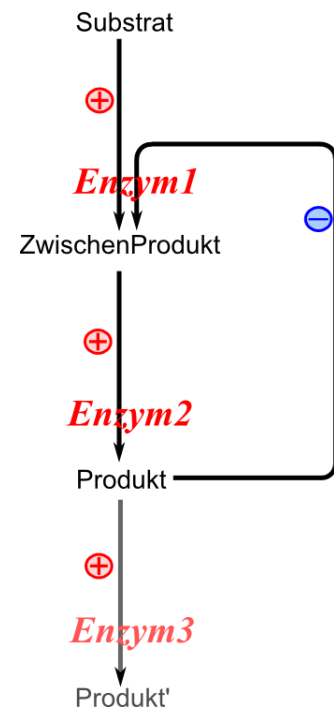


Der Prozess regelt sich bzw. die Stoffkonzentration selbsttätig (Selbstregulation, selbstbegrenzender Prozess, Substratüberschusshemmung).

Das nebenstehende Fließschema stellt die Koppelleffekte dar. Ein (+) bedeutet positive oder gleichgerichtete Kopplung. Wenn die Menge des Substrates steigt, dann steigt auch die Menge des Zwischenproduktes. Umgekehrt gilt genauso: Wenn die Menge des Substrates sinkt, sinkt auch die Menge des Zwischenproduktes. Bei einem (-) handelt es sich um eine negative oder entgegengesetzte Kopplung. Je mehr Produkt vorhanden ist, umso weniger Zwischenprodukt entsteht. Natürlich gilt hier auch die Umkehrung.

Da ein rückwärtswirkenden Effekt (des Produktes auf den Start) vorliegt, spricht man auch von Rückwärtskopplung oder feedback.

Beispiele für Produkthemmungen sind die Valin-Synthese aus Brenztraubensäure (Endprodukt-Hemmung) bzw. in der Glycolyse die Beeinflussung der Hexokinase durch ihr Produkt Glucose-6-phosphat (Produkt-Hemmung).



### Aufgaben:

- 1. Erstellen Sie ein vollständiges Fließschema mit allen beteiligten Stoffen für eine Produkt-Hemmung (im engen Sinne)! Erläutern Sie Ihr Schema!**

### 3.4.2.2. Ausgangsstoff-Aktivierung

Viele Substrate (Ausgangsstoffe) kommen nur kurzzeitig und/oder kurzfristig gehäuft vor. Haben diese dann vielleicht auch noch einen gewissen vergiftenden Effekt, dann muss der Stoff schnellstmöglich abgebaut werden. Bei der Erforschung der Metabolismen fand man diverse Reaktionsketten, bei denen ein Ausgangsstoff als Aktivator für ein Enzym im Verlauf der Kette fungierte.

Sachlich unterscheidet man zwischen Substrat-Aktivierung und Produkt-Aktivierung. Bei der Substrat-Aktivierung ist es das Substrat selbst, das ihr eigenes Abbau-Enzym aktiviert. In der Produkt-Aktivierung ist es ein späteres Enzym, dass durch das Substrat aktiviert wird.

Als Modell verwenden wir einen dreischrittigen Metabolismus. Im ersten – ganz normal ablaufenden – Schritt wird das Substrat (Ausgangsstoff  $S_A$ ) in zwei Zwischenprodukte abgebaut.

Das erste Zwischen-Produkt ( $ZwP_1$ ) geht irgendwo in einen anderen Metabolismus ein und spielt hier keine weitere Rolle mehr. (Auch diese Reaktion läuft mit der "normalen" Geschwindigkeit – spielt aber für unsere Betrachtungen hier überhaupt keine Rolle.)

Das zweite Zwischen-Produkt ( $ZwP_2$ ) wird durch ein weiteres Enzym  $E_2$  in reichlich Zwischenprodukt 3 ( $ZwP_3$ ) abgebaut.

Der Metabolismus kann noch weitere Teilschritte beinhalten. Diese verzögern nur das Eintreten des Effektes – nicht den Effekt selbst.

Enzym 3 ( $E_3$ ) baut das Zwischen-Produkt 3 zum entgültigen Produkt dieses Metabolismus um. Nicht alle Enzyme eines Metabolismus arbeiten gleich schnell. Nicht selten sind es langsam arbeitende Enzyme, die in der Mitte oder am Ende des Metabolismus liegen und dort den Stoffumsatz des gesamten Metabolismus begrenzen.

Das Enzym 3 ( $E_3$ ) soll in unserem Beispiel langsamer arbeiten, als die anderen Enzyme.

Geht man davon aus, dass die anderen Enzyme relativ schnell arbeiten, dann würde vor Enzym 3 ein Stoffstau entstehen.

Enzym 3 verfügt über ein zusätzliches Zentrum, über das es aktiviert werden kann.

Als Aktivator dient der Ausgangsstoff selbst.

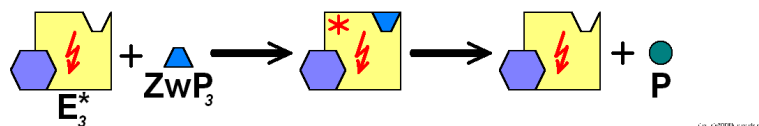
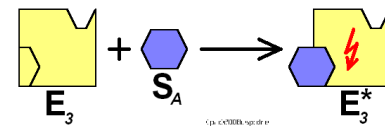
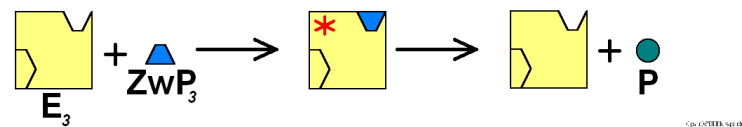
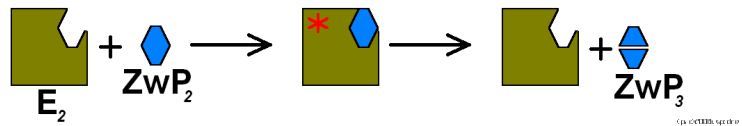
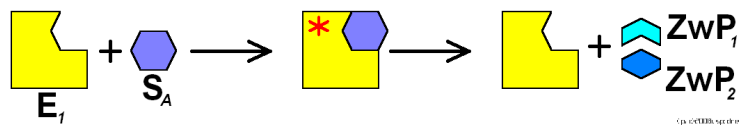
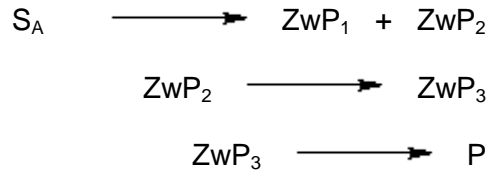
Dieser aktiviert umso mehr, je mehr von ihm vorhanden ist.

Das aktivierte Enzym ist nun in der Lage, die Zwischen-Produkte schneller abzubauen. Dadurch sinkt die Konzentration der Zwischen-Produkte ( $ZwP_3$ ) schneller als normal.

Der Produkt-Stau (des  $ZwP_3$ ) vor dem Enzym  $E_3$  wird so abgebaut.

Da alle Enzymreaktionen Gleichgewichtsreaktionen sind, fördert der Abbau des Zwischen-Produkts 3 auch den Abbau aller vorgelagerten Stoffe. (Es entsteht so eine Art Sogwirkung.)

Letztendlich wird so der Ausgangsstoff schneller abgebaut. Ist dieser dann abgebaut, koppelt auch das "letzte" Molekül des Ausgangsstoffes vom Enzym 3 ab, um abgebaut zu werden. Der Ausgangsstoff wird so vollständig beseitigt.



Wir haben es hier mit einer Vorkopplung (Vorauswirkung, feedforward) zu tun. Der Ausgangsstoff wirkt schon einige Schritte voraus. Der Vorgang ist selbstaktivierend (besser: selbstbeschleunigend).

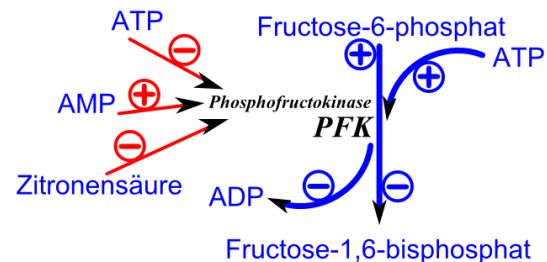
Als Beispiel kann man das gebildete Fructose-1,6-Diphosphat (3. Metabolit) in der Glycolyse nehmen. Es aktiviert die Pyruvatkinase (letztes Enzym der Gluconolyse).

Enzym	Substrat	Inhibitor	Aktivator	
Threonin-Desaminase	Threonin	Isoleucin	Valin	
Aspartat-Transcarbamylase	Asparaginsäure	CTP	ATP	
Phosphorylase	Glycogen	ATP	AMP	
Fructose-1,6-bisphosphatase	Fructose-1,6-bisphosphat (FBP)	FBP AMP ADP	ATP	
Phosphofruktokinase	Fructose-6-phosphat	ATP Citronensäure	AMP ADP	

Q: /21, S. 107/

Sehr komplex sind die Regulations-Effekte am Enzym Phosphofruktokinase (PFK) aus der Glycolyse. Den Vorgang als solchen sehen wir uns später noch genauer an. Dann werden wir aber nicht so ausführlich die einzelnen Regulations-Mechanismen besprechen, da dann alles zu kompliziert wird. Hier soll exemplarisch nur dieser eine Schritt analysiert werden.

Die Phosphofruktokinase katalysiert die Umwandlung von Fructose-6-phosphat (F6P, Fruc-6-P) in das Fructose-1,6-bisphosphat (FBP). Dieser Vorgang ist eine Phosphorylierung, bei der ein Phosphat-Rest auf das Molekül (F6P) übertragen wird. Dadurch wird das Fructose-6-phosphat noch stärker aktiviert (Reaktions-freudiger). Der Phosphat-Rest stammt häufig aus ATP (Adenosintriphosphat). Als Nebenprodukt entsteht ADP (Adenosindiphosphat).



Jeder der Ausgangsstoffe sorgt mit seiner Anwesenheit für eine "Aktivierung" des Enzyms. Das ATP ist ein Co-Enzym (Cosubstrat) dieser Reaktion. Eine Ansammlung von Reaktions-Produkten (FBP und ADP) blockiert die Enzym-Aktivität. Die Ausgangsstoffe können dann z.B. nicht mehr zum aktiven Zentrum gelangen.

Sehr interessant sind nun die weiteren bekanntgewordenen Regulationsmöglichkeiten. Zitronensäure und AMP (Adenosinmonophosphat) wirken nichtkompetitiv. Die Zitronensäure stammt aus einem nachgelagerten Metabolismus und zeigt ein Übermaß an Reaktionsprodukten an. Hier handelt es sich also um eine Endprodukt-Hemmung. Das AMP zeigt einen starken Energie-Mangel an. Das ursprüngliche Energie-reiche ATP hat alle seine Energie / Phosphat-Reste abgegeben und ist nun als AMP sehr Energie-arm. Tritt viel AMP auf muß dringend neues ATP gebildet werden. Im gewissen Sinne haben wir es hier also mit einer kombinierten Endprodukte- und Ausgangsstoff-Aktivierung zu tun.

Eine Sonder-Rolle nimmt das ATP ein. Bei einem Übermaß, wie es z.B. bei reichlicher Energie-Produktion (ATP-Bildung) entsteht – hemmt die Phosphofruktokinase und damit die weitere Vorbereitung einer zusätzlichen ATP-Bildung.

Unter dem PASTEUR-Effekt versteht man die Beschleunigung der Glycolyse, wenn z.B. kein Sauerstoff zur Verfügung steht. Es wird weniger ATP in der Atmungskette gebildet und die Konzentrationen von ADP und AMP steigen. Normalerweise würden sie ja zu ATP umgesetzt werden. Auch ein Überschuß an Zitronensäure zeigt eine fehlende Endoxidation (Atmungskette) an. Zu viele Abbauprodukte der Glucose gelangen in den Zitronensäure-Zyklus.

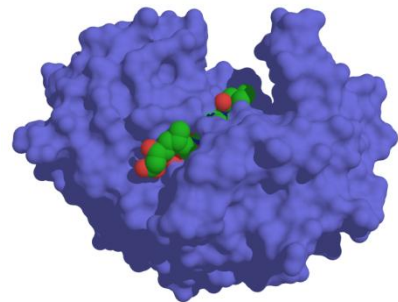
Der Zelle oder dem Organismus bleibt nun nur die Umstellung auf Gärung. Hierfür wird kein Sauerstoff gebraucht. Aber auch die Energie-Ausbeute ist deutlich reduziert. Nur rund 5 bis 10 % der möglichen ATP-Menge werden in der Gärung aus der Glucose erzeugt. Um die gleiche Menge Energie bereitzustellen, muß deutlich mehr Glucose umgesetzt werden. Dies beobachtet PASTEUR zuerst bei Hefen. Der Effekt tritt aber – ganz allgemein – bei allen Organismen auf.

**Aufgaben:**

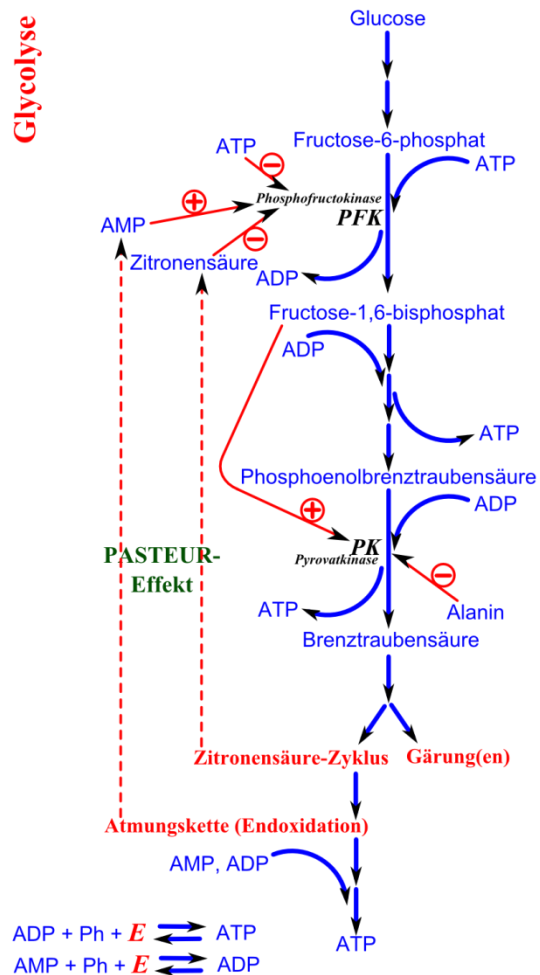
1. Erläutern Sie das Fließschema der Endprodukt-Hemmung!
2. Was würde passieren, wenn die negative Kopplung bei der Endprodukt-Hemmung durch eine gleichgerichtete ersetzt wäre? Stellen Sie eine These auf und begründen Sie diese!
3. Um welche Art der Enzym-Modulation handelt es sich bei der besprochenen Endprodukt-Aktivierung? Begründen Sie ihre Aussage!
4. Erstellen Sie ein vollständiges Fließschema mit allen beteiligten Stoffen für die Ausgangsstoff-Aktivierung! Erläutern Sie Ihr Schema!
5. Wie kann die Zelle auf das Handycap langsamer Enzyme reagieren? Begründen Sie Ihre Thesen!

**für die gehobene Anspruchsebene:**

6. Pepsin wird von Pepstatin gehemmt. Bei pH-Werten von 1 bis 3 arbeitet das Enzym optimal. Oberhalb von pH=6 wird das Enzym irreversibel inaktiviert. Die Arbeitstemperatur reicht bis an die 60 °C ran. Bei der oberen Tasche (Abb. rechts) handelt es sich um die Reaktionsstelle. Um welche Art der Hemmung handelt es sich beim Pepstatin? Begründen Sie Ihre Meinung!
  7. Gegeben ist der nebenstehende Metabolismus mit Kopplungen auf die Enzyme. Identifizieren Sie die verschiedenen Kopplungsarten und begründen Sie Ihre Auswahl! Achten Sie auch auf weitere direkte Kopplungen!
  8. Prüfen Sie, wie sich eine gesteigerte ATP-Produktion (z.B. im Anschluß des Zitronensäure-Zyklus) auf den Verlauf der Glycolyse auswirken müsste!
- In einigen Zellen bzw. Organismen gibt einen reversen Prozeß zur Glycolyse – die Neubildung von Glucose (Gluconeogenese). Identifizieren und prüfen Sie anhand des Fluß-Schema's auf der nächsten Seite die gleichen Sachverhalte!



Pepsin (violett); Pepstatin (rot + grün)  
 Q: de.wikipedia.org (Ayacop) / www.rcsb.org



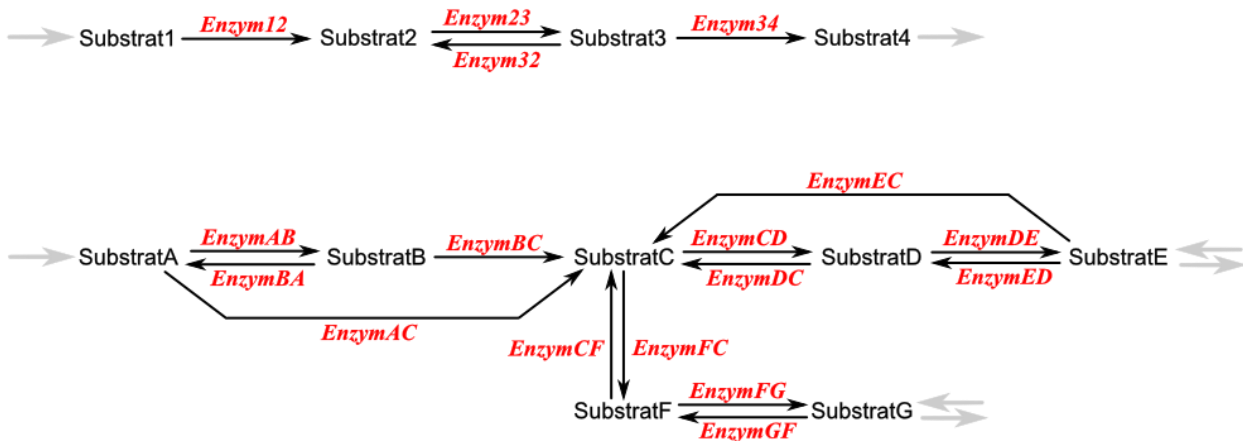


**komplexe Aufgaben (z.B. zur Vorbereitung auf eine Klausur):**

1. Definieren Sie die folgenden Begriffe und erstellen Sie ein hierarchisches System, in dem zumindestens die genannten Begriffe vorkommen! Geben Sie die Kriterien oder speziellen Merkmale Ihrer Strukturierung an!

mixotrophe Assimilation, Stoff- und Energiewechsel, autotrophe Assimilation, Zellatmung, Dissimilation, Photosynthese, Gärung, Assimilation, heterotrophe Assimilation, Chemosynthese

2. Geben Sie für das folgende Reaktions-Schema – das Modellhaft Ausschnitte des Stoffwechsels einer Zelle darstellen soll – an, wo man z.B. einen oder mehrere Metabolismen, Anabolismen bzw. Katabolismen erkennen kann!



3. Identifizieren Sie einen oder mehrere Turnover in den obigen Stoffwechsel-Ausschnitten oder begründen Sie, warum dort keine Turnover vorhanden sind!

4. Beurteilen Sie, welche der Substrate als Nährstoffe für die Zelle dienen! Welche sind davon essentiell? Begründen Sie! (Wie gehen dabei davon aus, dass alle Substrate in der Zelle gebraucht werden.)

5. Durch einzelne Mutationen (im genetischen Material der Zelle) kommt es jeweils zu folgenden Veränderungen:

a) Das EnzymBC ist nun das EnzymBF.

b) Das EnzymCD wird funktionsuntüchtig.

c) Das EnzymAB wird funktionsuntüchtig.

d) Das EnzymAB kann nur noch SubstratA in F umwandeln.

Diskutieren Sie die möglichen Veränderungen und Konsequenzen, die sich aus der jeweiligen Veränderung ergeben! Welche der "mutierten" Zellen könnten überleben? Begründen Sie Ihre Voraussage!

---

### 3.5. Transport von Energie und Reduktionsäquivalenten

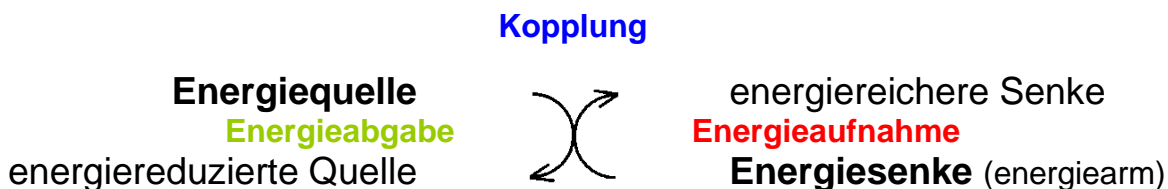
Bevor wir uns in die Vielzahl biochemischer Vorgänge stürzen, müssen wir noch einiges zu den Grundprinzipien dieser Vorgänge und vor allem zur Energieübertragung in Zellen sagen. Bei der Größe – oder besser Kleine der Zellen – können schon kleinste Mengen freierwerdender Energie (z.B. als Wärme) Katastrophen, z.B. den Zelltod auslösen.

Die Energie kann in Zellen für andere Prozesse nur in Form von chemischer Energie genutzt werden. Energieträger(-transporteure) sind z.B. phosphorylierte Stoffe. Die bekanntesten und universellsten in der Zelle sind das sehr energiereiche **Adenosin**triphosphat (ATP) und das etwas energieärmere **Adenosin**diphosphat (ADP). Neben dem Glycosid Adenosin (A von der Stickstoffbase Adenin im Nucleosid) spielen noch andere Glycoside (Guanosin (G), Cytidin (C) und Uridin (U)) eine Rolle. Das energetische Prinzip ist dabei immer gleich.

Ansonsten kommt als "Energietransporter" auch noch der Wasserstoff in atomarer oder molekularer Form in Frage. In Zellen kann Wasserstoff aber nicht frei vorkommen und durch die Zellen wandern. Spezielle Transport-Stoffe binden den Wasserstoff und transportieren ihn zu den Gebrauchsorten. In den von uns später besprochenen Stoffwechsel-Vorgängen sind dies vorrangig **Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid** (NAD<sup>+</sup>), **Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid**phosphat (NADP<sup>+</sup>) und das **Flavin-Adenin-Dinucleotid** (FAD).

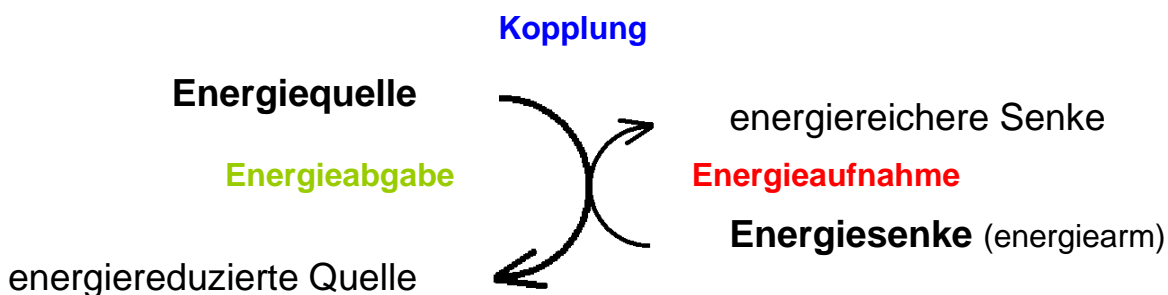
Jedes energetische System muss immer unter dem Grundsatz der Energieerhaltung funktionieren. Die aufgenommene Energie ist immer genauso groß, wie die irgendwo abgegebene. Prinzipiell wird es dabei natürlich zu "Übertragungsverlusten" – meist in Form von Wärme kommen. Aber auch Wärme ist bekanntermaßen eine Energieform. Energieverluste bzw. auch die unkontrollierte Abgabe von Wärme, sind in einer Zelle fast immer unerwünscht. Deshalb sind energetische Prozesse in der Zelle fast immer direkt gekoppelt.

Dies bedeutet, Energieabgabe und -aufnahme sind unmittelbar miteinander verbunden.



Zumeist wird die Energie in Form von chemischer Energie (Bindungsenergie) abgegeben / aufgenommen. Beim Kontakt der Stoffe (Energiequelle und Energiesenke) kommt es zumeist zum Austausch von Stoffgruppen oder Knüpfen neuer Bindungen.

Betrachtet man nur die Übertragung der nutzbaren Energie von einer Struktur auf die andere, dann müsste das Schema etwa so aussehen.



Die rechts "fehlende" Energie-Differenz geht in Form von Wärme "verloren".

## Exkurs: Energie, Enthalpie und Entropie

Jedes System beinhaltet Materie und eine bestimmte Menge **Energie E**. Zur Beschreibung eines Systems gibt es sehr viele physikalische Größen. Zu ihnen gehören die Masse  $m$ , die Teilchenanzahl  $N$  usw. Sie bleiben im Normalfall konstant bzw. verändern sich unabhängig von den anderen Größen. Daneben gibt es Größen, wie die Temperatur  $T$ , den Druck  $p$ , die Konzentration  $c$  oder das Volumen  $V$ , um nur einige zu nennen, die sich gegenseitig beeinflussen. Sie beschreiben immer nur den aktuellen Zustand des System (für bestimmte Temperatur-, Druck-, Volumen-, ... -Verhältnisse) und werden deshalb auch als Zustandsgrößen (Zustandsfunktionen) bezeichnet. Um in der Wissenschaft aber trotzdem Daten vergleichen oder auszutauschen zu können, wurden sogenannte Standard-Bedingungen definiert. Für die Temperatur sind das meist  $0\text{ °C}$  ( $273\text{ K}$ ) oder  $25\text{ °C}$  ( $298\text{ K}$ ) und beim Druck  $101,325\text{ hPa}$  ( $1\text{ atm}$ ,  $0\text{ atü}$ ,  $1013,25\text{ mmHg}$ ,  $1,013\text{ bar}$ ).

Die Gesamtheit der systemeigenen Energie wird **innere Energie U** genannt. Die innere Energie der Stoffe eines Systems setzt sich insgesamt aus enthaltener Wärmemenge (basiert z.B. auf kinetischer Energie, Rotations- und Schwingungsenergie), potentieller Energie, chemischer (Bindungs-)Energie und ev. auch noch diversen anderen Energieformen (elektrische, magnetische Energie usw. usf.) zusammen.

$$U = E_{\text{kin}} + E_{\text{pot}} + E_{\text{chem}} + E_{\text{elektr}} + E_{\text{magn}} + E_x + \dots + E_z$$

Die meisten Energieformen können ineinander umgewandelt werden. Dabei bleibt der Gesamtbetrag der Energie immer gleich. Energie kann nicht neu entstehen oder irgendwo verloren gehen. Diesen Sachverhalt beschreibt der Energieerhaltungssatz ( $\rightarrow$  1. Hauptsatz der Thermodynamik).

Reagieren zwei Teilchen / Stoffe miteinander (chemische Reaktion), dann kann dabei z.B. Energie abgegeben oder aufgenommen ( $\Delta U$ ) werden.

$$\Delta U = U_{\text{RP}} - U_{\text{AS}}$$

Hatten die Ausgangsstoffe (AS) eine höhere innere Energie ( $E_{\text{AS}}$ ), als die Reaktionsprodukte (RP), muss also Energie abgegeben worden sein.

Grundsätzlich wird in der Thermodynamik die Abgabe von Energie usw. mit einem negativem Vorzeichen versehen. Die Aufnahme dementsprechend immer mit einem positiven Vorzeichen. Die Betrachtung folgt vom System aus (nicht vom Standpunkt des Betrachters!).

Der Wert für die Änderung der inneren Energie  $\Delta U$  ist damit kleiner Null. Dementsprechend ist im umgekehrten Fall (Reaktionsprodukte haben höhere innere Energie) die Differenz größer als Null. Energie wurde also aufgenommen.

Das ev. zum Aktivieren einer Reaktion erst Energie (meist Wärmeenergie) zugeführt werden muss, spielt letztendlich für die Energiebilanz keine Rolle. Die Wärmeenergie wird – ev. abzüglich der Energiedifferenz  $\Delta U$  bei Reaktion unter Energieaufnahme – wieder abgegeben. Energie kann z.B. in Form von Wärme abgegeben werden. Aber auch andere Energieformen sind möglich, z.B. elektrische, chemische und mechanische Energie (Arbeit).

Praktisch ist es nicht möglich, die inneren Energien ( $U_{\text{AS}}$  bzw.  $U_{\text{RP}}$ ) exakt zu ermitteln. Was man aber gut messen kann, sind die Energieänderungen  $\Delta U$ . In der Praxis kann man jede Energieabgabe auf die Abgabe von **Wärme Q** und **Arbeit W** einschränken oder anpassen. Werden vom umgebenden System (Umwelt) Wärme und / oder Arbeit an das betrachtete System übertragen oder von diesem aufgenommen, dann entspricht die Zunahme beim einen System der Abnahme beim anderen.

$$\Delta U_S = \Delta U_U$$

Die übertragene Energie – und damit die Veränderung der inneren Energie – entspricht der Summe aus der Veränderung der Wärme und der geleisteten Arbeit des anderen Systems.

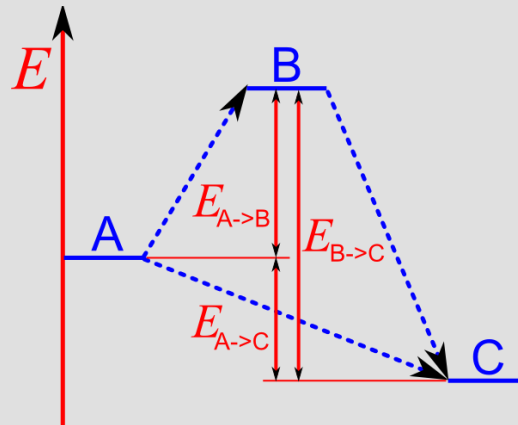
$$\Delta U_S = \Delta W_U + \Delta Q_U \quad \text{bzw.} \quad \Delta W_S + \Delta Q_S = \Delta U_U$$

Allgemein gilt somit:

$$\Delta U = \Delta W + \Delta Q$$

Die Gesamtmenge der Energie ist vom Reaktionsweg unabhängig (Satz von HESS; HESS'scher Satz). Dies ergibt zwangsläufig aus dem Energieerhaltungssatz.

In der nebenstehenden Abbildung ist dieser Sachverhalt für eine Reaktion von A nach C dargestellt. Die Reaktion läuft unter Energieabgabe. Geht man einen alternativen Weg, z.B. erst über B, dann läuft die Reaktion von A nach B zwar zuerst einmal unter Energieaufnahme. Die nachfolgende Reaktion von B nach C setzt dann aber erheblich mehr Energie frei. Betragsmäßig ergänzen sich die Energiedifferenzen.



$$E_{A \rightarrow C} = E_{A \rightarrow B} - E_{B \rightarrow C}$$

Die Anteile an Wärme und Arbeit sind dabei für die einzelnen Teilwege u.U. sehr unterschiedlich und auch recht variabel.

Die Arbeitsleistung eines chemischen Systems ist häufig Volumenarbeit. Durch freiwerdende Gase werden geschlossene Systeme unter Druck gesetzt, oder durch Druckaufbau wird etwas bewegt (z.B. Kolben im Verbrennungsmotor). Die Volumenarbeit ist recht einfach zu berechnen:

$$W = \Delta p \cdot V \quad \text{oder} \quad W = p \cdot \Delta V$$

Nebenbei wird immer Wärme frei. Eine chemische Reaktion läuft also immer unter Abgabe von Wärme und Aufnahme / Abgabe einer od. mehrerer anderer Energieformen. (z.B. bei einer Batterie: chemische Energie  $\rightarrow$  elektrische Energie + Wärme-Energie)

Verhindert man z.B. bei einer chemischen Reaktion, dass Arbeit verrichtet wird, dann entspricht die freiwerdende Wärmemenge genau der Änderung der inneren Energie. Praktisch ist dies bei einem räumlich abgeschlossenen System ( $V = \text{const.} \Rightarrow \Delta V = 0$ ; isochore Prozessführung) möglich.

Den gleichen Energiewert erhält man, wenn man unter isobaren Bedingungen ( $p = \text{const.} \Rightarrow \Delta p = 0$ ) arbeitet. Es wird dann keine Arbeit verrichtet (weil auch hier:  $p \cdot \Delta V = 0$ ). Die gesamte Energie wird in Form von Wärme frei.

Egal, wie man den Wert der Energieaufnahme bzw. -abgabe ermittelt hat, den Wert nennt man Enthalpie (Reaktionswärme).

Die Enthalpie entspricht somit dem Betrag der inneren Energie, wenn keine Arbeit geleistet wurde (also alles in Wärmeenergie umgewandelt wurde).

$$H = U - p \cdot V$$

oder für Änderungen:

$$\Delta H = \Delta U - p \cdot \Delta V$$

$$\text{bzw.} \quad \Delta H = \Delta U - \Delta p \cdot V$$

Aus:	$\Delta U = \Delta W + \Delta Q$
erhält man durch umstellen:	$\Delta Q = \Delta U - \Delta W$
Über das einsetzen von:	$W = p \cdot \Delta V$
bzw.:	$W = \Delta p \cdot V$
folgt:	$\Delta H = \Delta U - p \cdot \Delta V$
bzw.:	$\Delta H = \Delta U - \Delta p \cdot V$

In Physik und Chemie benutzt man zur Messung der abgegebenen Wärmemenge ein Kalorimeter. Die Verrichtung von Volumenarbeit verhindert man im Kalorimeter durch einen geschlossenen Reaktionsraum (Probenraum). Da man die – sich im Kalorimeter befindliche Wassermenge kennt – kann man aus der Temperaturveränderung die aufgenommene oder abgegebene Wärmemenge errechnen.

$$\Delta U = m [\text{H}_2\text{O}] * c [\text{H}_2\text{O}] * \Delta T \Rightarrow \Delta H$$

c ... spezifische Wärmekapazität

Negative Werte für die Enthalpie-Änderung heißen exotherm, positive Werte endotherm.

Selbst wenn eine energieabgebende Reaktion direkt mit einer energieaufnehmenden verbunden / gekoppelt ist, kann niemals der gesamte Energiedifferenzbetrag übergeben werden. Ein kleiner (oder größerer) Teil der Energie wird immer als Wärme (Abwärme) frei.

Insgesamt ist natürlich die abgegebene Energiemenge gleich der von anderen Systemen aufgenommenen Energiemenge (**Energierhaltungssatz** od. **1. Hauptsatz der Thermodynamik**).

Der Anteil einer Reaktionsenergie, die maximal in Arbeit umwandelbar ist, wird **freie Enthalpie G** genannt. Sie ist betragsmäßig immer kleiner als der Betrag der Enthalpie. Hier nennt man die negativen Änderungswerte exergon und die die positiven endergon. Exergone Reaktionen laufen immer freiwillig ab. Dementsprechend müssen endergone Reaktionen erzwungen werden. Dies ist unabhängig von der abgegebenen oder aufgenommenen Wärmemenge. Eine exergone Reaktion kann also auch endotherm sein. Dies ist aber mit einer übermäßigen Vergrößerung der sogenannten Entropie S verbunden.

Mit Hilfe des Turbinen-Modells lassen sich die verschiedenen Energien gut erklären. Der obere Prozeß läuft exergon ab. Das Wasser strömt aus dem hohen Behälter freiwillig in den unteren. Die Turbine wird dabei angetrieben es wird also Energie frei (hier als Licht). Daneben entsteht sicher noch Abwärme usw.

Befindet sich das Gefäß mit dem Wasser zu Anfang auf einem tiefen Level (untere Abb.), dann kann der Transport nur unter Energie-Aufwand (hier durch eine Batteriegetriebene Pumpe) erreicht werden. Auch hierbei entsteht Abwärme. Dadurch ist mehr elektrische Energie aus der Batterie für den Prozeß notwendig, als für den reinen Stoff-Transport eigentlich gebraucht würde. Das Hochpumpen muß erzwungen werden – es handelt sich also um einen endergonen Vorgang.

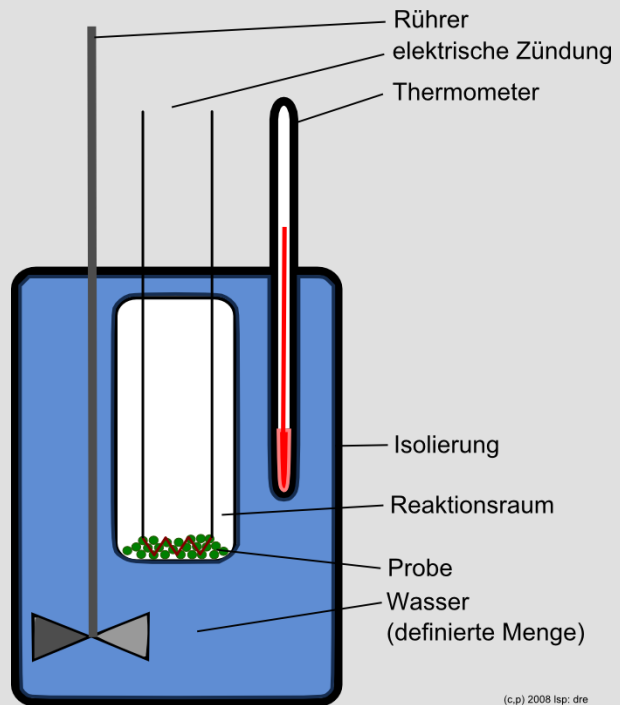
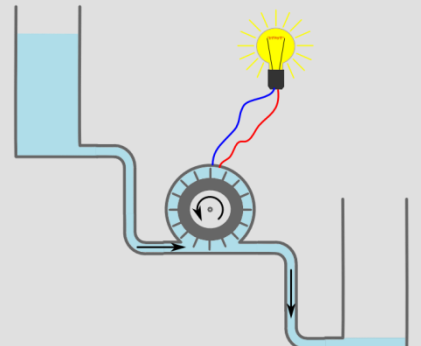
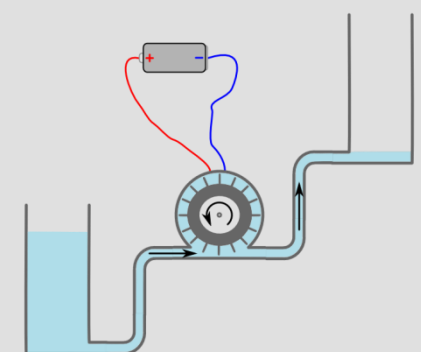


Abb. Kalorimeter

(c.p) 2008 lsp: dre



exergoner (freiwilliger) Prozeß



endergoner (erzwungener) Prozeß

$$\Delta H = \Delta G + T \cdot \Delta S \quad \text{bzw.} \quad \Delta G = \Delta H - T \cdot \Delta S \quad \text{GIBBS-HELMHOLTZ-Gleichung}$$

Neben der Freiwilligkeit einer chemischen Reaktion (Energieprinzip) spielen auch noch weitere Faktoren eine Rolle, die über den Ablauf der Reaktion mitbestimmen. Dazu gehören das Entropieprinzip und die Reaktionskinetik (Lehre von der Reaktionsgeschwindigkeit).

Die **Entropie S** ist das Maß für die Unordnung. Hohe Werte besagen, dass ein System eine große Unordnung hat.

Freie Prozesse streben immer eine größere Entropie an (denken Sie nur mal an Ihr eigenes Zimmer oder die Wohnung). Niedrige Werte – also eine kleinere Entropie – müssen erzwungen werden (Sie müssen sich zwingen, aufzuräumen). Ein solcher Vorgang benötigt Energie (Aufräumen).

Über alle Systeme hinweg, ist es nicht möglich, eine kleinere Entropie zu erreichen. Dies ist zwar lokal (z.B. in einem Untersystem) erreichbar, dann wird in einem anderen System gleichzeitig aber mehr Unordnung erzeugt (**2. Hauptsatz der Thermodynamik**).

$$\Delta H = T \cdot \Delta S$$

**(Beispiel: Kühlschrank)**

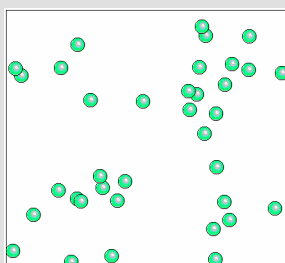
Um niedere Temperaturen in einem Kühlschrank zu erreichen, muss diesem elektrische Energie zugeführt werden. Diese wird dazu benutzt, um die Wärme aus dem Innenraum auf die Rückseite zu pumpen. Die Herabsetzung der Wärme im Inneren entspricht betragsmäßig lange nicht der abgegebenen Wärme. Sie setzt sich aus der entzogenen Wärmemenge und den Arbeitsverlusten des Kühlschrankaggregates zusammen. Für die Erzeugung der Energie wurde irgendwo Ordnung zerstört (z.B.: in der Sonne; an einer Talsperre, in einem Kohlekraftwerk). Die Abprodukte / Endsituationen repräsentieren eine höhere Unordnung als die Ausgangsstoffe / -situationen)

Gleichgewichtszustände eines Systems sind mit der maximalen Entropie des Systems (größtmögliche Unordnung) verbunden. Da hier nicht Überraschendes mehr passiert, besitzt dieses System wenig Information. Dagegen hat ein vom Gleichgewicht entfernter Systemzustand viel Information (viel Überraschendes, Unbekanntes). Information und Entropie sind also entgegengesetzte Zustandsgrößen. Information selbst definiert man als die Unsicherheit des Wissens über ein System. Je mehr man über etwas weiss, umso weniger Information steckt noch für einen im System drin.

**Beziehungen und Verhältnisse von Entropie, Wahrscheinlichkeit und Information**

**Beispiel: gelöster(!) Stoff**

alle gelösten Teilchen zufällig  
(im Raum) verteilt

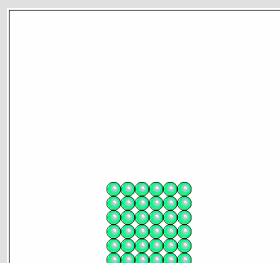


hohe Wahrscheinlichkeit  
(sehr wahrscheinlich)

große Entropie  
(große Unordnung, geringe Ordnung)

wenig Information  
(entspricht der Erwartung, erwartete Situation)

alle gelösten Teilchen zufällig (!!!)  
an einer Stelle angeordnet



geringe Wahrscheinlichkeit  
(sehr unwahrscheinlich)

geringe Entropie  
(geringe Unordnung, hohe Ordnung)

viel Information  
(unerwartete Situation)

---

**alternative Formulierungen der Hauptsätze der Thermodynamik:**

**0. Hauptsatz**

Haben zwei verschieden warme Körper die Möglichkeit (Wärme-)Energie auszutauschen, dann gleichen sich die Temperaturen (nach beliebiger Zeit) an.

**1. Hauptsatz**

Wärme ist eine spezielle Energieform, die in bestimmten Proportionen in andere Energieformen umwandelbar ist. Die Summe der Energie in einem (abgeschlossenen) System bleibt gleich (Energieerhaltungssatz, Prinzip von der Erhaltung der Energie).

**2. Hauptsatz**

Wärme(energie) kann nicht von allein von einem kälteren auf einen wärmeren Körper übergehen.

**3. Hauptsatz**

Der absolute Nullpunkt der Temperatur ( $0\text{ K} = -273,15\text{ °C}$ ) ist prinzipiell nicht erreichbar.

### 3.5.1. Das ATP-System

**Adenosin**triphosphat (ATP) ist der Energieträger der Zelle schlechthin. Das Molekül besteht aus drei Bauteilen. Da ist zum Ersten das Adenin – eine organische Stickstoffbase (N-Base; auf Purin-Basis). Zentral im ATP-Molekül liegt ein Zucker (Ribose). (Diese Konstellation finden wir später in der Molekulargenetik auch als Baustein für die DNS wieder.) An das Adenosin (Nucleosid = Zucker + N-Base) sind in Reihe hintereinander drei Phosphorsäure-Reste gebunden.

Die etwas energieärmeren Moleküle ADP (**A**denosin**d**iphosphat) und AMP (**A**denosin**m**onophosphat) beinhalten nur zwei bzw. ein Phosphat-Rest.

Die Energiespeicherung erfolgt durch Anlagerung jeweils von einem oder zwei Phosphat-Rest an ein energieärmeres Molekül.

ATP ist eigentlich chemisch recht stabil und könnte gut gespeichert werden. Es kommt in der Zelle aber nur in katalytischen Mengen (wenig überschüssiger Menge) vor. Die Bildung der energie-reichen Version (ATP) erfolgt vorrangig bedarfs-gesteuert.

Beim Menschen werden täglich rund 40 kg ATP umgesetzt, obwohl nur wenige Gramm vorhanden sind. Die Bildung aller Stoffe einer Bakterienzelle benötigt 20 – 60 Mrd. (entspr.  $10^9$ ) Molekülen ATP. Für menschliche Zellen müsste man den Wert 1000x größer ansetzen – dies entspräche 20 – 60 Bill. (entspr.  $10^{12}$ ) Molekülen ATP.

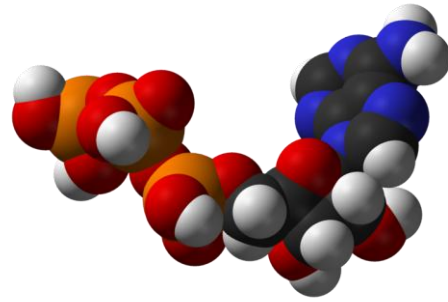
Im nächsten Reaktionsschema stellt das blaue Sechseck das Nucleosid (z.B. Adenosin) dar.

Die Phosphat-Reste sind durch die roten Kreise repräsentiert.

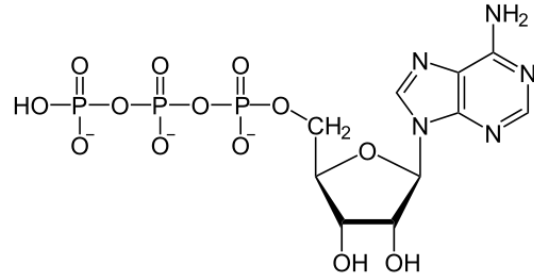
Bei einem Reaktionsschritt geht es jeweils um eine Energiedifferenz von 14 kJ/mol (Bindungs-enthalpie). Die Hinreaktion ist endergon – also muss die Reaktion durch eine Energiezufuhr erzwungen werden (entspricht endotherm).

Bei der Rückreaktion - der Abspaltung jeweils eines Phosphat-Restes – wird Energie frei.

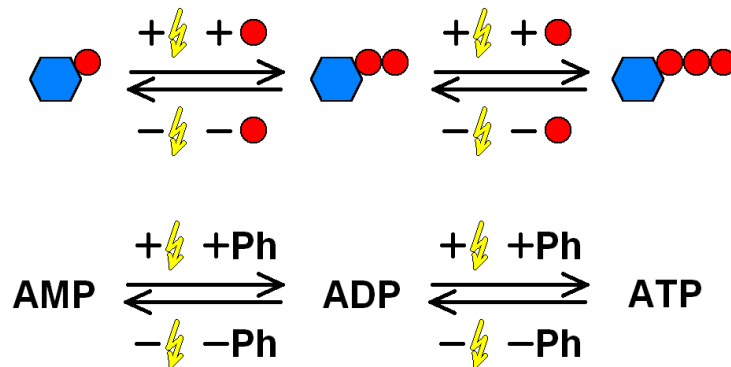
(Beachten Sie die besondere Kennzeichnung des Phosphat-Restes mit Ph. In der Literatur wird häufig auch nur P benutzt. Dies könnte theoretisch zu Verwechslungen mit Phosphor kommen – praktisch ist dies aber meist ausgeschlossen. Viele Bücher nutzen deshalb eine eingekreiste (P) als Symbol. Zur Sicherheit benutzen wir in diesem Skript Ph.)



ATP-Molekül; Kalotten-Modell  
Q: de.wikipedia.org (Benjah-bmm27)

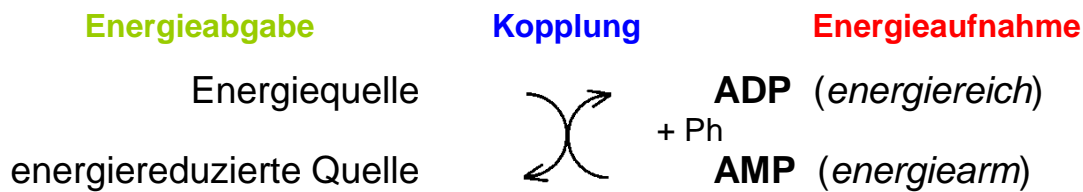


Triphosphat      Ribose      Adenin  
ATP-Molekül; Strukturformel  
Q: de.wikipedia.org (NEUROtiker)



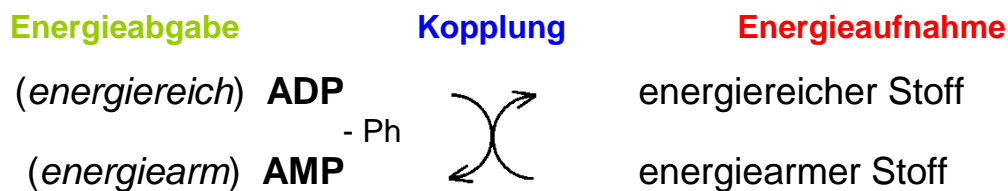


Die Kopplung von Energieabgabe und –aufnahme lässt sich so darstellen:

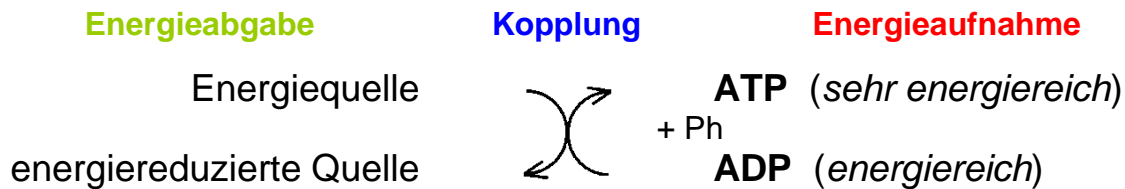


Von einer Energiequelle (meist energiereiche Stoffe) wird die Energie direkt auf das energiearme AMP übertragen. Unter Einbeziehung eines Phosphat-Restes wird die Energie in die Bindung zwischen Phosphat und AMP gesteckt.

Bei der Energieabgabe verläuft der Vorgang entgegengesetzt.



Für den zweiten Schritt (ADP → ATP) ergibt sich das nachfolgende Auflade-Schema:



**Aufgaben:**

1. Stellen Sie die Bildung von ATP aus AMP in einem Kopplungsschema dar!
2. Stellen Sie ein Energieniveau-Schema für die Reaktion von ADP zur ATP auf!  
für die gehobene Anspruchsebene:
3. Stellen Sie ein Energieniveau-Schema auf, dass alle energetischen Übergänge von AMP bis ATP enthält!

---

## Exkurs: Kopplung, Wirkungsgrad, Geschwindigkeit und Leistungsvermögen

Die Israeler O.KEDEM und R. S. CAPLAN veröffentlichten 1965 ihre Kopplungstheorie. Dabei stellten sie fest, dass nicht nur die Thermodynamik bei der Kopplung eine Rolle spielt, sondern auch die Zeit.

Sind Prozesse thermodynamisch möglich, dann bestimmt die verfügbare Zeit entscheidend über den erreichbaren Wirkungsgrad mit. Das Erreichen eines 100 %igen Wirkungsgrades ist vielfach an eine unendliche Zeit gebunden. Unendlich langsame Prozesse sind aber selten gewünscht.

In technischen Systemen versucht der Mensch einen Kompromiß zwischen Wirkungsgrad und Geschwindigkeit zu erreichen. In der Natur wird der Kompromiß von der Auslese bestimmt.

Die Leistungsfähigkeit von technischen wie auch die von biologischen Systemen scheint einem begrenzenden Faktor zu unterliegen. Allgemein gilt, dass ein System – unabhängig von seiner eigenen Größe – ungefähr 57 N / kg (Eigenmasse) erzeugen kann.

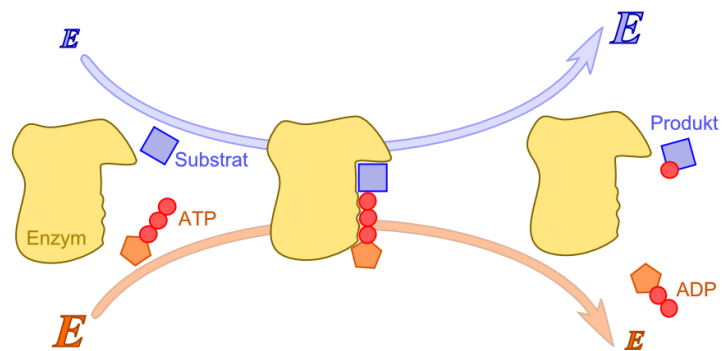
Die stärkste – je gemessene – Kraft pro Eigenmasse wird von der molekularen "Verpackungsmaschine" des Virus Phi29 entwickelt. Mittels eines ATP-getriebenen Rotors wird die von der Wirtzelle unfreiwillig produzierte DNA-Kopie in die ebenfalls von dieser hergestellten Viren-Hülle (Capsid) gepresst. Im Inneren des Capsids entsteht durch das Einpressen der DNA ein Überdruck von 60 bar. Für das Einpressen von 7 µm DNA in das 0,05 µm große Capsid werden 10.000 ATP-Moleküle verbraucht. Der Wirkungsgrad liegt bei 30 %. Zum Vergleich: Bei Elektromotoren erreichen die Techniker heute 65 bis 93 %, Verbrennungsmotoren liegen bei 20 bis 25 %.

### 3.5.1.1. Energie-Kopplungs-Mechanismen

Das oben beschriebene ATP-System ist eine klassische **chemo-chemische Kopplung**. Sowohl beim Energie-liefernden als auch beim –auf-nehmenden Teil-Prozess handelt es sich um einen chemischen Prozess. Beide sind über ein Enzym miteinander gekoppelt. Es wird die freie Energie des einen Prozesses zur Aktivierung des anderen benutzt.

In der nebenstehenden Abbildung liefert das ATP die Energie um das Substrat zu aktivieren ( / zu phosphorylieren).

Solche Kopplungen sind sehr häufig. Wir finden sie z.B. bei allen Substraten-umsetzenden enzymatischen Prozessen, bei denen ATP als Energie-Quelle dient.



chemo-chemische Kopplung  
(E .. Energie (große Schrift steht für große Quantität))

#### chemo-osmotische Kopplung

Bei dieser Art der Kopplung wird chemische Energie (in der Abb. ATP) zur Herausbildung des Protonen-Gradienten ( / eines osmotischen Potentials) genutzt. Das nebenstehende Bild zeigt einen aktiven Stoff-Transport gegen das vorhandene Konzentrations-Gefälle. Bei Zellen macht dies z.B. dann Sinn, wenn ein giftiges Abfall-Produkt (in der Abb. violett) nach Außen entsorgt werden soll.

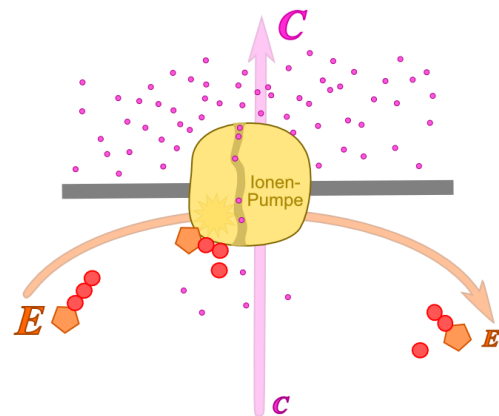
Ein Beispiel ist auch das Pumpen der Protonen an der inneren Mitochondrien-Membran. Die Energie stammt in diesem Fall aus Energie-reichen Elektronen (Redox-Systeme I, III, IIII), die schrittweise Teile ihrer Energie an das Pump-Protein abgeben. Dieses bringt dann weitere Protonen in den Zwischen-Membran-Bereich des Mitochondriums, in dem die Protonen-Konzentration sowieso schon stark erhöht ist.

#### osmo-chemische Kopplung

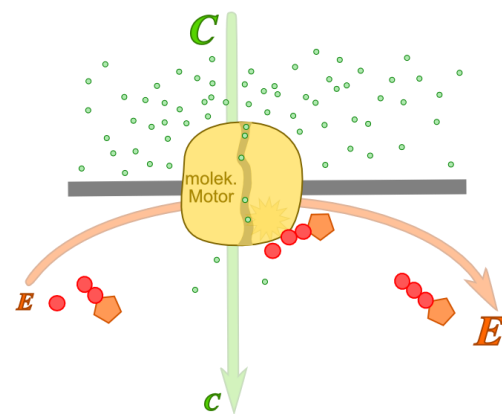
Quasi ist diese die Umkehrung der chemo-osmotischen Kopplung (siehe oben). Es kommt hier zur Nutzung eines Konzentrations-Gefälles für Stoff-Umwandlungen oder zur Energie-Gewinnung.

So werden z.B. durch die innere Mitochondrien-Membran die Protonen (aus dem Zwischen-Membran-Bereich) wieder zurück in die Matrix gelassen. Aus diesem Rückstrom wird die Energie für die ATP-Produktion an der sogenannten ATP-Synthase (Redox-System V) gewonnen.

Das Ganze entspricht praktisch einer Turbine durch die das Wasser mit großer Energie strömt und dabei elektrische Energie produziert. Man spricht im Allgemeinen von einem molekularen Motor.



chemo-osmotische Kopplung  
(c .. Konzentration)



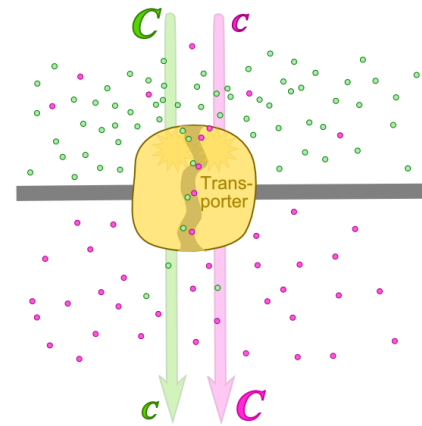
osmo-chemische Kopplung

### osmo-osmotische Kopplung

Diese Kopplung stellt die letzte Kombinations-Möglichkeit von chemischen und / oder osmotischen Prozessen dar.

Ein antreibendes Konzentrations-Gefälle (in der Abb. grün) wird zum Erzwingen des Transportes eines anderen Stoffes (violett) genutzt. Bei solchen Transporten ist es zumeist so, dass die Stoffe immer 1 : 1 durch den Transporter wandern. Fehlt einer der beiden, dann bleibt dieses Transport-System stecken.

Ein Beispiel für eine osmo-osmotische Kopplung ist die Glucose-Aufnahme an der Darmzellen-Membran durch einen  $\text{Na}^+$ -Ionen-Gradienten (zwischen Darm-Inhalt und Darm-Zellen).



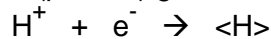
osmo-osmotische Kopplung

### Aufgaben:

- 1. Erläutern Sie kurz den Ablauf der einzelnen Kopplungen! Gehen Sie dabei auf die Energie-Quelle und die Energie-Senke ein!*
- 2. Vergleichen Sie die vier Kopplungen entweder gemeinsam in einer Tabelle oder in (selbstgewählten) Zweier-Gruppen in zwei getrennten Tabellen!*

### 3.5.2. Wasserstoff-Transport-Systeme (NAD<sup>+</sup>, NADP<sup>+</sup> und FAD)

Wie schon erwähnt, werden im Stoffwechsel auch Reduktionsäquivalente benötigt. Diese Rolle spielt in der organischen Chemie zumeist der Wasserstoff. Genau genommen sind es natürlich Elektronen, die bei Redoxreaktionen gehandelt werden. Diese sind frei viel zu gefährlich, so dass sie an Protonen ( $p^+ = H^+$ ) gebunden (also Wasserstoff) zum Einsatz kommen.



Elementarer – aber auch molekularer – Wasserstoff wären im zellulären Stoffgewirr immer noch viel zu reaktiv (gefährlich). Wasserstoff wird deshalb in gebundener Form transportiert und verwendet. Auch hier sind es spezielle Stoffe, die Wasserstoff händeln. Im Wesentlichen sind es drei Stoffe mit jeweils unterschiedlichen Wirkungsbereichen.

**Nicotinamid-Adenin-Dinucleotidphosphat (NADP<sup>+</sup>, Coenzym II, TPN)** ist ein schnell verfügbares Reduktionsmittel.

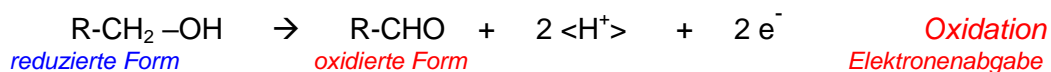
NADP wurde von Otto WARBURG im Jahre 1931 entdeckt. Von ihm stammt der Name Triphosphopyridinnucleotid (TPN). In der älteren Fachliteratur findet man auch die Namen Codehydrase II, Codehydrogenase II bzw. Coenzym II für eben den gleichen Stoff.

Es dient als Elektronen-Donator in vielen reduktiven Biosynthesen (→ Assimilation).



Energieniveau: 1200 mV = 1,2 V;  $\Delta H = 55$  kcal/mol

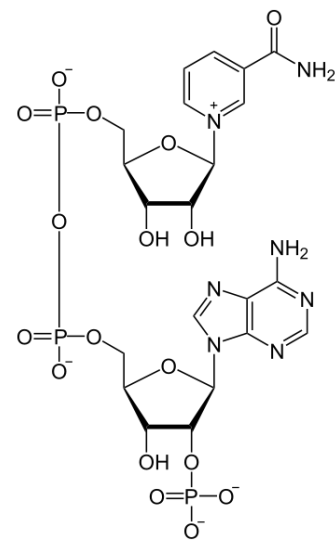
Das NADP<sup>+</sup> nimmt zwei Elektronen und zwei Protonen auf. Die Elektronen und die Wasserstoff-Ionen (= Protonen) stammen z.B. aus der Oxidation eines Alkohols zu einem Aldehydes:



Die Elektronen werden von einem Stoff / einer Reaktion direkt auf den anderen Stoff / die andere Reaktion übertragen (Redoxreaktion = Reduktion + Oxidation).

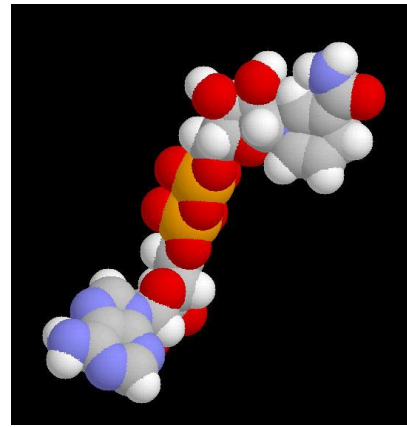
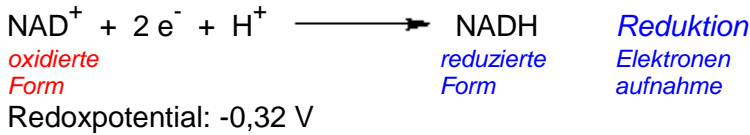
Wir werden das NADP<sup>+</sup> später in der Photosynthese wiederfinden. NADPH<sub>2</sub><sup>+</sup> ist in den Zellen das vor allem Reduktionsmittel. Dies kann man aus dem vorliegenden Verhältnis von NADPH<sub>2</sub><sup>+</sup> zu NADP<sup>+</sup> (reduzierte : oxidierte Form) ableiten. Es ist meist deutlich größer als 1.

Von den Nomenklatur-Organisationen IUPAC und IUBMB werden die Abkürzungen **NADP<sup>+</sup>** für die oxidierte Form, **NADPH** für die reduzierte Form vorgegeben. **NADP** sollte auch für allgemeine Aussagen und Stoffnennungen verwendet werden.



Q: de.wikipedia.org (NEUROtiker)

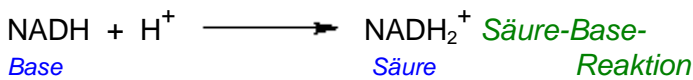
**Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid (NAD<sup>+</sup>)** ist ein weiterer – sehr verbreiteter – Wasserstoff-Überträger. In diesem Skript werden wir es z.B. bei den Dissimilations-Vorgängen sehr häufig wiederfinden. Im Zytoplasma oder in der Matrix der Mitochondrien kommt es zumeist reduziert (NADH) vor und dient als Elektronen- und Protonen-Akzeptor (Wasserstoff-Akzeptor).



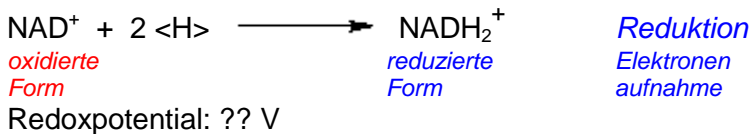
NAD-Molekül (Kalotten-Modell)  
 Q: [www.steve.gb.com](http://www.steve.gb.com)

Proton und Elektron ergeben faktisch ein Wasserstoff-Atom (H). Dieser ist am (Co-)Enzym NAD<sup>+</sup> angekoppelt. Wir sprechen deshalb auch von enzymgebundenen Wasserstoff.

Das zweite Elektron aus der obigen Gleichung stammt aus einem anderen Wasserstoff-Atom, dieses geht dann als Ion in die Lösung über (und wird nicht direkt am Enzym gebunden). Aus stöchiometrischen Gründen wird es aber meist mitgeschleppt (je nach Autor und Literatur: NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> bzw. NADH + H<sup>+</sup>)

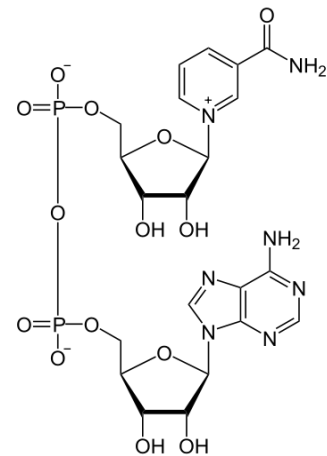


Zusammengefasst ergeben beide Gleichungen:



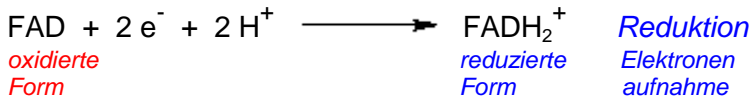
Der gebundene Wasserstoff und die (energiereichen) Elektronen werden vorrangig zur Bildung von ATP und für stoffliche Umwandlungen (Hydrierungen, Reduktionen) verwendet.

NAD<sup>+</sup> ist im Stoffwechsel der Zellen hauptsächlich Oxidationsmittel. Um das nötige optimale Redoxpotenzial aufrecht zu erhalten, liegt das Verhältnis von NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> : NAD<sup>+</sup> (red. : oxid. Form) immer sehr weit unter 1.



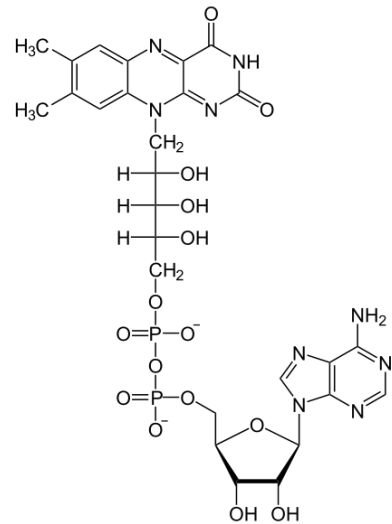
Q: de.wikipedia.org (NEUROtiker)

**Flavinadeninindinucleotid (FAD)** unterscheidet sich neben dem Bau nur unwesentlich von den anderen Wasserstoff-Transporteuren. Besonders erwähnenswert ist bei FAD, dass es eine geringere oxidative Kraft hat.

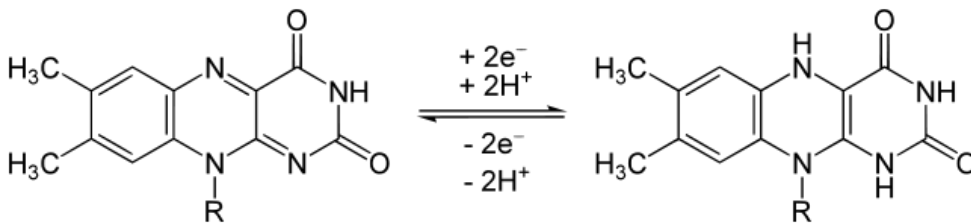


Redoxpotential: -0,22 V

Bei seiner Nutzung – z.B. in der Atmungskette – kann es nur Energie für die Bildung von zwei, statt der sonst drei ATP-Molekülen (bei NADH<sub>2</sub><sup>+</sup>) abgeben.



Q: de.wikipedia.org (NEUROtiker)



entscheidende Vorgänge am Flavin-Teil  
(Gleichgewicht zwischen oxidierter und reduzierter Form)  
Q: de.wikipedia.org (Yikrazuul)

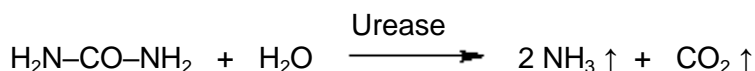
Alle Reduktionsäquivalente sind sehr stabil. Sie werden kaum direkt mit Sauerstoff umgesetzt (was ja dem chemischen Hauptanwendungszweck entspräche) und sie unterliegen kaum der zerstörenden Hydrolyse. Die wasserstoffbindenden Enzyme stellen gewissermaßen Speicher für Wasserstoff dar. In der Zelle ist aber die Speicherkapazität der Redox-Äquivalente durch das jeweils eigene Vorkommen begrenzt. Alle wasserstoffbindenden Enzyme kommen nur in geringen – katalytischen – Mengen vor. So bleibt vorrangig die Transportfunktion für die Reduktionsäquivalente (H-Aufnahme → H-Transport → H-Abgabe → Rückwanderung (ohne H) → und wieder alles von vorne).

## 3.6. Experimente mit und zu Enzymen

### Konzentrationsabhängigkeit der Enzymaktivität

#### Grundlagen / Prinzipien:

Die Umwandlung von Harnstoff in Ammoniak wird durch das Enzym Urease katalysiert:



Bromthymolblau schlägt ausgehend von einer sauren Lösung bei pH= 6 von gelb nach grün und bei pH=7,6 von grün nach blau um

#### Materialien / Geräte:

Citrat-Puffer-Lösung (pH=6): 0,1 mol = 19,2 g Citronensäure im 1l-Maßkolben zuerst in gut 900 ml Wasser lösen, mit Natriumhydroxid den gewünschten pH-Wert einstellen, dann bis 1 l auffüllen); Urease; Bromthymolblau; Uhr mit Sekundenzeiger; Wasserbad (temperiert auf 37 °C)

Arbeitsreagenz (Harnstoff-Puffer-Lösung): 10 g Harnstoff in 100 ml Citrat-Puffer lösen und mit jeweils 1M HCl bzw. NaOH wieder auf pH=6 korrigieren

Indikator-Lösung: 20 mg (0,5 ml) Bromthymolblau auf 50 ml mit Wasser aufgefüllt

#### Durchführung / Ablauf:

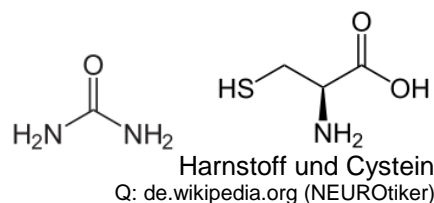
- in die Reagenzgläser (RG) die folgende Mengenreihe geben: 0,05; 0,1; 0,2; 0,5; 1,0; 2,0 und 5,0 ml Arbeitseagenz; die ersten RG mit Citrat-Puffer auf 5 ml auffüllen; 0,5 ml der Indikator-Lösung hinzugeben; im Wasserbad temperieren
- alle 0,5 od. 1 min ein RG mit 0,1 ml der Urease-Lösung versetzen und wieder in das Wasserbad geben; Start-Zeit notieren
- als Reaktionsende die Zeit notieren, wenn der Indikator umschlägt
- in einem Diagramm (Konzentrations-Zeit-Diagramm) Messwerte darstellen und dann interpretieren

### Beeinflussung der Enzymaktivität durch externe Einflüsse (I)

#### Grundlagen / Prinzipien:

s.a. Experiment: Konzentrationsabhängigkeit der Enzymaktivität

Cystein und Harnstoff sind vom Bau her recht ähnliche Stoffe



#### Materialien / Geräte:

Harnstoff-Puffer-Lösung und Indikator-Lösung (siehe vorlaufendes Exp.); Citrat-Puffer (pH=6); Cupfersulfat-Lösung (gesättigt); Cystein-Lösung (0,1 M); temperiertes Wasserbad (37 °C)

#### Durchführung / Ablauf:

- Vergleichsexperiment:
  - im Reagenzglas (RG) 1 ml der Harnstoff-Puffer-Lösung auf 3 od. 5 ml mit Citrat-Puffer auffüllen; 0,5 ml der Indikator-Lösung hinzugeben; im Wasserbad temperieren (Substrat-Lösung)
  - 0,1 ml der Urease-Lösung zusetzen und im Wasserbad Zeit messen, bis Indikator umschlägt
- Experimente zu den Einflüssen: (den nachfolgenden Versuch können Sie abbrechen, wenn die anderen Versuch durchgelaufen (mit Farbveränderung) sind, zusätzlich + 5 min)

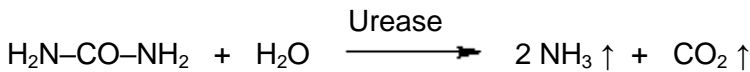


- 1 ml der Urease-Lösung kurz erwärmen (80 – 90 ° C); im Wasserbad wieder auf 37 ° C temperieren und dann für Exp. 0,1 ml dieser Urease-Lösung zusetzen
- 1 Tr. Cupfersulfat-Lösung in die Substrat-Lösung
- 0,5 ml Cystein-Lösung und 1 Tr. Cupfersulfat-Lösung zugeben (weniger Puffer zum Volumengleichen verwenden!)
- Temperatur des Wasserbades auf + bzw. – 5 °C

**Beeinflussung der Enzymaktivität durch externe Einflüsse (II)**

**Grundlagen / Prinzipien:**

Die Umwandlung von Harnstoff in Ammoniak wird durch das Enzym Urease katalysiert:



N-Methylharnstoff ist ein Harnstoff-Derivat:  $\text{H}_2\text{N}-\text{CO}-\text{NH}-\text{CH}_3$   
 Phenolphthalein (farblos) ist Basen-zeigender Indikator (violett)

**Materialien / Geräte:**

2 %ige Harnstoff-Lösung; 50 %ige Harnstoff-Lösung; Urease; 0,1 %ige Urease-Suspension; Phenolphthalein-Lösung (🔥); 2 %ige N-Methylharnstoff-Lösung (❌)  
 Reagenzgläser; RG-Ständer; Tropfpipetten; Spatel; Brenner; Wasserbad (90 °C); Wasserbad mit Eiswürfeln (0 °C)

**Durchführung / Ablauf:**

Inhalt	Maß	Reagenzglas Nr.												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
2 %ige Harnstoff-Lsg.	ml		2	2	2	1		2	1		2	2	2	
50 %ige Harnstoff-Lsg.	ml					1	2							
Harnstoff	Spatelspitze	3												
Phenolphthalein-Lsg.	Tropfen		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
<b>Zusatz / Bedingungen</b>														
N-Methylharnstoff-Lsg.	❌ ml								1	2				
Temperatur-Erhöhung	90 °C											✓		
Temperatur-Erniedrig.	0 °C												✓	
<b>Start-Zusatz / -Bed.</b>														
Urease-Suspension	ml			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
erhitzen		✓												
gleichzeitiger Ablauf				zeitgl.		zeitgleich		zeitgleich		zeitgleich		zeitgleich		
<b>Hinweise:</b> nach dem Schema können auch noch untersucht werden: 1. die pH-Abhängigkeit (Zusatz von HCl- bzw. NaOH-Lsg.) 2. Enzym-Gifte (z.B. CuSO <sub>4</sub> -Lösung) als Bezug sollte immer die Zusammensetzung aus Reagenzglas 4 (≡ 7, 10) gelten!			Vorprobe (Geruchsprobe)	Blindprobe (Abhängigkeit vom Enzym)	Normalreaktion	Untersuchung der Abhängigkeit von der Substrat-Konzentration	Untersuchung der Hemmung durch andere Stoffe (kompetitive Hemmung)	Untersuchung der Temperatur-Abhängigkeit						

---

## Bestimmung des Temperatur- und pH-Optimums von Pepsin

### **Materialien / Geräte:**

Eiklar-Lösung; Pepsin-Lösung; verdünnte Salzsäure; verdünnte Natronlauge (Natriumhydroxid-Lösung)

### **Durchführung / Ablauf:**

- Eiklar-Lösung wird langsam erwärmt bis das Eiweiß zu einer milchigen Suspension gerinnt; auf Zimmertemperatur abkühlen lassen

#### **Bestimmung des pH-Optimums:**

- in 7 Reagenzgläsern (RG) werden je 2 ml der geronnenen Eiklar-Lösung und 2 ml Pepsin-Lösung gemischt

- RG 1: 10 Tropfen verd. Salzsäure

- RG 2: 3 Tropfen verd. Salzsäure

- RG 3: 1 Tropfen verd. Salzsäure

- RG 4: unverändert

- RG 5: 1 Tropfen verd. Natronlauge

- RG 6: 1 Tropfen verd. Natronlauge

- RG 7: 1 Tropfen verd. Natronlauge

- es wird in Abständen von 5 min beobachtet (max. 15 min)

#### **Bestimmung des Temperatur-Optimums:**

- in 6 Reagenzgläsern (RG) werden mit 2 ml der geronnenen Eiklar-Lösung befüllt

- in 6 weiteren RG werden 2 ml Pepsin-Lösung und 3 Tropfen Salzsäure gemischt

- immer ein Paar der RG wird temperiert:

- RG 1: 0 °C (Eiswasser)

- RG 2: 20 °C (Zimmertemperatur)

- RG 3: 40 °C

- RG 4: 60 °C

- RG 5: 80 °C

- RG 6: 95 °C

- es wird in Abständen von 5 min beobachtet (max. 45 min)

---

## Beeinflussung der Enzymaktivität durch die Temperatur

### **Grundlagen / Prinzipien:**

Das "Braun"-Werden vieler angeschnittener Früchte, Kartoffeln usw. wird durch die Reaktion von Sauerstoff mit den pflanzlichen Phenolen verursacht. Das Enzym Phenoloxidase katalysiert den Prozeß.

### **Materialien / Geräte:**

2 Bananen; Wasserbad (100 °C); BUNSEN-Brenner

### **Durchführung / Ablauf:**

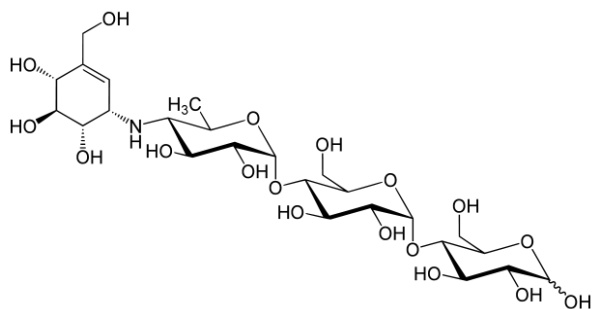
- Banane 1 für ungefähr 10 s in das Wasserbad tauchen

- Banane 2 für ungefähr 10 s über die leuchtende Flamme halten (Abstand so wählen, dass Schale nicht verkohlt!)

**Modulation der Enzymaktivität**

**Grundlagen / Prinzipien:**

Die  $\alpha$ -Glycosidase und die Amylase katalysieren im Verdauungstrakt den Abbau von Poly- und Oligosacchariden zu Glucose. Das Pseudotetrasaccharid Acarbose (Precose) beeinflusst die Enzymaktivität beider Enzyme. In der medizinischen Praxis wird Acarbose als Antidiabetikum eingesetzt, da bei dessen Einnahme der Blutzucker-Spiegel (Glucose) nicht so schnell steigt. Weiterhin reduziert sich auch die aufgenommene Glucose-Menge, da relativ viel Stärke den Dünndarm passiert ohne abgebaut zu werden.



Acarbose (Strukturformel)  
Q: de.wikipedia.org (Yikrazuul)

**Materialien / Geräte:**

1 %ige Amylose-Lösung (Stärke-Lösung; lösliche Stärke); 1 % Amylase-Lösung; 1 Tablette Glycobay® (Bayer);  
Reagenzgläser; Mörser + Pistill; Bechergläser; Mikropipetten

**Durchführung / Ablauf:**

- Acarbose-Tablette (Glycobay) zermörsern und in 20 ml (deminerl.) Wasser aufschlänmen
- Reagenzgläser nach der Tabelle befüllen (die Amylase zuletzt!)
- dann 5 min Reaktion laufen lassen und zur Beobachtung die Iod-Kaliumiodid-Lsg. zusetzen

Inhalt	Maß	Reagenzglas Nr.								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Amylose-Lsg.	ml	5	5	5	5	5	5			
Acarbose-Suspension	µl			25	50	100	200			
Iod-Kaliumiodid-Lsg.	Tropfen	2	2	2	2	2	2			
<b>Start-Zusatz / -Bed.</b>										
Amylase-Lsg.			0,5	0,5	0,5	0,5	0,5			
gleichzeitiger Ablauf	min		zeitgleich, 5 min warten					zeitgleich		

**Grundlagen / Prinzipien:**

**Grundlagen / Prinzipien:**

**Materialien / Geräte:**

**Durchführung / Ablauf:**

-

**Zusatzuntersuchung:**

-

**Hinweise:**

-

## **Methode: Planen eines Experiment's**

### **1. Darstellen des untersuchten (Haupt-)Vorgang's**

### **2. Erkunden der Einfluss-Faktoren**

typisch sind: Temperatur, pH-Wert, Wasser-Menge, Sauerstoff- und Kohlendioxid-Gehalt, Substrat-Mengen (Konzentration, Stoffmenge, Masse), Druck, ...

### **3. Auswahl einer / der zu analysierenden / variablen / veränderlichen Größe**

### **4. Festlegung (möglichst) aller anderen Einfluss-Faktoren als konstante / nicht-veränderliche Größen**

### **5. Entscheidung für Untersuchungs-Typ (qualitativ, semi-quantitativ, quantitativ)**

### **6. Festlegung der zu erfassenden Merkmale / Beobachtungen / indirekten Größen**

### **7. Erstellen der Anordnung für den Einzel-Versuch**

z.B. für ein einzelnes Reagenz-Glas oder eine Gas-Entwicklungs-Apperatur

### **8. Zusammenstellen der Gesamt-Versuchs-Anordnung**

ev. mit ausreichend abgestuften Einzelversuchen (bezüglich der veränderlichen Größe)

ev. mit Blind-Versuch (z.B. ohne veränderliche Größe)

ev. mit Vergleichs-Versuch (z.B. mit bekannter Menge / Substanz)

### **9. Abschätzen von Fehler- und Gefahren-Quellen**

### **10. Prüfen, ob alternatives Verfahren besser und / oder zusätzlich sinnvoll / notwendig ist**

## **Charakteristika / "Definition" eines Experiment's**

- veränderliche / variable Größe
- unveränderliche / nicht-variable / konstante Größen
- Beobachtungs-Typ
- Beobachtungs-Größen / beobachtete Größen (ev. mit Abhängigkeiten / Zusammenhängen zur veränderlichen Größe)
- experimenteller Aufbau Einzel-Versuch / -Probe (z.B. Skizze)
- experimenteller Gesamtaufbau (mit Blind- und Vergleichs-Versuchen / -Proben)
- Fehler- und Gefahren-Quellen

## übergreifende und komplexe Aufgaben zum Thema "Enzyme"

1. Enzyme sind die Dreh- und Angelpunkte des zellulären Stoffwechsels.
  - a) Den Enzymen werden i.A. die Merkmale "Wirkspezifität" und "Substratspezifität" zugeordnet. Erläutern Sie die Begriffe und setzen Sie die Wirkspezifität zu allgemeinen chemischen Sachverhalten in Beziehung!
  - b) Erläutern Sie den prinzipiellen Ablauf einer enzymatischen Reaktion anhand selbsterstellter Skizzen!
  - c) Zu welcher Stoffgruppe werden die Enzyme gezählt?
2. In einer Versuchserie werden jeweils 1 ml einer Succinatdehydrogenase-Lösung mit 20 ml einer unterschiedlich konzentrierten Succinat-Lösung vermischt und nach einer bestimmten Zeit die Konzentration des Produktes (zu Fumarat reduziertes Succinat) gemessen.

Anfangskonzentration Succinat [i.E.]	5	25	50	100	150	200	250
Konzentration Fumarat [i.E.]	7	12	23	29	31	32	32

- a) Stellen Sie die Messwerte in einem geeigneten Diagramm dar!
- b) Interpretieren Sie das Diagramm!
- c) Skizzieren Sie in das Diagramm die Ermittlung der MICHAELIS-MENTEN-Konstante! Bestimmen Sie den ungefähren Wert der Konstante!
- d) Welche Veränderungen würden sich im Stoffumsatz ergeben, wenn
  - dd) die Konstante größer wäre
  - ddd) die Succinat-Konzentration weiter erhöht würde
- e) Die Versuchreihe wird leicht verändert, indem jeweils 2 ml Malonat zugesetzt wird! Dabei ergaben sich die folgenden Beobachtungen:

Anfangskonzentration Succinat [i.E.]	5	25	50	100	150	200	250
Konzentration Fumarat [i.E.]	0	0	4	22	28	29	30

Tragen Sie die Daten dieser Versuchreihe mit in das Diagramm ein! Interpretieren Sie den Graphen!

3. Warum werden in der Natur nicht L- und D-Kohlenhydrate (oder L- und D-Aminosäuren) nebeneinander (z.B. als Nährstoffe) verwendet? Wieso "entschied" sich die Natur für jeweils eine Reihe bei den Stoffen? Nach welchem Kriterium fiel die "Entscheidung"?
4. In modernen Waschmitteln sind vielfach Enzyme beigemischt. Sie sollen vor allem Proteine und Fette aus den Schmutzpartikeln auflösen.
  - a) Erläutern Sie anhand eines groben Diagramms die Abhängigkeit der Enzymwirkung von der Temperatur!
  - b) Welche Rückschlüsse können Sie auf die ausschließlich durch das Enzym erreichte Waschleistung ziehen? Erläutern Sie!
5. Skizzieren Sie für das Peptin – einem Protein-abbauenden Enzym aus dem Magen – ein grobes Diagramm, das die pH-Abhängigkeit der Enzymaktivität darstellt! Erläutern Sie den skizzierten Graphen!

Succinat .. Bernsteinsäure-Rest (Butandisäure-Rest); Fumarat .. Fumarsäure-Rest (Butendisäure-Rest); Malonat .. Malonsäure-Rest (Propandisäure-Rest)

6. Bei einer Wüstenexpedition im australischen Outback ging der Truppe nach einem Fahrzeugausfall auch noch das Wasser aus. Einige der Expeditionsteilnehmer tranken das Kühlerwasser des Fahrzeugs, welches aber giftiges Ethylenglykol (als Frostschutzmittel) enthielt. Das Ethylenglykol wird durch die Alkoholdehydrogenase (Enzym, welches sonst Ethanol zu Ethanal abbaut) zu dem besonders giftigen Hydroxyethanal umgesetzt. Hydroxyethanal wird nur sehr langsam durch die Niere ausgeschieden, was seine Giftigkeit noch erhöht. Im Krankenhaus verordneten die Ärzte Alkohol, um die Hydroethanal-Konzentration im Körper zu senken. Erläutern Sie, wie die Alkohol-Therapie auf der Ebene des Zellstoffwechsels funktioniert!

7. Für die Zersetzung von Fetten (hydrolytische – z.B. durch Basen katalysierte Spaltung) werden hohe Temperaturen benötigt. Der Prozess wird Seifen-Kochen genannt. Eine äquivalente Spaltung der Fette in Glycerol und Fettsäuren (bzw. deren Kalium- und Natrium-Salze – Seifen genannt) erfolgt in lebenden Zellen dagegen schon bei Körpertemperatur.

a) Erklären Sie die unterschiedlichen Temperaturerfordernisse bei den technischen und den biochemischen Fett-Hydrolysen!

b) Stellen Sie die Temperaturabhängigkeit der technischen und der biochemischen Fettzerlegung skizzenhaft in einem Diagramm dar! Erläutern Sie die von Ihnen angenommen Graphen auch in Beziehung zueinander!

8. a) Erklären Sie anhand der Modellvorstellungen über die Aktivität von Enzymen, wieso das Enzym Urease zwar Harnstoff (von lat.: urea = Urin) umsetzt, aber nicht Thioharnstoff (Strukturformel:  $H_2N-CS-NH_2$ )!

b) Harnstoff wird von der Urease in Ammoniak und Kohlendioxid umgesetzt. Beide Stoffe lösen sich gut in Wasser und bilden dabei Ammonium- und Carbonat-Ionen. Die Ammonium- und Carbonat-Ionen werden zur Beobachtung der Enzymaktivität über Leitfähigkeitsmessungen verwendet. Bei den Versuchreihen mit unterschiedlich konzentrierten Harnstoff-Lösungen, denen immer die gleiche Menge Urease zugesetzt wurde, kam man zu den nebenstehenden Messwerten.

c[Harnstoff] in mmol/l	Leitfähigkeit in mS/m	
	Versuch 1	Versuch 2
0	0,2	0,0
5	6,8	15,5
10	11,3	23,5
15	15,6	30,1
20	16,5	34,0
30	17,8	39,5
40	20,8	41,6
50	21,6	41,1

S .. Siemens; Einheit der Leitfähigkeit ()

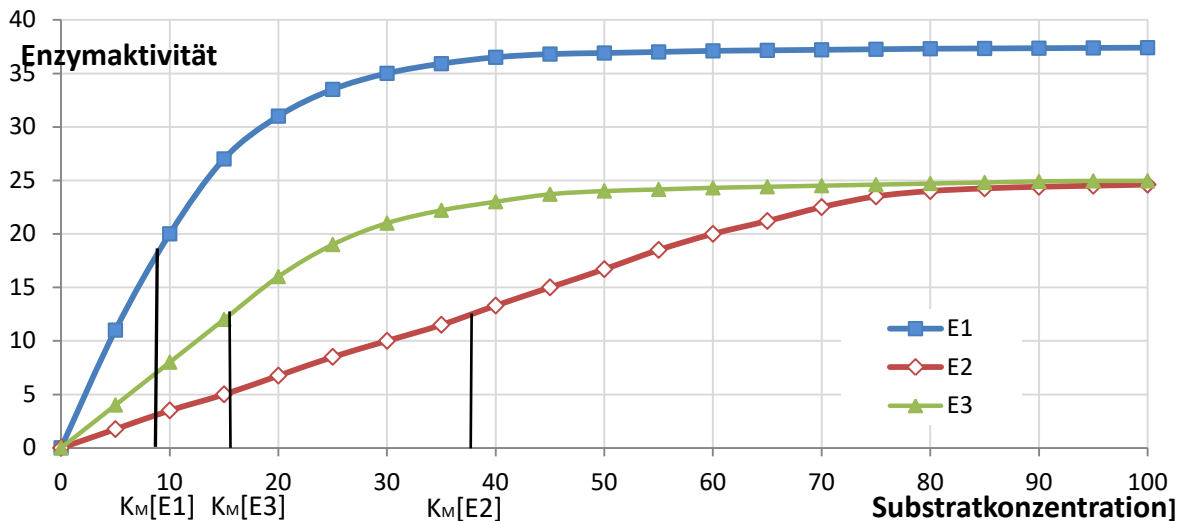
1 S = 1  $\Omega^{-1}$

Versuchsreihe 1 und Versuchsreihe 2 unterscheiden sich zueinander durch die unterschiedliche Menge Urease. Im Versuch 2 wurde doppelt soviel Urease eingesetzt.

c) Stellen Sie die Messergebnisse graphisch auf Millimeterpapier dar! Skizzieren Sie mit einem Farbstift die theoretisch resultierenden Graphen ein! Bestimmen Sie die MICHAELIS-MENTEN-Konstanten für beide Versuche!

d) Wie groß wäre die Konstante wahrscheinlich, wenn die Enzym-Konzentration im Vergleich zum 1. Versuch halbiert werden würde? Erklären Sie das Phänomen!

9. Von drei verschiedenen anabolischen Enzymen (E1, E2 u. E3) liegen die Untersuchungsergebnisse über die Abhängigkeit der Enzymaktivität ( $a_E$ ) von der Konzentration ihrer spezifischen Substrate vor.



- Interpretieren Sie den Graphen für ein Enzym! Gehen Sie dabei auf die Kenngröße  $K_M$  ein!
- Prüfen Sie, ob die Konstante  $K_M$  für alle Enzyme richtig bestimmt wurde! Begründen Sie Ihre Bewertung!
- Vergleichen Sie die Enzymaktivität der drei Enzyme miteinander!
- Welche verallgemeinernden Aussagen kann man aus der Größe von  $K_M$  machen! Erläutern Sie genauer!
- Von Enzym E2 ist in neueren Zell-Kulturen eine genetisch veränderte Variante aufgetaucht. Eine Forschergruppe ermittelte einen kleinen Wert für  $K_M$ . Kann sich ein solches Enzym evolutionär durchsetzen? Erläutern Sie eine von Ihnen aufgestellte Vermutung!
- Eine Studentin behauptet, dass alle drei Enzyme das gleiche Substrat auf jeweils unterschiedliche Art und Weise umsetzen. Ist so etwas überhaupt möglich? Setzen Sie sich mit der Behauptung auseinander!

für die gehobene Anspruchsebene:

10. Für Menschen ist Folsäure ein wichtiges Vitamin (Vit. B<sub>9</sub>). Es muss mit der Nahrung aufgenommen werden, da es in den menschlichen Zellen nicht selbst produziert werden kann. Viele Bakterien können dagegen die Folsäure selbst aus p-Aminobenzoesäure (PABA;  $H_2N-C_6H_4-COOH$ ) synthetisieren. Dabei wird PABA zuerst mit einer Aminosäure (Glutaminsäure, Abk.: Glu) zu einem Peptid und dann mit Pteridin zur Folsäure umgewandelt.

Im Stoffwechsel aller Zelle ist die Folsäure ein wichtiges Coenzym für verschiedenste enzymatische Reaktionen. Besonders für Kohlenstoff-übertragende Reaktionen und im Phospholipid-Stoffwechsel ist die Folsäure unbedingt notwendig. Ein längerfristiger Folsäure-Mangel bewirkt bei allen Zellen eine irreversible Störung des gesamten Stoff- und Energiwechsels.

Ärzte setzen u.U. bei ausgewählten Bakterien-Infektionen Sulfanilamide, wie z.B. das p-Aminobenzolsulfonamid (PABSA;  $H_2N-C_6H_4-SO_2-NH_2$ ), als Medikament ein.

- Skizzieren Sie den beschriebenen Metabolismus(-Teil) für die Bakterien auf!

- 
- b) Erläutern Sie, welche Änderungen bei menschlichen Zellen vorliegen und geben Sie eine möglich Ursache (auf zellbiologischer Ebene) dafür an!*
- c) In Laborversuchen wurden Bakterien-Kulturen Sulfonamid zugesetzt und dadurch das Wachstum deutlich reduziert. Erklären Sie, wie es dazu kommen kann!*
- d) Wird den mit Sulfonamid behandelten Bakterien zusätzlich (deutlich mehr) p-Aminobenzoesäure angeboten, dann normalisiert sich die Bakterien-Entwicklung wieder. Erklären Sie dieses Phänomen!*



## 4. Hormone

Hormone sind Stoffe, die im Wesentlichen Informationen übertragen. Sie arbeiten nicht selbst, wie die Enzyme, sondern sie lösen über Signalketten bestimmte Enzymreaktionen aus. Dabei werden oft verschiedene Enzymreaktionen gleichzeitig gestartet oder unterbrochen. Alle Reaktionen dienen aber meist einem bestimmten Zweck, z.B. der Senkung des Blutzuckerspiegels. Von dem auslösenden Hormon mit dem Namen Insulin hat jeder bestimmt schon gehört.

Die Auswahl und das Wirkspektrum der Hormone ist aber weit breiter gefächert.

Manche Hormone steuern wieder die Ausschüttung anderer Hormone. Man nennt sie übergeordnete Hormone. Die anderen sind dementsprechend untergeordnet.

Zu den übergeordneten Hormonen gehören die Hormone, die in der Hirnanhangsdrüse (Hypophyse) – genau in deren Vorderlappen – gebildet werden. Das somatotrophe Hormon (STH) Somatotropin fördert das Wachstum (Wachstumshormon) und aktiviert den Stoffwechsel (z.B. Steigerung des Blutzucker-Spiegels). Den Fettstoffwechsel regt das Lipotropin (LP) an. Bei seiner Ausschüttung werden Fette und Fettsäuren verstärkt zu Kohlendioxid und Wasser abgebaut. Dabei wird sehr viel Energie für andere Stoffwechselforgänge frei.

Das Corticotropin ist das Nebennierenrinden-stimulierende Hormon (ACTH). Die Nebennierenrinde produziert Hormone die wiederum spezielle Stoffwechselforgänge aktiviert.

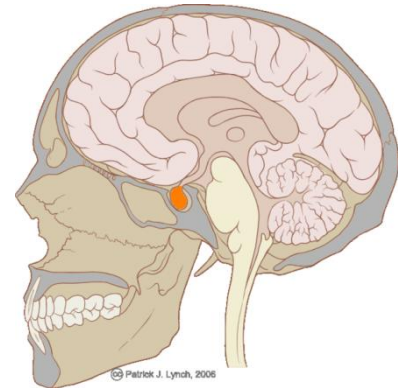
TSH ist die Abkürzung für das Schilddrüse-anregende (stimulierende) Hormon Thyrotropin.

Für die Anregung der Keimzellen-Bildung ist das Follikel-stimulierende Hormon (FSH) Follicotropin verantwortlich. Das Lutropin (LH) regt die Aktivität der Keimdrüsen allgemein an.

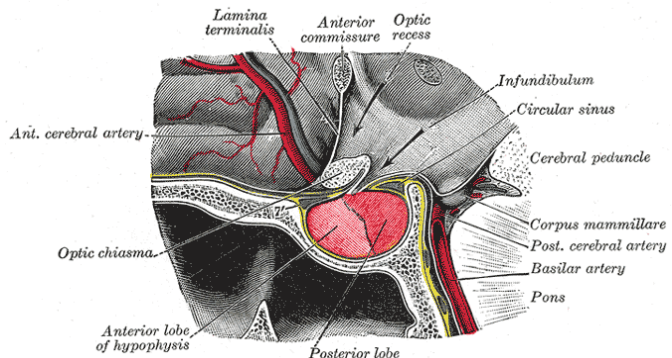
Während der Still-Phase wird bei Frauen noch das Prolactin ausgeschüttet, das die Milchdrüsen anregt (LTH).

Auch der Hypophysenhinterlappen ist Drüsenzellen-reiches Gewebe. Z.B. steuert das hier gebildete Oxytocin die Auslösung der Wehen, viele Gefühle (Verliebtheit, Bindung zwischen Partnern) und die .

Das Vasopressin steuert die Wasser-Ausscheidung über die Nieren und den Blutdruck.



Lage der Hypophyse (orange)  
Q: de.wikipedia.org (Patrick L. Lynch)

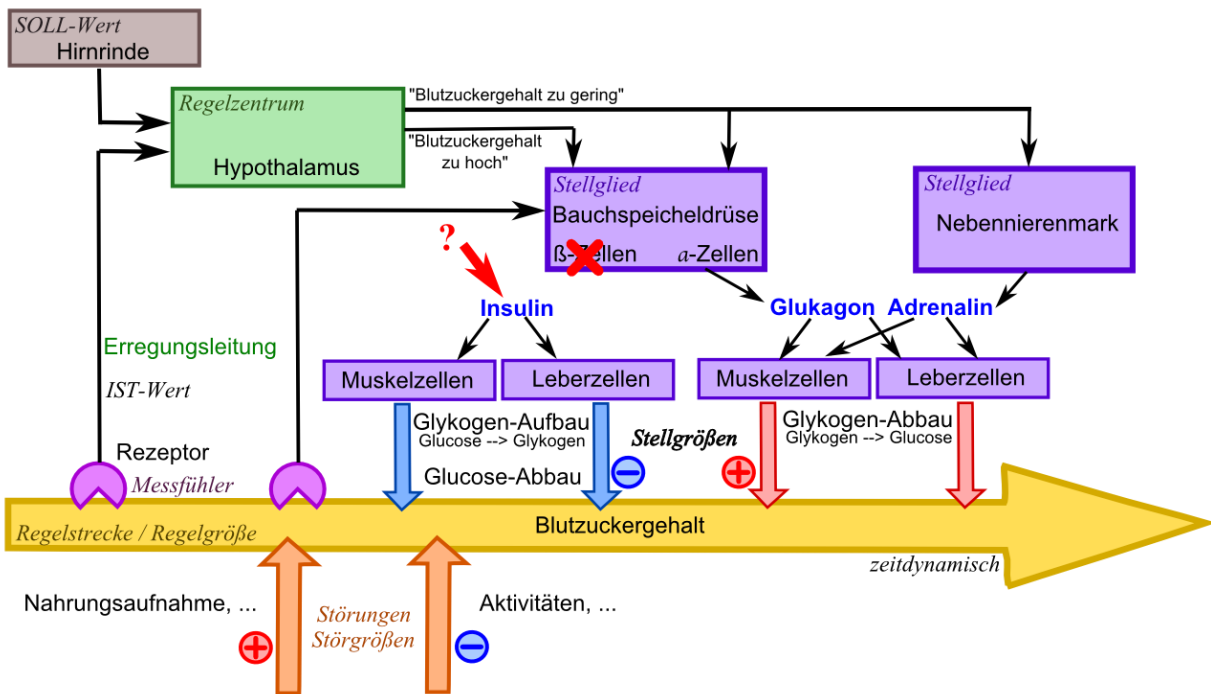
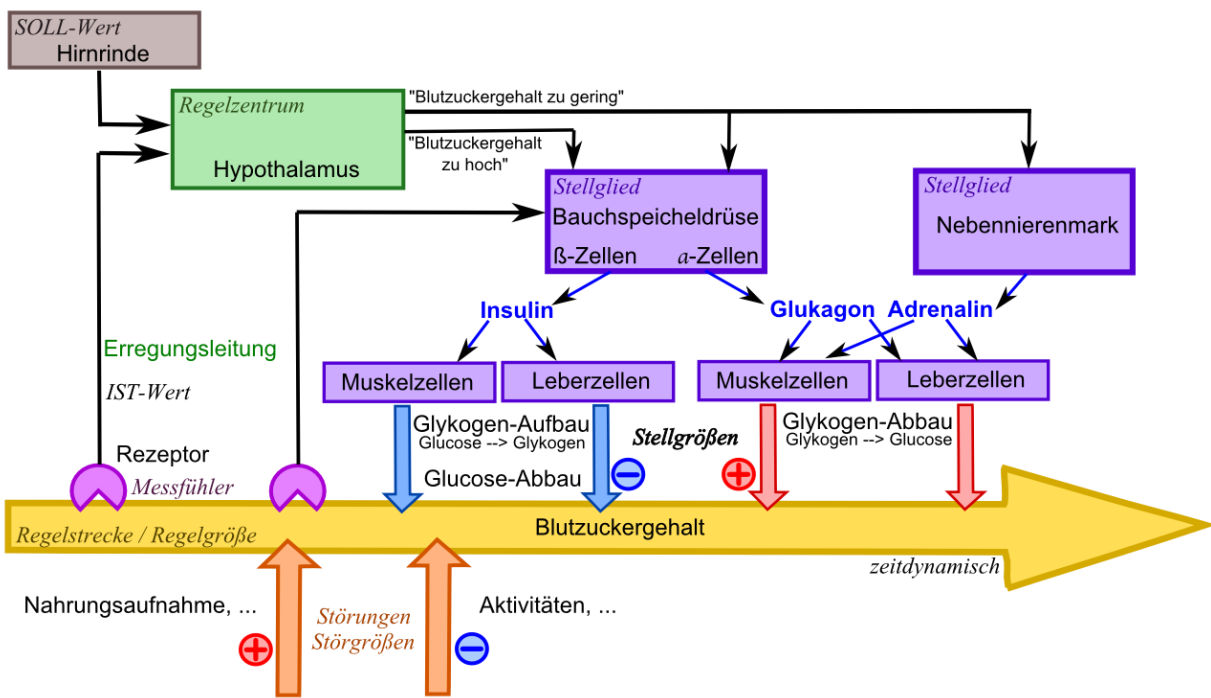


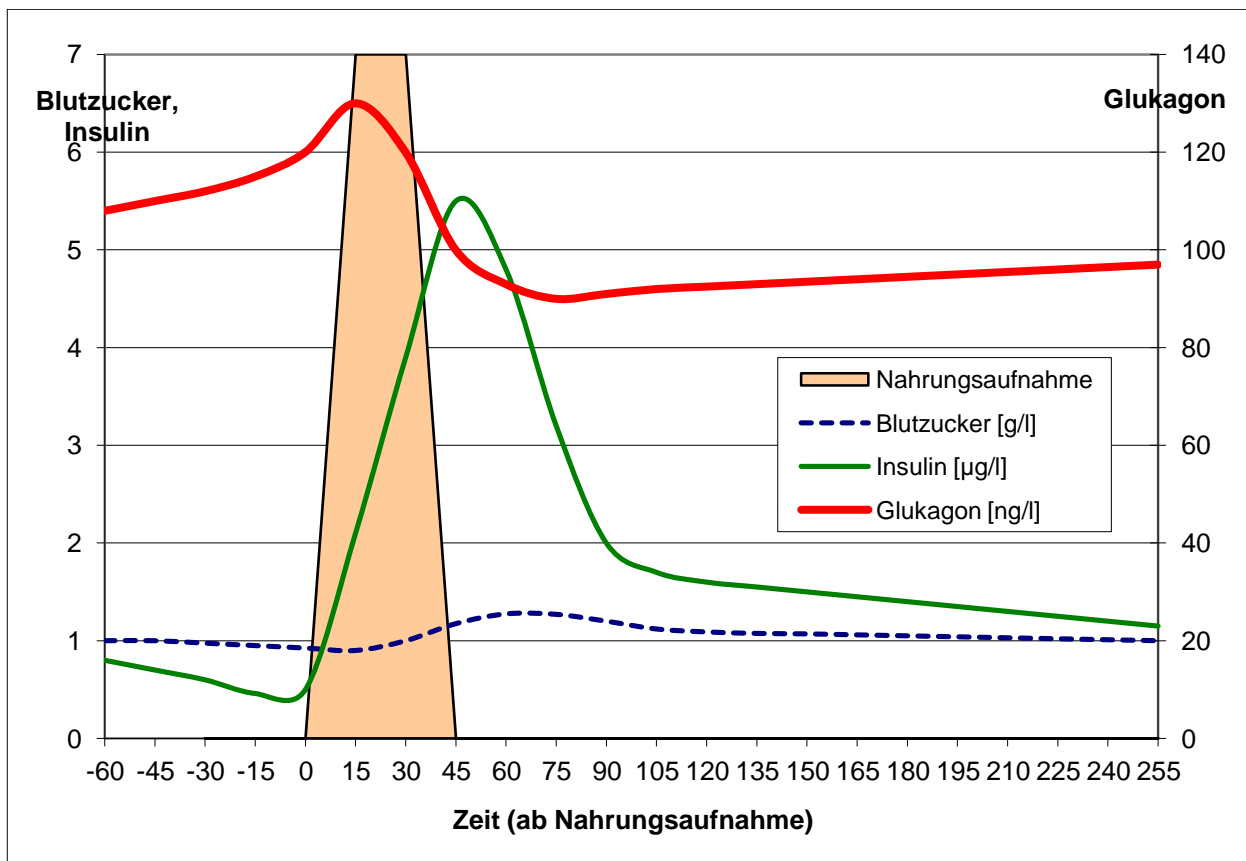
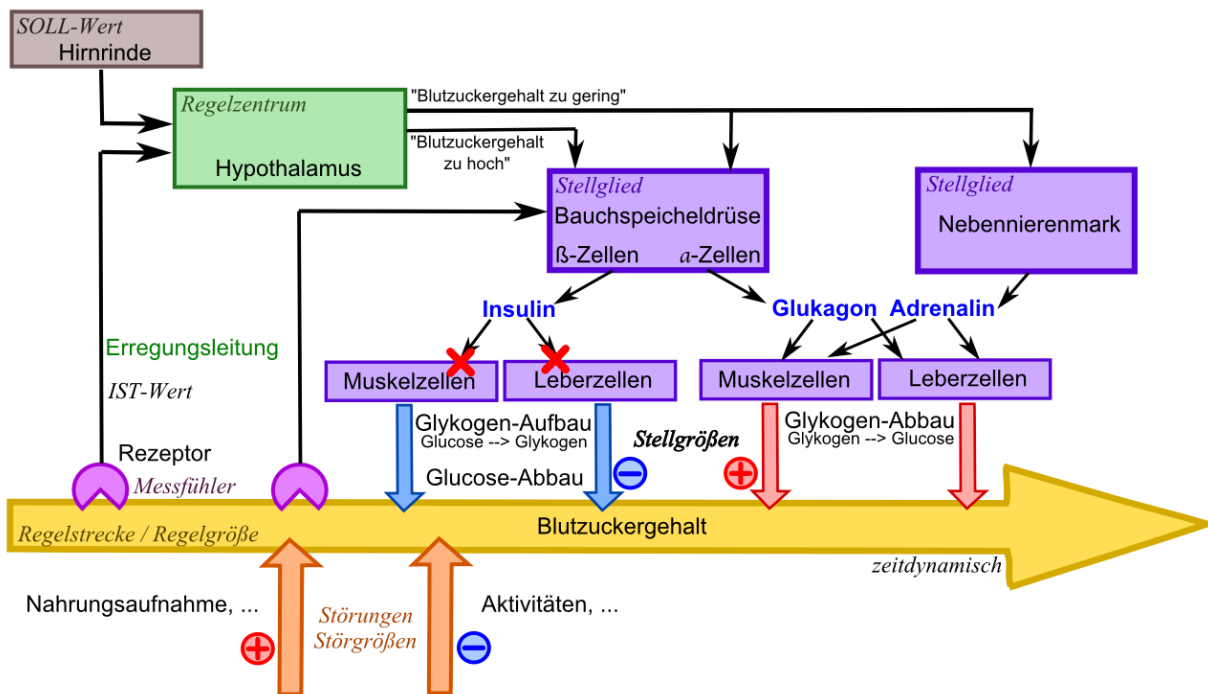
Vorder- und Hinterlappen der Hypophyse  
Q: de.wikipedia.org (Gray's Anatomy (1918))

Hormon	Entstehungsort	Wirkung / Wirkspektrum	
<b>Adrenalin</b>	Nebennierenmark	Glykogen-Abbau	
<b>Aldosteron</b>	Nebennierenrinde	Na <sup>+</sup> -Aufnahme	
<b>Calcitonin</b>	Schilddrüse	Senkung des Ca <sup>2+</sup> -Spiegels im Blut	
<b>Cortisol</b>	Nebennierenrinde	Steigerung des Blutzucker-Spiegels, Gluconeogenese	
<b>Estradiol</b>	Eierstöcke (Gelbkörper)	Regulation des Menstruations-Zyklus	
<b>Glucagon</b>	Bauchspeicheldrüse	Steigerung des Blutzucker-Spiegels, Glukogen-Abbau	
<b>Insulin</b>	Bauchspeicheldrüse	Senkung des Blutzucker-Spiegels	
<b>Leptin</b>	Fett-Zellen	hemmt Hunger-Gefühl (Appetit-Zügler)	
<b>Parathormon (Parathyrin)</b>	Nebenschilddrüse	Steigerung des Ca <sup>2+</sup> -Spiegels im Blut, Ca <sup>2+</sup> -Mobilisierung aus den Knochen	
<b>Progesteron</b>	Eierstöcke (Gelbkörper)	Sekretionsphase der Gebärmutter-schleimhaut	
<b>Testosteron</b>	Hoden	Ausbildung der akzessorischen Geschlechtsdrüsen und der sekundären männlichen Geschlechtsmerkmale	
<b>Thyroxin</b>	Schilddrüse	Steigerung des Gesamtstoffwechsels, Steuerung von Wachstums- und Entwicklungs-Vorgängen	

verschiedene Wirkmechanismen → Biologie einfach erklärt S. 212

# Insulin und Glukagon – die Hormone der Blutzucker-Regulation





---

## Melatonin

sogenanntes Schlafhormon, mit längerer Tagesdauer und erhöhter Sonnenstrahlung nimmt Produktion ab

## Serotonin

Gehirn produziert mit längerer Tagesdauer und erhöhter Sonnenstrahlung mehr Serotonin, Mechanismus wird durch längeren Aufenthalt in Gebäuden und Wohnungen zunehmend gestört und reduziert

macht uns wacher, aktiver, glücklicher, steigert Produktion der Sexualhormone (Östrogenen und Testosteron) → Lust auf Liebe und Sex

Neurotransmitter

steigert Durchblutung (→ Kribbeln im Bauch)

## Leptin

erst 1994 von Jeffrey M. FRIEDMANN (1954 - ) – einem amerikanischen Molekular-Genetiker entdeckt

Proteo-Hormon, *obese*-Gen (LEP-Gen, OBS-Gen, OB-Gen) in Fett-Zellen (Adipozyten) gebildet, daneben auch in der Magenschleimhaut, dem Knochenmark und der Skelettmuskelatur, der Hypophyse, dem Hypothalamus und in der Plazenta sezerniert

weiterhin von den inneren Gang-Auskleidungen der Milchdrüsen (Brust-Epithel)

besonders bei allen Säugern zu finden

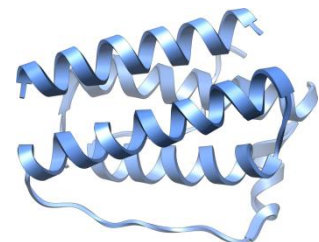
167 AS, vier charakteristische helikale Sekundärstrukturen, die sich relativ parallel in der Tertiär-Struktur anordnen

Nebenwirkungen: Erhöhung des Blutdrucks und der Herzfrequenz; entkoppelt Zellatmung von der ATP-Synthese → Wärmebildung (Steigerung der Körper-Temperatur; Thermogenese)

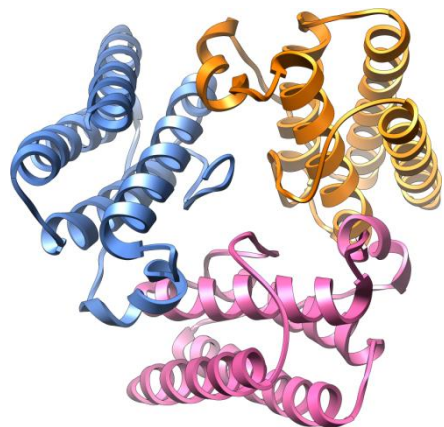
Hoffnung als Medikament gegen Fettleibigkeit haben sich nicht erfüllt, da bei diesen Menschen schon ein eigener – an sich hoher – Leptin-Spiegel vorhanden ist. Es handelt sich bei diesen Menschen um eine Leptin-Resistenz. Die Rezeptoren sprechen nicht in ausreichender Form auf das viele Leptin aus den überschüssigen Fett-Zellen an.

genaues Zusammenspiel aller Rezeptoren und Effekte noch nicht aufgeklärt

ev. kann aber Leptin als Insulin-Ersatz bei Diabetikern eine neue medikamentöse Karriere machen. Leptin scheinbar besserer Gegenspieler zu Glukagon als Insulin senkt Blutzucker-Spiegel präziser  
daeneben entfallen auch viele Nebenwirkungen einer Insulin-Therapie



Leptin (Monomer)  
unten: Trimer (Quartiär-Struktur)  
Q: de.wikipedia.org (Vossman)



---

## Ghrelin

erst seit 1999 bekannt

Proghrelin wird in der Magenschleimhaut (Fundus-Zellen, Parietal-Zellen) und in geringen Mengen auch in anderen Organen (Bauchspeicheldrüse, LAGERHANSsche Zellen, ε-Zellen) gebildet. Vorstufe des Proghrelins ist das Präproghrelin (117 AS), aus diesem entsteht neben dem Ghrelin auch noch das Obestatin – ein physiologischer Gegenspieler (Antagonist) des Ghrelins; dieses senkt den Appetit.

		Ghrelin				Obestatin		
-23	-1	1	28	29		78	79	94

Ghrelin () selbst besteht aus 28 Aminosäuren

$\text{NH}_3\text{-Gly-Ser-Ser}(\text{COO-C}_7\text{H}_{15})\text{-Phe-Leu-Ser-Pro-Glu-His-Gln-Arg-Val-Gln-Gln-Arg-Lys-Glu-Ser-Lys-Lys-Pro-Pro-Ala-Lys-Leu-Gln-Pro-Arg-COOH}$

die Anlagerung (Veresterung) einer Carbonsäure an eine Aminosäure (an das Serin in Position 3) zur Finalisierung und Aktivierung als Hormon (Octanoyl-Ghrelin) ist einmalig

Ghrelin aktiviert die Bildung von Somatotropin, es ist also ein Sekretagog für Somatotropin. stimuliert Appetit (orexigene Wirkung), Nahrungs-Aufnahme und längerfristig die Gewichtszunahme

bei Mangel an Energie und / oder Nährstoffen wird Ghrelin verstärkt produziert, was dann das "Hunger"-Gefühl bewirkt  
einziges Körper-eigenes Hormon, was den Appetit steigert

beeinflusst Magen-Bewegung (Motilität) und Säure-Produktion; dockt dazu am Growth-Hormone-Sekretagogue-Rezeptor an

anderer Gegenspieler in der Appetit-Regulation ist Leptin

?in

---

## 5. wichtige Stoffwechselfvorgänge



### Aufgaben:

1. Zeigen Sie auf, welche Veränderungen im obigen Modell gemacht werden müssen, wenn eine Pflanze(n-Zelle) betrachtet werden soll! Begründen Sie Ihre Modell-Veränderungen!
2. Erläutern Sie auf der Basis des obigen Modells, warum sich z.B. Tiere von Pflanzen oder anderen Tieren ernähren müssen!

### für die gehobene Anspruchsebene:

3. In das obige Modell sollen die beiden Formen der Dissimilation eingebaut werden. Erweitern Sie das Modell entsprechend! Erläutern Sie Ihr Vorgehen!

## 5.1. Dissimilations-Vorgänge

Der gesamte Stoffwechsel einer Zelle ist ein riesiges Netzwerk von chemischen Reaktionen und physikalischen Vorgängen. Schon frühzeitig bemühte man sich, die Gesamtheit in übersichtliche und verständliche Teile zu zerlegen.

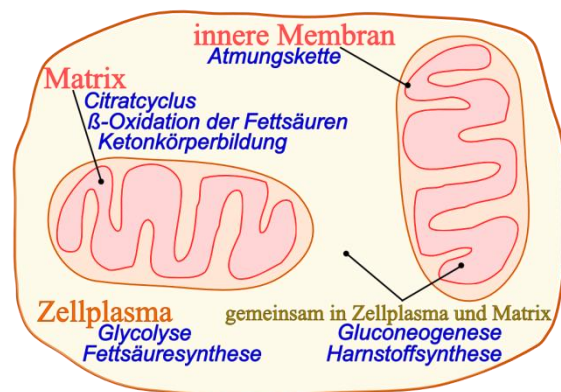
Die verschiedenen Metabolismen liegen dabei sehr unterschiedlich verteilt in der Zelle und ihren Organellen. Durch weitere Kompartimentierungen sind die einzelnen Abläufe gegeneinander abgetrennt.

Heute unterscheiden wir prinzipiell Dissimilation und Assimilation. In den Assimilations-Vorgängen werden die Umwandlungen von körperfremden in körpereigene Stoffe betrachtet. Assimilations-Prozesse benötigen immer Energie.

Die Dissimilation umfasst alle Stoff- und Energieumwandelvorgänge mit dem Ziel der Energiefreisetzung für die zellinterne Verwendung (besser: Energieumwandlung in zellnutzbare Energieformen). In dissimilatorischen Prozessen werden energiereiche Stoffe abgebaut. Es entstehen energieärmere Stoffe. Ein Teil der Energiedifferenz zwischen energiereichem Ausgangsstoff und energieärmerem Reaktionsprodukt kann in eine Form umgewandelt werden, die für Zellen weiter nutzbar (als ATP) ist. Die restliche Energie wird als Abwärme frei.

Der Begriff Dissimilation leitet sich von *dissimilis* (lat: ungleich) ab. Dies meint das Bilden von körperfremden, nicht organischen Stoffen.

Evolutionär zuerst entstanden sind die Gärungen. Ihr Energiegewinn (in Form von ATP) ist eher bescheiden – reicht aber für einfache Zellen (Einzeller: Pro od. Eukaryonten (bei Eukaryonten zumindestens zeitweise)) aus.



Orte bedeutsamer Stoffwechselvorgänge in einer heterotrophen, eukaryotischen Zelle

<b>Gärung</b>	
<b>Glycolyse</b>	(nachlaufende Prozesse, Entsorgungs- /Entgiftungs-Prozesse)
Glucose → → Pyrovat (BTS)	→ Gärungsprodukte

Je nach produziertem Produkt unterscheiden wir verschiedene Gärungs-Arten. Alle Zellen besitzen das Enzymbesteck für mindestens eine Gärungs-Art.

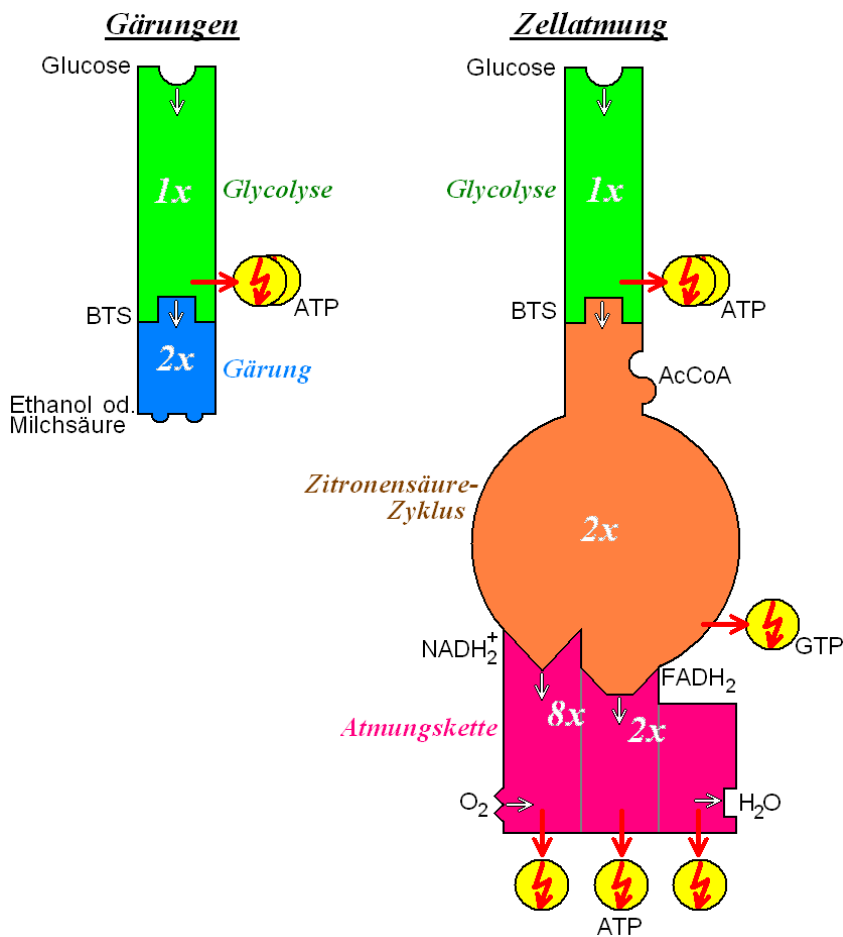
Energetisch ergiebiger sind die Prozesse der Zellatmung. Sie schließen sich an die Glycolyse an und setzen dann aber den stofflichen Abbau im Zitrat-Zyklus weiter fort. Der eigentliche Energiegewinn in Form von ATP erfolgt in der Atmungskette. Die Zellatmung gewinnt rund 15 bis 20 x mehr Energie als die Gärungen.

<b>Zellatmung (biologische Oxidation)</b>		
<b>Glycolyse</b>	<b>Citrat-Zyklus</b>	<b>Atmungskette</b>
Glucose → → Pyrovat (BTS)	→ CO <sub>2</sub>	(Hauptenergiegewinnung)
<b>Substratoxidation</b>		<b>Endoxidation</b>

Einen stofflichen Grob-Überblick über die wichtigsten dissimilatorischen Prozesse (aus schulbiologischer Sicht) bietet die Abbildung auf der nächsten Seite. Dabei wird besonderen Wert



auf die Modell-hafte Zerlegung des Stoffwechsels und das modulare Zusammenwirken der Teil-Metabolismen Wert gelegt.



### Aufgaben:

1. Erstellen Sie für eine grüne Pflanzenzelle eine äquivalente, grobe Skizze mit den wichtigsten Stoffwechsel-Vorgängen und ihren Orten, wie sie am Anfang dieses Kapitels für eine heterotrophe, eukaryotische Zelle dargestellt ist!
2. Wenn die Gärungen energetisch so uneffektiv sind, warum haben sich dann nicht gleich in der Evolution die Zellatmungs-Vorgänge entwickelt?

### für das gehobene Anspruchsniveau:

3. Erstellen Sie für ein Pilz / eine Pilz-Zelle (z.B. Hefe) eine äquivalente, grobe Skizze mit den wichtigsten Stoffwechsel-Vorgängen und ihren Orten!
4. Erstellen Sie für ein Bakterium eine äquivalente, grobe Skizze mit den wichtigsten Stoffwechsel-Vorgängen und ihren Orten! Charakterisieren Sie ev. das Bakterium etwas genauer hinsichtlich seiner Stoffwechsel-Leistungen!

### 5.1.1. anaerobe Dissimilation (Gärungen)

Mit dem Entstehen der ersten Zellen müssen diese Möglichkeiten gefunden haben, aus den in den Urozeanen vorhandenen organischen Stoffen Energie für eigene Lebensvorgänge zu gewinnen. Die Prozesse, die wir heute noch bei vielen Einzellern finden, scheinen schon damals existiert zu haben.

Vor rund 1,5 Mrd. Jahren herrschten aus heutiger Sicht wirklich ungünstige Lebensbedingungen. Vulkanismus und schwere Wetter bestimmten die Bedingungen auf der Landoberfläche. Die Temperatur im Ur-Ozean war mit 40 bis 50 °C wesentlich höher als heute. Die Atmosphäre war Sauerstoff-frei und enthielt mit Kohlendioxid, Ammoniak, Schwefelwasserstoff und Kohlenmonoxid Unmengen giftiger Gase. Das gesamte Leben fand noch im Ur-Ozean statt. Dieser war angereichert mit verschiedensten organischen Stoffen. Um Nahrung mussten sich die frühen Lebewesen also nicht sorgen.

Die damals entstandenen Stoffwechselwege (Metabolismen) kennen wir heute unter dem Begriff Gärung. Gärungen sind Dissimilationsprozesse, bei denen energiereiche organische Stoffe in energieärmere umgewandelt werden. Die frei werdende Energie wird maßgeblich für die Aufrechterhaltung der Lebensvorgänge genutzt.

Alle bekannten Gärungen beginnen mit den gleichen chemischen Prozessen, die zusammen als Glycolyse bezeichnet werden. Zum Schluß unterscheiden sich die Gärungen nach den gebildeten Endprodukten. Die jeweiligen Gärungsbezeichnungen werden von diesen Endprodukten abgeleitet (z.B. alkoholische Gärung (Ethanol, Alkohol), Milchsäure-Gärung).

<b>alkoholische Gärung</b>	
<b>Glykolyse</b>	<b>(nachlaufende Prozesse)</b>
Glucose → → Pyrovat (BTS)	→ Ethanol + CO <sub>2</sub>

<b>Milchsäure-Gärung</b>	
<b>Glykolyse</b>	<b>(nachlaufende Prozesse)</b>
Glucose → → Pyrovat (BTS)	→ Milchsäure

<b>Buttersäure-Gärung</b>	
<b>Glykolyse</b>	<b>(nachlaufende Prozesse)</b>
Glucose → → Pyrovat (BTS)	→ Buttersäure + CO <sub>2</sub>

Alle Gärungen laufen in Abwesenheit von Sauerstoff ab. Sie werden deshalb als anaerob (ohne Luft) bezeichnet.

---

### 5.1.1.0. Geschichte der Dissimilation

Die Uratmosphäre war zur Entstehung der ersten Lebewesen reduzierend. D.h. sie beinhaltete z.B. Kohlendioxid, Ammoniak, Schwefelwasserstoff und Kohlenmonoxid.

Sauerstoff kam in dieser Atmosphäre nicht vor. Die ersten energiefreisetzenden Prozesse müssen also ohne Sauerstoff funktioniert haben.

Chemische Energiefreisetzung durch Redoxreaktionen?

heute lebende Organismen, die sich lithotroph ernähren:

(G) *Ralstonia*



(A) *Thiobacillus thiooxidans*

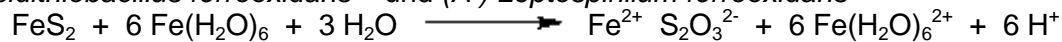


(G) *Desulfovibrio*



wahrscheinlich basieren die ältesten Vorgänge auf Reaktionen von Eisen-Schwefel-Verbindungen (z.B.: Pyrit  $\text{FeS}_2$ ) Eisen-Schwefel-Verbindungen scheinen auf viele chemische Reaktion katalytisch zu wirken

(A) *Acidithiobacillus ferrooxidans* und (A) *Leptospirillum ferrooxidans*



Weiterhin boten sich als Energielieferanten die Unmengen organischen Materials an, die in den Ur-Ozeanen gelöst waren. Sie sind von Haus aus energiereich. Die ersten Organismen konnten vom Reichtum einfach die Sahne abschöpfen. Um ein Recycling – also den Aufbau von organischen Stoffen (→ autotrophe Assimilation) mussten sich die damals lebenden Organismen nicht kümmern. Die organischen Stoffe waren in schier riesigen Mengen (bezogen auf die damals lebenden Organismenmengen) vorhanden. Zu dieser Zeit muss die Glycolyse als grundlegender Prozess entstanden sein. Einfache Kohlenhydrate (Monosaccharide) wurden durch sie in kleinere Moleküle zerlegt. Fast alle heute in den Zellen ablaufenden Dissimilationsvorgänge beruhen auf der Glycolyse.

Die auf die Glycolyse folgenden Gärungsvorgänge entsorgten die "Abfallprodukte" der Glycolyse auf jeweils ihre eigene Weise. Ziel war es, jeweils möglichst ungiftige, reaktionsträge Stoffe entstehen zu lassen.

Millionen Jahre später, als die Organismenmengen wesentlich größer waren und die energiereichen Stoffe langsam knapp wurden, musste eine Alternative her. Zudem hatten die Organismen mit einem anderen Problem zu kämpfen. Ein für sie giftiges Gas kam immer konzentrierter in der Atmosphäre vor. Entstanden durch die ersten photosynthetischen Prozesse zerstörte es alles, was mit ihm in Berührung kam. Das Gas hieß Sauerstoff.

Zuerst wurde der Sauerstoff noch von eisenhaltigen Mineralien aufgenommen. Als diese Sauerstoff-Falle abgesättigt war, trat immer mehr Sauerstoff frei in der Atmosphäre auf (vor ungefähr 2,5 bis 1,8 Mrd. Jahren). Am Ende dieses Erdzeitalters (Paläoproterozoikum) lag die Sauerstoff bei rund 3,5 %.

Es oxidierte die vielen organischen und anorganischen Stoffe. Viele Zellbestandteile wurden zerstört, da die damaligen Zellen noch keine Schutzmechanismen (z.B. Radikalfänger) kannten.

Einige Mikroorganismen verstanden sich dann auf die "Entsorgung" des Sauerstoffs zu ihrem eigenen Vorteil. Glaubt man der Endosymbionten-Theorie (📖 **Genetik**), dann wurden diese Mikroorganismen von anderen größeren Organismen nicht nur gern gefressen, sondern auch einverleibt (versklavt). In Symbiose lebend – bildeten sich die heutigen Zellstrukturen (Eukaryonten-Zelle) mit den "Resten" der damaligen Sauerstoff-Fresser – den Mitochondrien.

---

Mit dem steigenden Sauerstoff-Gehalt in der Atmosphäre kam es vor ungefähr 1 bis 0,6 Mrd. Jahren zu einer sprunghaften Entwicklung der Eukaryoten.

### 5.1.1.1. Glycolyse

Der Begriff Glycolyse (griech.: *glykos* = süß; *lysis* = lösen; ältere Schreibung: Glykolyse, engl.: glycolysis) bedeutet so viel wie Zuckerzerlegung. Gemeint ist hierbei nicht die Zerlegung von langkettigen Sacchariden in kurzkettige, sondern die Spaltung der Monosaccharide unter Energiegewinn. In der Glycolyse wird vorrangig Glucose (Hexose) unter teilweiser Oxidation in Brenztraubensäure (Pyrovat) abgebaut.

Damit ergibt sich neben den dissimilatorischen Funktionen für die Glycolyse (Abbau der Glucose und Bildung von ATP), auch noch eine assimilatorische. Diese beinhaltet die Bereitstellung von Cohlenstoff-Gerüst-Körpern (verschiedene Metaboliten) für Biosynthesen.

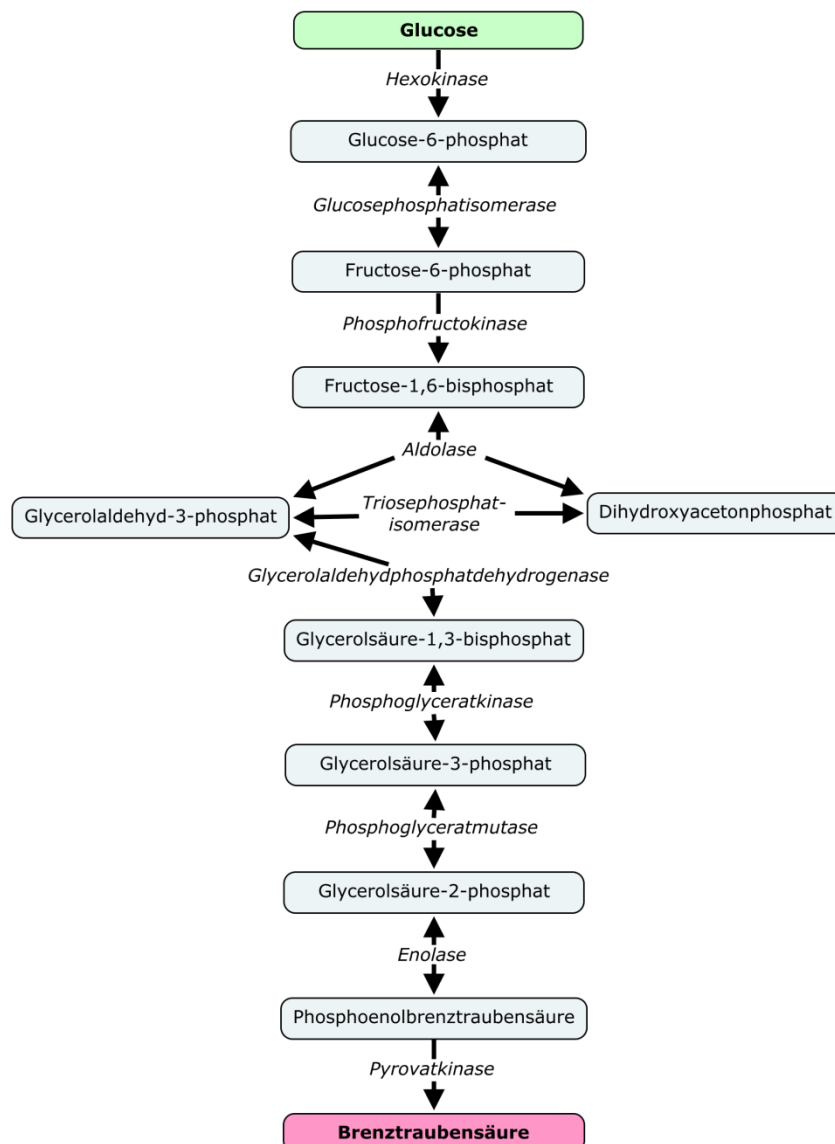
Die Prozesse der Glycolyse (EMBDEN-MEYERHOF-PARNAS-Weg, EMP-Weg, veraltet: FDP-Weg (Fructosediphosphat-Weg)) finden im Cytoplasma der Zellen statt. Die Zerlegung der Monosaccharide in der Glycolyse ist ein universeller Metabolismus aller Zellen. Die notwendigen Enzyme gibt es scheinbar seit dem Anbeginn der Stoffwechsel-Evolution.

Man kann die Glycolyse in vier Hauptabschnitte unterteilen, welche die wesentlichen chemischen Vorgänge charakterisieren:

1. Umwandlung der Glucose in Fructose
2. Spaltung der Fructose in zwei Triose-Phosphate
3. Oxidation der Triose-Phosphate
4. Umwandlung des Oxidationsproduktes in Brenztraubensäure

Die beteiligten Stoffe (Metaboliten) sind im nebenstehenden Übersichtsschema in die Kästchen eingetragen, die jeweils arbeitenden Enzyme stehen dabei zwischen den Stoffen.

Die nachfolgende – sehr detaillierte – Darstellung der Glycolyse-Schritte soll auch einen Eindruck von der Komplexität und der "Raffinesse" evolutionärer Entwicklungen vermitteln. Die Abbildungen sollen vor allem auch die Vorstellungen der Größe von Enzym und Substrat entwickeln helfen. Die interessierten Leser finden auch viele Beispiele für Quartiär-Strukturen (Enzyme (Tertiär-Strukturen), die sich zu komplexeren Einheiten zusammengeschlossen haben. Oft kommt es dabei zu allosterischen Effekten (nach MONOD; → [3.2.1.3. allosterische Hemmung \(Modulation nach MONOD\)](#)).



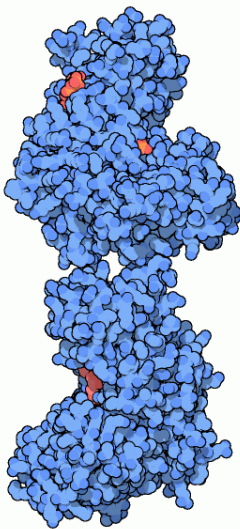
## Umwandlung der Glucose in Fructose (Aktivierung)

Ursprünglicher Ausgangsstoff der Glycolyse ist wohl der Fructozucker (Fructose) gewesen. Die meisten Zellen ernähren sich von Glucose. Diese nimmt nun die Position der Fructose ein. In heutigen eucytischen Zellen verschmelzen die Metabolismen immer mehr, so dass eine absolute Trennung nur noch theoretisch möglich ist. Praktischerweise (und auch aus methodischen Gründen) geht man heute eher von der Glucose als den Ausgangsstoff der Glykolyse aus.

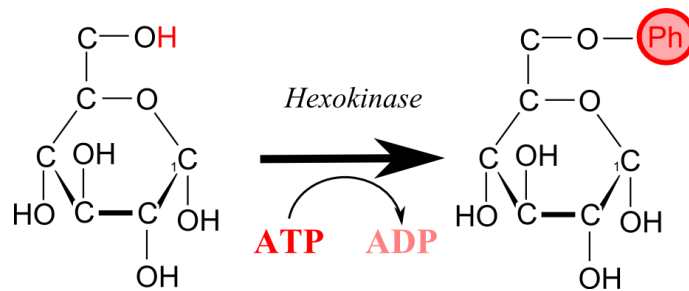
Damit die Fructose ausreichend reaktionsfähig ist, muss er zweifach phosphoryliert sein. Dies bedeutet, es müssen zwei Phosphat-Reste an das Fructose-Molekül gebunden werden. Praktisch erfolgt dies am 1. und 6. C-Atom.

Durch verschiedenste Enzyme werden andere Hexosen bei Bedarf zuerst in Fructose umgewandelt.

Für die Zellen, die Glucose als Ausgangsstoff verwenden, läuft die typische Glykolyse so: Zuerst wird die Glucose unter Verbrauch von 1x ATP zu Glucose-6-phosphat aufgebaut. (Die entscheidenden Reaktionsstellen und -stoffe werden an den Quasi-Gitterstruktur-Formeln immer **rot** hervorgehoben.) Unsere Quasi-Gitterstruktur-Formeln sind Struktur-Formeln, bei denen die reinen Wasserstoff-Anhänge weggelassen werden. Anders betrachtet werden bei den bekannten Gitterstruktur-Formeln einfach die C-Atome mit hinzugenommen.



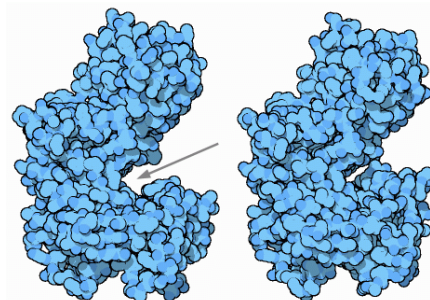
Hexokinase-Dimer  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)



Das Enzym Hexokinase katalysiert diese chemische Reaktion.

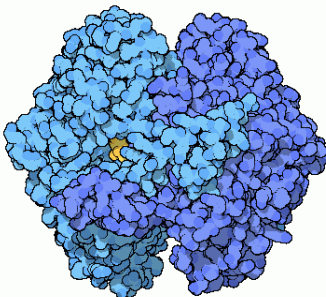
Die Hexokinase (HK) ist ein Beispiel für eine Endprodukt-hemmung. In diesem Fall ist sie sogar kurzgeschlossen, weil gleich das eigene Produkt – das Glucose-6-phosphat hemmend wirkt.

Die phosphorylierte Glucose ist jetzt energiereicher und für nachfolgende Prozesse aktiviert.

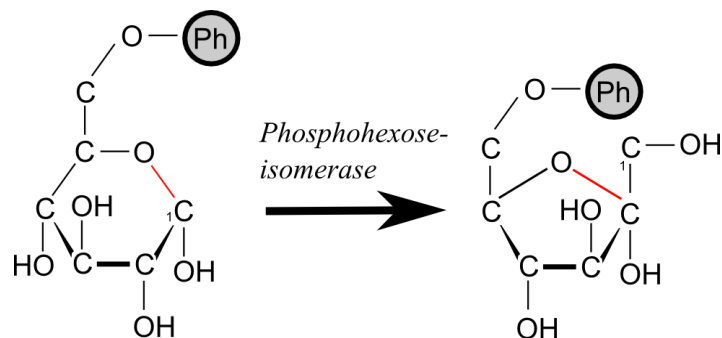


Hexokinase-Monomer  
(Konformationsänderung bei der Arbeit)  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

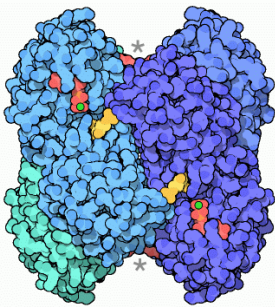
In einer nachfolgende Reduktion und Oxidation (Redoxreaktion) am 1. und 2. C-Atom kommt es zur Umwandlung der Glucose in Fructose (Fructose-6-Phosphat).



Phosphohexoseisomerase-Dimer  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

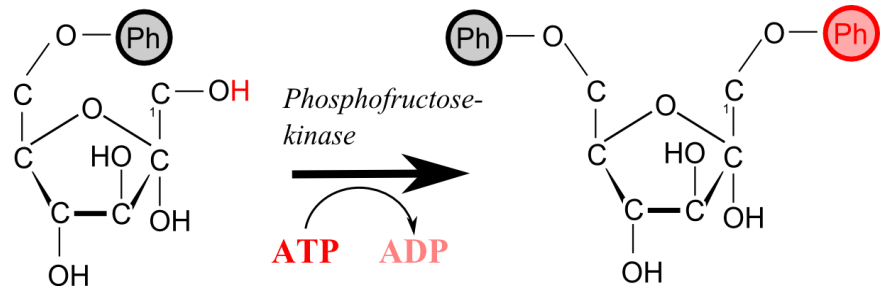


Diese interne Umlagerung erfolgt an der Phosphohexoseisomerase (Glucosephosphatisomerase, GPI). Das Fructose-Molekül bleibt dabei aktiviert (Fructose-6-phosphat). Durch Anlagerung eines weiteren Phosphat-Restes aus einem ATP-Molekül wird weitere Energie auf die Fructose übertragen.



Phosphofruktokinase-Tetramer

Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)



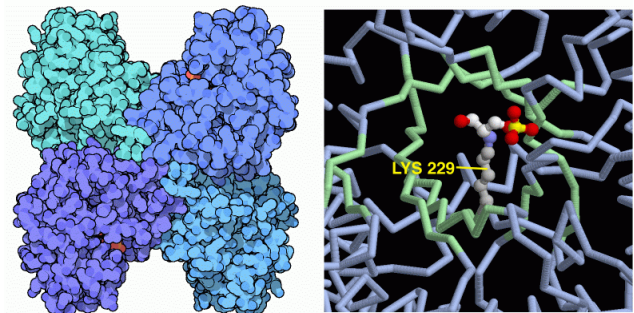
Damit steht die zweifach phosphorierte Fructose (Fructose-1,6-diphosphat, Fructose-1,6-bisphosphat, FBP, F-1,6-P) für weitere Prozesse zur Verfügung.

Die Phosphofruktokinase (PFK) ist ein weiteres Schlüsselenzym in der Glycolyse. Jeweils hoher ATP-, Citrat- und H<sup>+</sup>-Spiegel (niedriger pH) hemmen das Enzym. (Zitronensäure (Citrat) entsteht in einem nachgelagerten Prozess – dem Zitrat-Zyklus) Durch AMP wird die Phosphofruktokinase aktiviert.

### Spaltung der Fructose in Triose (Spaltung)

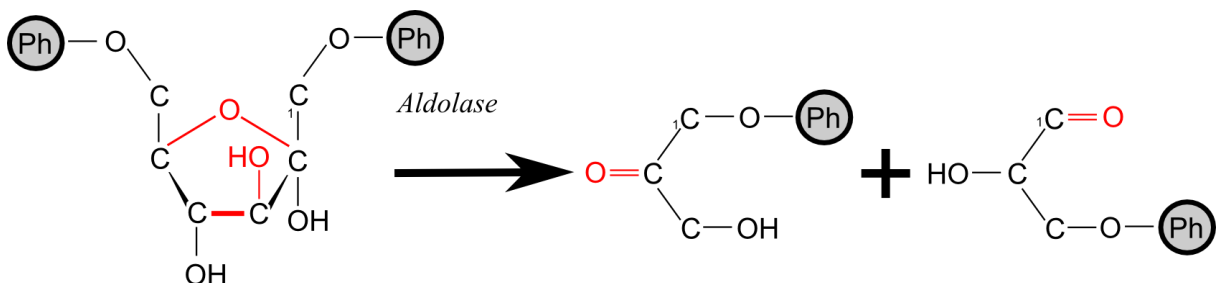
Die aktivierte Fructose (Fructose-1,6-diphosphat) wird von der Aldolase (Ald) in zwei Triose-Moleküle gespalten.

Die Aldolase ist ein tetrameres Enzym. In der ganz rechten Abb. kann man sehr gut die Tasche (aktives Zentrum) für das Substrat erkennen.

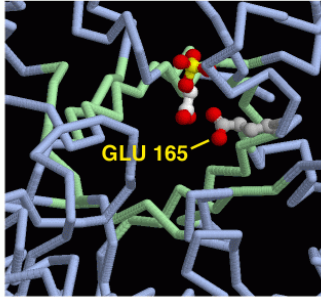
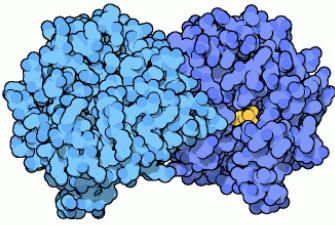


Aldolase-Tetramer und Ansicht eines aktiven Zentrums

Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)



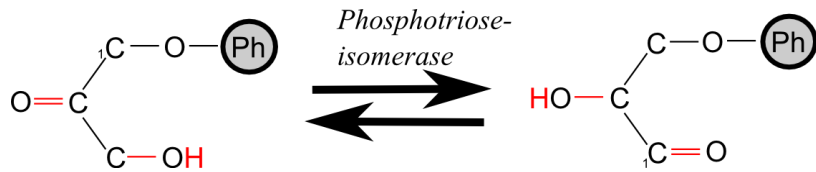
Beide Triosen verfügen nun über jeweils einen Phosphat-Rest aus dem Ursprungs-Molekül. Das linke Reaktionsprodukt ist die Ketose Dihydroxyacetonphosphat. Die andere Triose ist eine Aldose und wird Glycerinaldehyd-3-phosphat (GAP, Glycerinaldehyd-3-phosphat) genannt.



Phosphotrioseisomerase  
(oben: Dimer; unten aktives Zentrum)

Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Beide Triosen sind zueinander isomer, d.h. sie können sich ineinander umwandeln. Hierbei hilft die Triosephosphatisomerase (TIM, Phosphotrioseisomerase).



Eine Isomerisierung ist eine Reaktion, bei der Atome oder Atomgruppen bzw. Bindungen innerhalb eines Molekül umgelagert werden. Dabei bleibt die Summenformel der Substanz gleich. Es ändert sich lediglich die Strukturformel.

### Oxidation der Triose (Energiegewinnung)

Das Glycerinaldehyd-3-phosphat (GAP, Glycerinaldehyd-3-phosphat) wird direkt weiter verwendet.

Mittels eines freien Phosphat-Rest

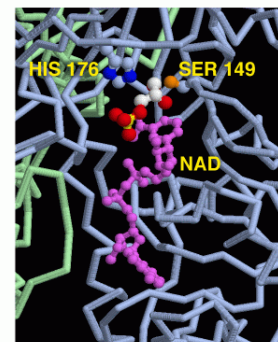
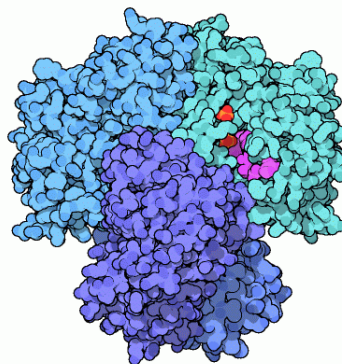
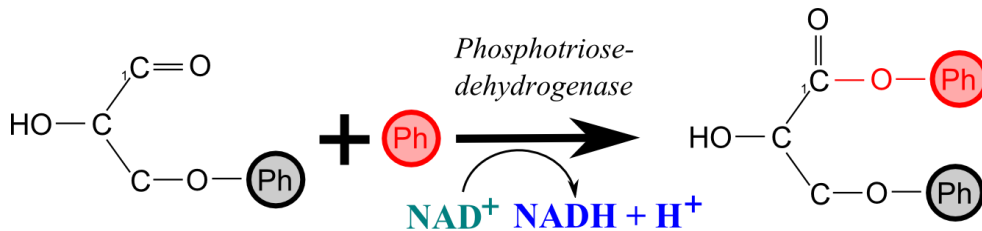
(Phosphorsäure z.B. aus dem Zytoplasma)

wird Wasserstoff in einer Oxidation aus der Triose abgekoppelt und auf  $\text{NAD}^+$  übertragen.

Es entstehen Glycerolsäure-1,3-diphosphat (Glycerinsäure-1,3-bisphosphat, 1,3-Bisphosphoglycerat (1,3-BPG)) und  $\text{NADH}_2^+$ . Die hier tätige Phosphotriosedehydrogenase ist ein trimeres Enzym.

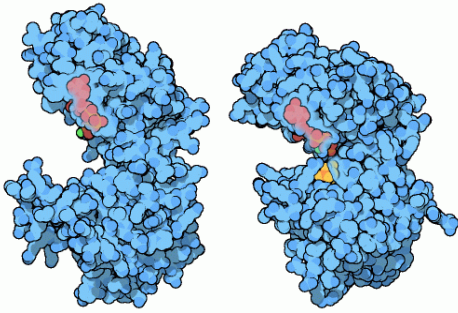
In beiden nebenstehenden Ansicht kann man sehr gut das  $\text{NAD}^+$  als Coenzym (Cosubstrat, violett gehalten) erkennen. In der vergrößerten Ansicht des aktiven Zentrums (rechte Abb.) erkennt man außerdem sehr gut, dass hier das  $\text{NAD}^+$  mit an der Bildung des Reaktionsbereichs beteiligt ist.

Nach der Isomerisierung der zweiten Triose (Dihydroxyacetonphosphat) kann das gebildete Glycerinaldehydphosphat den gleichen Weg gehen. Die Vorgänge ab der Oxidation laufen also immer zweimal ab.



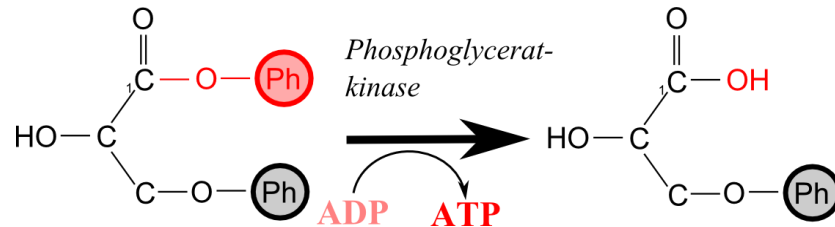
Phosphotriosedehydrogenase  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)





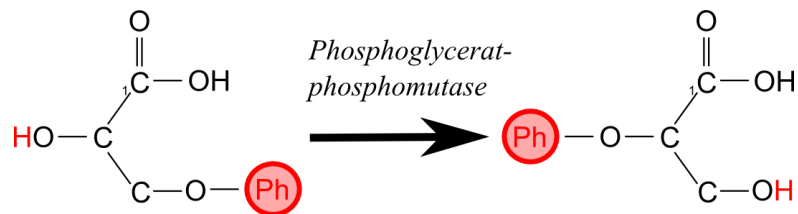
Phosphoglyceratkinase  
(Veränderung der Struktur bei der Arbeit)  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Im nächsten Schritt überträgt die Triosephosphatdehydrogenase (Glycerinaldehydphosphatdehydrogenase, GAPDH) einen Phosphat-Rest aus dem sehr energiereichen Glycerolsäure-1,3-diphosphat auf ein ADP-Molekül. Damit steht der Zelle Energie in Form von ATP zur Verfügung. Das verbleibende Molekül Glycerolsäure-3-phosphat (3-Phosphoglycerinsäure, 3-PGS) wird nachfolgend entsorgt.



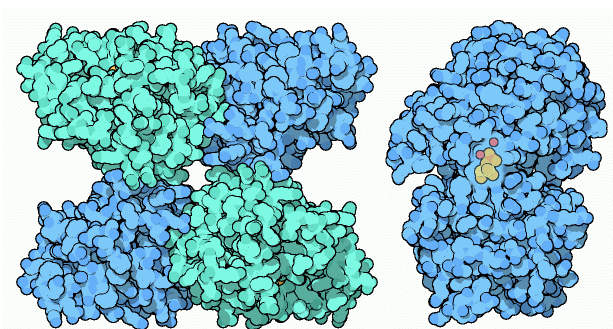
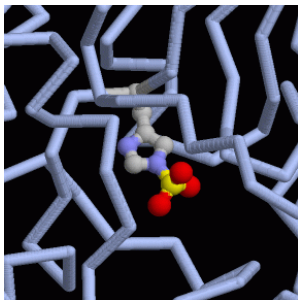
### Umwandlung des Reaktionsproduktes (Abschlussreaktionen)

Zunächst wird das Glycerolsäure-3-phosphat durch interne Umlagerung des Phosphat-Restes vom dritten an das zweite C-Atom in das Glycerolsäure-2-phosphat (Phosphoglycerat) gewandelt.



Das zugehörige Enzym heißt Phosphoglyceratphosphomutase (Phosphoglyceratmutase, PGM).

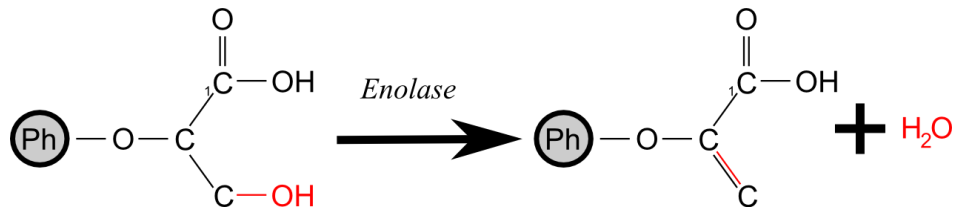
In höher entwickelten Organismen findet man eine Form der PGM, die aus vier Untereinheiten besteht. Die dimere Form kommt vor allem bei einfachen Pflanzen und Bakterien vor. Die Erhöhung der Komplexität scheint einen evolutionären Vorteil zu bringen.



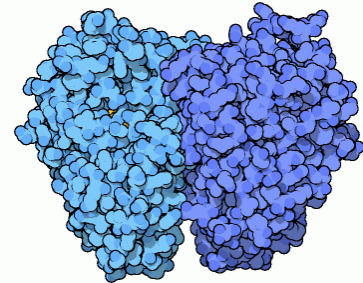
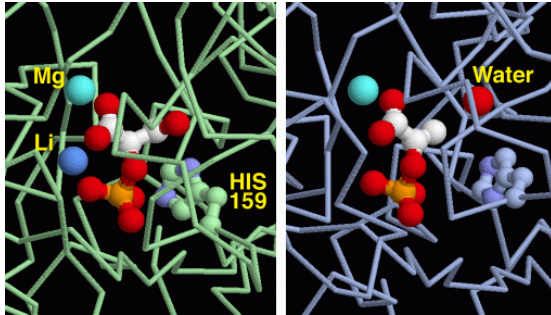
Phosphoglyceratphosphomutase  
(oben: tetramere und dimere Form)  
(links: aktives Zentrum mit Substrat und dem Phosphat-Rest)

Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Im nächsten Schritt wird an der Enolase (kurz: Eno) Wasser aus dem Molekül eliminiert. Es entsteht Phosphoenolbrenztraubensäure.

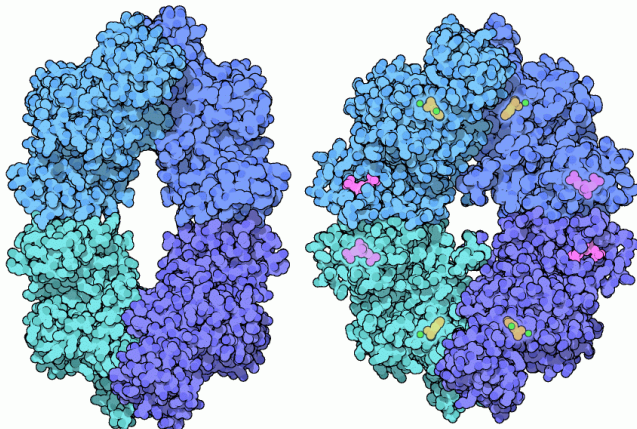
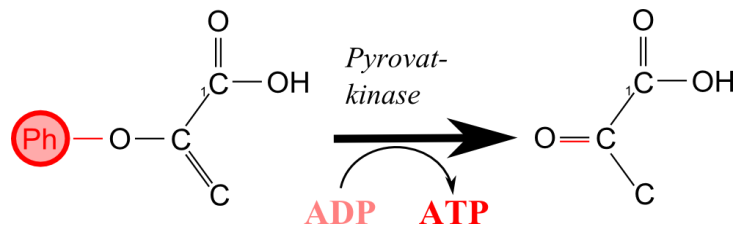


Sehr häufig findet man auch die ältere Trivialbezeichnung Phosphoenolpyruvat für das Produkt.



Enolase  
(rechte Abb.: aktives Zentrum)  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Nun braucht bloß noch das verbleibende Phosphat aus dem Molekül abgespalten werden. Dieses wird ebenfalls auf ein ADP-Molekül übertragen und somit nochmals ein Energieträger (ATP) für zelluläre Prozesse bereitgestellt.



Pyruvatkinase  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Das zugehörige Enzym für den letzten Schritt der Glykolyse nennt man Pyruvatkinase (PK).

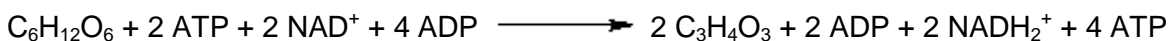
Die Pyruvatkinase wird z.B. durch Alanin und ATP gehemmt. Alanin entsteht in weiteren – ev. möglichen – nachgelagerten Aminosäureaufbauenden Vorgängen direkt aus Brenztraubensäure. Ein hoher Alaninspiegel zeigt also einen Produktüberschuss an.

Die Pyruvatkinase ist ein allostrisches Enzym im Sinne von MONOD. Die Veränderung der Raumstruktur des gesamten Enzyms ist deutlich in der Abb. links zu erkennen.

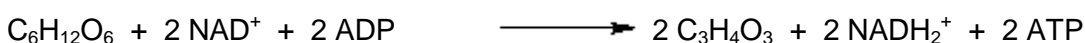
Endprodukt des Gesamtprozesses Glykolyse ist die Brenztraubensäure (BTS, Pyruvat).

### Zusammenfassung (komplexe Betrachtung)

Insgesamt ergibt sich für die Glykolyse (, wenn man dabei das Wasser unbeachtet lässt):



Wenn man, die intern "gleich" wieder verwendeten Stoffe herausnimmt, dann bleibt effektiv:



---

Die Hexokinase, Phosphofruktokinase und die Pyruvatkinase sind irreversibel arbeitende Enzyme, d.h. hier sind keine Rückreaktionen (Gleichgewichte) möglich. Alle anderen Teilschritte können auch rückwärts laufen bzw. stehen in Gleichgewichten.

Die Brenztraubensäure – als überschüssiges Reaktionsprodukt – muss nun schnellstmöglich abgebaut oder weiterverwendet werden. Ansonsten würde sich die Gleichgewichte ungünstiger einstellen (wegen der möglichen Rückreaktionen) und kein weiteres ATP mehr produziert werden. Zu Anderen würde sich die Zelle (durch überschüssiges BTS) gewissermaßen selbst vergiften.

In einfachen Mikroorganismen haben sich verschiedene anaerobe Möglichkeiten der BTS-Entsorgung (→ Gärungen) entwickelt. Höhere Organismen können mit Luftsauerstoff (aerob) die Zerlegung noch weiterführen und durch umfangreiche Oxidationen noch wesentlich mehr Energie aus der Glucose freisetzen (→ Zellatmung).

## Glycolyse – Gesamtüberblick

Trägt man alle relevanten Daten zur Glycolyse zusammen, dann ergibt sich ein Schema, wie es nebenstehend abgebildet ist.

Hierin sind noch viele doppelte Daten enthalten.

Für die unterschiedlichsten Zwecke sind Vereinfachungen sicher sinnvoll.

Im Schema auf der nächsten Seite wurden die folgenden Reduktionen durchgeführt.

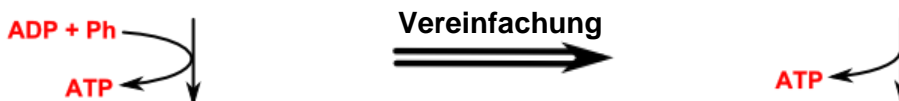
### Verzicht auf Wasser

Alle Zugänge und Abgänge von Wasser wurden entfernt. Diese haben maximal für Chemiker oder harte Biochemiker eine Bedeutung. Wasser ist im Normalfall reichlich vorhanden und das wenige gebildete Wasser beeinflusst den Wasser-Haushalt nicht wirklich.

### Vereinfachung der ATP-Vorgänge

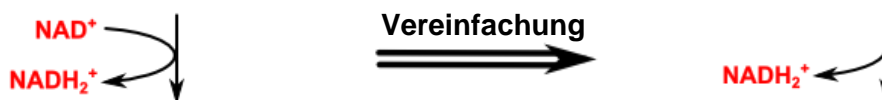
Die Reaktion von ATP zu ADP und Phosphat bzw. die Rückreaktion bildet eine der allgemeinen Grundlagen der energetischen Vorgänge. Wenn also irgendwo ATP gebildet wird, dann kommt im Normalfall ADP dazu.

Das zur Bildung notwendige Phosphat stammt dann aus dem Cytoplasma oder aus einem Substrat.

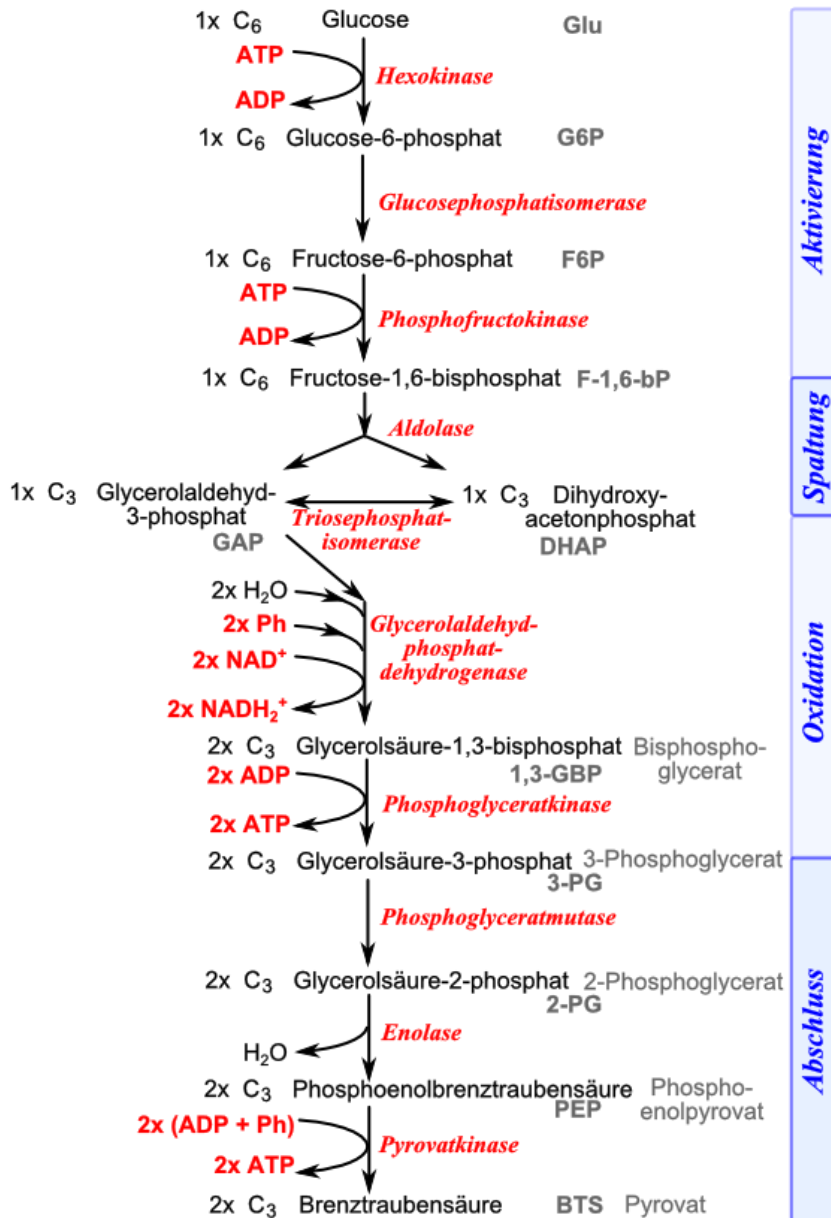


Sachlich reicht es also, sich zu merken, wo ATP gebildet oder verbraucht wird.

Genau so gehen wir bei den Reduktions-Äquivalenten (dem Enzym-gebundenen Wasserstoff) vor. Auch hier interessiert uns die Energie-reiche Version.

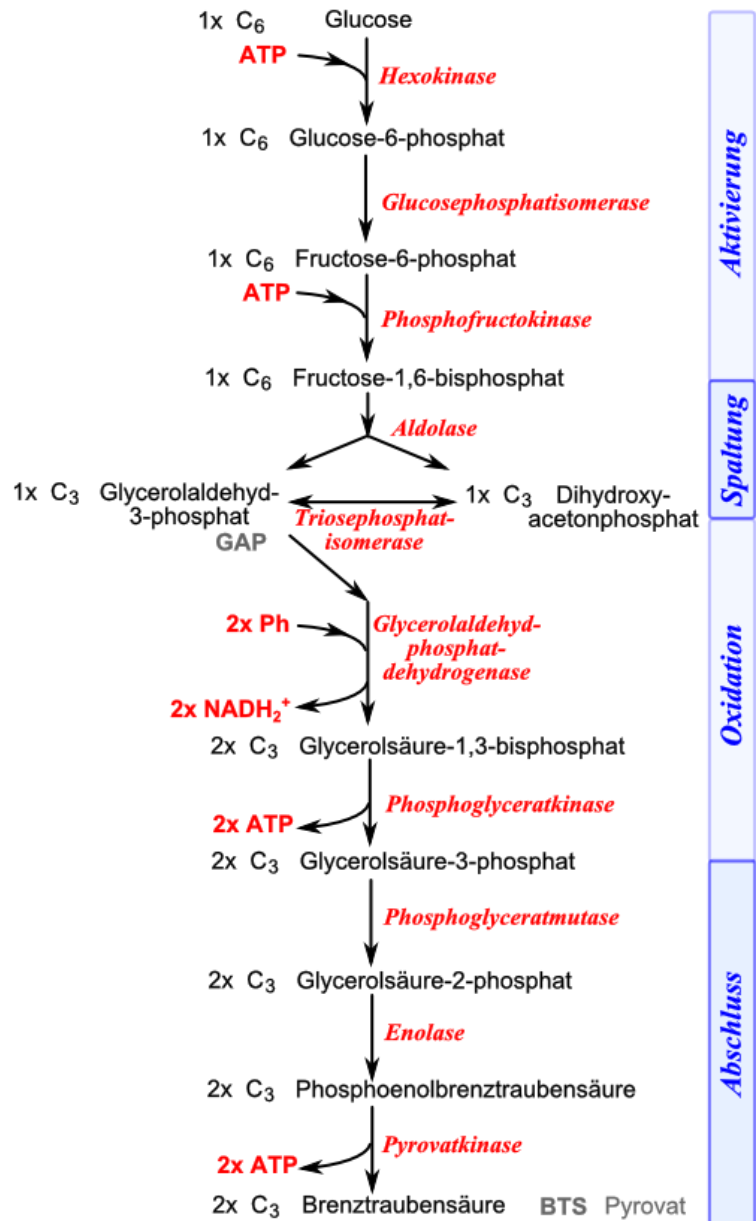


## Glycolyse



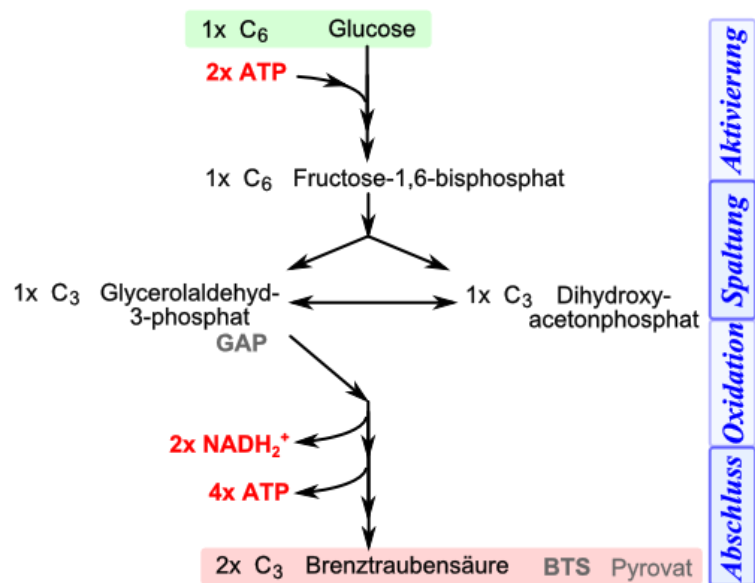
Dieses Schema wirkt schon deutlich aufgeräumter. Je nach Besprechungs-Tiefe kann man ev. auch noch auf die Enzyme verzichten.

## Glycolyse



Ein soweit vereinfachtes Schema könnte z.B. für Kurse mit grundlegendem Niveau genutzt werden. Zusätzlich wurden Ausgangsstoffe und Produkte des Metabolismus gekennzeichnet. Pfeile mit mehreren Spitzen stehen in den verkürzten Übersichten für mehrere aufeinanderfolgende Schritte.

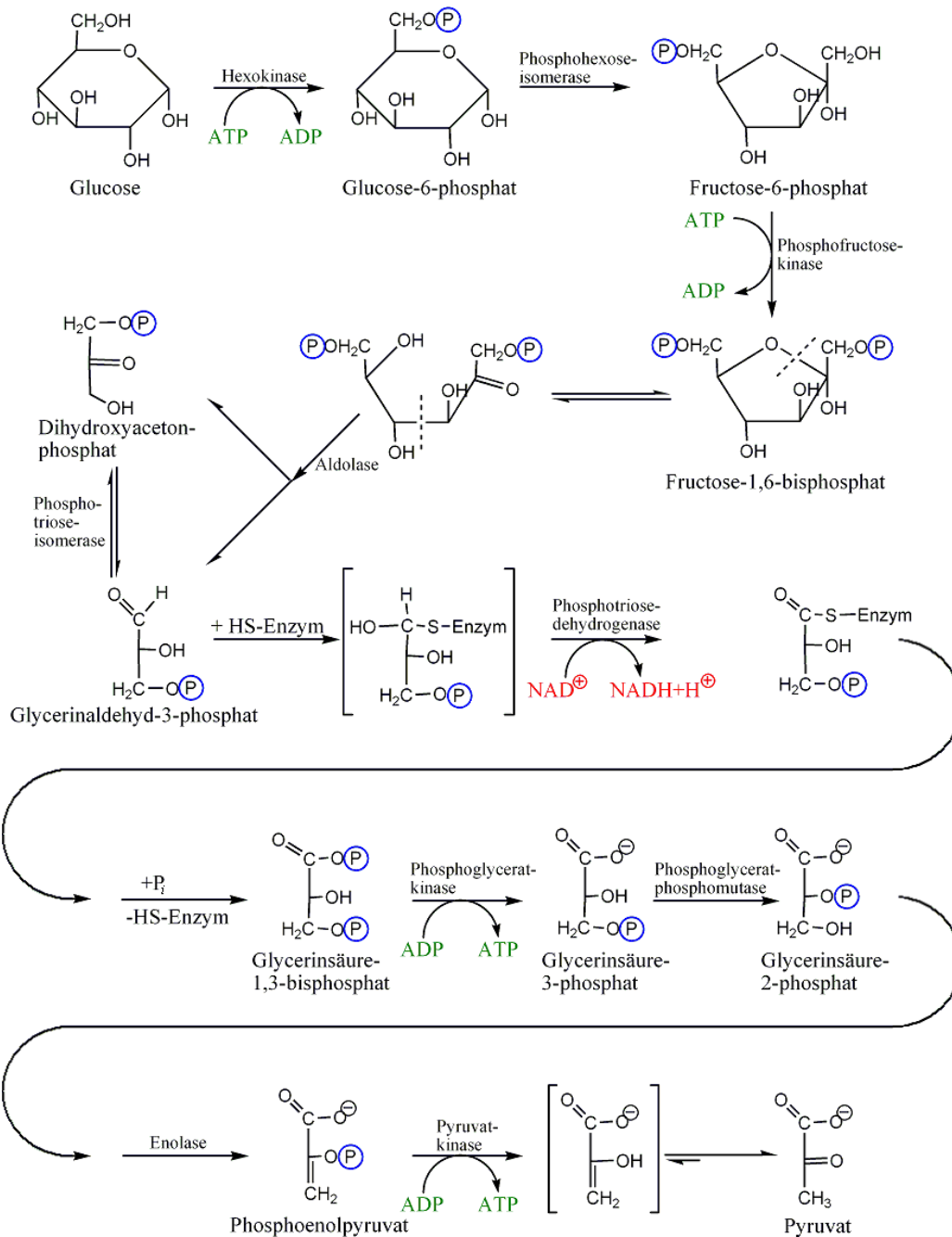
## Glycolyse





**Aufgaben (Fortsetzung):**

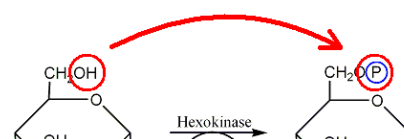
**4. Erläutern Sie anhand des nachfolgenden Schemas die ablaufenden Prozesse der Glycolyse!**



Q: de.wikipedia.org (Morglin)

**5. Markieren Sie die Reaktionsorte (durch Einkreisung und / oder Pfeile)! (siehe Beispiel rechts)**

**6. Charakterisieren Sie die jeweils ablaufenden Reaktionen hinsichtlich eines Reaktionstyps!**





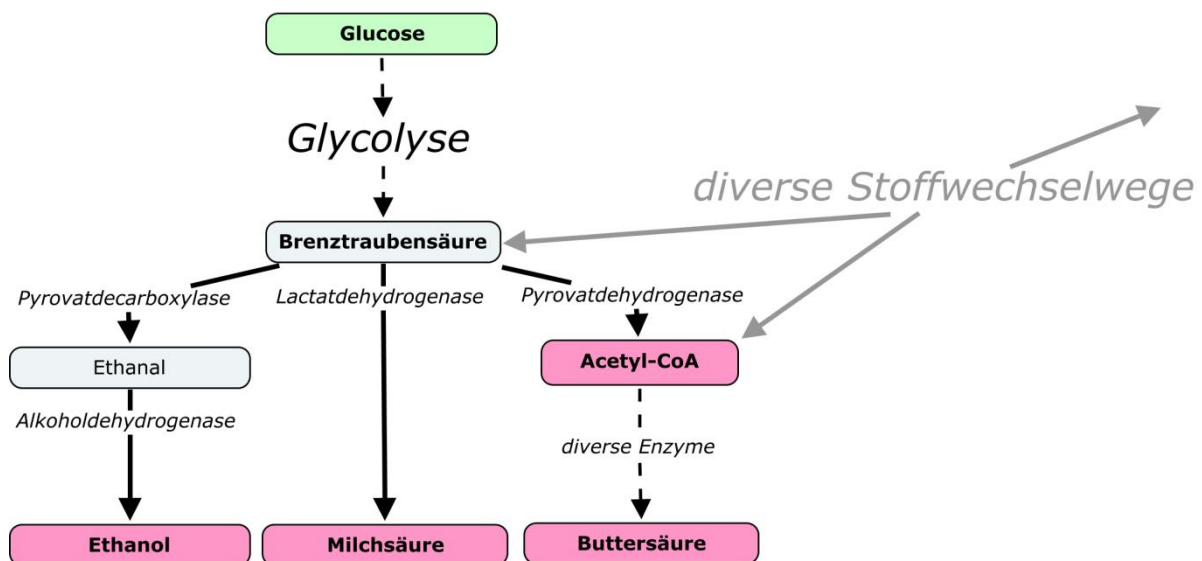
### 5.1.1.2. Nach der Glycolyse ablaufende anaerobe Vorgänge

Die Brenztraubensäure aus der Glycolyse muss möglichst schnell in nachfolgenden Prozessen weiterverwendet werden, damit der Stoffwechsel nicht stehen bzw. in den Gleichgewichten hängen bleibt. Auch zum Zweck der Entgiftung muß die Brenztraubensäure (BTS) schnellst möglich umgesetzt werden.

Diese als Gärungen bezeichneten Vorgänge bilden die unterschiedlichsten – möglichst ungiftigen und ungefährlichen – Stoffe. Der Begriff Gärung geht auf Louis PASTEUR (1822 – 1895) zurück. Gärungen entsorgen sozusagen das BTS. Niedrige Hefepilze und viele Bakterien bilden Alkohol (Ethanol) als Abprodukt. Der Vorgang wird entsprechend diesem Endprodukt alkoholische Gärung genannt. Andere bekannte Gärungen sind die Milchsäure- und die Buttersäure-Gärung. Die Benennung erfolgt hier ebenfalls nach dem Endprodukt.

Die Milchsäure-Gärung wird von vielen höheren Organismen bei Sauerstoffmangel als Reserveweg genutzt. Buttersäure-Gärung finden wir bei diversen Bakterien. Diese sind z.T. noch zu weiteren Abbau-Leistungen in der Lage.

In den Zellen müssen aber nicht alle Zwischenprodukte gleich entsorgt werden. So mancher Stoff ist dann wieder Ausgangsstoff für andere Stoffwechselwege (Metabolismen). Damit steht den Zellen noch ein alternativer und vor produktiver Weg zur Verfügung. Besonders BTS (Pyrovat) und AcetylCoA (aktivierte Essigsäure) sind zwei zentrale Stoffe in vielen anderen Biosynthesen.



### 5.1.1.2.1. alkoholischen Gärung

In den Zellen der niederen Pilze (Hefen) und vieler Bakterien wird die Brenztraubensäure in zwei Schritten zu Ethanol (Alkohol, Äthanol, C<sub>2</sub>H<sub>5</sub>OH, Et-OH, Et-ol) abgebaut.

Zuerst wird an der Pyruvat-Decarboxylase Kohlendioxid (CO<sub>2</sub>) abgespalten. Der Vorgang wird auch Decarboxylierung (CO<sub>2</sub>-Abspaltung) genannt.

Das CO<sub>2</sub> wird als freies Gas an die Umgebung abgegeben. In flüssigen Medien wird dies als Gasbildung sichtbar.

Zwischenzeitliches Produkt ist Ethanal (Acetaldehyd, Äthanal, CH<sub>3</sub>-CHO).

Das Ethanal ist noch stärker zellgiftig als Brenztraubensäure und muss deshalb sofort weiter verarbeitet werden. Mittels enzymgebundenen Wasserstoff (NADH<sub>2</sub><sup>+</sup>) wird es an der Alkoholdehydrogenase zu Ethanol reduziert. Ethanol ist für Zellen weniger gefährlich.

Mit der Umwandlung des NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> in die oxidierte Form (NAD<sup>+</sup>) steht nun auch wieder ein Wasserstoff-Akzeptor zur Verfügung. Dieser wird z.B. in der Glykolyse bei der Triose-Oxidation benötigt. Würde die Regeneration des NAD<sup>+</sup> in den nachlaufenden Vorgängen nicht erfolgen, dann wäre ein Mangel in der Glykolyse irgendwann Prozess-stoppend.

Das gebildete Ethanol wird an das Umgebungsmedium abgegeben. In geschlossenen Räumen (z.B. Gärgefäßen) steigt die Konzentration letztendlich auf einen Wert, den auch die Erzeuger (Wein- oder Bier-Hefen) nicht mehr tolerieren können. Sie vergiften sich selbst. Bei einfachen Hefen liegt der maximale Ethanol-Gehalt bei ungefähr 10 bis 12 %. Besonders gezüchtete Dessertweinhaefen bringen es auf 16 % (selten 18 %) Ethanol.

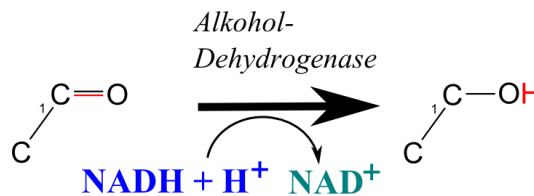
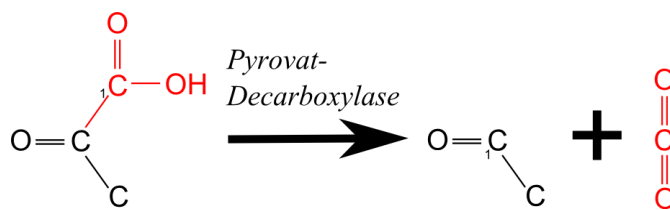
Neben der Getränke-Herstellung wird die alkoholische Gärung im Bäckereihandwerk zur Teigherstellung genutzt. Besonders das gebildete Kohlendioxid ist hier interessant.

Es lässt den Teig aufgehen. Aber auch die geschmackliche "Verbesserung" durch die Spuren von Ethanol sind nicht zu verachten.

Für den vollständigen Ablauf der alkoholischen Gärung sind Sauerstoff-freie Verhältnisse eine wichtige Voraussetzung. Gelangt Sauerstoff an die Mikroorganismen, dann gesellen sich leicht Essigsäure- oder Milchsäure-Bildner dazu (bzw. können sich dann entwickeln). Die Essigsäure-Bakterien "ernähren" sich vom gebildeten Ethanol und bilden daraus Essigsäure. Sie gewinnen ihre "Lebens"-Energie aus der Oxidation des Ethanols zu Ethansäure.

In der Wein-Produktion ist dies natürlich nicht erwünscht. Zum Einen verringert sich der Alkoholgehalt und zum Anderen würde das Produkt sehr sauer schmecken (Essig-Fehler des Weins).

Ausgehend von Glucose, werden bei der alkoholischen Gärung -218 kJ/mol frei (Δ<sub>R</sub>G). Für die Zelle sind das effektiv 2x -14 kJ/mol über die zwei gebildeten ATP-Einheiten.



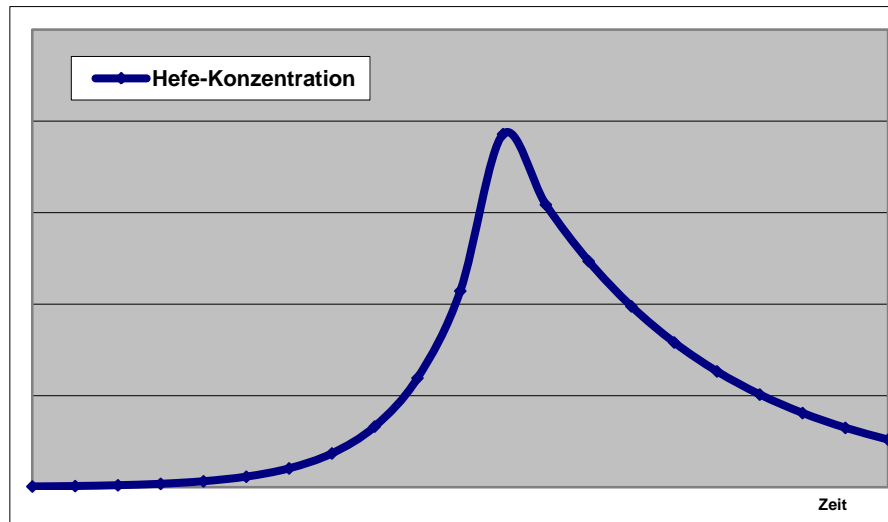
Kurzübersicht

### Aufgaben:

1. Erläutern Sie die wesentlichen Stoffwechselfvorgänge bei der Vergärung von Glucose anhand der Stoffwechselübersicht 1 (Dissimilation)!
2. Stellen Sie die chemische Summengleichung für den gesamten Vorgang auf! ( $\Delta_{RG} = -218 \text{ kJ/mol}$ )

### für die gehobene Anspruchsebene:

3. Interpretieren Sie das Diagramm!
4. Skizzieren Sie den Verlauf der Konzentrationen von Glucose und Ethanol mit in das Diagramm ein!  
(Verwenden Sie für



Ethanol und Glucose die gleiche Skalierung für die y-Achse (Ordinate)!

### Pflicht-Aufgaben / Pflicht-Experiment:

1. Informieren Sie sich über das Ansetzen eines Gärballons (Hausweinherstellung)!
2. Setzen Sie einen Gärballon mit (gekauftem) Fruchtsaft, besser aber mit leicht abgeschlagenen Früchten (Weintraube, Pflaumen, Kirschen, Pfirsiche, Nektarinen, Bananen, ...) oder gesammelten Wildfrüchten an! Es darf mit etwas Haushaltszucker nachgesüßt werden!

### weitere Aufgaben (für den experimentellen Geist):

3. Notieren Sie alle zwei oder drei Tage die Anzahl gebildeter Blasen im Gärröhrchen! Stellen Sie die Daten graphisch dar und interpretieren Sie das Diagramm!
4. Prüfen Sie das entstehende Gas! Worum handelt es sich?
5. Probieren Sie das Produkt! Aber "Nur ein wüziges Schlückchen!"! (Ev. vorher "Die Feuerzangenbowle" von Heinrich SPOERL und Hans REIMANN lesen oder als Film mit Heinz RÜHMANN ansehen! Die Probe ist natürlich nicht verpflichtend! Schwangere, Alkoholiker, Anti-Alkoholiker, streng gläubige Menschen usw. usf. sind vom Test befreit!)

---

### 5.1.1.2.1.1. Experimente zur alkoholischen Gärung

***Grundlagen / Prinzipien:***

***Materialien / Geräte:***

***Durchführung / Ablauf:***

-

***Zusatzuntersuchung:***

-

***Hinweise:***

-

*Messgeräte für die einfache Alkohol-Gehalts-Bestimmung*  
*Aneometer*

*Spektroskop*

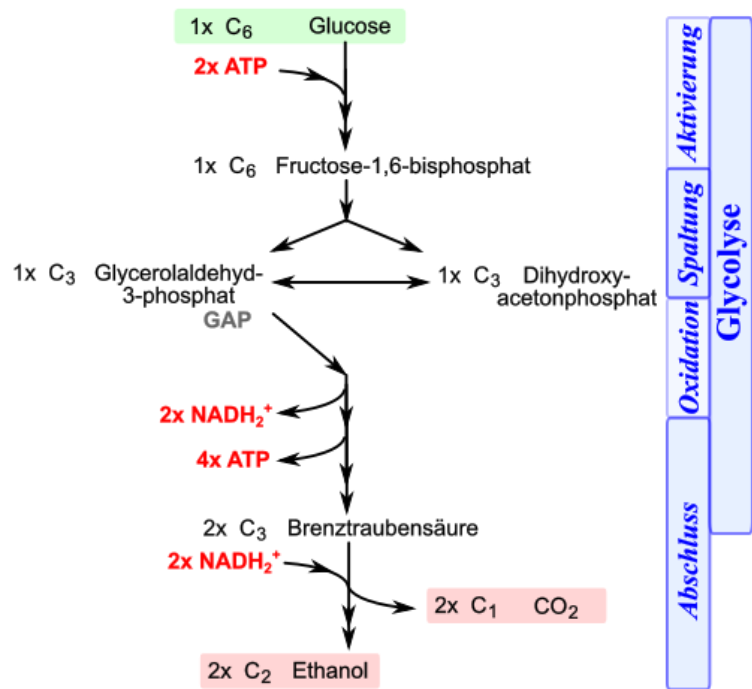
*erklären °Oe (Grad OECHSLE)*  
*polarisiertes Licht*

## alkoholische Gärung – Gesamtüberblick

In verschiedenen Büchern wird die alkoholische Gärung als ein Metabolismus ausgehend von der Glucose betrachtet.

In der hier vereinbarten Reduktion auf die wesentlichen Vorgänge ergibt sich dann nebenstehendes Schema.

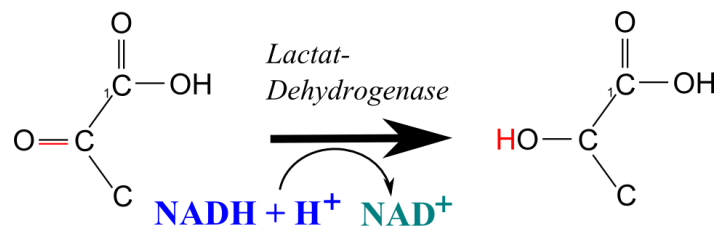
### alkoholische Gärung (inkl. Glycolyse)



### 5.1.1.2.2. Milchsäure-Gärung

Zu dieser Gärungsart sind viele Bakterien und auch die Zellen höherer Organismen fähig. Die Milchsäure-Gärung erzeugt als Endprodukt die namensgebende Milchsäure. Da die Milchsäure – wie fast alle Stoffe – im Cytoplasma gelöst ist, wird häufig nur der Säure-Rest zur Benennung verwendet – das Lactat. In der reinen Biochemie hantiert man traditionell mehr mit den Säure-Resten und den Abkürzungen (Lac).

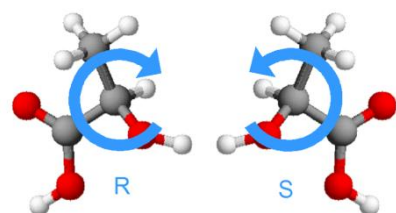
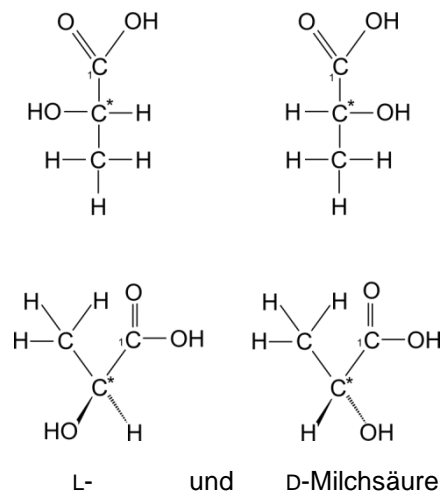
Organismen, die diesen Vorgang durchführen wollen, müssen über das Enzym Lactatdehydrogenase verfügen. An ihr wird unter Verwendung von enzymgebundenen Wasserstoff ( $\text{NADH}_2^+$ ) Brenztraubensäure in einem Schritt zu Milchsäure reduziert.



Die Milchsäure-Gärung ist ein weiterer bzw. alternativer Vorgang zur Regenerierung des wasserstoffbindenden Enzyms ( $\text{NAD}^+$ ).

Fände die Regenerierung nicht statt, dann würde über kurz oder lang die Glycolyse wegen  $\text{NAD}^+$ -Mangels stecken bleiben.

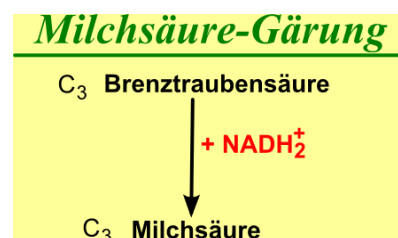
In der Natur gibt es zwei verschiedene Milchsäure-Moleküle. Dies liegt an einem asymmetrischen in der Mitte der Kohlenstoff-Kette. Man unterscheidet die sogenannte L-Milchsäure, bei der die OH-Gruppe (in der FISCHER-Projektion) links (lat.: laevis) steht, von der D-Milchsäure. Bei der D-Milchsäure finden wir die Hydroxyl-Gruppe rechts (lat.: dexter). Es handelt sich hierbei um einen Fall der optischen Isomerie. Beide Moleküle beeinflussen polarisiertes Licht unterschiedlich. Die L-Milchsäure dreht das polarisierte Licht schwach nach rechts – die D-Milchsäure nach links. Die verschiedenen Drehrichtungen werden mit (+) für rechtsdrehend (in den Uhrzeigersinn) und (-) für links (gegen den Uhrzeigersinn) angegeben.



Q: commons.wikimedia.org (Paginazero)

Die meisten tierischen Zellen stellen L-(+)-Milchsäure her. Diese ist optisch rechtsdrehend (+). In manchen chemischen Schriftwerken findet sich auch die synonyme Bezeichnung s-Milchsäure. In Produkten von Mikroorganismen finden wir zumeist Racemate (Mischungen optischer Isomere) aus L-(+)- und D-(-)-Milchsäure, da meist verschiedene Organismen-Arten bei der Herstellung mitwirken. Die D-(-)-Milchsäure hat das Synonym R-Milchsäure. Reine Sorten der optisch aktiven Moleküle werden Enantiomer genannt. D-(R)-(-)-Milchsäure und L-(S)-(+)-Milchsäure sind also Enantiomere der Milchsäure.

Die Milchsäure-Gärung wird von uns Menschen sehr intensiv zur Konservierung von Lebensmitteln genutzt. Käse, Quark, Sauerkraut sind nur einige ausgewählte Beispiele. In der Landwirtschaft nutzt man sie zur Herstellung der charakteristisch riechenden Silage – zumeist aus Mais-Grünschnitt.



Kurzübersicht



Wir Menschen können die "körpereigene" L-Milchsäure besser verdauen.

---

Beim Menschen wird bei Muskelaktivitäten die notwendige Energie zuerst durch Milchsäure-Gärung erzeugt. Es fehlt zuerst noch der Sauerstoff in ausreichender Menge, um die übliche Endoxidation durchzuführen. Wenn die Sauerstoff-Versorgung dann steht, wird die Energie durch (→) Zellatmung gewonnen. Bei sehr starker Belastung oder unzureichender Sauerstoffversorgung, wird dann wieder teilweise auf Milchsäuregärung übergegangen. Mittels Lactat-Test wird die Leistungsfähigkeit von Sportlern getestet (Wann endet die primäre Milchsäure-Gärung? Wann setzt die (sekundäre) Milchsäure-Gärung (wieder) ein?).

Entgegen der langläufigen Meinung hat der Muskelkater nichts mit der übermäßigen Milchsäure-Produktion zu tun. Für ihn sind meist Mikro-Risse der Muskelfasern verantwortlich (Überlastung der Muskelfasern). Die Risse und verschiedene Abbauprodukte (aus der Zerlegung der kaputten Muskelfasern) verursachen Reizungen der Nervenenden in der Muskelatur. Durch nicht so belastende Bewegungen der Muskeln können die Risse am Besten repariert (ab- und wieder aufgebaut) werden. Der Muskelkater verschwindet.

### **Aufgaben:**

- 1. Vergleichen Sie die Milchsäure-Gärung mit der alkoholischen!***
- 2. Stellen Sie für die Milchsäure-Gärung eine vollständige chemische Gleichung auf! Verwenden Sie für die Stoffe die vollständigen Strukturformeln!***
- 3. PASTEURisieren Sie Frisch-Milch! Nach der Abkühlung auf rund 30 °C geben Sie 2 bis 3 Teelöffel frischen Joghurt (! nicht wärmebehandelt) dazu! Lassen Sie das Ganze bei rund 30 °C ein bis zwei Tage stehen! Es darf probiert werden! Werten Sie den Versuch aus!***
- 4. Lassen Sie Frisch-Milch in einer Schale zwei bis drei Tage offen bei Zimmertemperatur stehen! Es darf probiert werden! Werten Sie den Versuch aus!***

### **für die gehobene Anspruchsebene:**

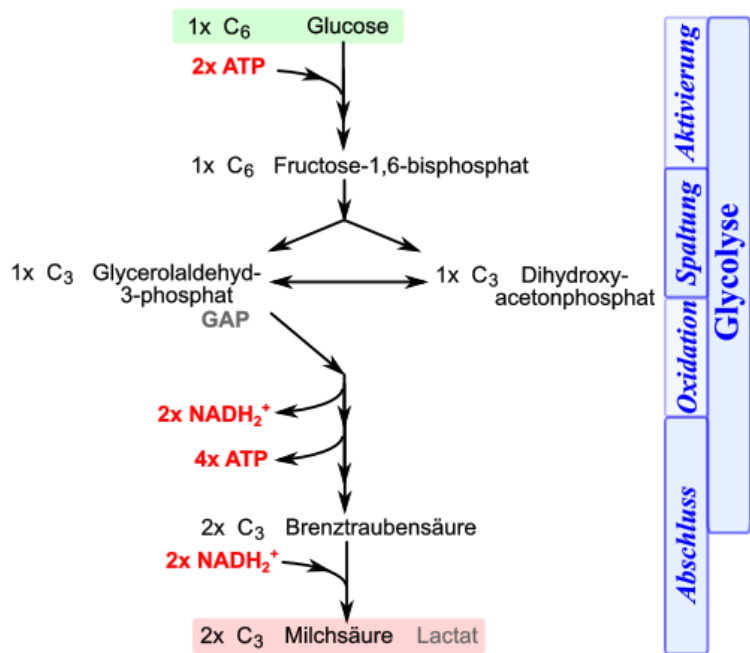
- 5. Welche Konsequenzen würden sich ergeben, wenn in unseren Muskeln die Milchsäure-Gärung durch die alkoholische ersetzt wäre?***

## Milchsäure-Gärung – Gesamtüberblick

In verschiedenen Büchern wird die Milchsäure-Gärung als ein Metabolismus ausgehend von der Glucose betrachtet.

In der hier vereinbarten Reduktion auf die wesentlichen Vorgänge ergibt sich dann nebenstehendes Schema.

### Milchsäure-Gärung (inkl. Glycolyse)





### 5.1.1.2.2.1. Milchsäure-Gärung bei Milchsäure-Bakterien

Milchsäure-Bakterien gehören zu den GRAM-positiven, anaeroben – aber aerotoleranten (Sauerstoff-toleranten) – Bakterien. Man unterscheidet die Familie (*f*) *Lactobacillaceae* und *Streptococcaceae*.

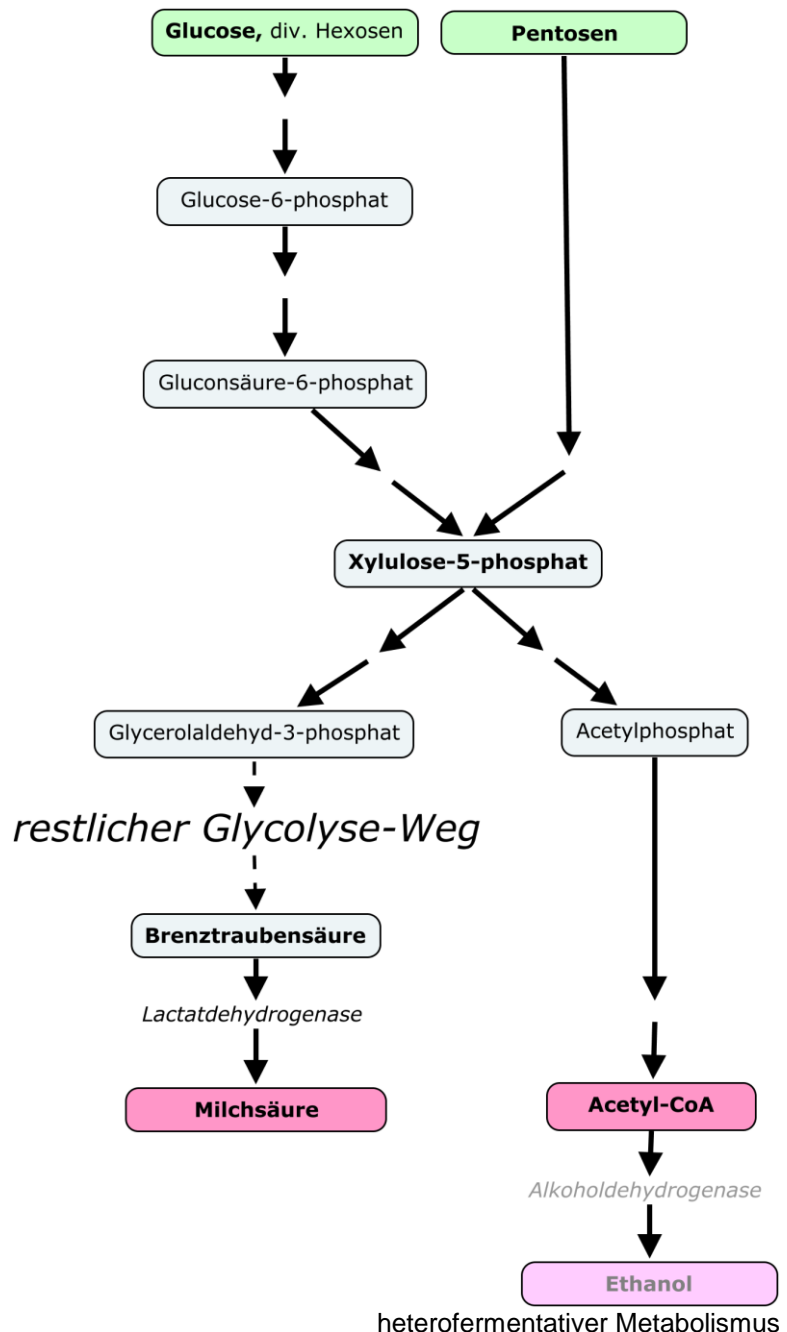
Sie kommen – außer in der Milch und verschiedenen Milch-Produkten – auch sonst weit verbreitet in der Natur vor. Einige sind Krankheitserreger, die meisten sind aber eher unbedenklich. Im menschlichen Verdauungskanal unterstützen sie die Verdauung der Nahrung. Da sie selbst ebenfalls verdaut werden, sind die von ihnen gebildeten Stoffe sehr bedeutsam für eine gesunde Ernährung. Wir finden sie z.B. auch im Vaginal-Schleim, wo sie die Bildung eines keim-tötenden (leicht säuerlichen) Klima's mit verantwortlich sind.

Es gibt Bakterien-Stämme, die nur linksdrehende (z.B.: Gattung (*G*) *Leuconostoc*) oder nur rechtsdrehende Milchsäure (z.B.: (*G*) *Streptococcus*) produzieren. Einige bilden auch Gemische aus beiden (z.B.: (*G*) *Lactobacillus* und *Pediococcus*).

Einigen Milchsäure-Bakterien fehlt das Enzym Aldolase, welches für die Spaltung der C<sub>6</sub>-Verbindung in zwei C<sub>3</sub>-Körper verantwortlich ist. Wir finden dann keine klassische Glycolyse vor, sondern einen anderen Metabolismus, der sowohl Hexosen – als auch Pentosen – in Milchsäure (Lactat) und Essigsäure (Acetat) bzw. Ethanol (Alkohol) umwandelt.

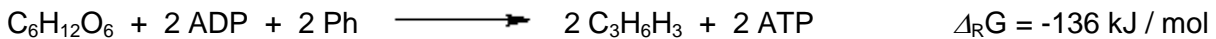
Wir sprechen hier von der heterofermentativen Milchsäure-Gärung (6-Phosphogluconat-Weg).

In den menschlichen roten Blutkörperchen (Erythrozyten) ist der Phosphogluconat-Weg der einzige verfügbare Stoffwechselweg zur Erzeugung von Reduktions-Äquivalenten (NADPH). Erythrozyten besitzen keinen Zellkern und keine Mitochondrien, so dass sie nicht über den Citrat-Cyclus und die Atmungskette verfügen (also keine Zellatmung möglich). Die meisten Körperzellen des Menschen können ebenfalls den Phosphogluconat-Weg beschreiten. In den menschlichen Muskelzellen fehlen aber die Enzyme dieses Metabolismus. Sie betreiben die übliche Milchsäure-Gärung.



Diejenigen Milchsäure-Bakterien, die den üblichen Stoffwechsel-Weg gehen, also über die Glycolyse letztendlich Milchsäure produzieren, nennen wir homofermentative Organismen (z.B.: (*G*) *Streptococcus*).

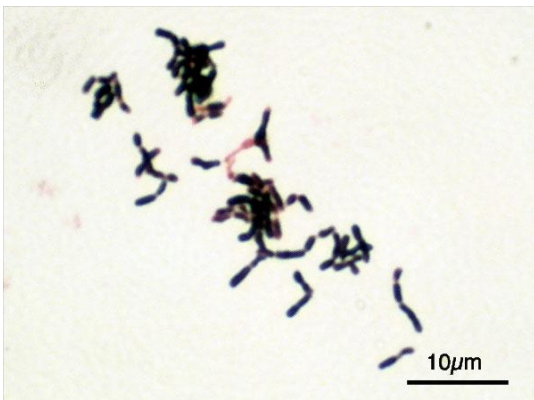
Nettogleichung für den monofermentativen "normalen" Milchsäure-Weg:



Milchsäure-Bakterien der Bifidus-Gruppe gehen noch andere Wege. Zwar werden auch Milchsäure und Acetat (AcetylCoA) als Produkte gebildet, der Metabolismus ist aber völlig anders.

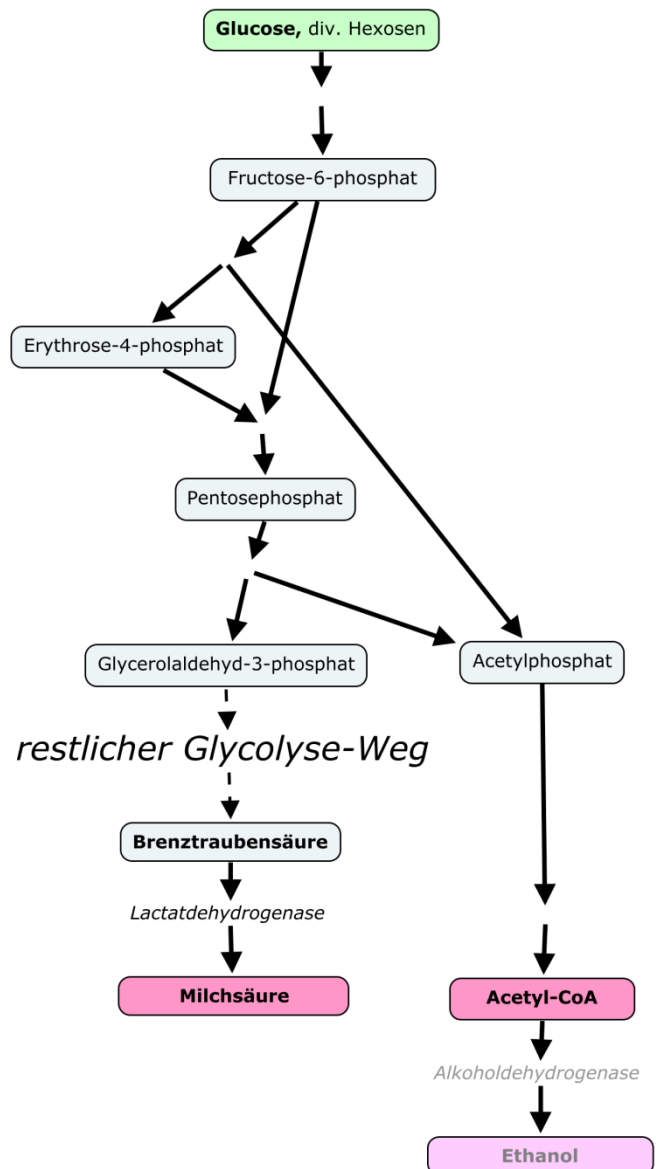
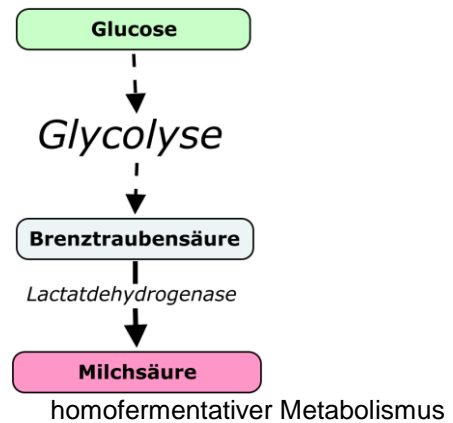
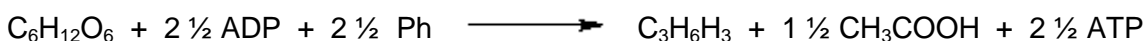
Die Produkte (Joghurt, Käse, Quark, ...) der verschiedenen Milchsäure-Bakterien unterscheiden sich also in der Art der Produkte und auch in deren Zusammensetzung (Mengen-Verhältnisse).

So schwankt der Milchsäure-Anteil zwischen 0,6% (bei (*s*) *Lactobacillus bulgaricus*) bis zu 60 bis 70% (bei (*s*) *Lactobacillus leveticus* und *L. acidophilus*). Spitzenreiter sind die monofermentativen Streptokokken mit an die 99%.



Bifidobacterium adolescentis (GRAM-gefärbt)  
Q: de.wikipedia.org (Y tambe)

Nettogleichung für den Bifidus-Weg:



---

## 5.1.1.2.2. Bedeutung der Milchsäure-Gärung in der Lebensmittel-Produktion

wichtige Bakterien-Stämme:

- (G ) *Streptococcus*, *Enterococcus*, *Lactococcus*, *Pediococcus* und *Lactobacillus* (homofermentativ: nur Milchsäure)
- (G ) *Leuconostoc* und einige Arten aus der Gattung *Lactobacillus* (z.B.: (A ) *Lactobacillus buchneri*) (heterofermentativ: Essigsäure und Milchsäure)
- (A ) *Bifidobacterium bifidum* (Bifidobakterien-Gärung: 2x Essigsäure und Milchsäure)

Stämme mit unterschiedlichsten Milchsäure-Mengen und Temperaturbedingungen bekannt:

Milchsäure-Anteil von 0,6% (bei (s ) *Lactobacillus bulgaricus*) bis zu 60 bis 70% (bei (s ) *Lactobacillus leveticus* und *L. acidophilus*). Spitzenreiter sind die monofermentativen Streptokokken mit an die 99%. mesophile (Temperatur-Bereich von 30 bis 40 °C) bis thermophile (Temperatur-Bereich von 45 bis 85 °C) Bakterien bekannt je nach Stamm und Zuchtform, sowie noch anderen Produktionsbedingungen wird ausschließlich D- oder L-Milchsäure bzw. ein Gemisch aus beiden produziert

praktische Nutzung:

- Herstellung von gesäuerten Milch-Produkten (Joghurt, Quark, Buttermilch)
- Herstellung von Sauerkraut, Sauren Bohnen
- bei der Sauerteig-Herstellung → Brotbacken
- Herstellung von Brottrunk (flüssiges Produkt aus Sauerteig-Brot)
- Herstellung von Teewurst, Salami und anderen Rohwürsten
- Herstellung von Futtermitteln (Silage aus Mais-Pflanzen)
- Herstellung von Gimchi (koreanisches Sauergemüse, auch mit Meeresfrüchten)
- Herstellung von Tsukemono (japanisches eingelegtes Gemüse)
- 

konservierender Effekt der Milchsäure pH  $\approx$  4 (schwache Säure), nur wenige Bakterien usw. können bei so sauren Bedingungen noch überleben (vor allem pathogene menschliche Keime sind eher auf pH = 7 optimiert)

Umsetzung der Glucose (und anderen Kohlenhydrate), die dann als Lebensbedingungen für andere Mikroorganismen entfallen

indirekte Konservierung (es wurde "natürlich" kein Konservierungsmittel zugesetzt!)

optimale Produktions-Bedingungen

- mindestens 3 % vergärbare Zucker
- Anschneiden, Zerkleinern, Anwelken, Knicken oder Zetten (wenden und verteilen (heuen)) der Biomasse
- Sauerstoff-Abschluß
- Temperaturen 25 – 35 °C oder 45 – 50 °C
- pH zwischen 3,5 und 4,2

---

### 5.1.1.2.2.3. Experimente zur Milchsäure-Gärung

*Grundlagen / Prinzipien:*

*Materialien / Geräte:*

*Durchführung / Ablauf:*

-

*Zusatzuntersuchung:*

-

*Hinweise:*

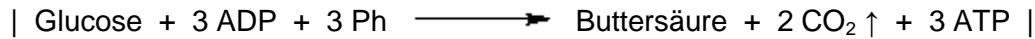
-

### 5.1.1.2.3. Buttersäure-Gärung

Die Buttersäure-Gärung macht sich durch einen stechenden Geruch bemerkbar. In ranziger Butter (durch Fett- und Fettsäure-Abbau) und im Schweiß ist Buttersäure eine wichtige geruchsbestimmende Komponente.

Bei der Buttersäure-Gärung wird die Brenztraubensäure (BTS, Pyruvat) zuerst zu Acetyl-CoA abgebaut (Dies wird bei der vollständigen Veratmung der Glucose → Zellatmung genauer besprochen. → Einleitung des Citrat-Cyclus). Danach wird aus zwei Einheiten Acetyl-CoA (enzymgebundene Essigsäure, C<sub>2</sub>-Körper) eine Einheit Buttersäure (Butansäure, C<sub>4</sub>-Körper) synthetisiert.

Neben Buttersäure werden von diesen Bakterien nebenbei auch noch Butanol, Ethanol, Aceton und Propanol produziert. Vor allem niedrige pH-Werte fördern diese Nebenproduktionen.



Der genaue Mechanismus der zusätzlichen ATP-Produktion ist noch nicht geklärt.

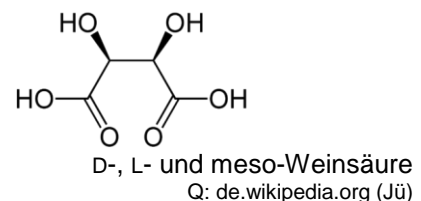
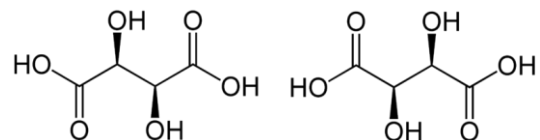
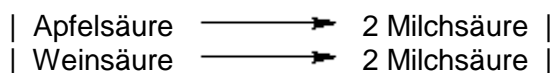
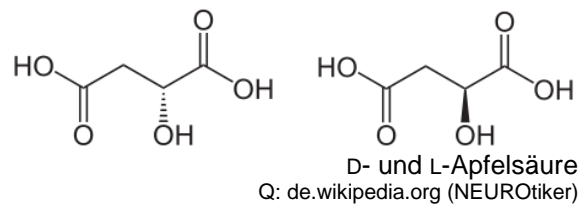
### 5.1.1.2.4. Propionsäure-Gärung

In der Käseherstellung (Hartkäse, Emmentaler) werden Bakterien eingesetzt, die neben Essigsäure auch Propionsäure (Verhältnis 1 : 2) produzieren. Ausgangsstoff für diesen Weg ist Milchsäure.



### 5.1.1.2.5. Milchsäure-Gärung aus Apfelsäure (malolaktische Gärung)

In der Weinherstellung spielt die malolaktische Gärung eine wichtige Rolle. Die zweifachen Säuren der Äpfel und des Weins werden durch spezielle Bakterien zu zwei Einheiten Milchsäure abgebaut. Diese ist wesentlich weniger sauer, weshalb man auch von biologischem Säureabbau spricht.



---

#### 5.1.1.2.6. Methan-Gärung

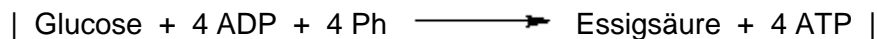
Einige Methan-bildende Bakterien bauen Essigsäure unter Decarboxylierung zu Methan ab.



#### 5.1.1.2.7. Homoacetat-Gärung

nicht zu verwechseln mit der Essigsäure (→ )

die Homoacetat-Gärung ist echte Gärung, da sie ohne Zusatz von Sauerstoff auskommt  
Bakterien, die diese Art der Gärung zur Energie-Gewinnung nutzen sind verschiedene Clostridien  
(z.B. *Clostridium acetivum*, *Clostridium thermoaceticum* und *Clostridium formicoaceticum*).



Einige können auch aus dem anorganischen Cohlendiooxid ...

<http://de.wikipedia.org/wiki/Homoacetatg%C3%A4rung>

#### 5.1.1.2.7. weitere Gärungen?

Bei den Gärungen wird auch häufig die Essigsäure-Gärung mit erwähnt. Diese ist keine echte Gärung, da bei ihr Sauerstoff gebraucht wird. Aus evolutionärer Sicht ist die Essigsäure-Gärung wohl ein Schritt in Richtung vollständiger Abbau der Kohlenhydrate.

Zur Essigsäure-Gärung sind besonders die Essigsäure-Bakterien fähig. Ethanol wird von ihnen zu noch energieärmerer Essigsäure oxidiert.

#### **Aufgaben:**

- 1. Stellen Sie die Formel-Gleichung für die Propionsäure-Gärung auf!**
- 2. Stellen Sie die Strukturformeln der organischen Stoffe aus der Propionsäure-Gärung auf!**
- 3. Ordnen Sie die Methan-Gärung mindestens zwei verschiedenartigen Reaktionstypen zu! Begründen Sie Auswahl!**
- 4. Vergleichen Sie vier selbstgewählte, verschiedene Gärungs-Arten miteinander!**

## 5.1.2. aerobe Dissimilation (Zellatmung)

Der mäßige Energiegewinn aus der Glykolyse reichte für den evolutionären Leistungshunger bald nicht mehr aus. Mehrzelligkeit, das Landleben und die Eigenbewegung (besonders der Tiere) verlangt viel mehr Energie. Dazu kam vor 2,3 Milliarden Jahren ein weiterer unangenehmer Effekt – durch die Erfindung von Chemo- und Photosynthese stieg der Sauerstoffanteil in der Atmosphäre. Die aufkommenden Pflanzen begannen die Umgebung zu vergiften. Einige bakterienähnliche Organismen entwickelten Enzymbestecke, die den Sauerstoff für die Verarbeitung von Nährstoffen (hauptsächlich Glucose) nutzen konnten. Interessanter Nebeneffekt war, dass durch den verfügbaren Sauerstoff die "Verbrennung" energetisch viel weiter geführt werden konnte. Die unscheinbaren Bakterien (Proteobakterien, (*O*) *Rickettsiales*) verfügten über viel mehr Energie. Deshalb waren sie wohl auch eine beliebte Nahrung für größere Mikroorganismen (Makrophagen, Fresszelle; was anderes als Einzeller gab es damals noch nicht!). Bei mindestens einem Organismus scheint es mit der Verdauung der Sauerstoffnutzer nicht richtig geklappt zu haben. Die Sauerstoff-fressenden Mikroorganismen verblieben in der Fresszelle und es entwickelte sich eine höchst effektive Symbiose. Die großen – wahrscheinlich auch gut beweglichen - Makrophagen sorgten durch "Fressen" und "Verdauen" weiterer Bakterien für genug organisches Material. Die bereitgestellten Nahrungs-Bausteine (z.B. Glucose, BTS) wurden dann von den kleinen Sauerstoffnutzern sehr effektiv in Energie (ATP) umgewandelt. Im direkten Stoffaustausch stellten die Sauerstoffnutzer diese ATP-Moleküle den Makrophagen – ihren Wirten – zu rVerfügung.

Diese Organismen-Ehe (Symbiose) ist bis heute äußerst erfolgreich. Die kleinen Sauerstoffnutzer kennen wir heute als Mitochondrien und die großen Fresszellen haben sich zu den großen Organismengruppen der Eukaryonten (Pflanzen, Tiere, Pilze) weiterentwickelt. Ausführlich wird diese Entwicklung mit der Endosymbionten-Theorie (→ serielle Endosymbionten-Theorie, SET) dargestellt.

Die eukarotischen Zellen und auch die Mitochondrien bereiten die Glucose über den Weg der Glykolyse vor. Nur wird jetzt das Pyrovat nicht über die Gärungen entsorgt, sondern in den Zitrat-Zyklus eingeschleust. Dieser stellt sozusagen die stoffliche Entsorgung (Entgiftung; genau wie bei den Gärungen) sicher.

Der Zitrat-Zyklus baut das Pyrovat vollständig zu Cohlendioxid ab. Die dabei freiwerdende Energie ist weitgehend stofflich gebunden und wird anschließend in der Atmungskette praktisch (zell-)nutzbar gemacht.

Den gesamten Vorgang nennen die Biochemiker biologische Oxidation. Sie setzt sich aus Substratoxidation und Endoxidation zusammen. Die Endoxidation wird in der Atmungskette realisiert. Die Substratoxidation umfasst die Vorgänge Glykolyse und Zitrat-Zyklus.

<b>Zellatmung (biologische Oxidation)</b>		
<b>Glykolyse</b>	<b>Zitrat-Zyklus</b>	<b>Atmungskette</b>
Glucose → → Pyrovat (BTS)	→ CO <sub>2</sub>	(Hauptenergiegewinnung)
<b>Substratoxidation</b>		<b>Endoxidation</b>

Wie groß der Energie- und Stoff-Umsatz bei einem Erwachsenen ist, kann man vielleicht ermes- sen, wenn man weiss, dass an einem Tag 40 kg ATP umgesetzt werden. Praktisch sind nur weni- ge Gramm wirklich vorhanden, die aber ständig verbraucht und wieder regeneriert werden.

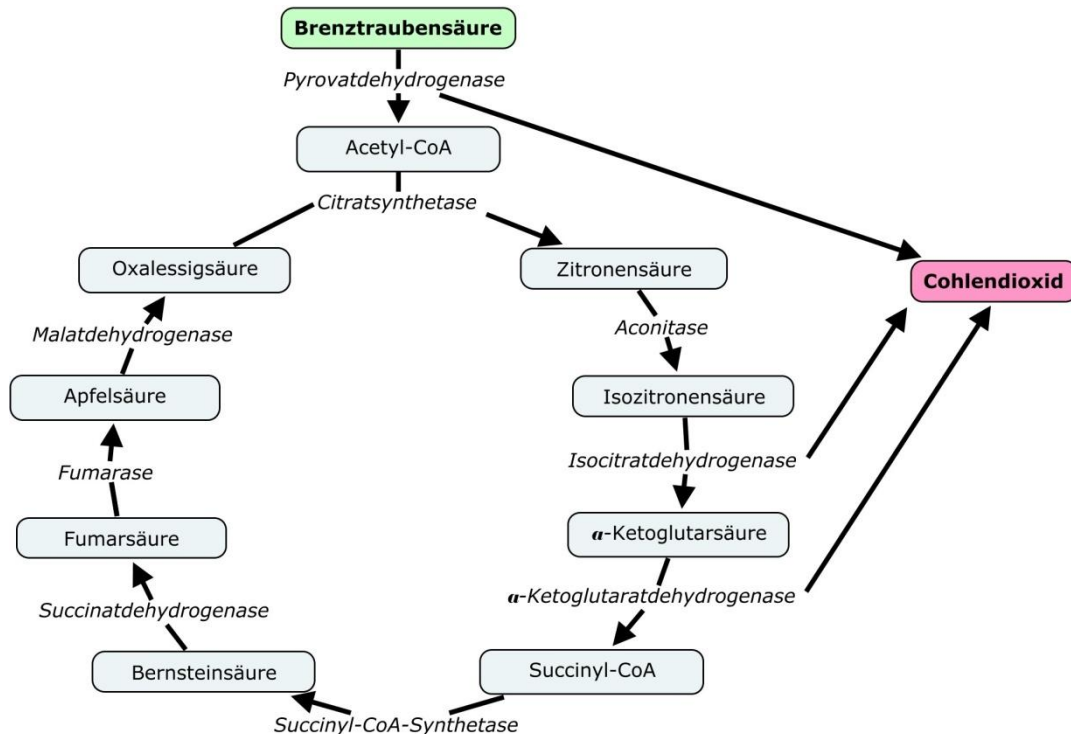
Auch die nachfolgenden Zahlen sind beeindruckend. So bräuchte eine Bakterienzelle 20 bis 60 Mrd. Moleküle ATP, um alle eigenen Bio-Moleküle einmal herzustellen. Menschliche Zellen sind ungefähr 1000x größer, was eben auch bedeutet, dass entsprechend mehr ATP gebraucht wird (20 – 60 Bill. (10<sup>12</sup>) Moleküle).

### 5.1.2.1. Zitrat-Zyklus

Der Zitrat-Zyklus (Citrat-Cyclus, Zitronensäure-Zyklus, KREBS-Zyklus; engl.: citrat cycle) ist ein sehr effektiver Weg zum Abbau des Pyrovats. Der letztendliche Energiegewinn ist gut 15x größer, als nur durch die Glycolyse.

Endprodukt des stofflichen Abbaus ist das Cohlendioxid – ein energiearmes, anorganisches Molekül.

Das Übersichtsschema berücksichtigt nur den Stoffweg mit den zugehörigen Enzymen. Nebenprodukte (wie z.B. Wasser) und energiehaltige Moleküle (ATP usw.) werden erst einmal nicht in die Übersicht einbezogen.



Den Zitrat-Zyklus kann man in vier Abschnitte einteilen:

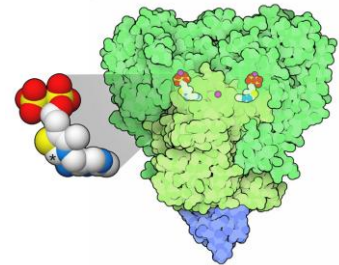
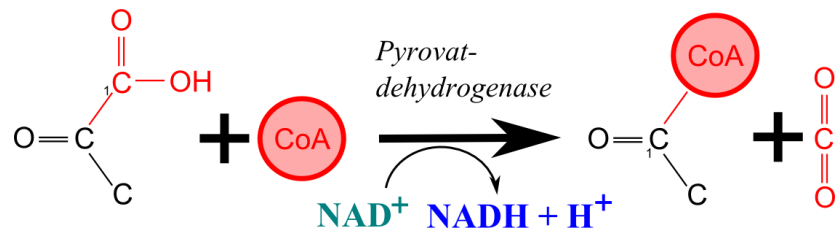
1. Vorbereitungsreaktionen
2. Eintritt in den Zyklus
3. Oxidation und Decarboxylierung (Energiegewinn und Abbau)
4. Regeneration des Akzeptor (Schließen des Zyklus)



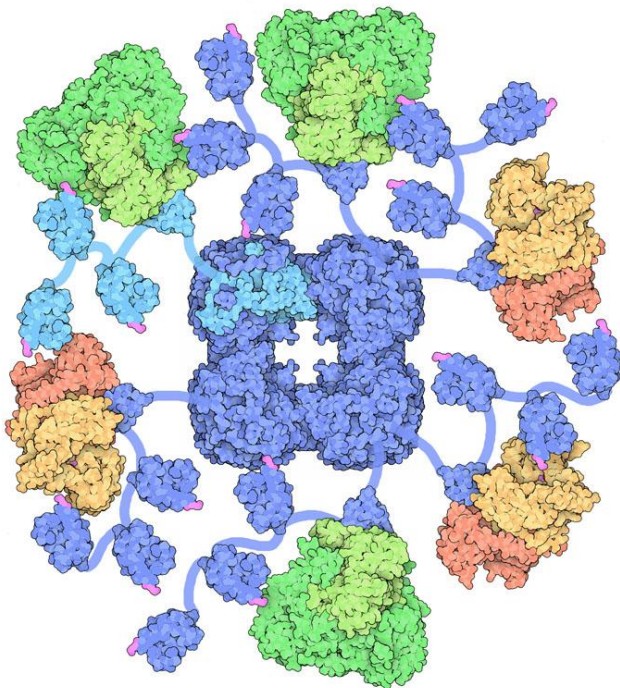
## Vorbereitungsreaktionen

Das Pyrovat (BTS) wird zuerst von der Pyrovatdehydrogenase unter Verbrauch von Coenzym A (CoA) decarboxyliert. Dies bedeutet, es wird Kohlendioxid abgespalten. Aus dem C<sub>3</sub>-Körper wird so ein C<sub>2</sub>-Körper.

Der freiwerdende Wasserstoff wird am Coenzym NAD<sup>+</sup> gebunden. Das gebildete Acetyl-CoA (aktivierte Essigsäure) ist auch Ausgangs- und Endprodukt sehr vieler anderer Metabolismen (Biosynthesen). Über diesen Stoff gibt es für die Zelle auch viele Möglichkeiten, Ersatzwege und Alternativen zu gehen oder Defizite auszugleichen.



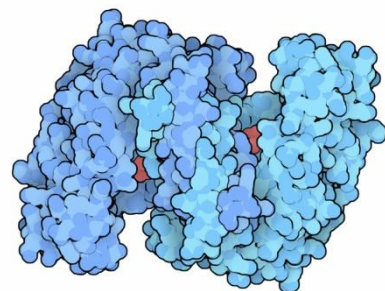
Pyruvatdehydrogenase  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)



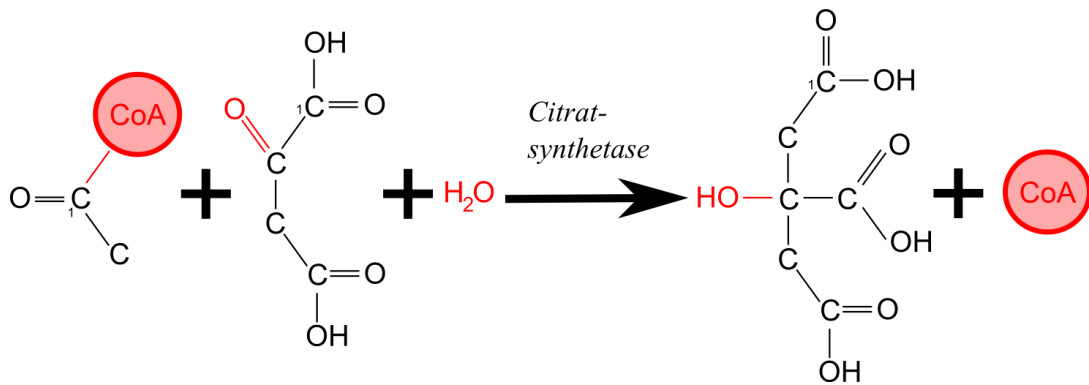
Pyruvatdehydrogenase-Enzymkomplex  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

## Eintritt in den Zyklus

Im Zitrat-Zyklus wird das Acetyl-CoA an die Oxalessigsäure (Oxalacetat, C<sub>4</sub>-Körper) gebunden. Die Oxalessigsäure ist der Akzeptor (Stoffaufnehmer) im Zitratzyklus. In der ablaufenden Reaktion wird Zitronensäure (Citrat) gebildet.



Citratsynthetase  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

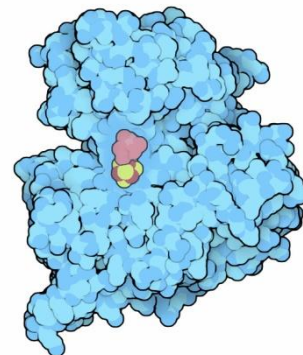
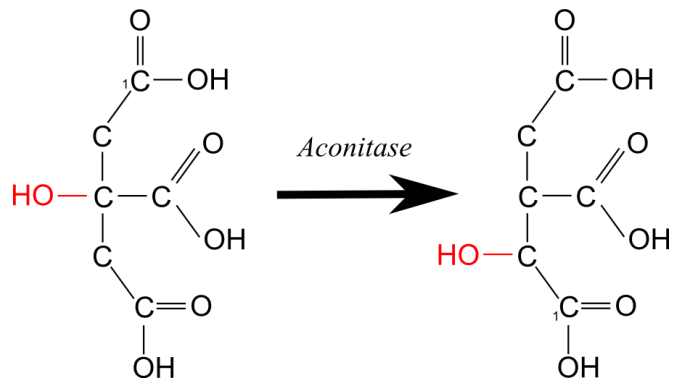


Diese besteht aus sechs C-Atomen (C<sub>6</sub>-Körper). Die Zitronensäure – als erste fassbare Substanz im Zyklus – gab dem Metabolismus auch seinen Namen. In der Literatur findet man den Prozess seltener unter dem Namen seines Aufklärers Hans Adolf KREBS (1900 – 1981). KREBS beschrieb die wesentlichen Züge dieses biochemischen Vorgangs 1937. Im Jahr 1953 erhielt er dafür den NOBEL-Preis für Medizin.

Der Eintritt in den Zyklus (weil der Metabolismus ja letztendlich wieder zu Oxalessigsäure führt) wird von der Citratsynthetase (CS) katalysiert.

In einer Umlagerungsreaktion (Isomerisierung) wird aus Zitronensäure die Isozitronensäure (Isocitrat, 2-cis-Aconitat). Diese Aufgabe übernimmt das Enzym Aconitase.

Die Isozitronensäure (C<sub>6</sub>-Körper) wird nun weiter schrittweise decarboxyliert und reduziert.



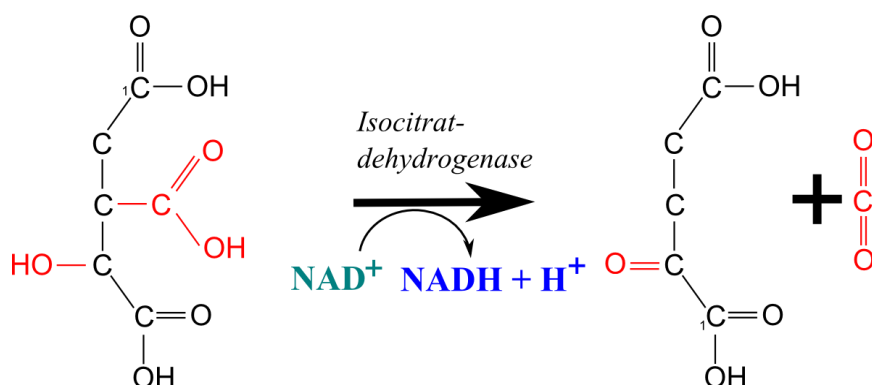
Aconitase  
Q: www.rcsb.org

### Oxidation und Decarboxylierung (Energiegewinn und Abbau)

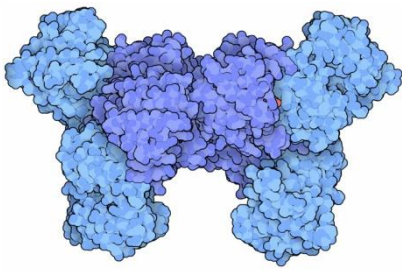
An der Isocitratdehydrogenase kommt es nun zu einer weiteren Decarboxylierung und Dehydrierung.

Die Bildung der α-Ketoglutarat (α-Ketoglutarat; C<sub>5</sub>-Körper) ist Geschwindigkeitsbestimmend für den gesamten Zitronensäure-Zyklus.

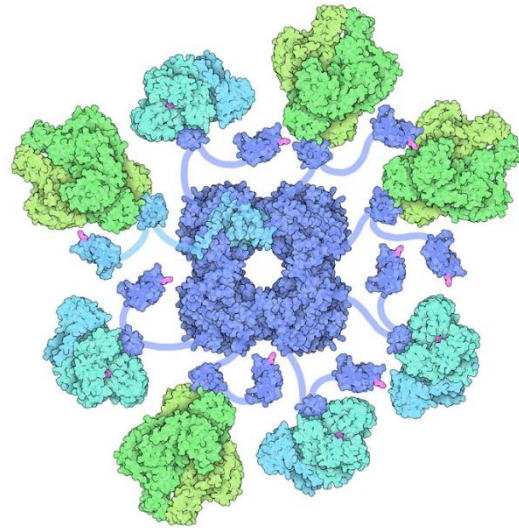
Die Isocitratdehydrogenase wird durch ADP nichtkompetitiv akti-



viert.



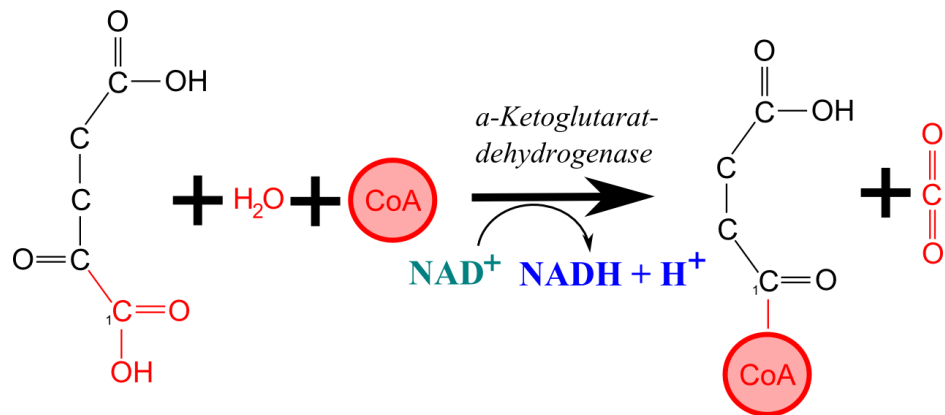
Isocitratdehydrogenase(-Dimer)  
Q: www.rcsb.org



$\alpha$ -Ketoglutaratdehydrogenase-Komplex  
Q: www.rcsb.org

$\text{NADH}_2^+$  selbst hemmt das Enzym durch direkte Verdrängung des  $\text{NAD}^+$ .

Das nächste genutzte Enzym – die  $\alpha$ -Ketoglutaratdehydrogenase (Oxoglutaratdehydrogenase) – ist ebenfalls ein Schlüsselenzym im Zitrat-Zyklus.

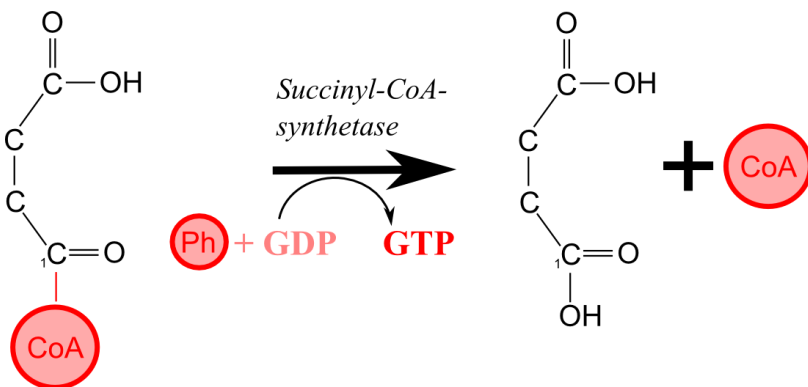


$\alpha$ -Ketoglutarat wird an diesem Enzym mit dem Coenzym A gekoppelt.

Unter Verbrauch von Wasser wird Kohlendioxid abgespalten und der freiwerdende Wasserstoff an  $\text{NAD}^+$  gebunden. Das Produkt dieser Reaktion ist die enzymgebundene Bernsteinsäure (Succinyl-CoA). Die Bernsteinsäure (Succinat) ist ein Molekül mit vier C-Atomen.

In vielen – etwas älteren – Büchern wird der nachfolgende Schritt mit in den gerade beschriebenen integriert. Die kurzzeitige Integration von Coenzym A in den Zyklus wird dann nicht betrachtet. Das Coenzym macht hier seinem Namen alle Ehre und wird als solches an der Succinyl-CoA-synthetase gebraucht.

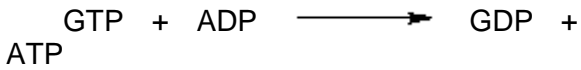
Unter Bildung von GTP (Guanosintriphosphat; ein ATP-Äquivalent) aus Phosphorsäure (Phosphat) und GDP (Guanosindiphosphat) wird das Coenzym A wieder abgespalten.



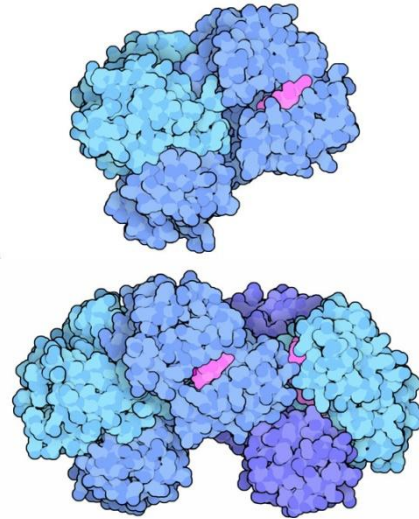
Es bleibt das C<sub>4</sub>-Molekül Bernsteinsäure (Succinat) über.

Die Succinyl-CoA-Synthetase katalysiert diesen Prozess. Dieser Schritt ist der einzige im Zitrat-Zyklus, der direkt für die Zelle nutzbare Energie liefert.

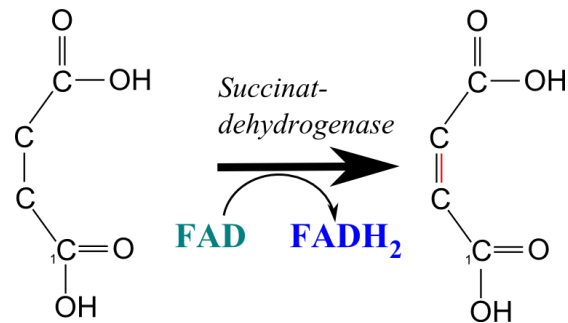
Das GTP kann mit ADP zu ATP und GDP reagieren. Ein Molekül GTP entspricht praktisch einem Molekül ATP. Man spricht bei GTP auch von einem ATP-Äquivalent.



Die Bernsteinsäure wird nun an der Succinatdehydrogenase (SDH) zu Fumarsäure (Fumerat) oxidiert. Der dabei entzogene Wasserstoff wird wieder sofort Enzymgebunden. Diesmal ist es das Flavinadeninucleotid (FAD), was diese Aufgabe übernimmt.



Succinyl-CoA-synthetase (unten: Dimer)  
Q: www.rcsb.org

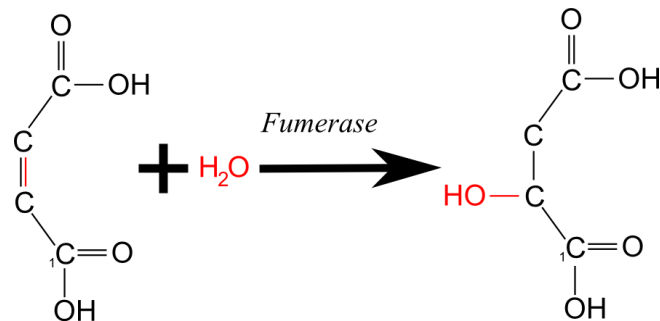


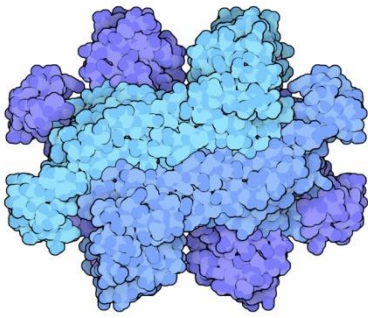
### Regeneration des Akzeptors (Schließen des Zyklus)

Damit ist der wesentliche Teil der Energiegewinnung vollzogen.

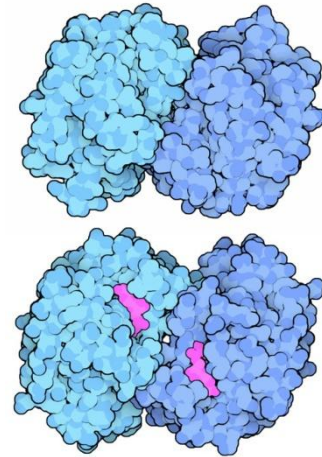
Nun beginnt die Regeneration des Akzeptors für den Neustart des Zitrat-Zyklus.

Mittels Wasser wird an der Fumerase die Fumarsäure zu Apfelsäure (Malat; C<sub>4</sub>-Körper) umgewandelt.





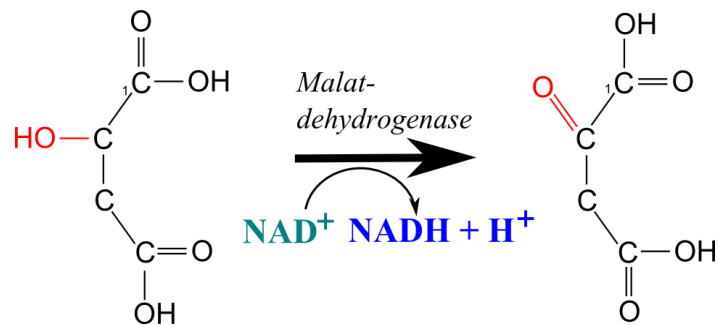
Fumerase  
Q: www.rcsb.org



Malatdehydrogenase  
Q: www.rcsb.org

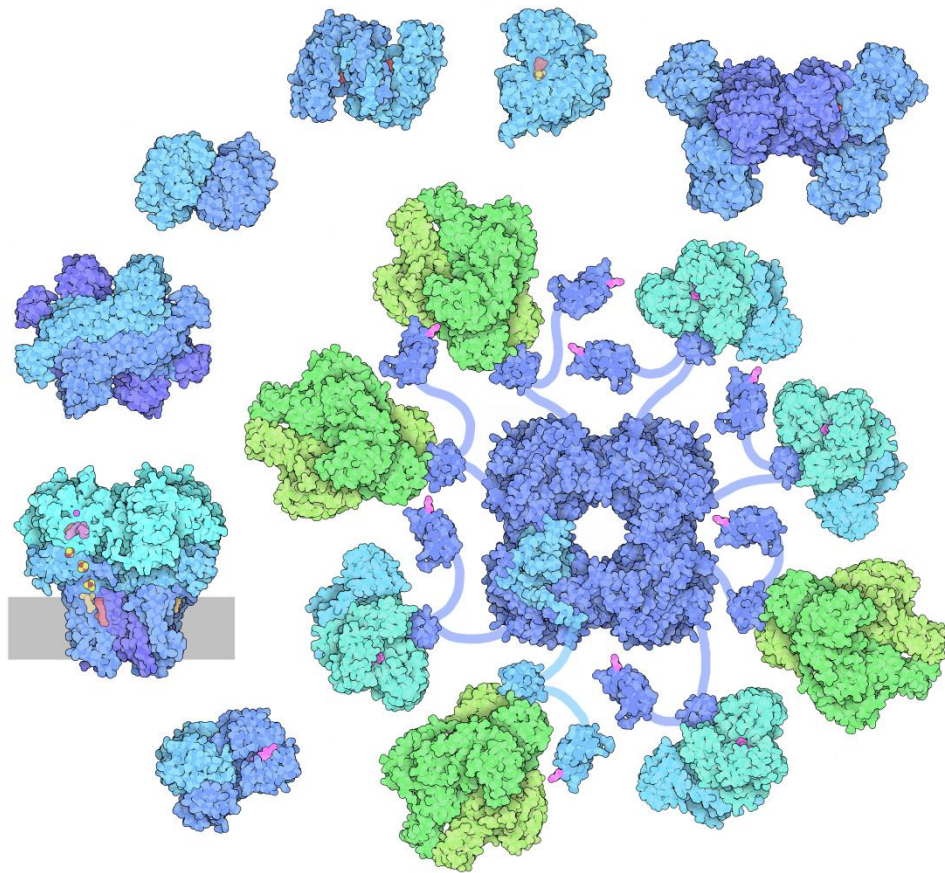
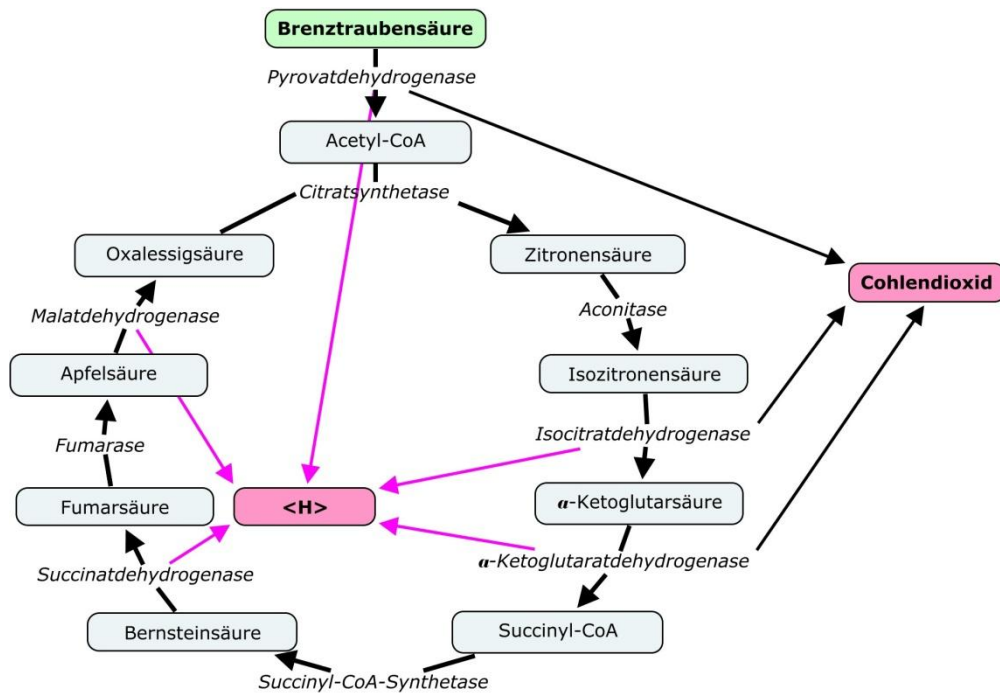
In einer letzten Oxidation wird nochmals Wasserstoff entzogen und Enzym-gebunden. An der Malatdehydrogenase (MDH) wird dazu Apfelsäure zu Oxalessigsäure (Oxalacetat) umgebaut.

Die Oxalessigsäure steht nun als Akzeptor für weiteres Acetyl-CoA zur Verfügung. Damit kann der Zyklus beliebig weiterlaufen. Da aus einem Glucose-Molekül am Ende der Glycolyse zwei Pyrovat-Moleküle entstanden sind, muss der Zyklus für jedes Glucose-Molekül auch zweimal arbeiten.



## Abschlussübersicht

Betrachtet man den enzymgebundenen Wasserstoff als (für die Zelle weaternutzbare) Reaktionsprodukte, dann ergibt sich ein leicht verändertes Übersichtsschema für den Zitrat-Zyklus. Nebenprodukte (z.B. H<sub>2</sub>O) oder schon verfügbare Energie sind in diesem Schema nicht beachtet worden.



Zitronensäure-Zyklus (Übersicht: Enzyme)  
Q: www.rcsb.org

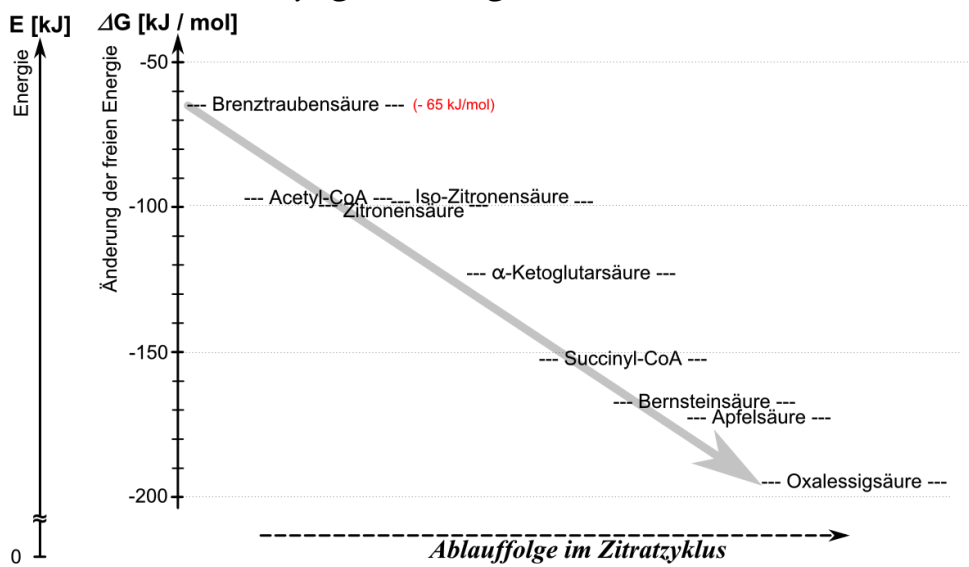
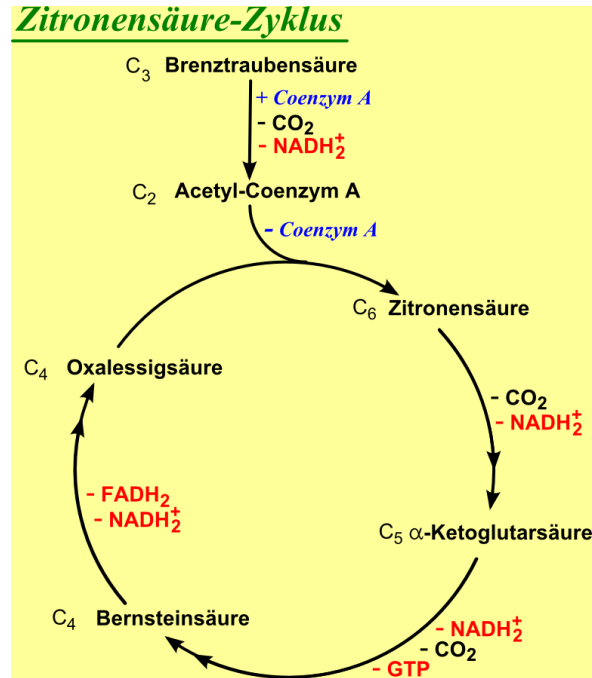
**Aufgaben:**

1. Erläutern Sie anhand des Schemas die ablaufenden Prozesse des Zitrat-Zyklus!
2. Berechnen Sie, wie viele Einheiten Energie (ATP-Äquivalente) und enzymgebundener Wasserstoff (z.B.  $\text{NADH}_2^+$ -Äquivalente) aus einem Molekül Glucose bis zum Abschluss des Zitronensäure-Zyklus gebildet werden!

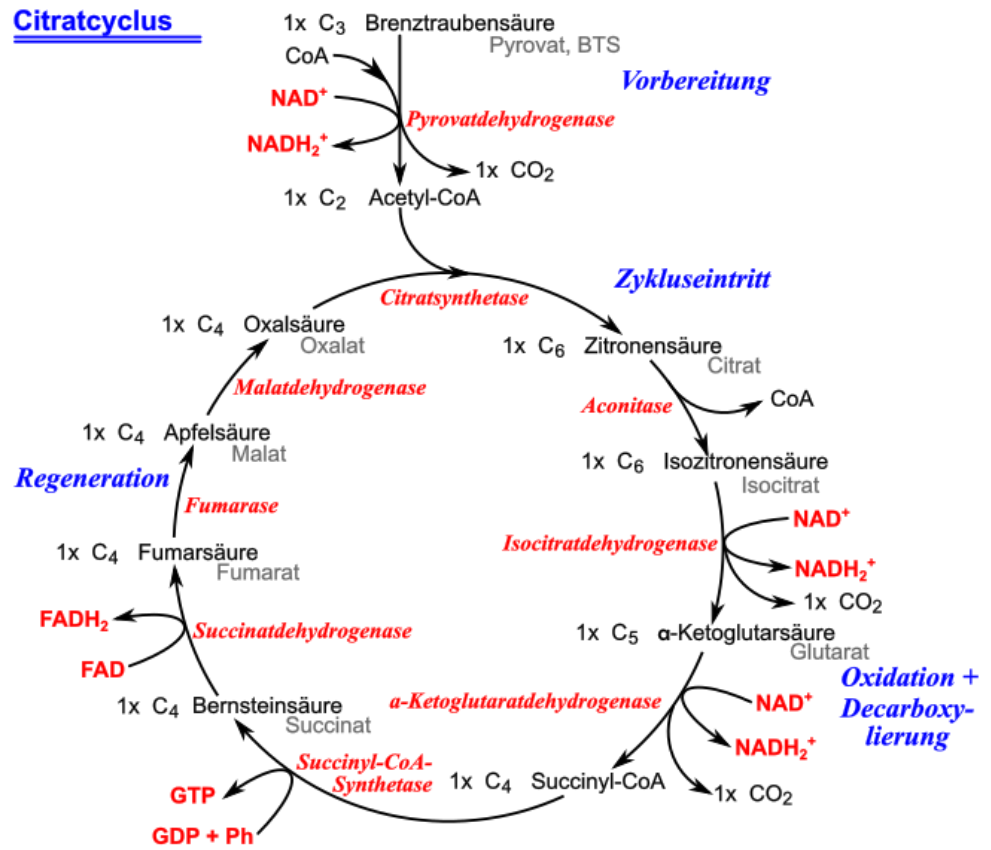
für das gehobene Anspruchsniveau:

3. Stellen Sie für die Isocitratdehydrogenase ein Flussdiagramm mit den Einflussfaktoren auf!

4. Interpretieren Sie das nachfolgende Diagramm!

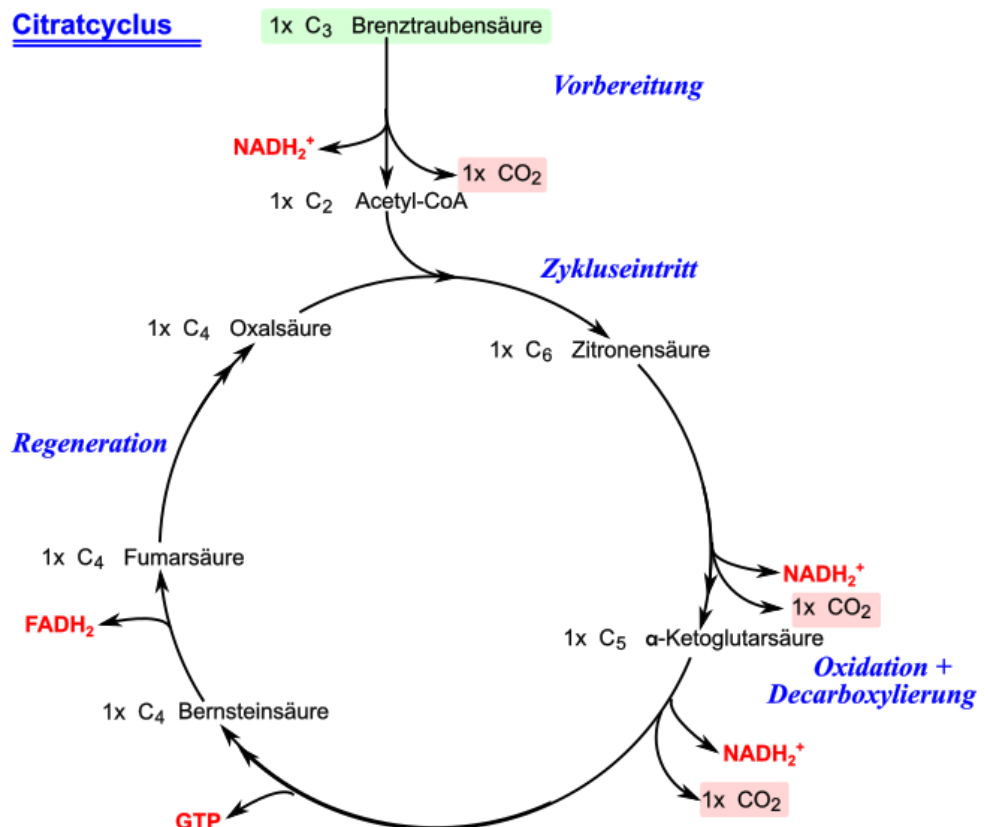


## Zitronensäure-Zyklus – Gesamtüberblick



Zum Abschluß noch einmal eine Zusammenstellung sehr vieler Informationen in einem Schema (s. oben). Nebenstehend das vereinfachte Schema mit den elementaren Details.

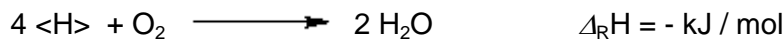
Zu beachten ist die Kopplung mit dem FAD als notwendigen Ausgangsstoff für die Bildung von FADH<sub>2</sub> – einer etwas Energie-ärmeren Version von Co-Enzym-gebundenen Wasserstoff.



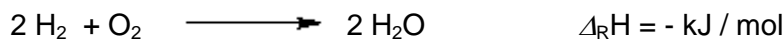


### 5.1.2.2. Atmungskette (Endoxidation)

Der ganze Aufwand im Zitrat-Zyklus hat noch nicht wirklich viel Energie hervorgebracht. Bis hier verfügt die Zelle / das Mitochondrium nur über eine Vielzahl von Reduktions-Äquivalenten bzw. Enzym-gebundenen Wasserstoff. Dieser muss nun auch schnellstens weiterverwendet werden, sonst kommt es zu Hemmungen an einigen Enzymen des Zitrat-Zyklus. Es würden die Moleküle FAD und NAD<sup>+</sup> fehlen, da diese sich nach dem Durchlauf des Citrat-Zyklus in den Wasserstoff-beladenen, oxidierten Formen FADH und NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> befinden. Sie stehen somit nicht als Ausgangsstoff für entsprechende Reaktionen im Zitrat-Zyklus zur Verfügung. Der Zyklus würde stoppen, da die notwendigen Ausgangsstoffe (z.B. oxidierte Coenzyme) nicht mehr zur Verfügung stehen. Der Mechanismus zum Umwandeln der Reduktions-Äquivalente in Energie erfolgt in der sogenannten Atmungskette. Der Vorgang wird auch als Endoxidation bezeichnet. Letztendlich wird nämlich Wasserstoff mit Sauerstoff zu Wasser umgesetzt.



Diese Reaktion ist dem Leser vielleicht von Knallgasreaktion, Schweißbrenner, Brennstoffzelle usw. usf. bekannt:

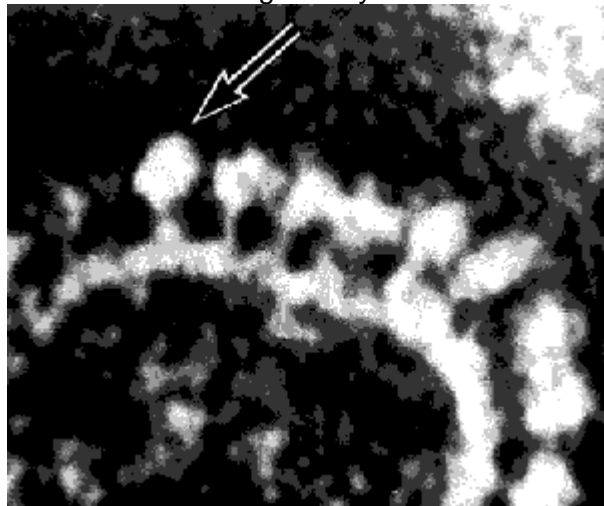


Es handelt sich bei allen Prozessen um die Verbrennung von Wasserstoff in reinem Sauerstoff oder Luft-Sauerstoff. Immer sind es Vorgänge mit hoher Energieabgabe.

Aus unserem Exkurs zur Energie wissen wir, dass die Reaktionsenergie immer von den Ausgangsstoffen und den Reaktionsprodukten abhängt, nicht vom Weg. Das bedeutet, auch in den Mitochondrien muss diese Energie frei werden. Schnell wird klar, dass dies in einer besonderen Weise (auf einem besonderen Weg) passieren muss. Schließlich schwimmen die Mitochondrien nicht als glühende Objekte durch das Cytoplasma und knallen tut es auch nicht ständig.

Der Trick liegt in der direkten und schrittweisen Energie-Übertragung. An dieser sind mindestens sieben verschiedene Enzyme in drei produktiven Redoxsystemen und die ATP-Synthase beteiligt. In unserer vereinfachten Betrachtung gehen wir nur auf die vier wichtigsten Systeme ein.

Der größte Enzymkomplex ist die ATP-Synthase. Sie ist sogar auf elektronenmikroskopischen Aufnahmen sichtbar. Das auch Komplex V genannte Enzym ist für die Bildung des ATP's aus ADP und Phosphat verantwortlich.



ATP-Synthase an der inneren Mitochondrien-Membran (EM-Aufnahme)

Q: <http://www.bio.miami.edu/~cmallery/255/255etc/EM.htm>

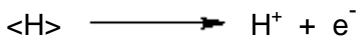
## Ablauf der Atmungskette

Glycolyse und Zitrat-Zyklus haben die Glucose stofflich vollständig abgebaut. Dabei entstand schon etwas ATP bzw. GTP.

Die Reduktions-Äquivalente  $\text{NADH}_2^+$  und  $\text{FADH}_2$  liegen nun in reichlicher Anzahl in der Matrix vor. Die Enzyme der Atmungskette befinden sich in der inneren Mitochondrien-Membran.

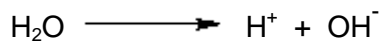
Das  $\text{NADH}_2^+$  übergibt seinen Wasserstoff an das erste Redoxsystem (Redox-Komplex I, NADH-Q-Reduktase; in der Abb.: I).

Der praktisch atomare Wasserstoff wird in Elektron und Proton (Wasserstoff-Ion) zerlegt.



Ein sehr großer Teil der Energie steckt in den Elektronen. Diese sehr energiereichen Elektronen ( $2 \text{e}^-$ ) werden vom Enzym / Redoxsystem aufgenommen und innerhalb der Membran zu weiteren Enzymen / Redoxsystemen (z.B. Chinon-Hydrochinon-System; Q10) weitergeleitet. Die überbleibenden Wasserstoff-Ionen (Protonen) werden in den Intermembranraum zwischen der inneren und der äußeren Mitochondrien-Membran transportiert.

Die von den Elektronen abgezogene Energie wird dazu benutzt, um insgesamt vier Protonen (Wasserstoff-Ionen,  $\text{H}^+$ ) in den Intermembranraum zu transportieren. Der Transport durch die Membran wird auch Translokation genannt. Weitere notwendige Protonen stammen aus der Dissoziation des Wassers (Hydrolyse, Autoprotolyse, hier vereinfacht!) in der Matrix:

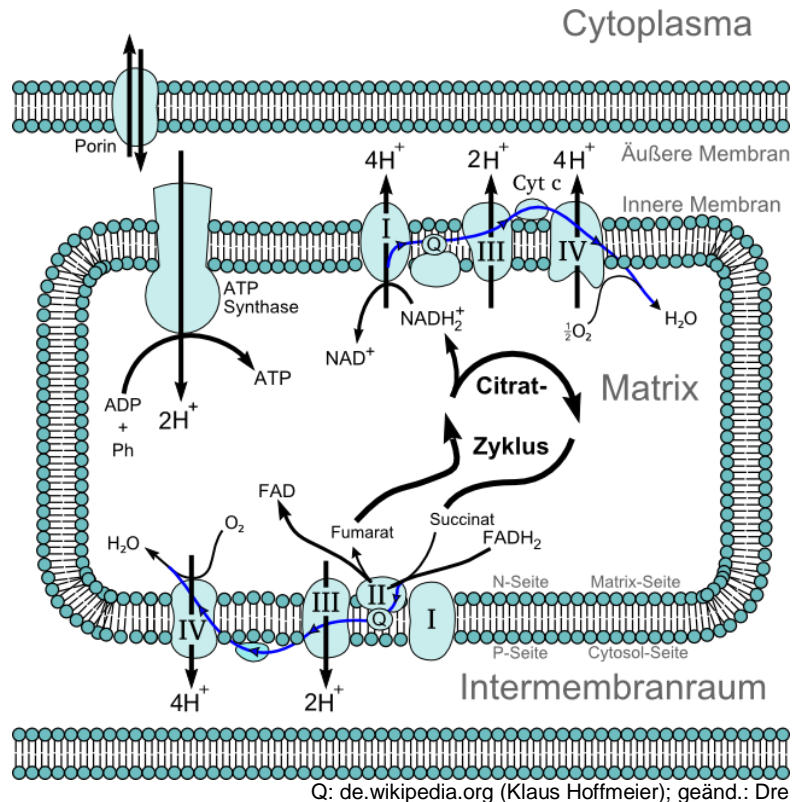
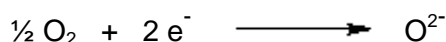


Die Elektronen haben beim Durchwandern des ersten Redoxsystems etwas an Energie verloren. Ihre Energie reicht aber noch gut aus, um am zweiten Redoxsystem (Cytochrom-Reduktase, Cytochrom b; in der Abb.: III) den Vorgang zu wiederholen.

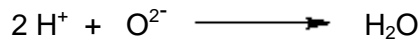
Wieder werden Wasserstoff-Ionen – diesmal allerdings nur zwei – in den Intermembranraum transportiert.

Auch hier verringert sich die Energie der Elektronen. Sie reicht aber immer noch aus, um am dritten Redoxsystem (Cytochromoxidase; Cytochrom c, in der Abb.: IV) den Vorgang ein drittes und letztes Mal ablaufen zu lassen. Diesmal werden wieder vier Protonen durch die Membran geschleust.

Das Cytochrom c dient nur als Transporteur für die Elektronen. An der Cytochromoxidase (Redoxsystem IV) werden die energiearmen Elektronen auf Sauerstoff-Atome übertragen. Dabei entstehen Oxid-Ionen, die sich in der Matrix konzentrieren.



Wasserstoff-Ionen und Oxid-Ionen könnten nun sofort zum Endprodukt der Atmungskette reagieren:

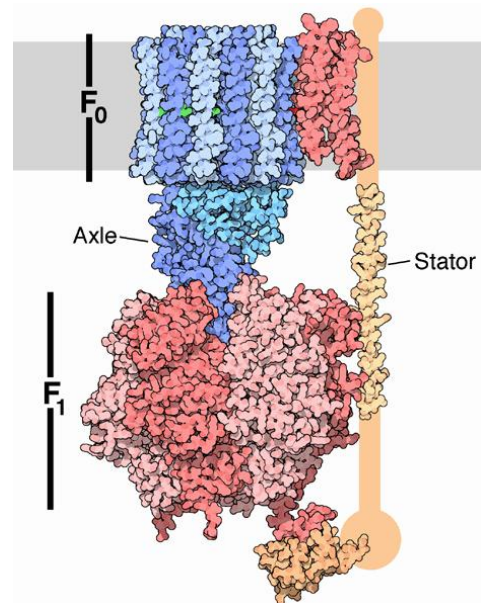


wenn da nicht ein kleines Problem wäre. Sie liegen auf verschiedenen Seiten der inneren Mitochondrien-Membran.

Da sich auf der einen Seite die vielen positiv geladenen Wasserstoff-Ionen und auf der anderen Seite die negativen Oxid-Ionen und viele Hydroxid-Ionen aus der Wasserspaltung (Hydrolyse) befinden, liegt ein großes elektrisches Potential an der inneren Mitochondrienmembran vor.

Dieses Potential nutzt die ATP-Synthase zur Bildung von ATP. Durch einen Tunnel in diesem Enzym werden die Protonen wieder in die Matrix geleitet. Beim Zurückleiten von jeweils zwei Protonen wird immer ein Molekül ATP gebildet. Nachfolgend kommt es auch zur Vereinigung der Wasserstoff- und Oxid-Ionen zu einem Wasser-Molekül.

Die ATP-Synthase ist ein molekularer Motor. Mit der F<sub>0</sub>-Domäne ist das Enzym in der Membran verankert. In der Mitte existiert ein Kanal, der die Protonen passieren lässt. Der bewegliche Teil (des Motors) ist die F<sub>1</sub>-Domäne. Sie wird durch die Protonen angetrieben. Beim Durchschleusen von zwei Protonen dreht sich der Rotor (F<sub>1</sub>-Domäne) ein Stück weiter. Dabei wird gleichzeitig ein ATP-Molekül gebildet.

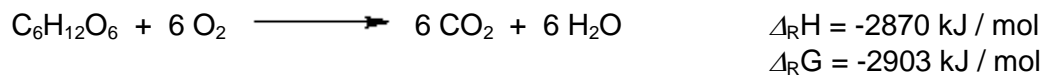


Q: de.wikipedia.org / www.rcsb.org

Das gebildete Wasser ist das energiearme Endprodukt der Zellatmung.

Für das FADH<sub>2</sub> ergibt sich ein leicht verändertes Verfahren. In diesen enzymgebundenen Wasserstoff-Atomen steckt etwas weniger Energie – FADH<sub>2</sub> hat eine geringere Redoxkraft. Das FADH<sub>2</sub> wird als Coenzym an einem kleinen Enzym / Redoxsystem benötigt, das zwischen dem ersten und dem zweiten Hauptredoxsystem der Atmungskette liegt. Dieses ist das Enzym Succinat-Dehydrogenase, was wir schon aus dem Zitrat-Zyklus kennen. Bei der Umwandlung von Bernsteinsäure in Fumarsäure wird das kurz vorher gebildete FADH<sub>2</sub> gleich als Reaktionshilfsmittel (Coenzym) gebraucht. Das FADH<sub>2</sub> gibt die gebundenen Wasserstoff-Atome in Form von Protonen und die recht energiereichen Elektronen in die Redoxsysteme der Atmungskette ab. Diese Elektronen können nur noch die beiden letzten Redoxsysteme durchlaufen und somit auch nur noch sechs Protonen durch die Membran schleusen.

Als Summengleichung ergibt sich für die vollständige biologische Oxidation von Glucose über Glycolyse, Zitrat-Zyklus und Atmungskette:



Aus neueren Untersuchungen weiss man, dass effektiv etwas weniger ATP gebildet wird, als nach dem besprochenen Schema eigentlich zu erwarten wären. So wird für den Transport von einem Molekül ATP aus der Matrix ins Cytosol ein Proton verbraucht. Desweiteren geht Energie verloren, wenn NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> aus dem Cytosol (aus der Glykolyse) in den Mitochondrien verarbeitet wird. Das NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> kann die innere Mitochondrienmembran gar nicht durchdringen. Über ein Shuttle-System (Glycerolphosphat-Shuttle) gelangen praktisch nur die Elektronen in den Mitochondrieninnenraum. Das Empfängersystem ist eine besondere Form des FAD, so dass letztendlich ein Verlust von zwei ATP (- die nicht gebildet werden können -) auftritt. Insgesamt wird rund 50 % der chemischen Energie in ATP-Energie (zellnutzbare chemische Energie) gewandelt. Der Rest geht als Wärme "verloren". Besonders bei den gleichwarmen Organismen ist dieser Wärme-"Verlust" aber sehr wichtig für eine effektive Nährstoffausnutzung.

Praktisch rechnet man heute mit ungefähr einem ATP-Molekül pro 5 – 6 Protonen.

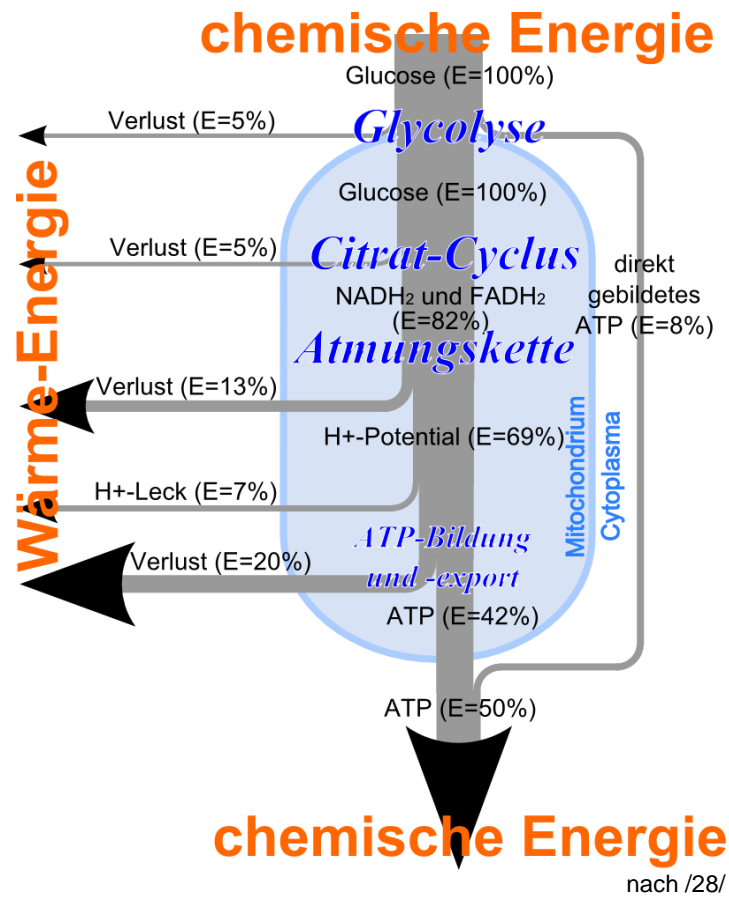
Erkenntnisse über die zentrale Rolle des Komplexes V bei der ATP-Erzeugung basiert auf der "chemiosmotischen Theorie" (1961) von Peter MITCHELL (1920 – 1992).

Zeitgleich stellte Robert J. P. WILLIAMS gleiche Aussagen auf. Etwas ungerecht erscheint es da schon, dass MITCHELL den NOBEL-Preis alleine erhielt.

Auch die Aufklärung der eigentlichen ATP-Produktion wurde mit einem NOBEL-Preis geehrt. 1977 stellte Paul BOYER eine entsprechende Theorie auf, die dann 1994 mit der Aufklärung der Enzymstruktur durch John WALKER bestätigt wurde. Beide erhielten 1997 den Preis.

Die energetische Bilanz der gesamten Zellatmung liegt bei 50 % Energieausbeute für die Zelle.

Die Leistungsfähigkeit der Mitochondrien kann durch andere Stoffe beeinflusst werden. Ein typisches Atmungs-Gift ist Cyankali. Es greift hemmend in die Atmungskette ein. Bestimmte Redoxsysteme werden von den Cyanid-Ionen blockiert, womit das gesamte System zum Stehen kommt.

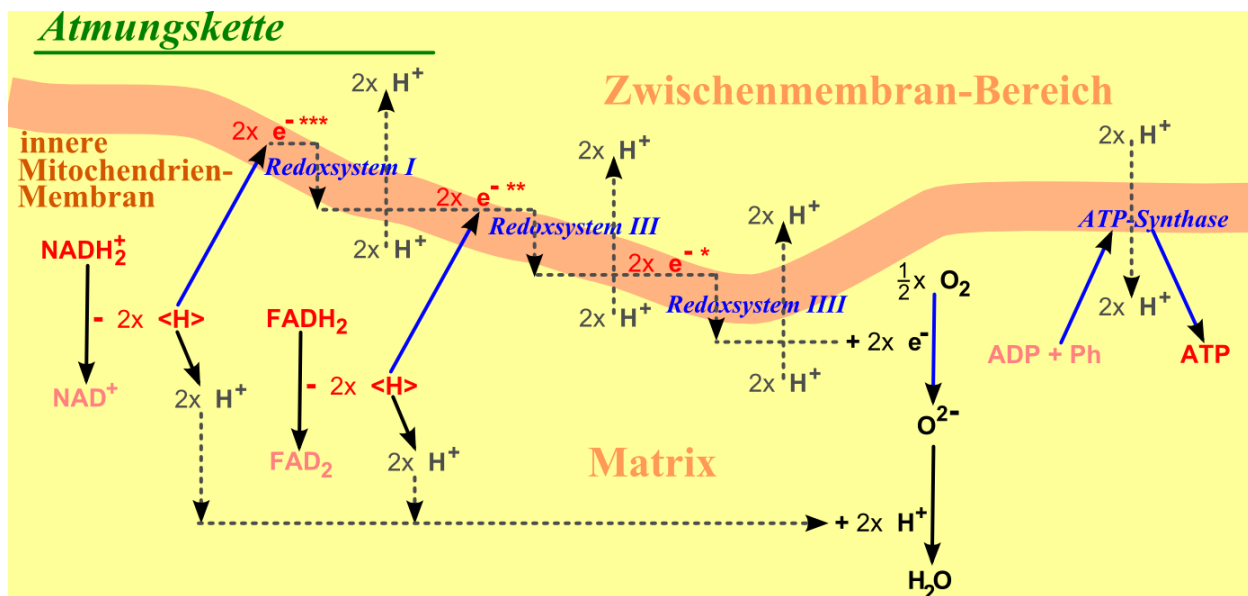


#### weitere Fakten:

- das Redoxpotential zwischen NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> und Sauerstoff beträgt 1,1 V
- ein ruhender Mensch setzt rund 100 J / s (400 cal / s) um, das entspricht einer Leistung von 100 W
- praktisch bedeutet dies, dass in den Mitochondrien insgesamt ein elektrischer Strom mit der Stärke von rund 90 A fließt
- Werden zu viele Elektronen in den Mitochondrien freigesetzt, ohne dass daraus sofort ATP gebildet werden kann, dann können schwere gesundheitliche Schäden für die Träger-Zelle bzw. den Träger-Organismus resultieren. Sie können dann auch zusätzlich an den Komplexen I bis III auf Sauerstoff überspringen und so ein Überangebot an Sauerstoff-Radikalen und hochreaktiven Peroxiden (auch ROS (reactive oxygen species) genannt) bilden. Die ROS (z.B. auch Wasserstoffperoxid) schädigen vorrangig Membranlipide und das genetische Material der Mitochondrien. Einzige sichere Maßnahme dagegen ist eine Reduzierung des Nahrungsangebots (Deshalb ist z.B. auch die FDH-Diät (Friß die Hälfte) bzw. eine knappe Nährstoff-Versorgung, die einzige sinnige Diät und Schutzmaßnahme gegen die gefährlichen Radikale (und nicht die vielen Radikalfänger aus der Werbung).

Einige Organismen verfügen über zusätzliche "Sicherheits-Ventile" in der Atmungskette. Der Mensch leider nicht. Das Enzym AOX leitet die Elektronen um die Komplexe III und IV herum. Schon gepumpte Wasserstoff-Ionen werden durch den Protonen-Kanal UCP zurück in die Matrix geleitet. Die enthaltene Energie geht in beiden Fällen als Wärme verloren / bzw. wird als solche genutzt (einige Pflanzen heizen so ihre Blüten (auf). Dadurch kommt es zur stärkeren Freisetzung von Duftstoffen für bestäubende Insekten.).

- pro Sekunde produziert eine ATP-Synthase max. 400 Moleküle ATP; das entspricht rund 133 Umdrehungen pro s (8000 U / min) für den Rotor



**Aufgaben:**

1. Erläutern Sie den Ablauf der Atmungskette an Hand des obenstehenden Schema's!
2. Berechnen Sie detailliert, wie viele ATP-Äquivalente insgesamt bei der Zerlegung eines Moleküls Glucose entstehen (lt. Schema)!
3. Vergleichen Sie die Gärung mit der Zellatmung! Wählen Sie für detaillierte Aussagen eine der bedeutenden Gärungen aus!

Exkurs: ATP-Synthase
<p>Praktisch ist die Wärmebewegung (BROWNSche Molekularbewegung und der resultierende Gradienten-Ausgleich bei den Protonen die Triebkraft für die Rotation des ATP-Synthase-Rotors. Man spricht auch von einem BROWNSchen Motor.</p>

Redox-System I = Komplex I = Ubichinon-Oxidoreduktase(???) = NADH-Dehydrogenase  
 Redox-System II = Komplex II = Ubichinon-Oxidoreduktase(???) = Succinat-Dehydrogenase  
 Redox-System III = Komplex III = Cytochrom-c-Oxidoreduktase = Cytochrom-c-Reduktase  
 Redox-System IV = Komplex IV = Cytochrom c = Cytochrom-c-Oxidoreduktase

**Internet-Links:**

sehr gute dynamische Darstellungen (Animationen):

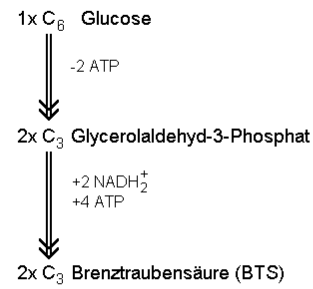
[http://www.mrc-dunn.cam.ac.uk/research/atp\\_synthase/movies.php](http://www.mrc-dunn.cam.ac.uk/research/atp_synthase/movies.php)

Animation zur Funktionsweise der ATP-Synthase:

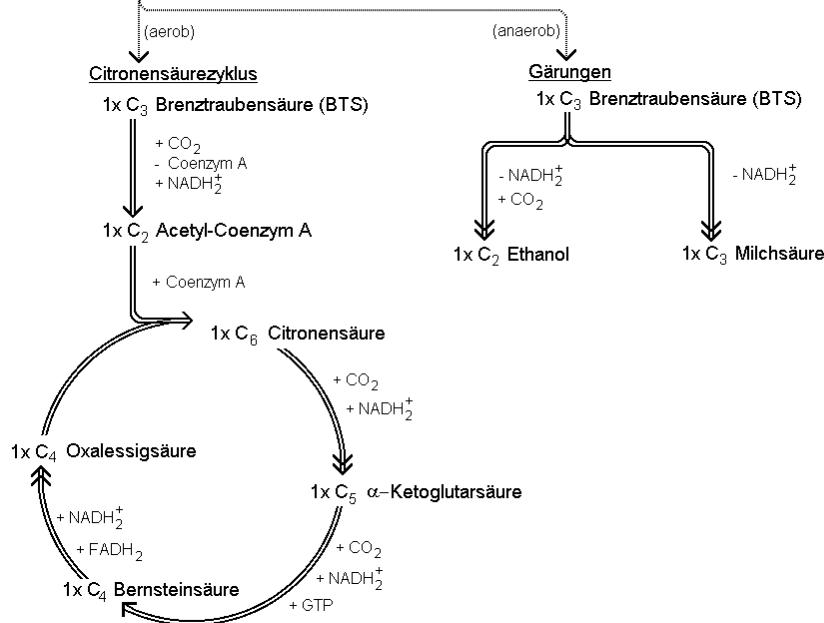
[http://www.bioc.aecom.yu.edu/labs/girvlab/ATPase/Fo\\_movie\\_opt.gif](http://www.bioc.aecom.yu.edu/labs/girvlab/ATPase/Fo_movie_opt.gif)

## Stoffwechselübersicht Teil 1 (Dissimilation)

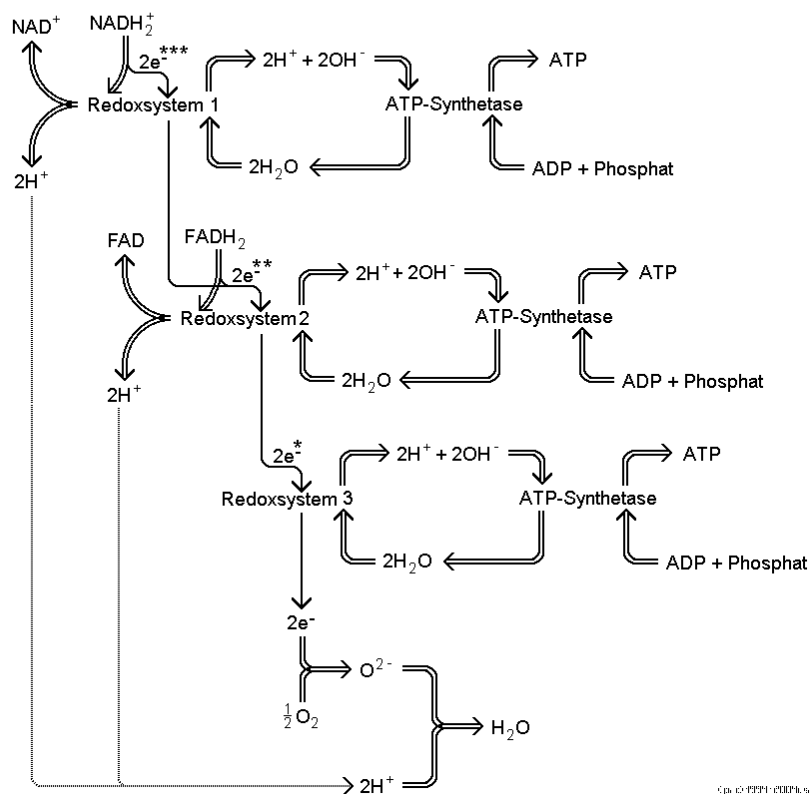
### Glycolyse



- Weg innerhalb eines Stoffwechselprozesses
- Verbindung zwischen Stoffwechselprozessen
- ⇒ einschrittige Stoffumwandlung
- ⇒ mehrschrittige Stoffumwandlung
- + wird gebildet / wird frei
- wird verbraucht / wird gebunden



### Atmungskette



© p. © 1991-2004, spg.de

---

**Internet-Links:**

sehr gute dynamische Darstellungen (Animationen):

[http://www.mrc-dunn.cam.ac.uk/research/atp\\_synthase/movies.php](http://www.mrc-dunn.cam.ac.uk/research/atp_synthase/movies.php)

Animation zur Funktionsweise der ATP-Synthase:

[http://www.bioc.aecom.yu.edu/labs/girvlab/ATPase/Fo\\_movie\\_opt.gif](http://www.bioc.aecom.yu.edu/labs/girvlab/ATPase/Fo_movie_opt.gif)

Einige Substanzen sind in der Lage den Protonen-Gradienten abzubauen. Sie wirken praktisch als Kurzschluß zum Redox-System V (ATP-Synthetase). Sie leiten die Protonen zurück in die Matrix. Damit kann die ATP-Synthetase kein ATP mehr produzieren. Die Elektronen-Transporte finden aber weiterhin statt. Es kommt so zu einer Trennung von Oxidation (des Wasserstoff's) und Phosphorylierung (von ADP). Substanzen, die diese Trennung realisieren, heißen Entkoppler.

Sie sorgen praktisch für eine Erwärmung (in) der Zelle ohne überschüssiges ATP zu produzieren.

Ein natürlicher Entkoppler ist Thermogenin (UCP1). Es ist ein Transmembran-Protein (integrales Protein) und kommt z.B. bei uns Menschen im braunen Fett-Gewebe vor.

Künstliche Entkoppler sind z.B. 2,4-Dinitrophenol, Pentachlorphenol (PCP) und Carbonylcyanid-m-chlorphenolhydrazon (CCCP).

Q: de.wikipedia.org ()





---

#### 5.1.4. Dissimilation beim Menschen

beim Menschen: bei normaler (Tätigkeiten und Dauerlauf) Energieversorgung durch Atmung; bei kurzfristigem Leistungsbedarf (Sprint) wird Gärung genutzt, da nicht genug Sauerstoff in den Muskel transportiert werden kann

Thermogenin (UCP1) ein Transmembran-Protein (integrales Protein) und kommt z.B. bei uns Menschen im braunen Fett-Gewebe vor  
ist ein Entkoppler in der Atmungskette (→ ) und trennt die Oxidation (des Wasserstoff's) von Phosphorylierung (von ADP) in den Mitochondrien  
Wärme-Produktion ohne ATP-Produktion

Lactat-Test

---

### 5.1.5. weitere ausgewählte Assimilationsvorgänge

Assimilation – die Umwandlung von körperfremden (aufgenommen) Stoffen in körpereigene, ist mit Sicherheit weit elementarer als die Dissimilation. Wahrscheinlich nutzten die Uroorganismen die in der Ursuppe (Urozean) vorhandenen Stoffe durch einfachste Umwandlungen für ihre Zwecke. Für aufwändige Umgestaltungen und den Aufbau höherer Strukturen ist aber immer Energie notwendig. Deshalb haben wir die Dissimilation vor die Assimilation gesetzt, was historisch gesehen nicht ganz exakt ist.

Begrifflich kann man Assimilation vom lateinischen *assimilatio* ableiten. Dies bedeutet Angleichung bzw. Aufnahme. Die Angleichung bezieht sich dabei auf die Annäherung der stofflichen Strukturen an die des eigenen Körpers.

Die Biochemiker unterscheiden die heterotrophe und die autotrophe Assimilation. Bei der heterotrophen ("von anderen ernährend") Assimilation werden körperfremde, organische (, energiereiche) Stoffe in körpereigene umgebaut. Dazu werden die körperfremden Stoffe zuerst in ihre Monomere (Monosaccharide, Glycerol + Fettsäuren, Aminosäuren) zerlegt und dann zu körpereigenen Polymeren neu zusammengesetzt. Der Energieaufwand dafür ist relativ gering und stammt aus den besprochenen dissimilatorischen Prozessen.

Die Autotropie ("Selbsternährer", "selbsternährend") geht stofflich von energiearmen, anorganischen, körperfremden Stoffen aus. Mit Hilfe äußerer Energiequellen werden diese in energiereiche, organische, körpereigene umgewandelt. Als Energiequellen kommen chemische Reaktionen und Strahlung (Licht) in Frage. Wir sprechen dementsprechend von Chemo- bzw. Photosynthese.

#### **Aufgaben:**

##### **1. Definieren Sie die nachfolgenden Vorgänge!**

Photosynthese, Stoff- und Energiewechsel, autotrophe Assimilation, Dissimilation, Chemosynthese, Gärung, Assimilation, (Zell-)Atmung, heterotrophe Assimilation

##### **2. Stellen Sie ein Gliederungsschema (Hierarchie) aus den genannten Begriffen auf!**

Die heterotrophe Ernährungsweise hat vor allem bei den Tieren unzählige Spielformen erzeugt. Nahrungsformen und Nahrungsaufnahme ist sehr variabel. Praktischerweise kann man die Zerlegung und Aufnahme der Nahrung (Ernährung und Verdauung) vom recht einheitlichen zellulären Umbau unterscheiden.

Vorrangig werden wir uns mit der Ernährung und Verdauung des Menschen auseinandersetzen (→ [4.1.3.1. das Verdauungssystem des Menschen](#)). Trotzdem wird auch dies hier nur kurz und knapp erfolgen. Andere Wissenschaften setzen sich mit dem Thema weitaus detaillierter auseinander.

Die zellulären Umwandlungsprozesse (→ [4.1.1. heterotrophe Assimilation \(auf zellulärer Ebene\)](#)) interessieren den Biologen weit mehr. Auch hier werden allgemein vorkommende und menschliche Stoffwechselläufe ausführlicher betrachtet (→ [4.1.2.1. besondere Stoffwechselläufe beim Menschen](#)).

Viele Stoffe bilden zentrale Stellen im Stoffwechsel. Sie können auf vielfältigste Art und Weise weiterverarbeitet, aber auch gebildet werden. Fällt ein Weg (Metabolismus) aus, dann können andere Metabolismen für einen mehr oder weniger guten Ausgleich sorgen. Bestimmte Metabolismen bilden selbst auch wieder Drehscheiben des Stoffaustausches. Eine solche Drehscheibe haben wir mit dem Zitat-Zyklus schon kennengelernt. Besonders Kreislaufprozesse bieten sich für eine solche Aufgabe an, da die Ein- und Ausgänge (Zu- und Abgänge) vielfach beliebig wählbar sind.

---

## 5.2. Assimilations-Vorgänge

### 5.3.1. heterotrophe Assimilation

Fast alle höheren Organismen finden in der Nahrung nicht genau die Stoffe, die sie für ihren eigenen Organismus benötigen. Die Kuh kann z.B. mit den pflanzlichen Eiweißen nicht ihren eigenen Körper aufbauen. Auch bei Fetten ist es so ähnlich. Für die Kohlenhydrate sind die Unterschiede nicht so dramatisch. Zwar gibt es auch hier artspezifische Ausprägungen, aber in der Masse sind die einzelnen Kohlenhydrate – vor allem die niedermolekularen – eher universell.

Weiterhin sind die meisten Nahrungsbestandteile (Makromoleküle, Polymere) aber auch einfach zu groß, um sie direkt aufzunehmen. Sie müssen zuerst bis auf Grundbausteinebene (Monomere) zerlegt werden, um die Organismengrenze (z.B. Haut, Darm usw.) zu passieren. Da – wie oben erwähnt – besonders die Fette und Eiweiße anders zusammengesetzt sind, müssen sie ja sowieso umgebaut werden. Auch dazu ist eine Zerlegung in die Monomere vorher notwendig.

Die Umwandlung von organischen, energiereichen, körperfremden Stoffen (Kohlenhydrate, Fette, Eiweiße) in körpereigene wird heterotrophe Assimilation genannt. Sie ist immer von einem Energieverbrauch (ATP) begleitet.

---

Assimilation – die Umwandlung von körperfremden (aufgenommen) Stoffen in körpereigene, ist mit Sicherheit weit elementarer als die Dissimilation. Wahrscheinlich nutzten die Uroorganismen die in der Ursuppe (Urozean) vorhandenen Stoffe durch einfachste Umwandlungen für ihre Zwecke. Für aufwändige Umgestaltungen und den Aufbau höherer Strukturen ist aber immer Energie notwendig. Deshalb haben wir die Dissimilation vor die Assimilation gesetzt, was historisch gesehen nicht ganz exakt ist.

Begrifflich kann man Assimilation vom lateinischen *assimilatio* ableiten. Dies bedeutet Angleichung bzw. Aufnahme. Die Angleichung bezieht sich dabei auf die Annäherung der stofflichen Strukturen an die des eigenen Körpers.

Die Biochemiker unterscheiden die heterotrophe und die autotrophe Assimilation. Bei der heterotrophen ("von anderen ernährend") Assimilation werden körperfremde, organische (, energiereiche) Stoffe in körpereigene umgebaut. Dazu werden die körperfremden Stoffe zuerst in ihre Monomere (Monosaccharide, Glycerol + Fettsäuren, Aminosäuren) zerlegt und dann zu körpereigenen Polymeren neu zusammengesetzt. Der Energieaufwand dafür ist sehr gering und stammt aus dissimilatorischen Prozessen.

Die Autotropie ("Selbsternährer", "selbsternährend") geht stofflich von energiearmen, anorganischen, körperfremden Stoffen aus. Mit Hilfe äußerer Energiequellen werden diese in energiereiche, organische, körpereigene umgewandelt. Als Energiequellen kommen chemische Reaktionen und Strahlung (Licht) in Frage. Wir sprechen dementsprechend von Chemo- bzw. Photosynthese.

### **Aufgaben:**

#### **1. Definieren Sie die nachfolgenden Vorgänge!**

Photosynthese, Stoff- und Energiewechsel, autotrophe Assimilation, Dissimilation, Chemosynthese, Gärung, Assimilation, (Zell-)Atmung, heterotrophe Assimilation

#### **2. Stellen Sie ein Gliederungsschema (Hierarchie) aus den genannten Begriffen auf!**

Die heterotrophe Ernährungsweise hat vor allem bei den Tieren unzählige Spielformen erzeugt. Nahrungsformen und Nahrungsaufnahme ist sehr variabel. Praktischerweise kann man die Zerlegung und Aufnahme der Nahrung (Ernährung und Verdauung) vom recht einheitlichen zellulären Umbau unterscheiden.

Vorrangig werden wir uns mit der Ernährung und Verdauung des Menschen auseinandersetzen (→ [4.1.3.1. das Verdauungssystem des Menschen](#)). Trotzdem wird auch dies hier nur kurz und knapp erfolgen. Andere Wissenschaften setzen sich mit dem Thema weitaus detaillierter auseinander.

Die zellulären Umwandlungsprozesse (→ [4.1.1. heterotrophe Assimilation \(auf zellulärer Ebene\)](#)) interessieren den Biologen weit mehr. Auch hier werden allgemein vorkommende und menschliche Stoffwechselforgänge ausführlicher betrachtet (→ [4.1.2.1. besondere Stoffwechselfläufe beim Menschen](#)).

Viele Stoffe bilden zentrale Stellen im Stoffwechsel. Sie können auf vielfältigste Art und Weise weiterverarbeitet, aber auch gebildet werden. Fällt ein Weg (Metabolismus) aus, dann können andere Metabolismen für einen mehr oder weniger guten Ausgleich sorgen. Bestimmte Metabolismen bilden selbst auch wieder Drehscheiben des Stoffaustausches. Eine solche Drehscheibe haben wir mit dem Zitat-Zyklus schon kennengelernt. Besonders Kreislaufprozesse bieten sich für eine solche Aufgabe an, da die Ein- und Ausgänge (Zu- und Abgänge) vielfach beliebig wählbar sind.

---

## 4.1. heterotrophe Assimilation

Fast alle höheren Organismen finden in der Nahrung nicht genau die Stoffe, die sie für ihren eigenen Organismus benötigen. Die Kuh kann z.B. mit den pflanzlichen Eiweißen nicht ihren eigenen Körper aufbauen. Auch bei Fetten ist es so ähnlich. Für die Kohlenhydrate sind die Unterschiede nicht so dramatisch. Zwar gibt es auch hier artspezifische Ausprägungen, aber in der Masse sind die einzelnen Kohlenhydrate eher universell.

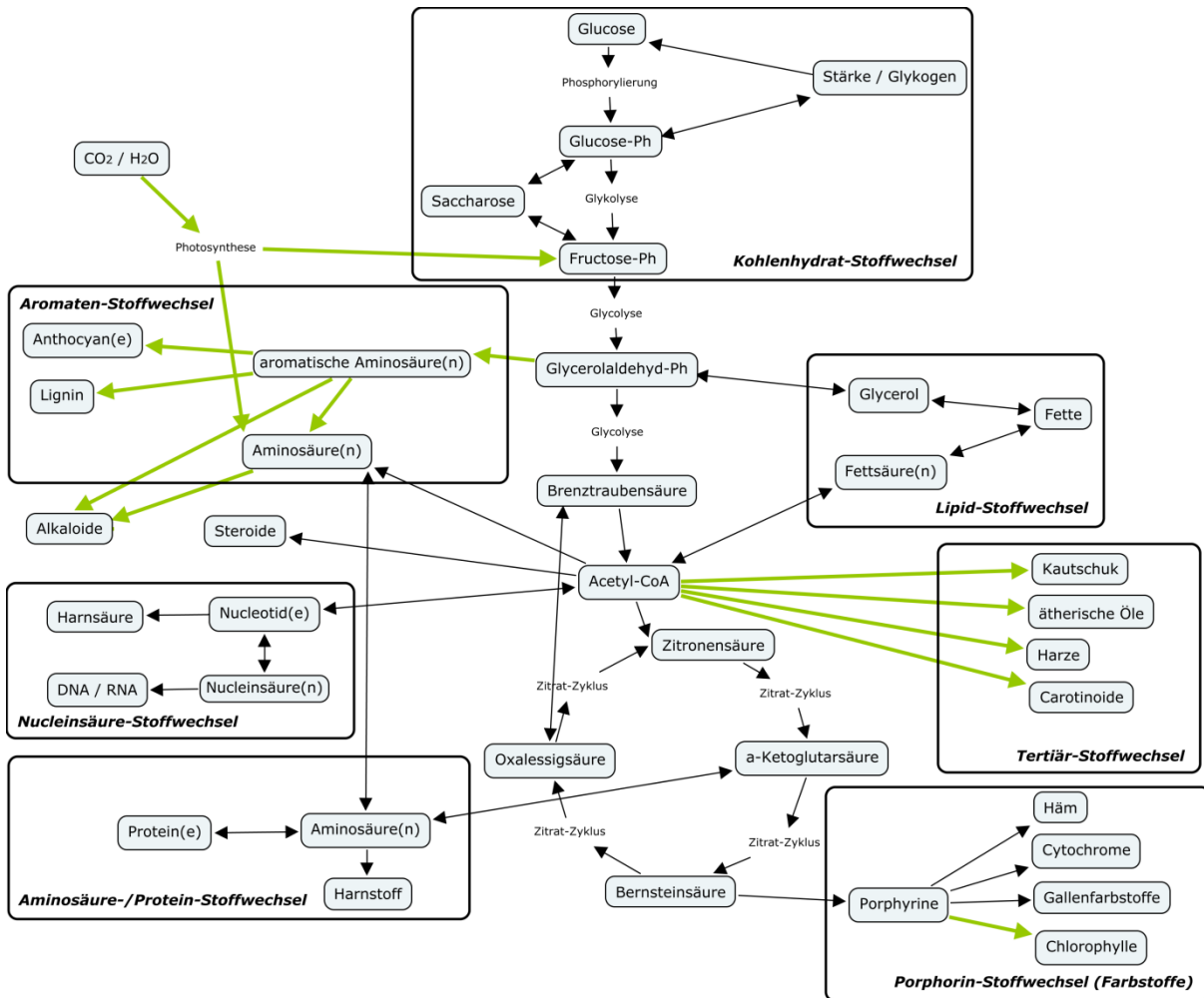
Weiterhin sind die meisten Nahrungsbestandteile (Makromoleküle, Polymere) aber auch einfach zu groß, um sie direkt aufzunehmen. Sie müssen zuerst bis auf Grundbausteinebene (Monomere) zerlegt werden, um die Organismengrenze (z.B. Haut, Darm usw.) zu passieren. Da – wie oben erwähnt – besonders die Fette und Eiweiße anders zusammengesetzt sind, müssen sie ja sowieso umgebaut werden. Auch dazu ist eine Zerlegung in die Monomere vorher notwendig.

Die Umwandlung von organischen, energiereichen, körperfremden Stoffen (Kohlenhydrate, Fette, Eiweiße) in körpereigene wird heterotrophe Assimilation genannt.

### 4.1.1. heterotrophe Assimilation (auf zellulärer Ebene)

Die meisten Zellen brauchen sich um die Bereitstellung der Nährstoffe nicht selbst sorgen. Entweder sie schwimmen in der Nahrung oder sie wird ihnen auf einem Teller (z.B. über das Blut) präsentiert. Sie müssen sich nur noch um die geregelte Aufnahme und dann um den passenden Umbau für die eigenen Zwecke kümmern.

Einen Überblick über viele Wege, Möglichkeiten und Alternativen gibt das folgende (noch lange nicht vollständige) Schema (ausschließlich pflanzliche Stoffwechselwege sind mit grünen Pfeilen gekennzeichnet):



Interessant sind die zentralen Positionen von Glykolyse und Zitrat-Zyklus sowie des Acetyl-CoA. Bedenkt man dabei, dass die Eucyten über den Zitrat-Zyklus erst mit den Mitochondrien verfügen, dann wird schnell klar, wie wichtig diese für die Evolution der Eucyten sind.

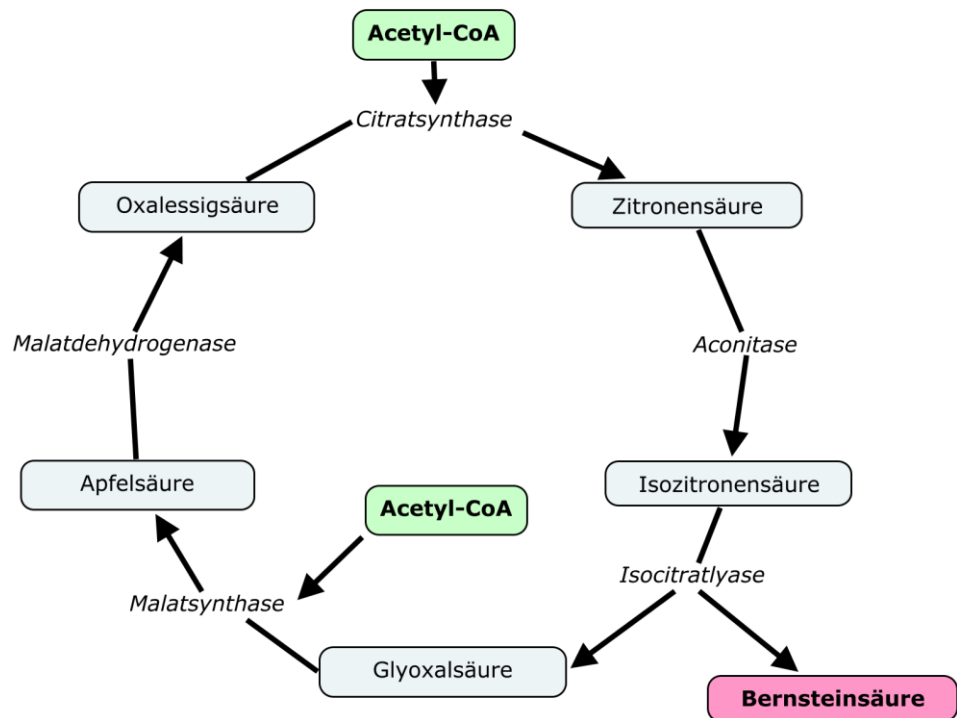
Die stoffliche Verbindung und Abhängigkeit zwischen Mitochondrien und Restzelle sind so stark, dass keine eucytische Zelle ohne Mitochondrien überleben kann. Eine vielleicht ehemalige Symbiose hat sich zu einer obligatorischen Verbindung gewandelt.

### 4.1.1.1. der Glyoxylat-Zyklus – das Zitronensäure-Zyklus-Äquivalent der niederen Organismen

Eine wichtige Stoffwechsel-Drehscheibe niederer Organismen – von Bakterien, über Pflanzen und Pilzen bis einschließlich zu den Wirbellosen – ist der Glyoxylat-Zyklus. Er ähnelt dem Zitronensäure-Zyklus in vielen Schritten.

KREBS-KORNBERG-Zyklus oder auch KREBS-KORNBERG-BEEVERS-Zyklus

lokalisiert in den Glyoxysomen – das sind spezialisierte Peroxysomen (Microbodies)

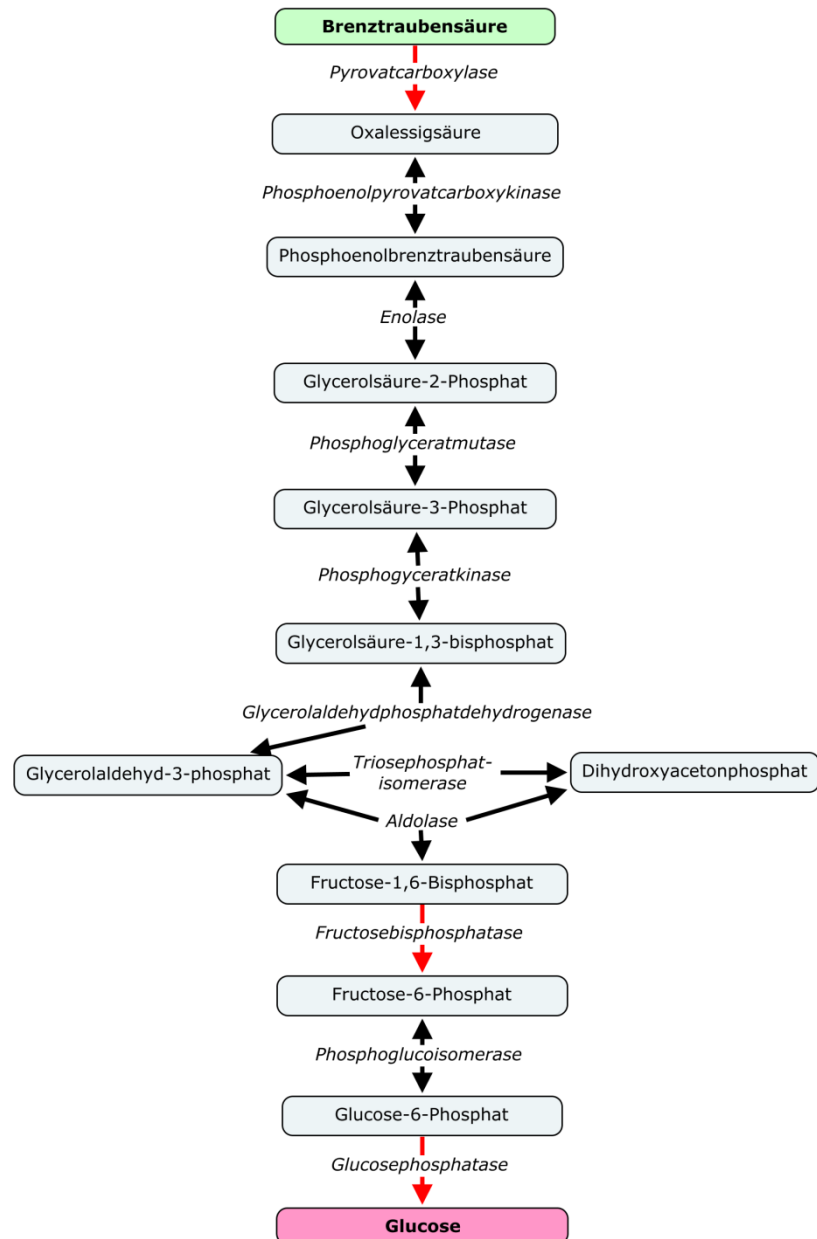


### 5.3.1.1.1. Gluconeogenese

Im Allgemeinen wird behauptet, nur Pflanzen könnten Glucose aus Nicht-Kohlenhydraten synthetisieren. Dies stimmt nur in soweit, dass Pflanzen die Synthese ausschließlich aus anorganischen Stoffen durchführen können. Aus organischen Bausteinen können aber auch andere – heterotrophe – Organismen Glucose bilden. Es ist sogar so, dass die **Gluconeogenese** – also die Glucose-Neubildung – in den Organismengruppen noch weiter verbreitet ist, als die Glycolyse.

Interessanterweise sieht die Gluconeogenese fast wie eine umgedrehte Glycolyse aus. Aber auch das stimmt nicht ganz. Einige Schritte kommen nur hier vor und es sind z.T. auch andere Enzyme notwendig. Einige Enzyme der Glycolyse sind nämlich so effektiv, dass sie praktisch irreversibel arbeiten. Eine Rückreaktion – wie bei den meisten anderen Schritten – ist nicht möglich. An diesen (charakteristischen Glycolyse-) Stellen arbeiten in der Gluconeogenese andere Enzyme.

Eine weitere Besonderheit finden wir beim letzten Schritt. Dieser benötigt ein Enzym – die Glucosephosphatase – welches nur in den Innenräumen (dem Lumen) des Endoplasmatischen Retikulums (ER) zu finden ist. Der kundige Cytologe weiss aber, dass genau dieses (ER) erst bei Eucaryonten (Eucyten, Eucaryoten) vorkommt. Die anderen Organismen-Reiche müssen hier also auch noch andere – wahrscheinlich noch ältere – Enzyme besitzen. Auch der Metabolismus muß dann wohl einem veränderten Weg folgen.



### Aufgaben:

1. Erläutern Sie den Ablauf der Gluconeogenese!
2. Vergleichen Sie die Gluconeogenese mit der Glycolyse! Sind das etwa nur entgegengesetzt laufende Vorgänge? Begründen Sie Ihre Meinung!

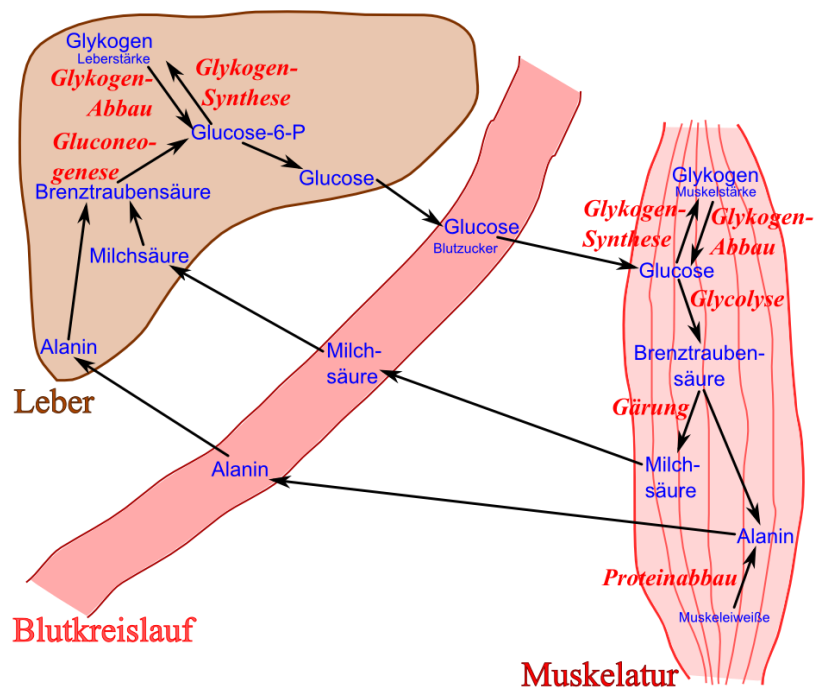


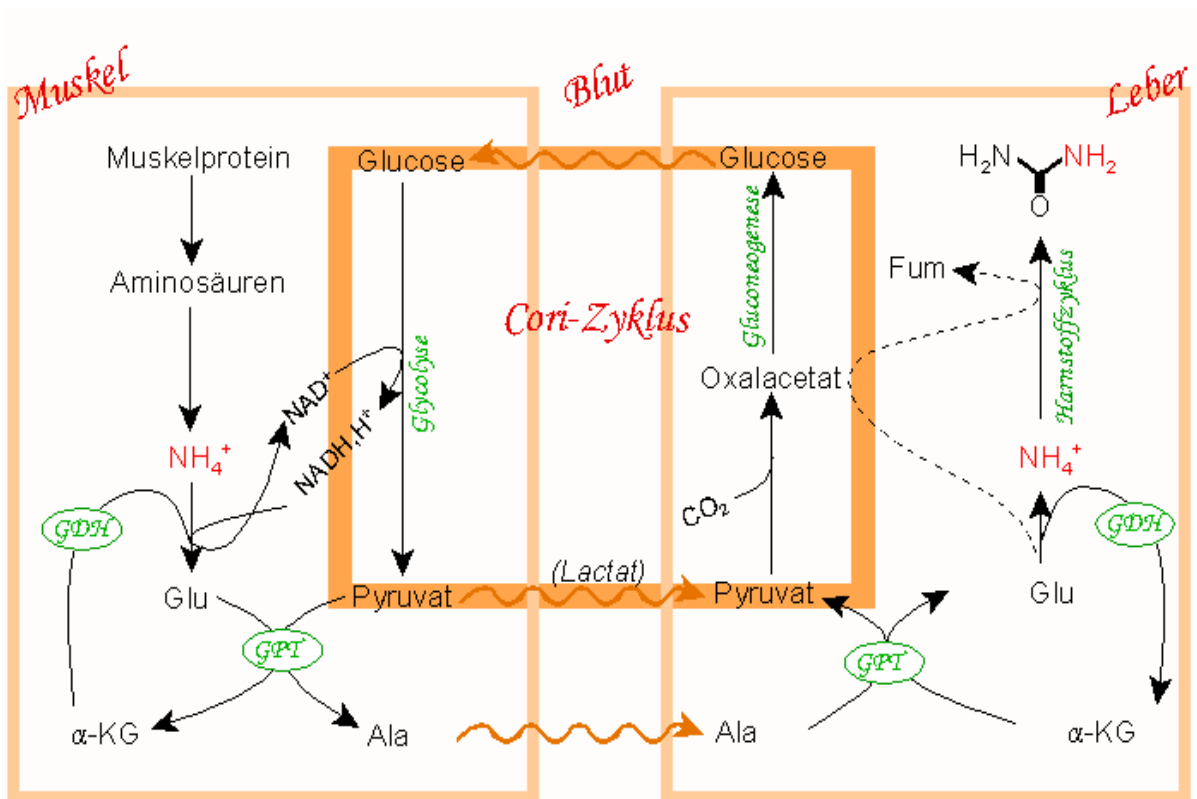
## 4.1.2. heterotrophe Assimilation (auf Organ-Ebene)

nicht unbedingt besonders nur beim Menschen, sondern hier besonders gründlich untersucht und z.T. zuerst hier gefunden  
wahrscheinlich für Säugetiere vielfach allgemeingültig od. im Wesentlichen gleich

### 4.1.2.1. besondere Stoffwechselabläufe beim Menschen

#### 4.1.2.2. CORI-Zyklus





Cori-Zyklus  
 Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (Juergen Bode)

---

### 4.1.3. heterotrophe Assimilation (auf Organismen-Ebene)

Selten ernähren sich höhere, heterotrophe Organismen von mikroskopisch kleinen Nahrungspartikeln. Die meisten nehmen kräftige Happen zu sich. Sei es die Unmenge pflanzlicher Nahrung (Gras, Blätter, Früchte usw.) oder eben der kleinere oder größere erbeutete Organismus.

Im Tierreich unterscheiden wir die Nahrungsaufnahme als Strudler, Sauger, Schlinger und Beißer. Der Mensch gehört bekanntermaßen zu den Beißern.

Die von außen aufgenommene Nahrung muss über verschiedene Prozesse aufnahmefähig gemacht und schließlich auch im Inneren aufgenommen (resorbiert) werden. Dies übernimmt das Verdauungssystem. Wir beschäftigen uns hier vornehmlich mit dem Verdauungssystem des Menschen.

In der Tierwelt gibt es aber die verschiedensten Techniken die Nahrung aufnahmefähig zu machen. Wir unterscheiden z.B. innere und äußere Verdauung. Die innere Verdauung mittels Magen und Darm usw. ist bekannt. Spinnen bedienen sich einer äußeren Verdauung. Sie injizieren den gefangenen Opfern ihre Verdauungsenzyme. Die Enzyme zersetzen die Beutetiere nun von innen. Wenn dann alles "flüssig" ist, braucht die Spinne den ganzen Inhalt nur noch aufzusaugen.

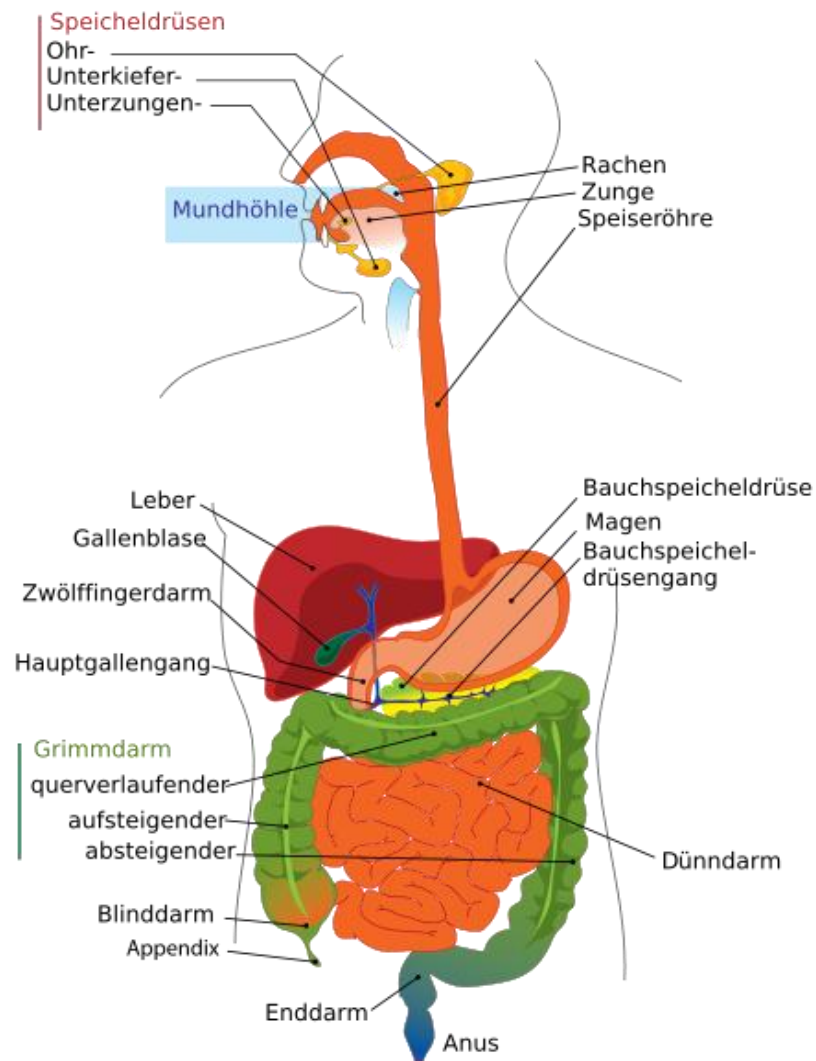
## 5.4.1. das Verdauungssystem des Menschen

Zur Verdauung gehören alle mechanischen, chemischen und biochemischen Prozesse zur Umsetzung der Nahrung in ihre aufnahmefähigen Bestandteile (z.B. Nährstoffe, Wasser, Vitamine, Mineralstoffe) und ihre Aufnahme (Resorption) in den Körper.

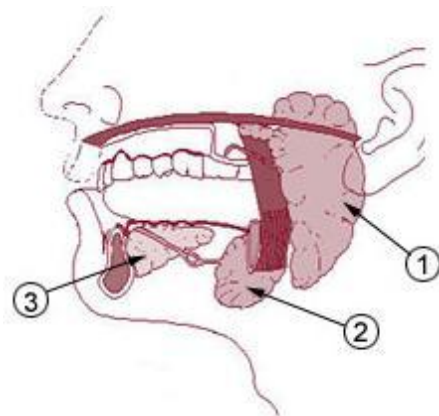
Somit beginnt die Verdauung beim Menschen im Mund nicht nur mit dem Einspeicheln sondern schon mit dem Abbeißen und Zerkauen. Die Nahrung wird zerkleinert und in einen transportfähigen Zustand gebracht. Mit dem Speichel zum Gleitfähig-Machen gelangen auch die ersten Enzyme in den Nahrungsbrei. Diese zerstören zuerst die langkettigen Saccharide.

Der Mensch besitzt drei Speicheldrüsen im Mundraum.

Die Ohrspeicheldrüse ((1); Parotis; Glandula parotidea) ist paarig angelegt. Die Unterzungenspeicheldrüse ((3); Glandula sublingualis) und Unterkieferspeicheldrüse ((2); Glandula submandibularis) sind einzelne große Drüsenkomplexe mit einem Ausgang im Unterzungsbereich. Alle Drüsen produzieren viel Schleim und diverse Verdauungs-Enzyme. Im Schleim finden wir das Protein Mucin, das viel Wasser binden kann und so eine gelartige, gleitfähige Masse ergibt. Als Verdauungsenzym kommt z.B. die  $\alpha$ -Amylase im Speichel vor. Sie zerlegt die Amylose in kleinere Kohlenhydrate. Größere Kohlenhydrat-Moleküle kann man den Oligosacchariden bzw. Dextrinen zuordnen. Bei kleinen handelt es sich schon um Di- und Monosaccharide, die den Speisebrei süßer schmecken lassen.



Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (LadyofHats)



Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (Arcadian)

Der eingespeichelte – noch recht grobe – Nahrungsbrei (Chymus) wird nun durch eine rhythmische Muskelbewegung (Peristaltik) der glatten Speiseröhrenmuskulatur in den Magen transportiert. Die Zunge und das Schlucken unterstützen den Nahrungstransport. Unter bestimmten Umständen kann sich die Peristaltik auch umkehren – wir sprechen dann von Antiperistaltik. Besonders bei verdorbener Nahrung oder übermäßigem Genuß (z.B. von einigen Genußmitteln) kommt dies vor. Die Speiseröhre (Ösophagus) ist von einer Schleimhaut ausgekleidet. Diese verhindert u.a. die Schädigung der Speiseröhre durch Nahrungspartikel und Verdauungs-Enzyme.



Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

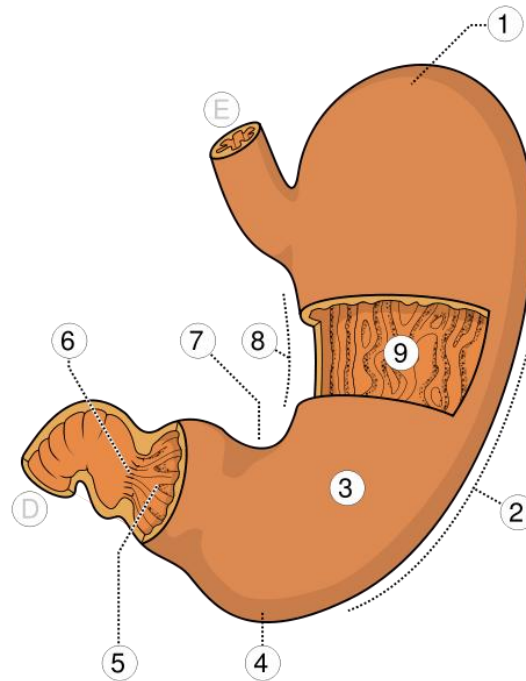
Der Magen (Gaster) ist ebenfalls von einer Schleimhaut ausgekleidet. Die Schleimhaut wird von den Nebenzellen gebildet. Sie kommen nur in relativ geringer Menge im oberen Teil (1) des Magens vor.

Die Unversehrtheit der gefalteten Magenschleimhaut (9) ist besonders wichtig, da in Belegzellen u.a. die Magensäure produziert wird. Die sogenannten Hauptzellen produzieren die Vorstufe Pepsinogen für das Enzym Pepsin. Die Magensäure besteht im Wesentlichen aus Salzsäure und hat einen pH-Wert um 2. Erst bei diesem pH-Wert wird das Pepsinogen in das aktive Enzym Pepsin umgewandelt. Das Pepsin spaltet Eiweiße in kleinere Peptidketten.

Magensäure und Enzyme würden den Magen selbst verdauen, wenn keine schützende Schleimhaut (9) da wäre. Magengeschwüre entstehen an Stellen, an denen die Schleimhaut fehlt oder beschädigt ist. Das Magengewebe vernarbt und wird steifer. Bei Bewegungen reißt das narbige Gewebe ein und frische Säure reizt die Nerven.

Die Magensäure sorgt desweiteren für eine Desinfektion des Nahrungsbreies, denn auch andere Organismen würden gerne von dem großen Nahrungsangebot profitieren. Desweiteren gerinnen die meisten Eiweiße in dem stark sauren Milieu. Dazu gehört auch die  $\alpha$ -Amylase aus dem Mundspeichel. Somit stopt im Magen die Kohlenhydrat-Zerlegung.

Durch Muskelkontraktionen werden die Magenwände (rechte Abb.) bewegt. Der im Magen befindliche Nahrungsbrei wird durchmischt und homogenisiert sowie langsam in Richtung Magenpförtner (6) transportiert.



Q: [de.wikipedia.org](http://de.wikipedia.org) (Olek Remesz)

#### Teile des Magens:

- (1) Fundus
- (2) große Kurvatur
- (3) Korpus (Magenkörper)
- (4) Magengrund, Magenboden
- (5) Antrum
- (6) Pylorus (Magenpförtner)
- (7) Incisura angularis
- (8) kleine Kurvatur
- (9) Schleimhautfalten

## Verdauungsdauer von Lebensmitteln in einem gesunden Magen

Lebensmittel	Verweildauer [min]
Brot	210
Eier, hart gekocht	180
Eier, in Butter gebraten	210
Eier, roh	120
Gänsefleisch	150
Hammelfleisch	205
Hühnerfleisch	135
Frikasse	150
Kalbfleisch	240
Kartoffeln	210
Lammfleisch	150

Lebensmittel	Verweildauer [min]
Milch	120
Rindfleisch	180
Schweinefleisch	315
Speck	270
Truthahnfleisch	150
Wurst	200 – 240

Der Magenpförtner portioniert den Mageninhalt und sorgt so für einen relativ kontinuierlichen Stofftransport in den Zwölffingerdarm (Duodenum). Dieser Darmabschnitt hat seinen Namen von seiner ungefähren Größe erhalten. Er ist typischerweise etwa so lang wie zwölf Finger breit sind (rund 25 cm).

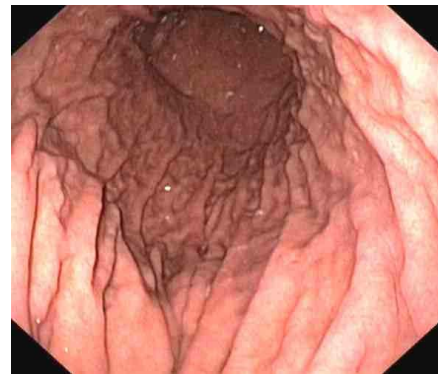
Die Bauchspeicheldrüse (Pankreas) gibt Schleim und Verdauungssekrete in den Zwölffingerdarm ab (täglich rund 1,5 l, durch die VATERsche Papille (in der Abb. links an der Darmwand zu sehen)). Der Schleim schützt die Darmwand und erleichtert den Transport. Die Verdauungs-Enzyme intensivieren den Abbau der Kohlenhydrate und der Eiweiße in ihre jeweiligen Monomere.

Innerhalb des Zwölffingerdarms werden die Magensäuren neutralisiert und dann ein basisches Milieu geschaffen. So können auch säurestabile Eiweiße (auch das Pepsin aus dem Magen) abgebaut werden.

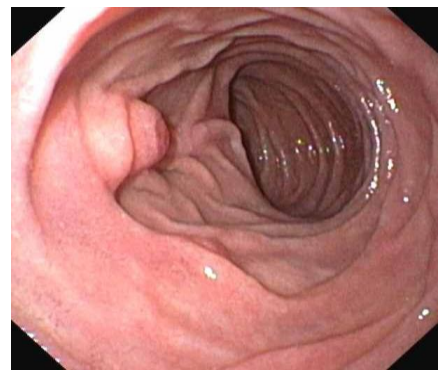
Alle Darmschleimhäute bilden ebenfalls Darmsäfte, die unterschiedlichste Enzyme und Schleimstoffe enthalten. Dabei unterstützen die Enzyme Trypsin, Chymotrypsin und verschiedene Carboxypeptidasen. Trypsin und Chymotrypsin werden erst im basischen Milieu aktiviert.

Noch nicht vollständig aufgeschlossenen Kohlenhydrate (vor allem Oligosaccharide) werden von neuen  $\alpha$ -Amylasen aus den Darmwand-Zellen zerlegt. Die Glucosidasen ( $\alpha$ -1,6-Glucosidase) spalten die 1,6-glycosidischen Bindungen, wie sie z.B. im Amylopektin und im Glycogen vorkommen.

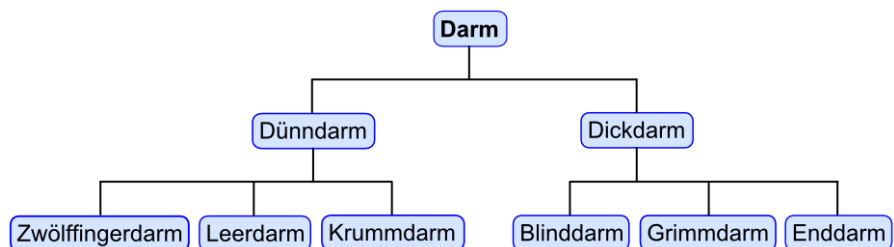
Am Ende der Kohlenhydrat-abbauenden Prozesse der Verdauung stehen dem Körper dann Glucose, Maltose, Isomaltose und noch einige andere Monosaccharide zur Resorption zur Verfügung.

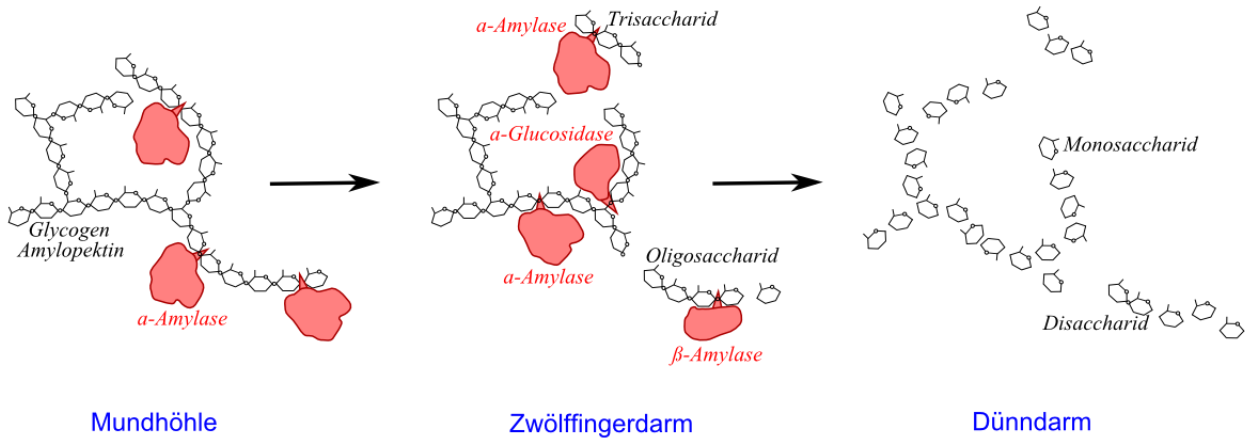


Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)



Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)





Im ersten Teil des Dünndarms – dem Zwölffingerdarm (Duodenum) – beginnt die Resorption der Nährstoffbausteine.

Der Darm besitzt im Inneren Ausstülpungen, die Darmzotten genannt werden. Auch deren Oberfläche ist mit Ausstülpungen auf zellulärer Ebene (ausgestülpte Zellmembran) versehen. Alle Ausstülpungen dienen nur einem Zweck – die Oberfläche für die Resorption deutlich zu vergrößern.

Die Kohlenhydrate liegen fast vollständig als Monosaccharide vor. Viele Peptide sind ebenfalls bis auf die Aminosäuren hydrolysiert. Sie können problemlos resorbiert werden.

Lediglich die Fette sind noch weitgehend unverdaut. Durch die Darmbewegungen sind die Fett-Tröpfchen der Nahrung zwar schon wesentlich kleiner geworden.

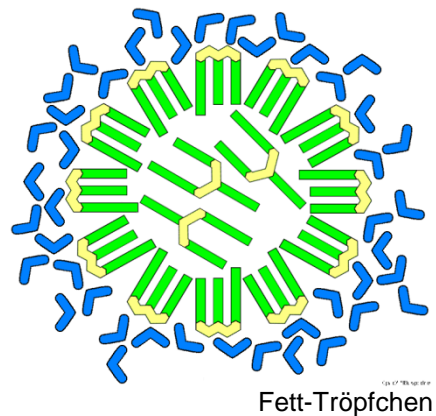
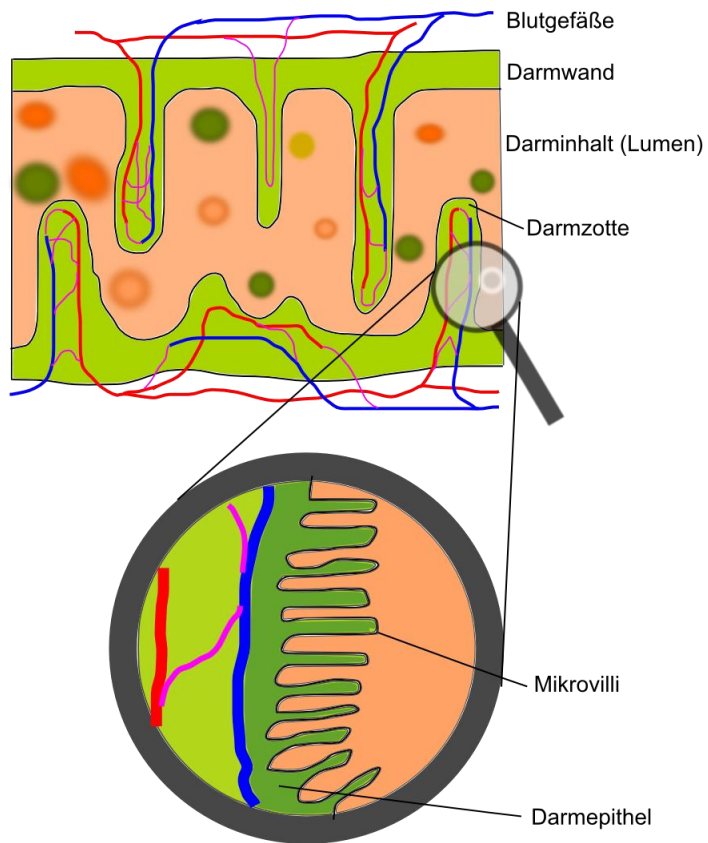
Sie können aber immer wieder miteinander verschmelzen. Im Prinzip so, wie wir es von den Fettagungen auf einer Brühe kennen.

Der Glycerol-Anteil (in der Abb. gelb) der Fette ist relativ gut Wasser-löslich. Er liegt aber normalerweise im Zentrum eines Fett-Moleküls (siehe die Stimmgabel-förmigen Moleküle im Zentrum des Bläschens).

Um im wässrigen Milieu eine stabile Situation zu erzeugen, werden die Fett-Moleküle so verbogen, dass alle fettlöslichen Teile (- die Fettsäuren (in der Abb. grün)) zum Kern des Tröpfchens (reines Fett) zeigen. Der Wasser-lösliche Teil (Glycerol) bildet eine Kontaktfläche zu den umgebenden Wasser-Molekülen.

Beide Stoffe sind ineinander nicht löslich – bilden also deutlich abgegrenzte Phasen (Regionen). Mittels Gallensaft (enthält u.a. Lecithin und Gallensäure) gelingt eine Emulgierung der Fette.

Emulsionen sind feine Verteilungen eines flüssigem Stoffes in einer anderen Flüssigkeit.

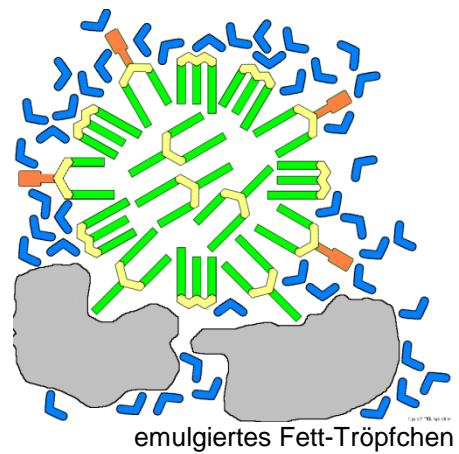


Damit die Bläschen stabil bleiben und nicht wieder miteinander verschmelzen, muss ein grenzflächenaktiver Stoff zwischen den beiden Phasen vermitteln. Bei Emulsionen heißt dieser Stoff Emulgator.

Emulgatoren können z.B. Fett-ähnliche Stoffe oder Proteine (in der Abb. grau) sein. Proteine enthalten auf ihrer Oberfläche polare und unpolare Regionen, die gut als Phasenvermittler dienen können.

Fett-ähnliche Stoffe, wie z.B. Phospholipide, haben zusätzliche polare Molekül-Bestandteile (Abb.: orange → Phosphat-Rest). Dadurch stellen sie gewissermaßen Brücken zum polaren, wässrigen Medium her. Die unpolaren, lipidfreundlichen Teile (Fettsäuren) stellen einen festen Kontakt (VAN-DER-WAALS-Kräfte) zu den Fetten her.

Die Galle ist der Emulgator im Verdauungstrakt und wird in der Leber produziert. Temporär wird sie in der Gallenblase gespeichert. Durch die Emulgierung können kleinere Fett-Bläschen entstehen und vor allem bleiben sie auch stabil. So bieten die Fette eine größere Oberfläche für Hydrolasen (Lipasen), welche die Lipide in Glycerol und Fettsäuren zerlegen.



**böse Frage zwischendurch:**  
**Warum sollen eigentlich kleinere Fett-Tröpfchen eine größere Oberfläche haben?**

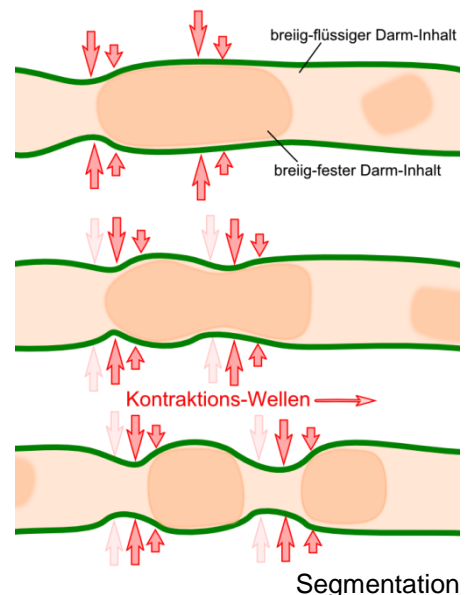
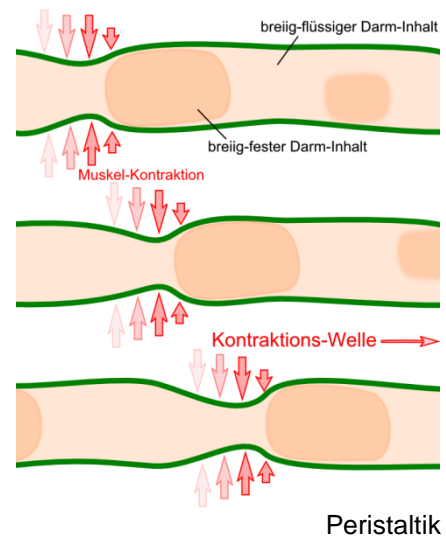
Im restlichen Dünndarm (Leerdarm (Jejunum) und Krummdarm (Ileum)) werden nun die Monomere aller Nährstoff vollständig resorbiert. Leerdarm und Krummdarm sind jeweils rund 2,5 m lang.

Um den gesamten Darminhalt auszunutzen, wird durch die Bewegung des Darms (Peristaltik) der Nahrungsbrei ständig durchmischt und langsam in Richtung Dickdarm (Intestinum crassum) bewegt.

Durch die gleichen Darm-Bewegungen kommt es auch zur Portionierung des Darm-Inhaltes. In diesem Fall spricht man von Segmentation.

Die Oberfläche des Darms ist durch unzählige Darmzotten und im Kleinen (auf Zellebene) durch Mikrovilli (Bürstensaum) stark vergrößert. Die Monomere werden durch aktive und passive Transportvorgänge über die Darmwand in Richtung Blut geleitet. Monosaccharide werden z.B. durch Na-K-Pumpen aktiv aufgenommen, d.h. es wird ATP-Energie verbraucht. Die meisten Stoffe werden aber mit dem Konzentrationsgefälle aufgenommen.

Von den Darmwandzellen werden Kohlenhydrate zu meist in Form von Monosacchariden resorbiert. Die wenigen aufgenommenen Disaccharide werden in den Zellen durch Enzyme weiter in Monosaccharide gespalten. Der Transport erfolgt entlang des Konzentrationsgefälles hin zu den Blutgefäßen (passiv → Diffusion).





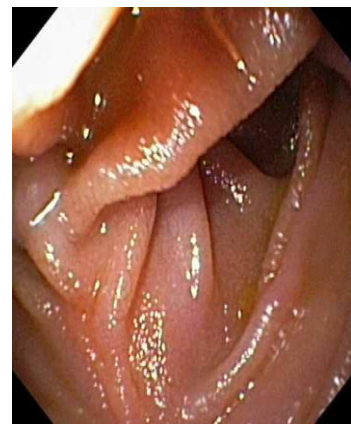
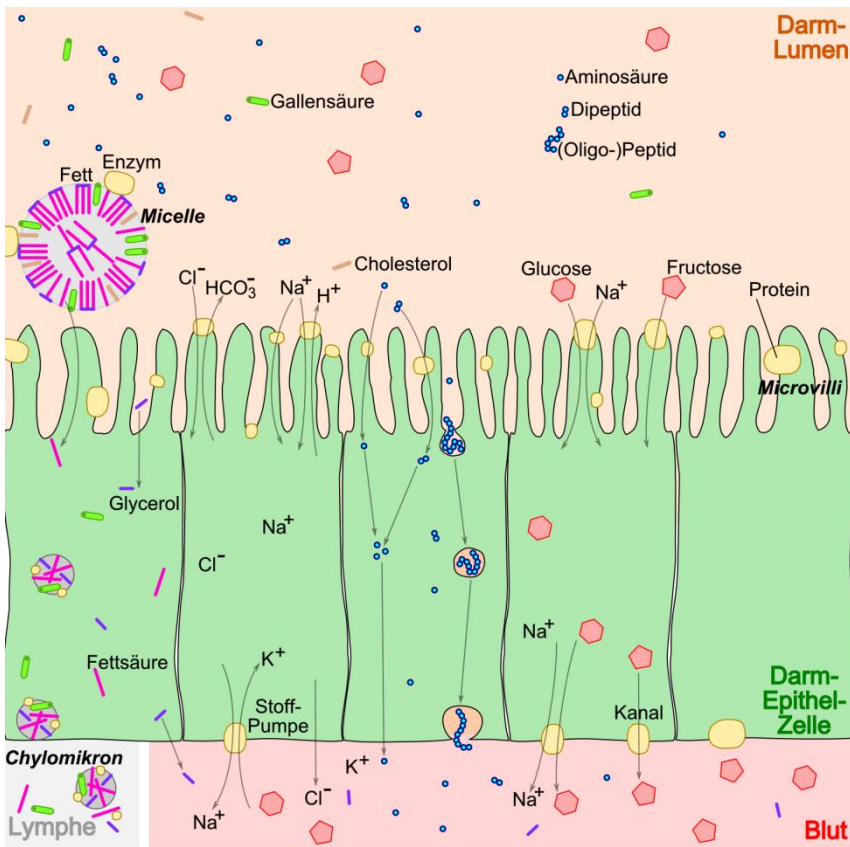


Bild aus dem Dünndarm  
Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

Resorption ...  
... der Fette    verschiedener Ionen    der Eiweiße    der Kohlenhydrate

nach Q: /22, S. 130/

Sagenumwogen ist der Blinddarm (Caecum, Zäkum). Er dient zur Nachverdauung schwer umsetzbarer Nahrungsbestandteile. Diese können dann schon mal einen kleinen Anhang – den Wurmfortsatz – etwas stärker reizen und ihn entzünden. Dann haben wir es mit der gefährlichen "Blinddarm"-Entzündung, die eigentlich keine ist, zu tun. Der betroffene Wurmfortsatz (Appendix, Abb. rechts) ist ein (beim Menschen) rudimentäres Organ, welches bei vegetarisch lebenden Tieren für die Verdauung von Zellulose zuständig ist. Da der Wurmfortsatz keine bekannten Funktionen mehr hat, kann er bedenkenlos entfernt werden.

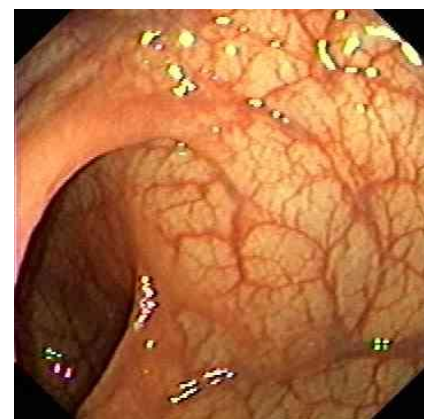


Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

Im Dickdarm (Intestinum crassum) angekommen, wird dem verbleibenden Nahrungsbrei nun vor allem Wasser entzogen. Abfallprodukte des Stoffwechsels werden in kompakter Form z.B. als braune bis schwarze Farb- und Gerbstoffe von der Darmwand in den Darminhalt hinein abgegeben.



Dickdarm mit Darminhalt (Kot)



Mastdarm  
Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

So entsteht die Farbe des Kots. Durch den Wasserentzug werden die unverdauten Reste kompakter und leichter speicherbar. Die Speicherung übernimmt der Mastdarm (Rectum, rechte Abb.). Ist dieser reichlich gefüllt, dann wird Kot in Richtung After transportiert.

Nun wird es höchste Zeit, sich in Richtung stilles Örtchen zu bewegen, denn die Verdauungs-Reste müssen raus. Der Schließmuskel (Anus) des After kann dem Druck von innen nur eine kurze Weile etwas entgegensetzen. Die Abgabe des Kots gehört zur Verdauung dazu und hat nichts mit der oft zitierten Ausscheidung zu tun.

Die Ausscheidung sorgt für die Abgabe von Wasser, Harnstoff, Buttersäure, Kohlendioxid u.ä. Stoffwechsel-Endprodukten. Für diese Aufgabe ist ein eigenständiges Organsystem (Ausscheidungssystem) zuständig. Zu den Ausscheidungsorganen gehören Haut, Lungen und Nieren mit den Harnorganen.

Typische Nahrungsbestandteile benötigen für eine Durchwanderung durch den gesamten Magen-Darm-Trakt bis zu 48 Stunden. Schwer-verdauliche Bestandteile bringen es auf Verweilzeiten von bis zu drei Tagen.



Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

**Aufgaben:**

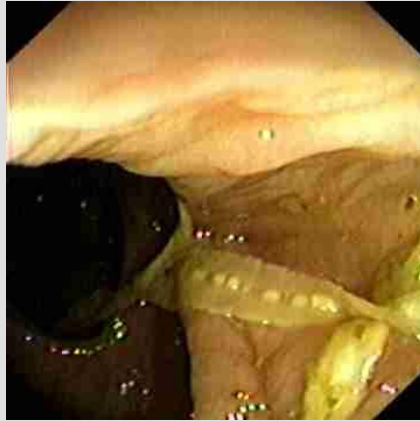
***1. Vervollständigen Sie die folgende Tabelle!***

Organ(e)	Vorgänge zur Verdauung der ...		
	Kohlenhydrate	Proteine	Fette
Mundhöhle			
Magen			
Zwölffingerdarm			
Dünndarm			
Dickdarm			

## Bandwurm

(s)

Bandwürmer sind extrem angepasste Parasiten. Mit Hilfe eines kleinen – mit Saugnäpfen und Wiederhaken besetzten – Kopfes verankern sie sich in der Darmwand. Über die gesamte Oberfläche der flächigen Körperglieder nimmt der Bandwurm die (vom Wirt) fertig verdauten Nährstoffe direkt auf. Bandwürmer können mehrere Meter lang werden. Die Endglieder des Bandwurms werden regelmäßig abgetrennt und mit dem Kot abgegeben. Sie enthalten die reifen Eier.



Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

## Exkurs: Parasiten im Verdauungstrakt

### Spulwurm

(s) *Ascaris lumbricoides*

Der mit den Regenwürmern verwandte Spulwurm lebt im Dünndarm des Menschen (, anderer Primaten und von Bären). Die Weibchen werden bis zu 40 cm lang und sind rund 5 mm dick. Die Männchen sind mit 25 cm deutlich kleiner. Ein Befall wird meist erst nach dem Abgeben von Würmern mit dem Kot erkannt.

Spulwurm-Eier werden in verseuchten Gebieten in unreinen Toiletten und im Freien (wilde Toiletten) über Handkontakt in den Mund aufgenommen. Die Eier wandern in den Darm, wo sie die erste beiden Larven-Stadien durchleben. Dann wandern die Larven durch die Darmwand über die Blutgefäße in die Leber. Hier machen sie ihr drittes Larven-Stadium durch. Über das Herz oder die Lunge gelangen die Larven in die Luftwege. Beim Abhusten kommen sie wieder im Mundraum und werden erneut verschluckt.

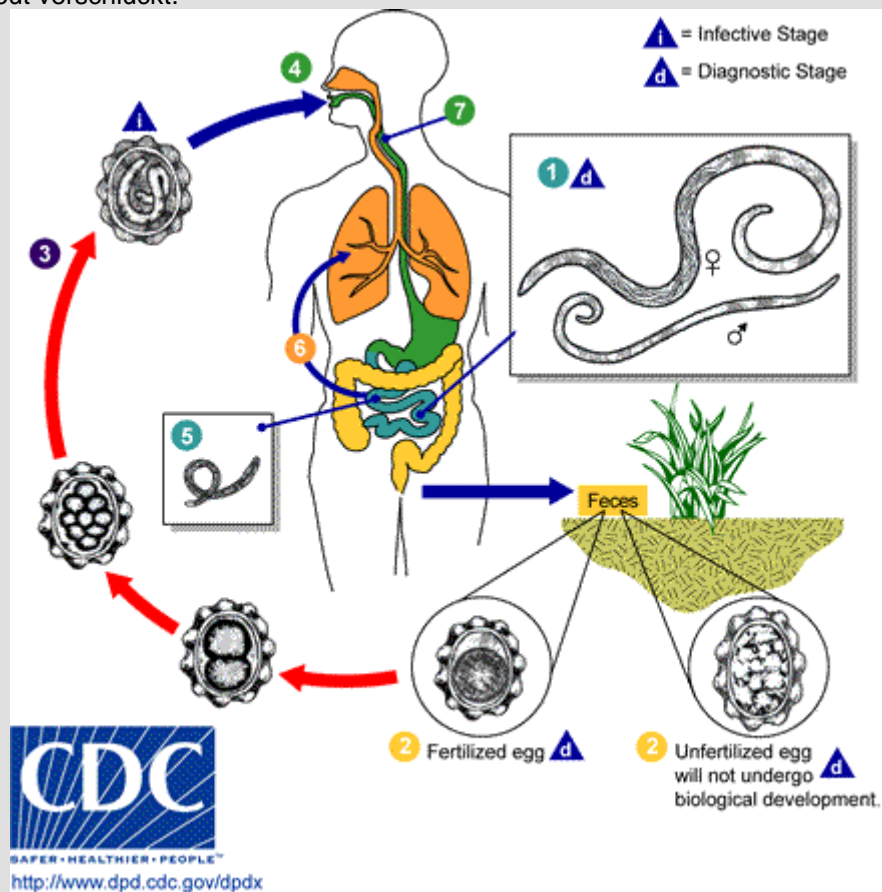
Nun entwickeln sie sich zum fertilen Spulwurm. Die geschlechtsreifen Weibchen können dann täglich bis zu 200.000 Eier produzieren. Bei einer Lebensdauer von bis zu zwei Jahren können insgesamt über 25 Millionen Eier freigesetzt werden, die mit dem Kot abgegeben werden. Nach einer optischen oder serologischen Erkennung wird mit Medikamenten behandelt. Die wichtigsten Hygienemaßnahmen sind das regelmäßige Händewaschen und das gründliche Waschen von Gemüse. Zur Vorbeugung eines Befalls sollte auf die Nutzung von Kot-gedüngtem Gemüse verzichtet werden (Problem bei Biogemüse!). Haustiere sollten regelmäßig entwurmt werden.

Die Eier können Temperaturen über 40 °C nicht ab, so dass durch Garren die Infektionsgefahr ausgeschaltet wird.

Über 20 % der Weltbevölkerung sind von Spulwürmern befallen.



Q: de.wikipedia.org / US CDC  
([www.dpd.cdc.gov](http://www.dpd.cdc.gov) (Optigan13))  
(Achtung! Lineal hat die Einheit inch)



Q: [www.dpd.cdc.gov](http://www.dpd.cdc.gov) (US CDC)

## 4.2. autotrophe Assimilation

Wir haben bei der Besprechung der Dissimilation schon erwähnt, dass der Ur-Ozean zuerst reichlich Nährstoffe für die damals lebenden anaeroben Organismen bereitgestellt hat.

Nachdem ein großer Teil dieser Ressourcen aufgebraucht war, suchten die Organismen neue Wege zum Energie- und Stoffgewinn. Zu dieser Zeit (vor 3,6 Mrd. Jahren) muss die Photosynthese entstanden sein. Mit Hilfe der reichlich verfügbaren Lichtenergie wurde an speziellen Farbstoffen (z.B. Chlorophyll) Energie (in Form von ATP) und Reduktionsäquivalente (in Form von enzymgebundenen Wasserstoff) gebildet. Wenig später ist dann wahrscheinlich der zelleigene Aufbau von organischen Stoffen (Glucose u. einige Aminosäuren) entstanden. Dieser Mechanismus (CALVIN-Zyklus) wurde schließlich von anderen Bakterien übernommen, die ohne Farbstoffe die chemische Energie anderer Stoffe ausnutzten (primäre Chemosynthese(n)).

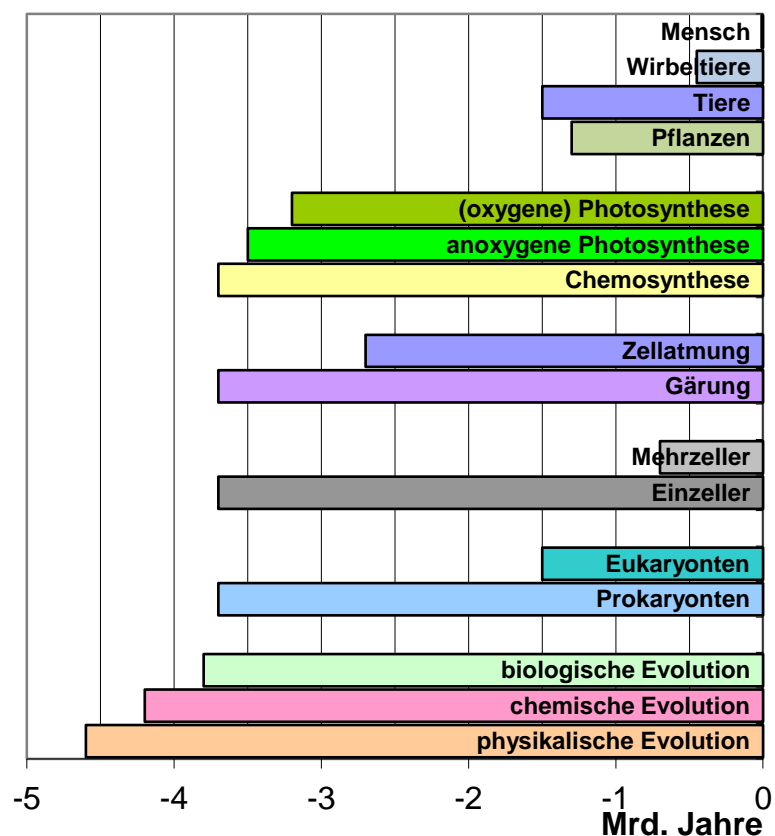
Primäre (anaerobe) Chemosynthesen bedürfen aber sehr großer Stoffmengen, weshalb sie wohl auch bis heute nur ein Schatten- und Nischendasein fristen. Viele der heute bekannten (sekundären, aeroben) Chemosynthesen brauchen Sauerstoff, so dass diese mit Sicherheit erst nach der Photosynthese entstanden sein können.

Ob es als Vorläufer zur Photosynthese einfache chemische Systeme gegeben hat, ist z.Z. noch offen. Die ad hoc-Entstehung der Photosynthese ist aber nicht sehr wahrscheinlich. Nach neueren Untersuchungen der Gen-Sequenzen verschiedener Bakterien erhärtet sich die These immer mehr, dass Bestandteile der heutigen Photosynthese (→ Photosysteme I und II) unabhängig voneinander von verschiedenen Bakterien entwickelt wurden. Die Bestandteile sind dann wahrscheinlich durch horizontalen Genaustausch über die Arten hinweg ausgetauscht und zusammengesetzt worden.

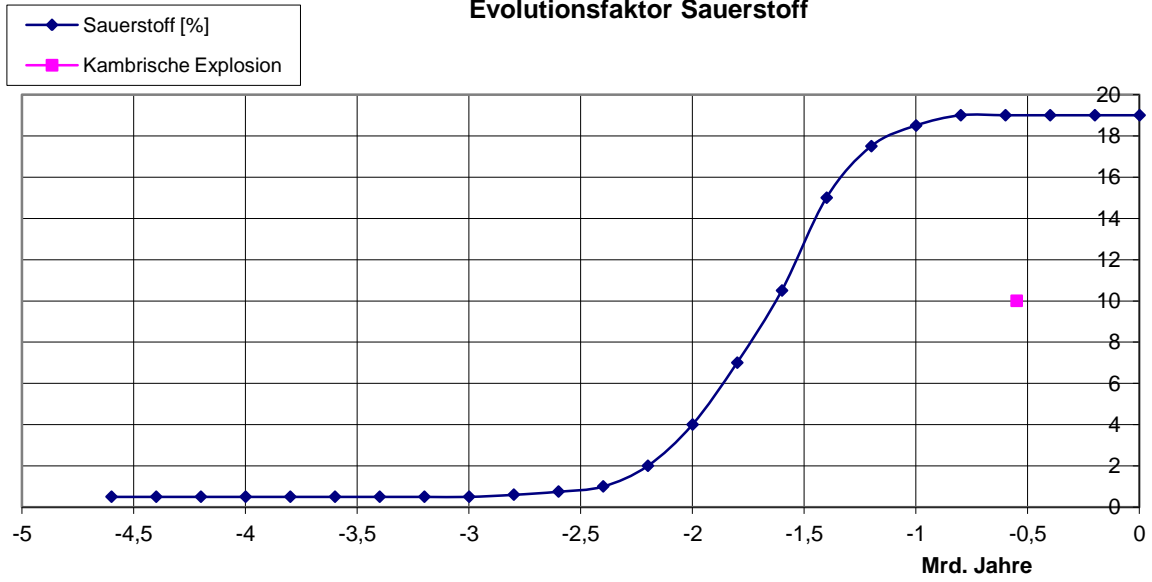
Auch eine Übernahme – oder besser Zweckentfremdung – der Atmungskette ist in vielen Punkten vorstellbar. Dafür spricht das gleiche Prinzip der ATP-Produktion und viele recht ähnliche Redoxsysteme in beiden Metabolismen.

Da aber Bakterien usw. schlecht versteinern, wird man wohl nie ganz sicher die Entstehung und Ausprägung der Metabolismen aufklären können. Wahrscheinlich kommt der Stoffwechsel von Archeobakterien den damals entstandenen Prozessen am Nächsten. Über deren Metabolismen ist aber relativ wenig bekannt.

In der Übersicht sieht man einen Grobverlauf zu wichtigsten evolutionären Vorgängen und Entwicklungsstufen.



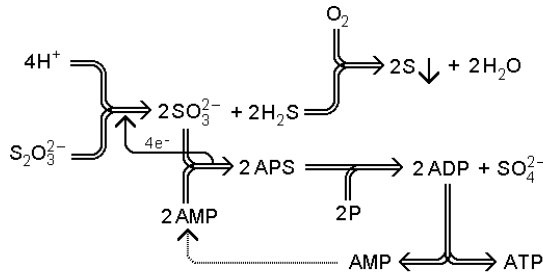
### Evolutionsfaktor Sauerstoff



**Stoffwechselübersicht Teil 2 (autotrophe Assimilation)**

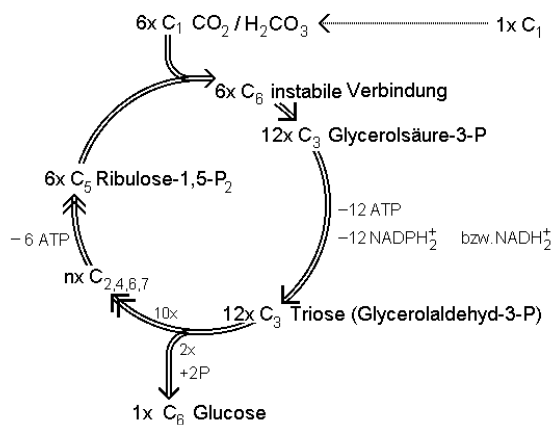
**Chemosynthese**

für (A) *Thiobacillus thiooxydans*



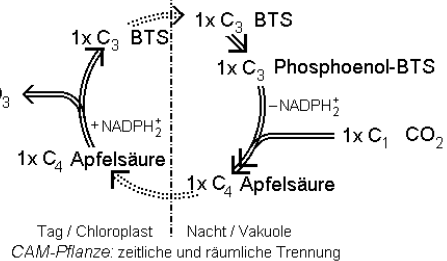
- = Weg innerhalb eines Stoffwechselprozesses
- Verbindung zwischen Stoffwechselprozessen
- ⇒ einschrittige Stoffumwandlung
- ⇒⇒ mehrschrittige Stoffumwandlung
- + wird gebildet / wird frei
- wird verbraucht / wird gebunden

**CALVIN-Zyklus (Dunkelreaktionen)**



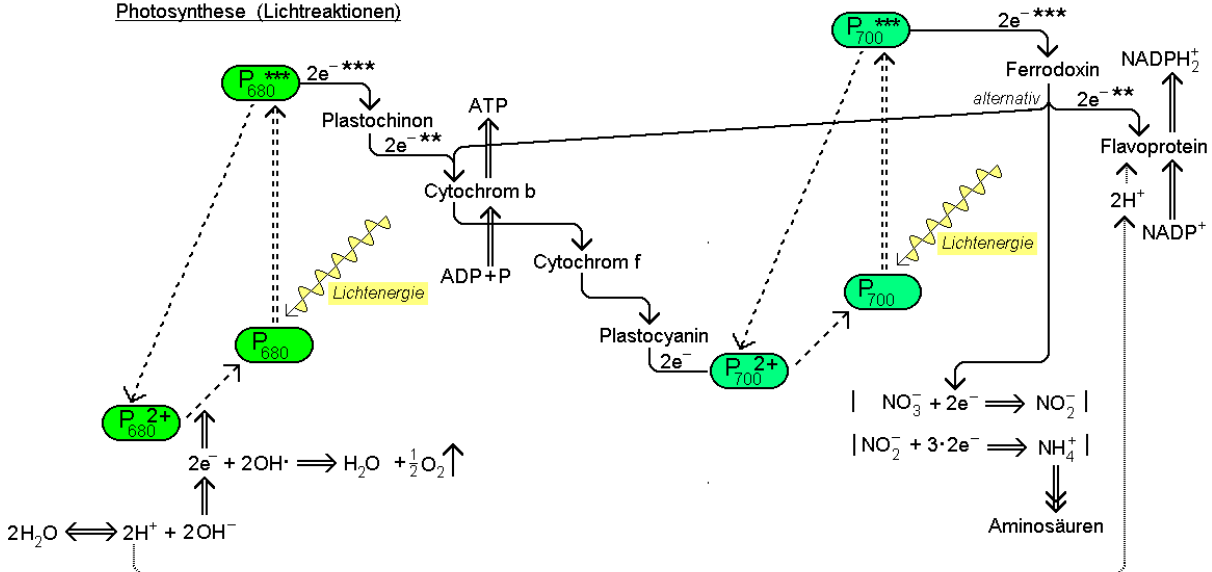
**CO2-Fixierung bei C4- bzw. CAM-Pflanzen**

C4-Pflanze: räumliche Trennung  
 Bündelscheidenzelle | Mesophyllzelle



- ATP...Adenosin-5'-triphosphat
- ADP...Adenosin-5'-diphosphat
- AMP...Adenosin-5'-monophosphat
- APS...Adenosin-5'-phosphosulfat
- GTP...Guanosin-5'-triphosphat
- NAD+...Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid
- NADP+...Nicotinamid-Adenin-Dinucleotidphosphat
- FAD...Flavin-Adenin-Dinucleotid
- CAM...Crassulcean Acid Metabolism

**Photosynthese (Lichtreaktionen)**



© Pflanzenernährung-Projekt-Gruppe

---

## 4.2.1. Evolution der Photosynthese

Populäre Aussagen besagen, dass zuerst die Photosynthese entstanden sein muss, welche reichlich Sauerstoff produzierte und danach die Zellatmung als Sauerstoff-Verbraucher. Dies entspricht nicht mehr dem aktuellen Forschungsstand.

Vieles spricht für einen umgekehrten Ablauf. Eine entsprechende These wird von Jose CASTRESANA et. al. (1995) propargiert.

In vielen Organismengruppen sind (andere) Atmungsketten gefunden worden, die eben gar kein Sauerstoff als Elektronen-Akzeptor am Ende verwenden.

Außerdem sieht vieles so aus, als wären die Photosystem-Ketten des Z-Schema (Photosysteme I und II) abgewandelte Atmungsketten.

Desweiteren gilt es mit einem grundsätzlichen Irrglauben aufzuräumen. Wenn wir langläufig (populärwissenschaftlich und schulbiologisch) von Photosynthese sprechen, dann meinen wir nur eine der Möglichkeiten. Es gibt neben der Chlorophyll-Photosynthese noch eine andere, die auf Retinal basiert. Und die scheint wesentlich älter zu sein.

Wenn Ihnen der Begriff Retinal schon irgendwie bekannt vorkommt, dann haben Sie eine gute Ahnung / ein gutes Erinnerungsvermögen. Retinal ist der Seh-Farbstoff in vielen Augen. Dieses ist im menschlichen Auge z.B. in der Retina (Netzhaut (Schicht der Sehzellen)) konzentriert.

In diesem Skript verwenden wir den Begriff Photosynthese immer auf die erfolgreichere / verbreitete Chlorophyll-Photosynthese. Für die Retinal-Photosynthese verwenden wir den ausführlichen, zusammengesetzten Begriff. So verfahren wir auch mit speziellen Formen der Bakterien- und Algen-Photosynthesen.

In den letzten Jahren ist neben der "normalen" Photosynthese eine spezielle Form bei Bakterien aufgeklärt worden. Diese produziert kein Sauerstoff, weshalb sie als anoxygene Photosynthese bezeichnet wird. Im Gegensatz dazu wird die "normale" Photosynthese als oxygene (Sauerstoff-erzeugende) Photosynthese bezeichnet. Die anoxygene Photosynthese ist wahrscheinlich schon vor 3,6 Mrd. Jahren zuerst entstanden und dann etwa 200 Mill. Jahre später durch die oxygene Photosynthese ergänzt und verbessert worden

Neben dem CALVIN-Zyklus (der die Glucose in der "normalen" Photosynthese bildet) konnten Wissenschaftler einen umgekehrten Zitrat-Zyklus nachweisen. Dessen Vorgänge laufen genau anders herum ab, als wie wir es beim "normalen" (reduktiven) Zitrat-Zyklus kennen gelernt haben. Es wird also Cohlendioxid verbraucht / gebunden und letztendlich Acetyl-CoA als Produkt ausgeschleust. Von diesem Stoff aus ist ein Aufbau von Kohlenhydraten und Fettsäuren (Fetten) möglich. Somit sind auch verschiedene Formen des Stoff-Aufbaus (autotrophe Glucose-Bildung) bekannt.

Zur Zeit sieht es so aus, als dass schon vor 3,8 Mrd. Jahren eine Photosynthese existiert hat, die auf Wasserstoff beruhte. Es dauerte wahrscheinlich nur 400 Mill. Jahre nachdem die ersten Zellen entstanden waren, dass auch eine erste Sonnenenergie-Nutzung möglich wurde.

Vor rund 3,4 Mrd. kam dann Prozesse dazu, die eine Nutzung von Schwefelwasserstoff ( $H_2S$ ) möglich machten. Schwefelwasserstoff ist dem Wasser ( $H_2O$ ) chemisch recht ähnlich und kam in der reduzierenden Ur-Atmosphäre und im Ur-Ozean recht häufig vor. Die Nutzung von Eisen(II)-Ionen war dann vor 3,0 Mrd. Jahren ein nächster Schritt. Die Organismengruppen, die diese Photosynthese noch heute beherrschen sind Protocyanobakterien und Proteobakterien.

Wahrscheinlich ist irgendwann dazwischen (? vor 3,5 Mrd. Jahre) die oxygene Photosynthese entstanden. Sie sorgte zuerst extrem langsam, dann aber bei ungefähr 2,0 Mrd. Jahren für einen immer stärkeren Sauerstoff-Anteil in der Atmosphäre. Aus der reduzierenden Ur-Atmosphäre wurde die heute existierende oxidierende Atmosphäre mit rund 20 % Sauerstoff.



---

## 4.2.2. Photosynthese

Mit dem Beginn des 19. Jahrhunderts (um 1800) waren viele einfache und grundlegende Kenntnisse über die Photosynthese bekannt. "DE SAUSSURE faßte die damaligen Kenntnisse folgendermaßen zusammen:

1. Die Pflanze erhält ihren Kohlenstoff aus dem Kohlendioxid der Atmosphäre;
2. die Elemente Wasserstoff und Sauerstoff werden zusammen mit dem Kohlenstoff assimiliert, und zwar in den mengenverhältnissen, welche im Wasser vorliegen;
3. die Zunahme an Trockenmasse bei der Photosynthese der Pflanzen ist eine Folge der unter 1. und 2. beschriebenen Prozesse;
4. die Photosynthese wird mit Lichtenergie betrieben."/14; S. 240/

Weiterhin war bekannt, dass die Photosynthese Sauerstoff freisetzt. Wenig später konnte dann auch die Notwendigkeit des grünen Blattfarbstoffes für die Photosynthese nachgewiesen werden. Um 1932 untersuchten EMERSON und ARNOLD Grünalgen im intermittierenden (unterbrochener) Licht (= kurzphasiger, künstlicher Lichtwechsel). Dabei stellten sie fest, dass über einer bestimmten Lichtmenge die Photosynthese nicht verhindert werden kann. Unterhalb dieser Lichtmenge reichen die Lichtreaktionsprodukte nicht aus, die nachfolgenden Dunkelprozesse zu versorgen. Die Gesamtleistung brach deutlich ein. Zudem wurde eine Temperaturabhängigkeit nur für die Dunkelprozesse nachgewiesen.

Ein Beleg für die Zweiteilung der Photosynthese konnte von EMERSON über den, nach ihm genannten EMERSON-Effekt (auch: enhancement-effect), erbracht werden. Dieser Effekt tritt ein wenn, man Chloroplasten mal mit monochromatischem Licht von 680 bzw. 700 nm Wellenlänge bestrahlt und mal beide Wellenlängen gemeinsam verwendet. Zum Ersten erhält man je nach gewählter Wellenlänge unterschiedliche Produkte (Sauerstoff, ATP, Glucose) in der Photosynthese. Zum Anderen ergibt sich nicht etwa die Aufsummierung beider Einzelleistungen bei der gemeinsamen Einstrahlung, sondern eine deutlich größere Gesamtproduktion. Erklären lässt sich der EMERSON-Effekt nur, wenn man eine Zweiteilung der Vorgänge unterstellt.

Bei biochemischen Untersuchungen (um 1937) stellte sich ebenfalls schnell heraus, dass die Photosynthese aus zwei sehr verschiedenen, relativ eigenständigen Prozessen besteht. Robert HILL (1899 – 1991) fand heraus, dass an isolierten Thylakoiden Sauerstoff gebildet und Eisen(III)-Verbindungen ( $\text{Fe}^{3+} \rightarrow \text{Fe}^{2+}$ ) reduziert werden. Bei diesen – nach ihm benannten HILL-Reaktionen – wurde weder Glucose gebildet oder Kohlendioxid gebraucht. (Die Eisenverbindungen (Eisen(III)-oxalat) simulieren im Versuch den Wasserstoff-Akzeptor  $\text{NADP}^+$ . Der deutsche Biochemiker WARBURG benutzte das besser geeignete Benzochinon als Oxidationsmittel. Allgemein werden alle Wasserstoff-Akzeptoren bei solchen Experimenten als HILL-Reagenzien bezeichnet. Sie sind immer stärkere  $\text{H}^+$ -Akzeptoren als  $\text{NADP}^+$ . Verwendet werden z.B. auch Kaliumferricyanid, Chinonen und Dichlorphenolindophenol.)

Den zweiten Prozess konnte Daniel I. ARNON (1910 – 1994) genauer aufklären. Bei ihm wurde Kohlendioxid verbraucht und Glucose gebildet. Die dabei ablaufenden Vorgänge konnte er im Stroma lokalisieren. Desweiteren konnte ARNON wichtige Teile der ATP-Bildung detaillierter charakterisieren.

VAN NIEL untersuchte Ender der Dreißiger Jahre Schwefelbakterien ( $\rightarrow$  Bakterien-Photosynthese) und konnte dabei nachweisen, dass diese Schwefelwasserstoff als Wasserstoff-Donator verwendeten. Nun entstand die Vermutung, dass bei der "normalen" Photosynthese Wasser als Wasserstoff-Spender benutzt wird.

Im Jahr 1941 gelang RUBEN und KAMEN mit radioaktiv dotiertem Sauerstoff ( $^{18}\text{O}$ ) im Wasser der Nachweis, dass genau dieses Wasser zerlegt wird und der radiaktive Sauerstoff dann als Photosynthese-Produkt abgegeben wird.

Heute unterscheiden wir zwei Teile der Photosynthese, die etwas unglückliche Namen erhielten: Lichtreaktionen ( $\equiv$  HILL-Reaktionen) und Dunkelreaktionen ( $\equiv$  ARNON-Reaktionen). Besser geeignet wären Namen gewesen, die die Lichtabhängigkeit bzw. Lichtunabhängigkeit betonen würden. Entgegen der häufigen Annahme finden die Dunkelreaktionen nämlich nicht nachts (im Dunkeln) statt, sondern parallel zu den Lichtreaktionen. Sie sind nur nicht vom Licht abhängig – könnten also auch im Dunklen ablaufen. Die Dunkelreaktionen sind direkt an die Lichtreaktionen gekoppelt.

Photosynthese	
Lichtreaktionen	Dunkelreaktionen
Wasser → → <H> + O <sub>2</sub> ↑	<H> + CO <sub>2</sub> → → Glucose

Die Glucose als produziertes Kohlenhydrat ist mehr ein Kunstgriff. Praktisch wird als erstes eine Triose gebildet, die dann nachfolgend weiter umgesetzt wird.

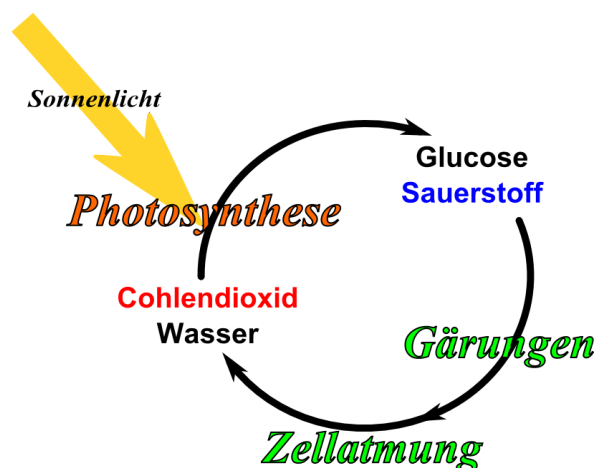
Durch Unmengen von Versuchen konnte man den Charakter der Photosynthese immer besser klären. Auch heute hält dieser Prozeß immer noch Überraschungen für die Forscher bereit.

Überlegen wir uns die chemische Gleichung für den Gesamtprozeß Photosynthese, dann ergibt sich:



Wenn wir uns an die chemische Gleichung für die Zellatmung (insgesamt) erinnern, dann haben wir es hier mit der "Rückreaktion" zu tun. Realistisch gesehen ist natürlich die Photosynthese der Ausgangspunkt und die die Zellatmung direkt oder über viele Umwege indirekt (Gärungen, Fäulnis, ...) der regenerierende Rückweg. Insgesamt stellen beide Prozesse die wesentlichen Glieder eines kleinen, großen – wenn nicht gar riesigen – Kreislaufes dar.

Somit wird auch klar, warum die Glucose so gerne als das Photosynthese-Produkt geführt wird.



### Aufgaben:

- 1.
2. *Der flämische Universalgelehrte Jan Baptista VAN HELMONT (1577/80 – 1644) experimentierte mit einem Weiden-Schössling. Zuerst entnahm er den Schössling und reinigte in vollständig von anhaftendem Boden. Dann wog er den Schössling (ergab 5 Pfund). Als nächstes pflanzte er den Schössling in einen Trog mit abgewogener Erde. In den nächsten fünf Jahren wurde die Weide nur mit Wasser gegossen und gedieh gut. Am Ende seines Experiment's wog VAN HELMONT wieder die bereinigte Weide und den verbliebenen Boden. Dabei stellte er fest, dass der Boden 2 Unzen Gewicht verloren hatte. Die Weide wog jetzt 169 Pfund und 3 Unzen.*
  - a) *Welchen wissenschaftlichen Schluß hat VAN HELMONT aus diesem Experiment ziehen müssen?*
  - b) *Erklären Sie das Experiment aus heutiger Sicht!*

#### 4.2.2.0. Bedeutung der Photosynthese

Bedeutung ist immer etwas Menschen-bezogenes. Etwas hat für uns Menschen eine Bedeutung. Diese kann positive und negative Aspekte haben. Die daraus resultierenden Vor- und Nachteile haben für das menschliche Handeln mehr oder weniger große Auswirkungen.

In der Natur haben die Dinge keine Bedeutung, sondern sie haben eine Rolle / eine Funktion. Diese ist in das Gesamtsystem Biogeosphäre integriert. Für den Menschen haben Krankheiten, die durch Viren verursacht werden (z.B. AIDS, Herpes, Influenza, ...) eine große Bedeutung. Sie sind negativ behaftet, da sie erst einmal nur Nachteile (Krankheit, Tod, ...) aus der Sicht des Menschen mit sich bringen. Aus der Sicht der Biologie sind Viren aber begrenzende Faktoren für Populationen (→ Ökologie), Auslese-Faktoren für Mutationen (→ Abstammungslehre/Genetik) oder auch Faktoren, die die Immunität trainieren (→ ).

Die Photosynthese ist mit Sicherheit einer der wichtigsten Stoffwechsel-Vorgänge überhaupt. Sie wird auch als Motor aller Metabolismen betrachtet. Nur durch die Photosynthese können die Unmengen an Energie für irgendwelche Lebensvorgänge bereitgestellt werden. Ausgangspunkt ist natürlich die Sonne mit ihrer Produktion von Photonen. Der Luxus von Leben auf der Erde wird mit einer gewaltigen Entropiebildung in der Sonne erkaufte.

Mittels Photosynthese werden die riesigen organischen Stoffmengen produziert (Produzenten, Primärproduktion), die dann irgendwelche Pflanzenfresser (Primärkonsumenten, Konsumenten 1. Ordnung) vertilgen (Konsumenten).

Die Primärproduktion beträgt auf der Erde rund 100 Mrd. t Trockenmasse pro Jahr.

Fleischfresser (Konsumenten 2. Ordnung; Sekundär- u. Tertiärkonsumenten) ernähren sich dann von den Pflanzenfressern.

Sie benutzen die Nährstoffe zur eigenen Körperbildung und zur Aufrechterhaltung ihrer Lebensfunktionen.

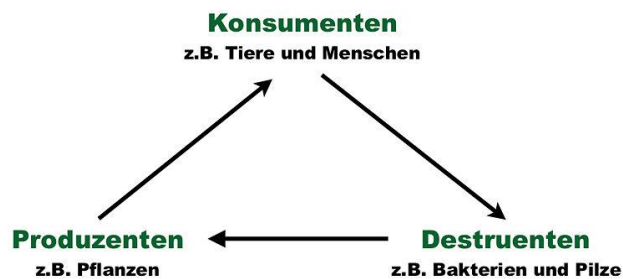
Damit die Erde nicht im Kot der verschiedenen Konsumenten erstickt bzw. unter den toten Kadavern und abgestorbenen Pflanzenresten begraben wird, müssen Reduzenten (Bakterien, Pilze, ...) die organischen Materialien wieder in anorganische zurückverwandeln. Letztendlich vertilgen die Konsumenten und Destruenten fast die gesamte Primärproduktion wieder. Mit den anorganischen Nährstoffen können dann die Pflanzen wieder ihrer erschaffenden Tätigkeit nachgehen und so den Kreislauf wieder und wieder starten.

Die Photosynthese ist die verantwortliche Quelle für den Sauerstoff-Überschuß in unserer Atmosphäre (Regeneration von Sauerstoff). Auch ohne Zellatmung wäre der Sauerstoff durch die Vielzahl oxidativer Prozesse (einfache chemische Verbrennung / Oxidation) sonst schnell verbraucht.

In der höheren Atmosphäre bildet sich aus Sauerstoff ( $O_2$ ) das Molekül Ozon ( $O_3$ ). Ozon absorbiert neben anderen Gasen schon in der Stratosphäre einen Großteil der gefährlichen Strahlungen von der Sonne bzw. aus dem All. Besonders hoch ist die Reduzierung der UV-Strahlung. UV-Licht gilt als einer der Verursacher für Hautkrebs und ist als Mutagen bekannt. Letztendlich haben wir durch das Ozon auf der Erdoberfläche eine viel geringere Mutationsrate. Ohne Ozonschicht würde die Vegetation auf der Erdoberfläche verbrennen und z.B. Menschen innerhalb von Minuten erblinden. Die Photosynthese sorgt durch den ständigen Verbrauch von  $CO_2$  dafür, dass der Gehalt seit vielen Millionen Jahren auf einem Wert unter 1 % gehalten wird. Ein größerer Wert würde das Sauerstoff-Atmen deutlich erschweren.

Aus dem Kohlendioxid werden direkt Kohlenhydrate und Aminosäuren gebildet. Biochemisch ist dies die Primärproduktion. Sachlich kann man zum Primärstoffwechsel auch noch die Bildung von Fettsäuren und Glycerol sowie die Herstellung vieler weiterer einfacher organischer Stoffe zählen. Im sogenannten Sekundär-Stoffwechsel werden dann andere, polymere Kohlenhydrate, Eiweiße und Fette. Hierzu zählt man auch die Bildung oder Umwandlung aller – für den Normal-Betrieb notwendigen – Stoffe.

Im sogenannten Luxus- oder Tertiär-Stoffwechsel werden unter Überschussbedingungen spezielle Stoffe gebildet. Terpene, Xanthophylle sind energetisch sehr aufwändig zu produzieren. Alle diese



Q: de.wikipedia.org (GFJ)

---

Stoffe zeigen eine ausgesprochen gute Photosynthese an. Die Stoffe haben Luxus-Funktion und verbessern die evolutionären und ökologischen Lebensbedingungen der Pflanzen. Terpene sind die Ausgangsstoffe für Harze. Sie machen das Holz für viele Fressfeinde ungenießbar.

In der populären Literatur werden sie oft – etwas fälschlich – als sekundäre Pflanzenstoffe bezeichnet (Hier geht man davon aus, dass alle anderen "normalen" Stoffe eben zum primären Stoffwechsel zählen. Ist für den etwas unkritischeren "Normalbürger" besser verständlich.).

Kohle, Erdöl und Erdgas stellen dauerhaft fixiertes CO<sub>2</sub> dar. Die führte zu einem dauerhaften Entzug aus dem Kohlenstoff-Kreislauf. Durch den Inkohlungs-Prozess bleiben zum Schluß (nach Millionen von Jahren) immer mehr reinen Kohlenstoff bzw. Kohlenwasserstoffe übrig. Der Sauerstoff geht wieder in Atmosphäre bzw. in verschiedene Stoffkreisläufe ein und steht dort den Lebewesen wieder zur Verfügung.

Die Pflanzendecke bewirkt eine Reduktion der Erosion (durch Wasser, Wind, Temperatur und Strahlung). So bleibt die gegenwärtige geologische Differenzierung der Erde länger erhalten und die verschiedensten Ökosysteme, die sich so gebildet haben, bleiben länger erhalten. Die Pflanzen bilden aber auch selbst Mini-Ökosysteme (alte Astlöcher, wassergefüllte Blattrosetten, Rinde, ...). Aus der Ökologie wissen wir, dass eine Vielzahl von Ökosystemen zur Stabilisierung des Gesamtsystems (Biogeosphäre) beitragen.

Pflanzen sorgen auch für die Haltung von Feuchtigkeit am und im Boden. Dieser Verdunstungsschutz sorgt für die Erhaltung der Böden.

#### 4.2.2.0.1. detaillierte Daten zur Rolle der Photosynthese in der Biogeosphäre

Rund die Hälfte der Biomasse-Produktion (Primärproduktion) (45 %) findet terrestrisch statt, der andere Teil wird von marinen Algen und einigen Meeres-Pflanzen erstellt. Trotzdem sind nur 0,2 % der globalen Biomasse in den Meeren zu finden. Dies ist durch einen rund 700x schnellen Umsatz der produzierten Masse zu erklären. In terrestrischen Ökosystemen wird viel mehr Biomasse langfristig gespeichert (z.B. Holz). Für den Übergang zum Landleben sind aber solche tragenden Systeme entscheidend gewesen.

Im Holz steckt ein Großteil des fixierten Kohlendioxids. Über und vor Millionen von Jahren wurde das in Holz fixierte Kohlendioxid als Braunkohle, Steinkohle, Erdöl und Erdgas in tiefere Gesteinsschichten eingelagert bzw. dort umgewandelt. Erst dadurch wurde die Atmosphäre CO<sub>2</sub>-arm und O<sub>2</sub>-reich. Die Inkohlung sorgte dafür, dass im Wesentlichen nur noch Kohlenstoff (und Wasserstoff) in den abgelagerten Photosynthese-Produkten (Holz) übrig blieb.

Die anoxygene Photosynthese ist nur unter 1% an der CO<sub>2</sub>-Fixierung beteiligt. Nur in limnischen (Süßwasser) und Gezeiten-Ökosystemen steigt der Anteil durch die Vielzahl dort lebender Mikroorganismen auf knapp 30 %.

Den wesentlichen Anteil an der CO<sub>2</sub>-Fixierung hat die "normale" (oxygene) Photosynthese der Landpflanzen. Diese ist mit der Freisetzung von reinem Sauerstoff verbunden. Für die Gesamtheit der aeroben Organismen (Tiere) ist dieser die Voraussetzung zum aktiven Leben. Der freie Sauerstoff bildet in den höheren Atmosphärenschichten Ozon. Ozon absorbiert die UV-Strahlung der Sonne. Die Photosynthese sorgt so auch gleichzeitig noch für einen Schutz vor Verbrennung und der Mutationsauslösenden Wirkung der Sonnenstrahlung.

Die von den Pflanzen gebildeten CO<sub>2</sub>-Fixierungs-Produkte bilden zusätzlich die erste Nahrung in Nahrungsketten bzw. -netzen. Diese Primärproduktion sorgt für eine ständige Neuproduktion an Biomasse (effektiv, abzüglich Eigenatmung):

Bereich	Fläche [10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup> ]	Biomasse-Produktion [10 <sup>9</sup> t / a]	Produktivität [t / km <sup>2</sup> * a]
Land	150	52	347
Ozeane	360	28	78
gesamte Erde	510	80	157

Daten: Q: <http://de.wikipedia.org/wiki/Photosynthese>

Die Primärproduktion verteilt sich sehr unterschiedlich auf die verschiedenen Ökosysteme:


Ökosystem	Produktivität [g / m <sup>2</sup> * a]	Ökosystem	Prod. [g / m <sup>2</sup> * a]
tropische Regenwälder	990	Seen, Flüsse	200
Ästuare (Brackwasser, Flussdeltas)	710	Ozeane (Kontinentalsockel)	160
Hartlaubwälder	580	Tundren	60
Savannen	410	(offene) Ozeane	56
Nadelwälder	360	Wüsten, Halbwüsten	40
Agrarland	290	Felsen, Eis, Sand	1
Grasland (gem. Zone)	270		

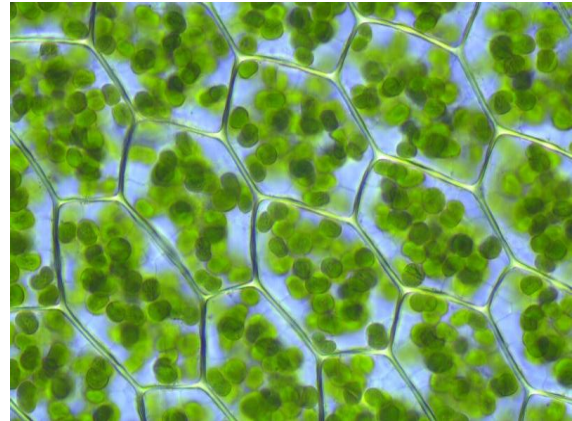
Daten: Q: <http://de.wikipedia.org/wiki/Photosynthese>

Deutlich ist dabei auch zu erkennen, dass Ökosysteme mit einer größeren Artenvielfalt und einer größeren Differenzierung auch eine wesentliche größere Biomasse-Produktion beinhalten.

### 4.2.2.1. Lichtreaktionen (lichtabhängige Reaktionen der Photosynthese)

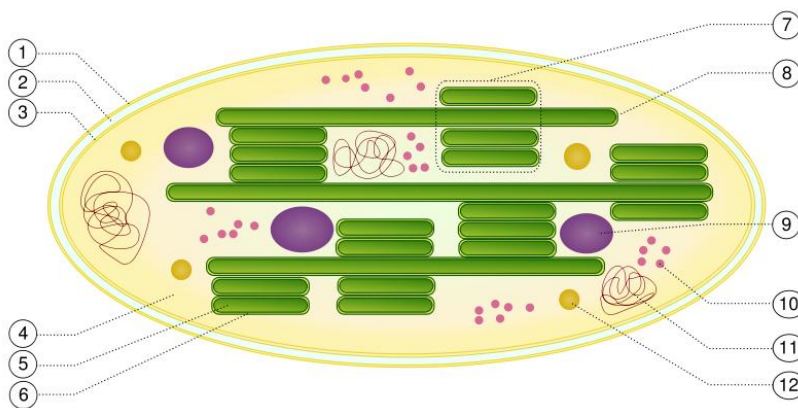
Heute kennen wir als Ort der Photosynthese die Chloroplasten. Die Aufklärung der ablaufenden Prozesse hat viele Jahrzehnte gedauert. Auch heute sind einzelne Teilfragen noch unklar.

Den Feinbau der Chloroplasten haben wir schon ( **Cytologie**) besprochen. Auf eine Wiederholung verzichten wir hier. Zur Erinnerung und zur schnelleren Lokation, der zu besprechenden Vorgänge, stellen wir hier nochmals ein Bauschema (auf elektronenmikroskopischer Ebene) zur Verfügung.



Zellen mit Chloroplasten

Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (Kristian Peters)



- 1 .. äußere Membran
- 2 .. Zwischenmembranraum
- 3 .. innere Membran
- 4 .. Stroma
- 5 .. Thylakoid-Lumen
- 6 .. Grana-Thylakoid
- 7 .. Granum
- 8 .. Stroma-Thylakoid
- 9 .. Stärkekorn
- 10 .. Ribosomen
- 11 .. DNA
- 12 .. Fett-Tröpfchen / Vesikel

Q: en.wikipedia.org (SuperManu)

Dass Photosynthese etwas mit Licht und den grünen Blättern zu tun haben muss, konnte man schon frühzeitig belegen. Beklebt man Blätter mit einem Muster und lässt Licht eine Weile einwirken, dann kann man mit Hilfe des Stärkenachweises, ein Negativ des Klebemusters feststellen. Benutzt man panaschierte Blätter, dann kann man sogar erkennen, dass die Stärkebildung nur in den grünen Blattbereichen stattfindet.

Offensichtlich wird Licht mittels des grünen Farbstoffs Chlorophyll in Stärke verwandelt. Uns aufgeklärten "Chemikern" ist natürlich klar, dass es nicht ganz so trivial ist.

Heute wissen wir, dass die photosynthetischen Farbstoffe vorrangig in den Chloroplasten vorkommen. Es gibt auch nicht nur Chlorophyll, sondern eine Vielzahl von photosynthetisch aktiven Stoffen. Selbst vom Chlorophyll gibt es mehrere Varianten.

In höheren Pflanzen finden wir Chlorophyll a und b, Carotine und diverse Xanthophylle.

Mittels chromatographischer Techniken (z.B. Stärkesäule) lassen sich die Farbstoffgemische recht einfach trennen und die Farben der einzelnen Farbstoffe erkennen.

Jeder Farbstoff absorbiert bestimmte Lichtanteile. Die dabei aufgenommene Energie wird über mehrere Farbstoffe zusammengefasst und dann chemisch genutzt. Der Wirkungsgrad liegt bei rund 80 % - ein Wert, von dem Techniker träumen. Moderne Photovoltaik-Systeme (Solarzellen) kommen mal gerade auf unter 20 %.

In den Thylakoid-Membranen liegen verschiedene Farbstoffkomplexe. Im Zentrum dieser Komplexe liegt ein besonders aktiver Farbstoff. Nach ihren jeweiligen Absorptionsmaxima (Frequenz der stärksten Absorption) erhielten die Komplexe ihre Namen. Der Komplex 680 hat sein Absorptionsmaximum bei 680 nm. Licht mit angrenzender Wellenlänge (600 – 685 nm) wird von umliegenden Farbstoffen absorbiert.

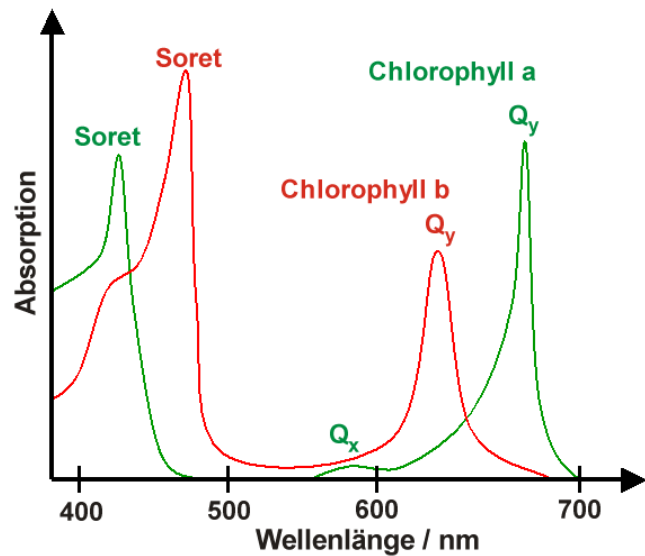
Die Energie der Photonen wird an das zentrale Chlorophyll (photosynthetisch aktive Pigmente) weitergeleitet und gesammelt (konzentriert). Man nennt diese Farbstoffe auch Antennenpigmente (akzessorische Pigmente). Sie wirken wie Empfänger für Lichtenergie, die sie an das eigentliche Verarbeitungsteil weiterleiten.

Da Licht eine besondere Form von elektromagnetischer Strahlung ist – also prinzipiell nichts anderes als besonders hochfrequente Radiostrahlung – handelt es sich bei den Pigmenten der Photosynthese gewissermaßen um sehr kleine Antennen.

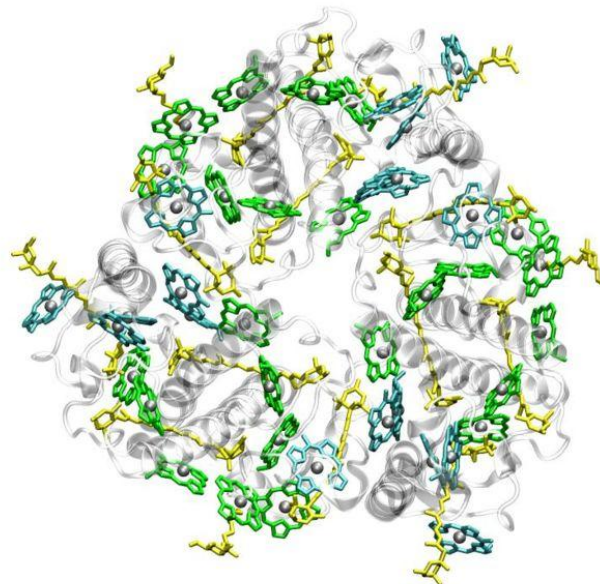
Ein zweiter Komplex heißt Photosystem 700 (P700, P<sub>700</sub>). Das charakteristische Absorptionsmaximum dieses Komplexes liegt bei 700 nm.

Die von den Antennenpigmenten gesammelte Licht-Energie steckt letztendlich in zwei sehr energiereichen Elektronen, die in einer komplexen Redoxkette schrittweise ihre Energie wieder abgeben und dabei für die Zelle nutzbare Energie (ATP) erzeugen.

Nach der Abgabe der Elektronen ist das Chlorophyll (Photosystem 680, P680, P<sub>680</sub>) nun zweimal positiv geladen und benötigt dringend wieder Elektronen.

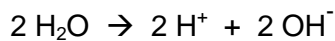


Absorptions-Spektren verschiedener Chlorophylle  
Q: [de.wikipedia.org](http://de.wikipedia.org) (aegon)

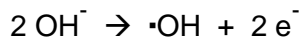


Chlorophyll-Komplex (LH2)  
Q: [de.wikipedia.org](http://de.wikipedia.org) (aegon)

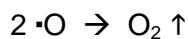
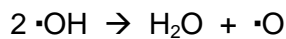
In neueren Untersuchungen (2001) fanden die Forscher noch größere Aggregate. Bei diesen waren drei der Chlorophyll-Komplexe zusammengelagert und ringförmig von 18 Molekülen des Proteins IsiA umgeben. Jedes der IsiA-Proteine bindet für sich nochmals 16 Chlorophyll-Moleküle. Die effektive Antennenfläche vergrößert sich damit um 60 %. Insgesamt ergeben sich so riesige Antennen-Anlagen, welche den Photonen wenig Chancen lassen, eine Chloroplasten-Membran uneingefangen zu passieren. Das zentrale Chlorophyll des Photosystems 680 (auch: PS II) kann Elektronen aus der **Photolyse** von Wasser gewinnen. Wasser wird dabei am Chlorophyll in Protonen (Wasserstoff-Ionen) und Hydroxid-Ionen gespalten ("aufgelöst" .. lysis (lösen)):



Da die Zerlegung des Wasser durch Licht induziert wird, spricht man eben von Photolyse. Die Protonen werden (später) zur Bildung von Redoxäquivalenten (hier:  $\text{NADPH}_2^+$ ) genutzt. Den zwei Hydroxid-Ionen entzieht das P680 die gebrauchten Elektronen.

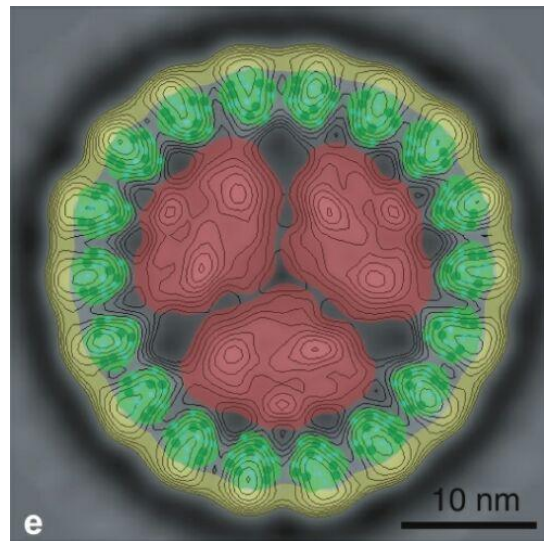


Es entsteht ein sehr reaktives Radikal (enthält ungepaartes Elektron). Die  $\cdot\text{OH}$ -Radikale reagieren miteinander unter Freisetzung von atomarem Sauerstoff zu Wasser. Der atomare Sauerstoff paart sich mit einem zweiten Sauerstoff-Atom zum  $\text{O}_2$ -Molekül. Diese werden als Sauerstoff-Gas abgegeben.

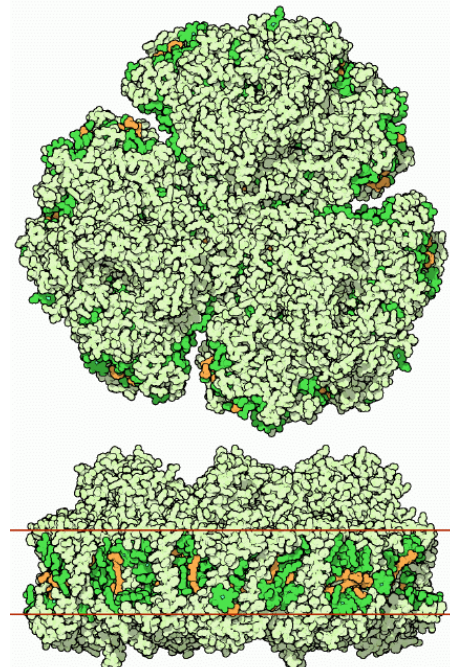


Das P680 ist nach der Elektronenaufnahme aus dem Wasser wieder neutral und auf dem energetischen Grundzustand (Normalzustand) und die Absorption kann wieder von vorne beginnen.

Nach der Anregung durch das Licht durchwandern die energiereichen Elektronen eine Redoxkette. Dabei wird schrittweise Energie aus den Elektronen abgezogen. Ein Redoxsystem (Cytochrom b) verfügt dabei über ein genügend großes Redoxpotential, um ATP zu bilden.



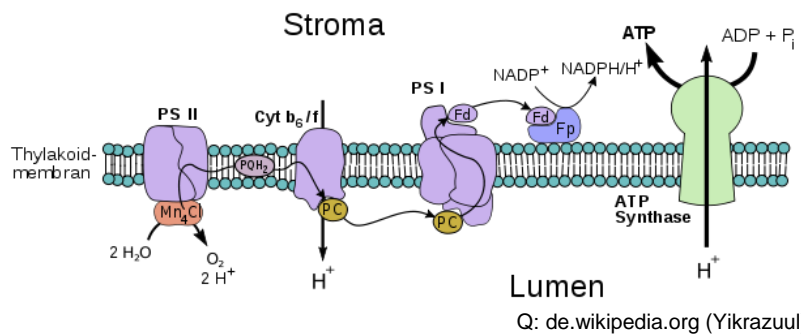
(e) Interpretiertes Bild des PSI-IsiA-Komplexes: Ein Ring von Seifenmolekülen (gelb) umgibt einen Ring aus IsiA-Proteinen (grün) in dessen Mitte ein trimeres Photosystem I (rot) liegt. Der IsiA-Ring sammelt Lichtenergie und leitet sie zum Photosystem I, dem Zentrum dieses zellulären Kraftwerks.  
Q: [www.prsstext.de](http://www.prsstext.de) © Uni Bochum



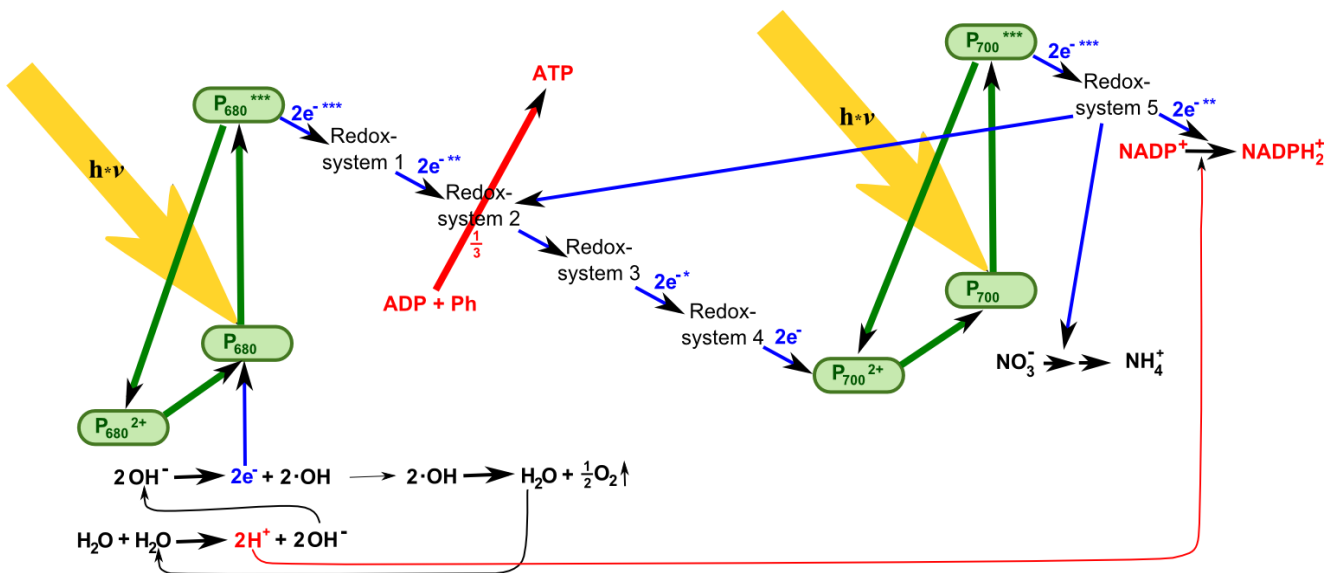
Photosystem I  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)



Hier wird das gleiche Prinzip von den Chloroplasten genutzt, wie in der Atmungskette. Das Cytochrom schleust Protonen in den Innenraum der Thylakoide. So entsteht ein elektrisches Potential, dass die uns schon bekannte ATP-Synthase zur Bildung von ATP nutzt. Die Protonen strömen dabei in das Stroma zurück.



Der Nachweis, dass auch das gleiche ATP-Produktions-Prinzip genutzt wird und somit die chemiosmotische Theorie von MITCHELL auch für die Photosynthese stimmt, wurde vom Chinesen SHEN erbracht.



Die Chlorophyll-Elektronen durchwandern diverse weitere Redoxsysteme bis zu einem weiteren Photosystem. Dieses hat sein Absorptionsmaximum bei 700 nm und wird deshalb auch Photosystem 700 (P700) oder auch Photosystem I (weil es das evolutionär ältere System ist) genannt. Die nun energiearmen Elektronen werden vom positiv geladenen P700 aufgenommen. Damit ist das Photosystem I zur Absorption von Photonen bereit. Genau wie beim P680 gibt das angeregte Chlorophyll die energiereichen Elektronen an nachfolgende Redoxsysteme ab. Das Chlorophyll selbst wird dadurch positiv geladen und kann wieder Elektronen aus der nachlaufenden Redoxkette des Photosystems 680 aufnehmen.

Nun gibt es mehrere Möglichkeiten die angeregten Elektronen aus dem Photosystem I weiter zu nutzen.

Nach dem Redoxsystem Ferredoxin können die Elektronen z.B. in die schon erwähnte Bildung von Redoxäquivalenten eingehen. Die Protonen – z.B. aus der Photolyse stammend – werden mit den Elektronen auf das NADP<sup>+</sup> (**N**ikotinam**a**d**a**d**e**n**i**n**d**inucleotid**p**hosphat) übertragen. Das NADP<sup>+</sup> entspricht weitgehend dem NAD<sup>+</sup> (aus der Dissimilation). Es beinhaltet zusätzlich noch einen Phosphat-Rest im Molekül. Die gebildeten Redox-Äquivalente (NADPH<sub>2</sub><sup>+</sup>) werden in den Dunkelreaktionen (→ [4.2.2.2. Dunkelreaktionen \(lichtunabhängige Reaktionen der Photosynthese\)](#)) gebraucht.

Eine zweite Variante für die Nutzung der energiereichen Elektronen ist die schon besprochene ATP-Bildung. Die Elektronen werden dazu zurück auf das Cytochrom b übertragen und bewirken dort die ATP-Bildung. Schließlich gelangen sie dann zum Photosystem I (P700) zurück.

Wir beobachten hier einen zyklischer Elektronen-Transport, da die Elektronen vom P700 über Ferredoxin zum ATP-bildenden Cytochrom b und dann zurück zum P700 geleitet werden (zyklischer Photo- Elektronen-Transport). Wegen der ATP-Produktion spricht man auch von zyklischer Photophosphorylierung.

---

Steht z.B. bei großer Hitze nicht genug Wasser (und CO<sub>2</sub> (siehe CALVIN-Zyklus)) für die Photolyse zur Verfügung, dann kann mit dem vielen Licht trotzdem ATP für die dringenden Lebensprozesse produziert werden.

Die vom P680 ausgehende ATP-Bildung wird auch als nichtzyklische Photophosphorylierung (linearer Photo-Elektronen-Transport) bezeichnet. Bei ihr nehmen die Elektronen eine "Einbahnstraße" vom P680 zum P700 und gelangen nicht wieder zum P680 zurück.

Eine zusätzlich Alternative für die energiereichen Elektronen ist die Photorespiration. Die Photorespiration ist zudem durch Sauerstoff-Verbrauch und Kohlendioxid-Freisetzung gekennzeichnet. Durch diese – der Photosynthese entgegengesetzten Gasaustauschvorgänge werden nie die theoretisch erwarteten Gasvolumen in Respirationsexperimenten gemessen (z.B. in WARBURG-Apparatur).

Die Photorespiration läuft als gekoppelter Metabolismus zwischen Chloroplasten, Peroxisomen (📖 **Cytologie**) und Mitochondrien ab.

Die dritte Alternative für die Energie-reichen Elektronen aus dem Photosystem 700 besteht in Verwendung bei der Bildung von Aminosäuren ohne Umwege (z.B. Kohlenhydrate). Die Elektronen werden zur Umsetzung von Nitrat zu Nitrit und letztendlich zu Ammonium genutzt. Damit kann die Zelle dann Aminosäuren synthetisieren. Die Produktion von Aminosäuren und Eiweißen ist besonders in Mangelzeiten eine wichtige energieschonende Variante zur Deckung des Proteinbedarfs der Zelle. Auch beim Start der Photosynthese nach der Keimung von Samen – und dem damit verbundenen hohen Proteinbedarf (Enzyme + Baustoffe) – wird dieser Stoffwechselweg sehr intensiv beschritten.

Das Prozess-Schema der Photosynthese wird auch Z-Schema genannt. Es stellt die Energie-Niveaus und die zu durchlaufenden Enzyme in den Vordergrund. Für die Elektronen ergibt sich ein Auf und Ab, wie beim Zick-Zack-Muster. Ursprünglich war das Schema auch gedreht aufgezeichnet, so dass ein Z für den Weg der Elektronen zu sehen war.

In der Fachliteratur findet man eine Vielzahl ähnlicher Darstellungen. Die meisten unterscheiden sich hinsichtlich der enthaltenen Redoxsysteme (Anzahl und Art / Name). Hier wird derzeit noch sehr intensiv geforscht und gestritten. Als guten Kompromiß kann man für schulbiologische Zwecke allgemein einfach von Redoxsystemen sprechen.

## Exkurs: Licht und Energie

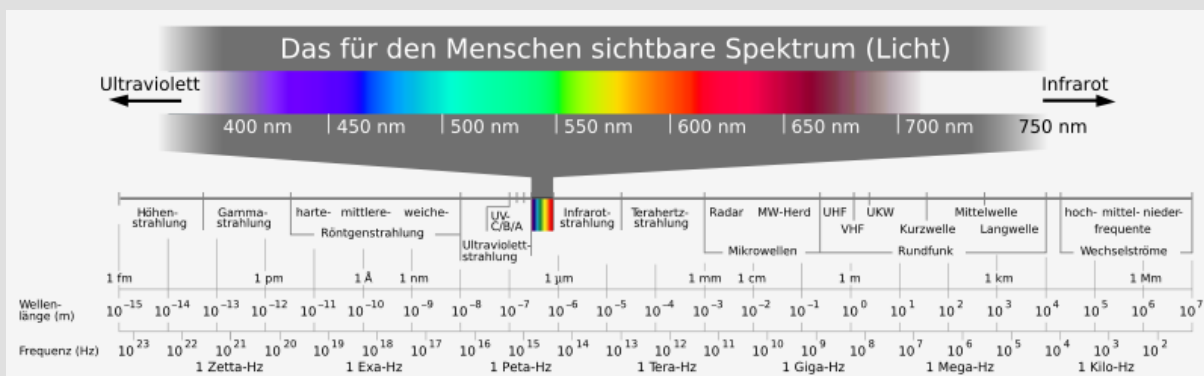
Licht ist eine Form der elektromagnetischen Strahlung. Im gesamten Spektrum der elektromagnetischen Strahlung nimmt das sichtbare Licht nur einen sehr kleinen Bereich ein. Das optische Spektrum umfasst die Farben des Regenbogens.

Die Wellenlängen ( $\lambda$  (lamda)) des Lichtes bewegen sich von 400 nm beim violetten Licht bis fast 700 nm beim roten. Über die Beziehung:

$$c = \lambda * f \quad ; \quad c \dots \text{Ausbreitungsgeschwindigkeit}$$

(z.B. Lichtgeschwindigkeit =  $2,998 * 10^8 \text{ m * s}^{-2}$ )

lässt sich eine Kopplung von Frequenz (f) und Wellenlänge berechnen. Das kurzwellige violette Licht hat eine relativ hohe Frequenz von 0,8 PHz (P = Peta =  $10^{15}$ ). Im Gegensatz dazu hat das langwellige rote Licht eine relativ kleinere Frequenz um die 0,4 PHz. Insgesamt ist es nur ein schmales Frequenzband – aber für uns Menschen und die Natur von herausragender Bedeutung.



Q: de.wikipedia.org (Horst Frank + Phrood + Anony)

In der Physik stellt Licht eine dimorphistische Struktur dar. Zum Einen ist es Welle - nachweisbar z.B. mit Brechungsversuchen an optischen Gittern. Lichtstrahlen zeigen Beugungsmuster und Interferenzen – beides Zeichen für Wellen. Zum Anderen kann Licht auch Teilchen-Charakter haben. Wir sprechen dann von Photonen – dem Lichtteilchen. Nachgewiesen kann dieser mit dem Äußeren lichtelektrischen Effekt (Herauslösung von Elektronen aus metallen durch Licht). Ein weiterer Hinweis auf den Teilchencharakter des Lichtes ist der COMPTON-Effekt (Beeinflussung freier Elektronen durch Photonen → Photonen und Elektronen verhalten sich wie Teilchen).

Für die Biologie ist vornehmlich die im Licht enthaltene Energie interessant. Man kann diese über:

$$E = h * f \quad ; \quad h \dots \text{PLANCKsches Wirkungsquantum} = 6,626 * 10^{-34} \text{ J s}$$

$$E = h * v \quad ; \quad v \dots (ny) \text{ auch für die Frequenz (f) verwendet}$$

berechnen. Kurzwelliges / hochfrequentes Licht hat also eine höhere Energie als langwelliges / niederfrequentes.

Weißes Licht ist ein gleichmäßiges Gemisch aller Spektralfarben (kontinuierliches Spektrum). Nachfolgend vereinfacht auf fünf Farben des Regenbogens.

Die Energieauf- und -abgabe stellt man sich an Atomen und dementsprechend in Molekülen / Stoffen ungefähr so vor:

Die Elektronen eines Atoms bewegen sich auf Bahnen (Schale, besser Orbitalen) um den Kern. Die Energie des Elektrons bestimmt den Abstand zum Kern. Je höher die Energie, umso weiter ist das Orbital vom Atomkern entfernt.

Wird einem Atom Energie zugeführt, dann können die Elektronen diese u.U. aufnehmen (absorbieren). Dabei steigen sie vom Grundzustand auf eine höhere Elektronenschale (angeregter Zustand).

Für jedes Elektron sind nur bestimmte Sprünge (zu anderen Orbitalen) zugelassen. Es sind nicht etwa beliebige Zwischenwerte zulässig, sondern immer nur bestimmte Vielfache eines Quants.

Die Sprünge entsprechen praktisch bestimmten Lichtfrequenzen. Bei Absorptionen werden aus dem eingestrahlichten Licht bestimmte Spektrallinien herausgefiltert – diese entsprechen genau den absorbierten Energiequanten. Im restlichen Spektrum fehlen dann diese Lichtanteile.

Das angeregte Elektron ist nun bestrebt wieder seinen normalen Energiezustand zu erreichen. Dies geht nur, wenn die überschüssige Energie abgestrahlt (emittiert) wird.

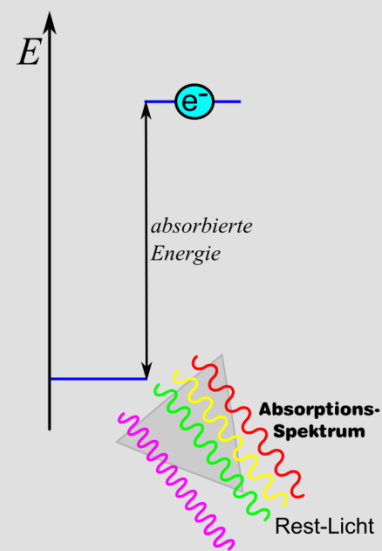
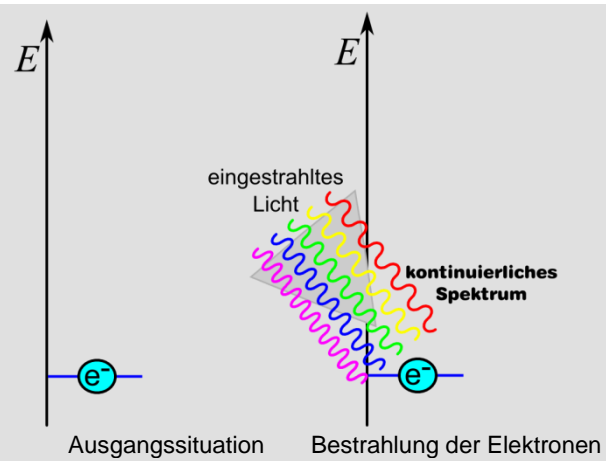
Beim Emitieren der Energie werden wieder nur bestimmte Spektralfarblinien sichtbar – genau die Farben, die der abgestrahlten Energie entsprechen.

Absorbierte und emittierte Energie sind im Normalfall gleich (Resonanz). Dies bedeutet, die Lichtfarbe (Lichtfrequenz, Wellenlänge) die ein Elektron usw. absorbiert, wird auch wieder von ihm emittiert.

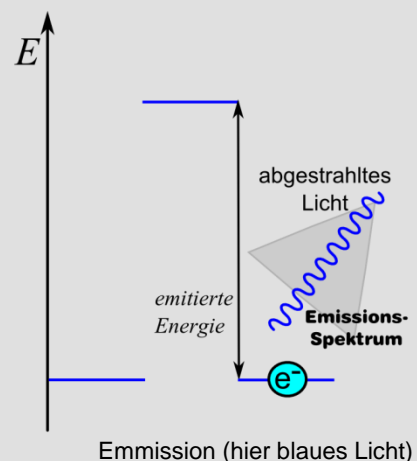
Die Spektrallinien sind für jedes Atom bzw. bestimmte Atomgruppen charakteristisch. Deshalb werden die Spektrallinien vielfach für qualitative Analysen (ähnlich der Flammenfärbung) benutzt.

Die Beobachtung der emittierten Strahlung ist relativ einfach zu bewerten, da die emittierten Farben den Energien entsprechen. Ev. treten auch Mischfarben auf (additive Farbmischung). Schwieriger ist die optische Bewertung von Absorptionsspektren. Die fehlenden Farbanteile bewirken eine Beobachtung der Komplementärfarbe (subtraktive Farbmischung).

Ein Beobachter sieht bei Absorptionsspektren die Komplementärfarbe zu den absorbierten Farbanteilen.



Absorption (hier des blauen Anteils)

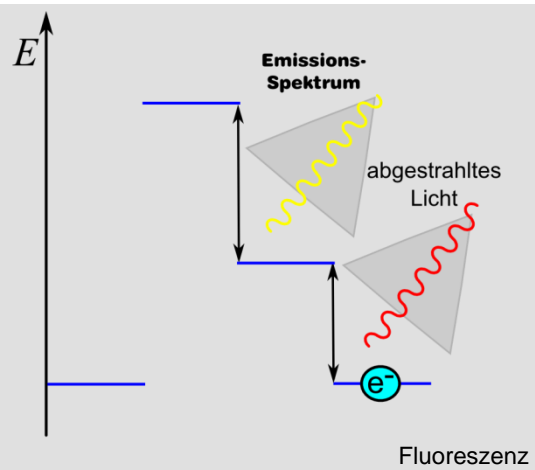


Emmission (hier blaues Licht)

Typische Farb- und Komplementärfarbe-Paare sind: gelb / violett, purpur / grün sowie türkis / rot. Unter Umständen wird die Energie schrittweise abgegeben (Fluoreszenz). Voraussetzung sind definierte Orbitale zwischen dem angeregten Zustand und dem Grundzustand.

Die resultierenden Spektralfarben sind wegen der geringeren Energie (für die kleineren Sprünge) zum langwelligeren Licht hin verschoben.

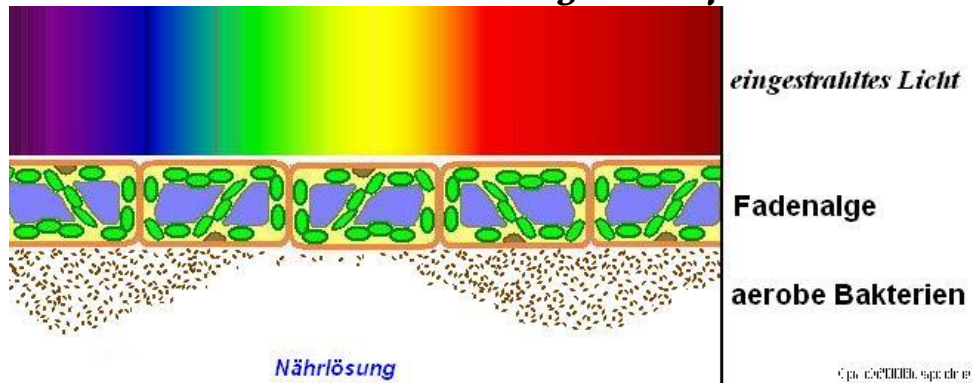
Die meisten Fluoreszenzen funktionieren mit ultraviolettem Licht (sehr energiereich). Dieses Licht ist nicht sichtbar, da dessen Frequenzen höher sind als die des violetten Lichtes (bzw. eine kürzere Wellenlänge haben). Die absorbierte Energie wird nicht in einer Portion abgegeben, dann würde auch wieder ultraviolettes Licht abgestrahlt werden, sondern die Energie wird in kleineren Portionen emittiert. Die abgestrahlten Teilenergien entsprechen oft Frequenzen im sichtbaren Bereich (hier modellhaft). Der Stoff leuchtet nach einer Anregung mit UV-Licht in sichtbaren Farben. Dies Prinzip wird z.B. auch bei der Echtheitsprüfung von Geldscheinen mit dem Geldscheintester genutzt. Dieser enthält eine kleine UV-Leuchtstoffröhre.



Internet-Links:

**Aufgaben:**

1. ENGELMANN führt zur Aufklärung der Lichtabhängigkeit der Photosynthese folgenden Versuch mit einer Fadenalge und aeroben (sauerstoffabhängigen) Bakterien durch. Beschreiben Sie die Beobachtungen! Interpretieren Sie den Versuch!





#### 4.2.2.1.1. Photosynthese in anderen Organismengruppen

Viele Pflanzen fallen uns – nicht nur im Herbst – durch ihre intensiv gefärbte Blätter auf. Da scheint der Gedanke nicht fern, dass diese andere Blattfarbstoffe als Chlorophyll für die Photosynthese benutzen. Dem ist aber nur z.T. so.

Viele Carotine (orange – rot) und Xanthophylle (weinrot – purpur) überdecken das zarte Grün. Nur wenige niedere Pflanzen (z.B. Algen) sowie diverse Vertreter aus dem Reich der Blaualgen und Bakterien besitzen andere photosynthetisch aktive Farbstoffe. Zu ihnen gehören Purpur-Bakterien.

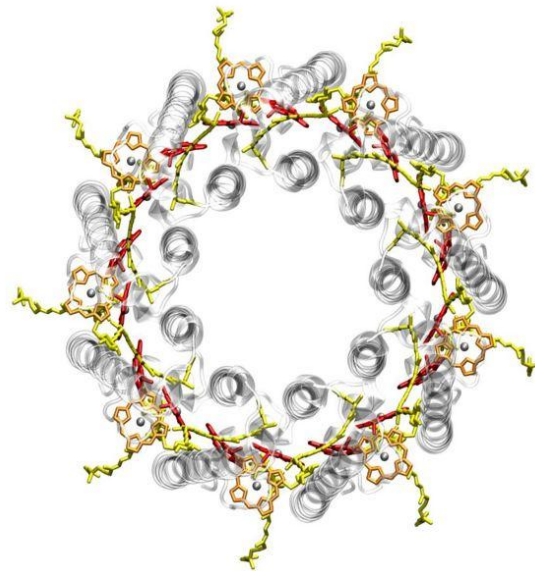
Purpur-Bakterien besitzen ebenfalls Chlorophyll-Komplexe, was insofern überrascht, als dass sie ja gar keine Chloroplasten od.ä. besitzen. Die Photosysteme der Purpur-Bakterien sind wohl Vorläufer der heute in Pflanzen vorkommenden Photosysteme. Seit ihrer evolutionären Abtrennung vor vielen zig-Millionen Jahren haben sie sich sicher aber auch weiter entwickelt.

Der Bau scheint einfacher und übersichtlicher. Die Konsequenz ist ein weit weniger breiter Absorptionsbereich für das einfallende Licht.

Ein direkter Vergleich der Absorptions-Spektren zeigt deutliche Unterschiede. So sind die Wellenlängen-Bereiche schmäler, was auf eine geringere Ausnutzung des Licht-Spektrums hindeutet. Zum Anderen ist die Fläche unter der Absorptions-Kurve (entspricht der aufgenommenen Energiemenge) kleiner. Dies besagt, dass auch die Ausnutzung insgesamt nicht so effektiv ist.

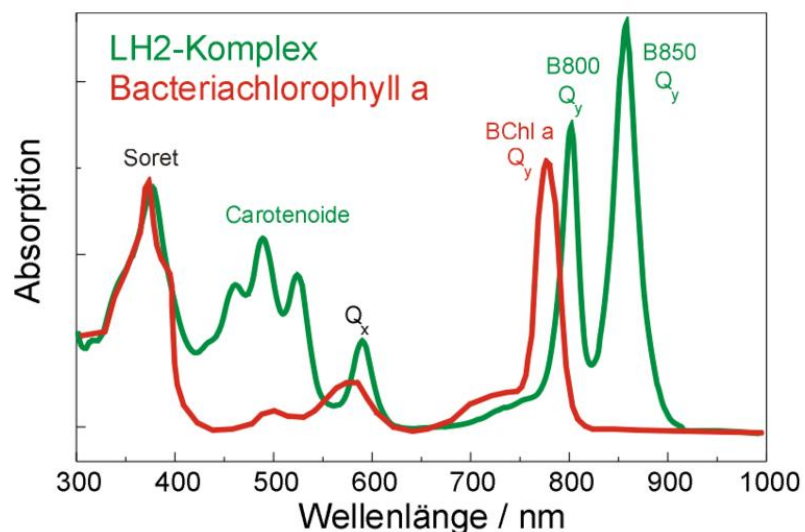
Das auf die Photosysteme folgende Redoxsysteme sind aber in groben Zügen bei den Purpur-Bakterien identisch zu den höheren Pflanzen.

Bei den evolutionär sehr alten Cyanobakterien kamen und kommen drei verschiedene Pigmentarten vor. Das sind zum Einen die schon besprochenen Chlorophylle und Carotinoide, sowie zum



Chlorophyll-Komplex (Purpur-Bakterien)

Q: [de.wikipedia.org](http://de.wikipedia.org) (aegon)

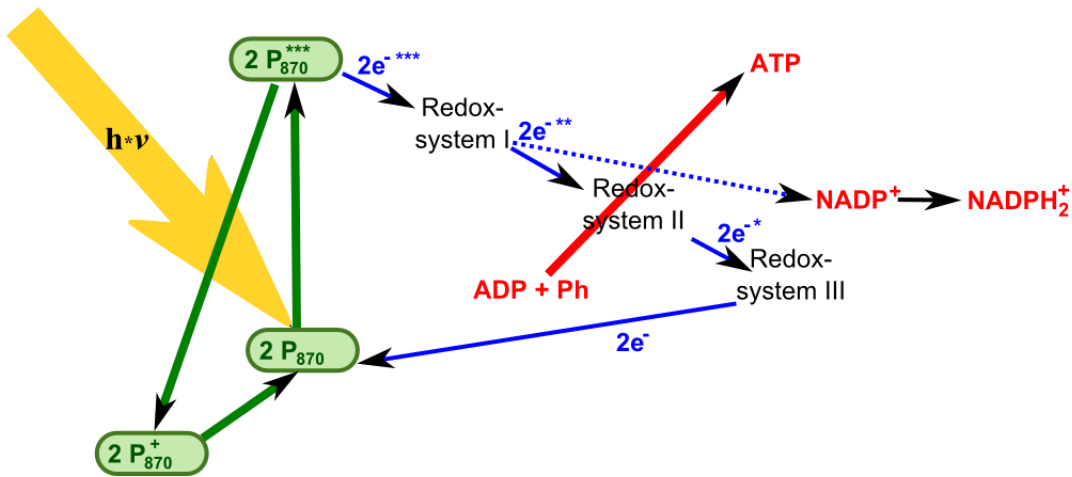


Absorptions-Spektren

Q: [de.wikipedia.org](http://de.wikipedia.org) (aegon)

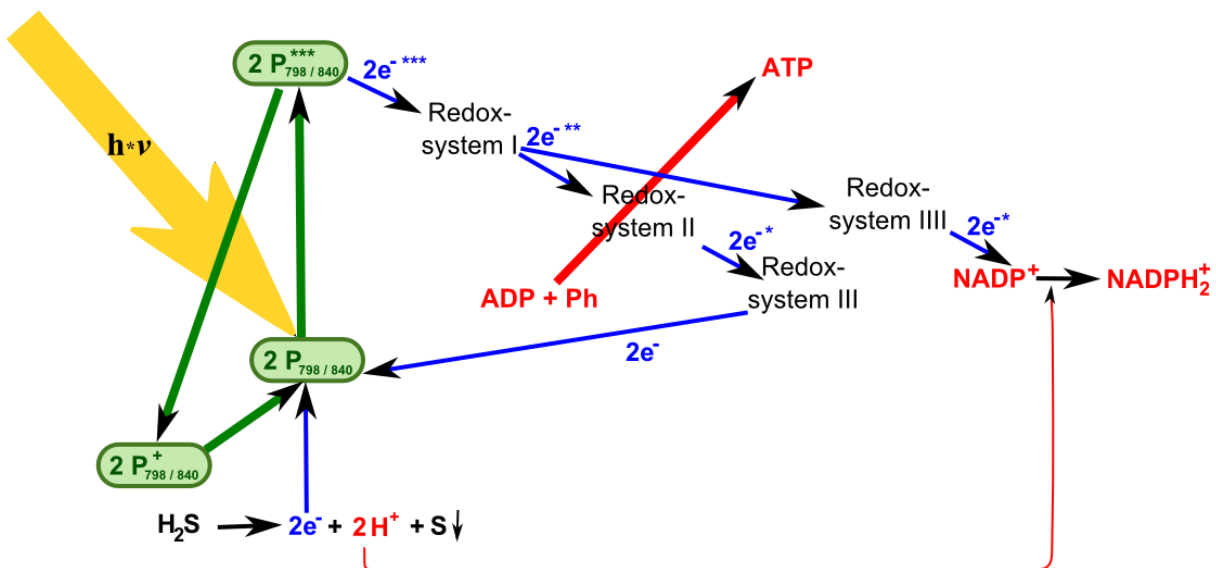


Anderen die blauen Phycobiline. Alle drei Gruppen sind Tetrapyrrol-Abkömmlinge. Die Phycobiline sind von linearer Struktur – die anderen beiden sind dagegen cyclisch angelegt. Betrachtet man das Photosynthese-Schema, dann finden wir viele Ähnlichkeiten. Praktisch handelt es sich wohl um einen Vorläufer der "normalen", oxygenen Photosynthese.



### anoxygene Photosynthese

Eine Photosynthese, die ohne Sauerstoff auskommt, findet man heute noch bei Grünen Schwefelbakterien (a) *Chorobium spec.* und Heliobakterien (a) *Heliobacterium spec.* Diese Art der Photosynthese hat wahrscheinlich schon vor 3,3 Mrd. Jahren existiert. Ungefähr um 3 Mrd. Jahre vor unserer Zeit trennten sich diese Mikroorganismen ab und bildeten eigene – recht beständige - Organismengruppen.

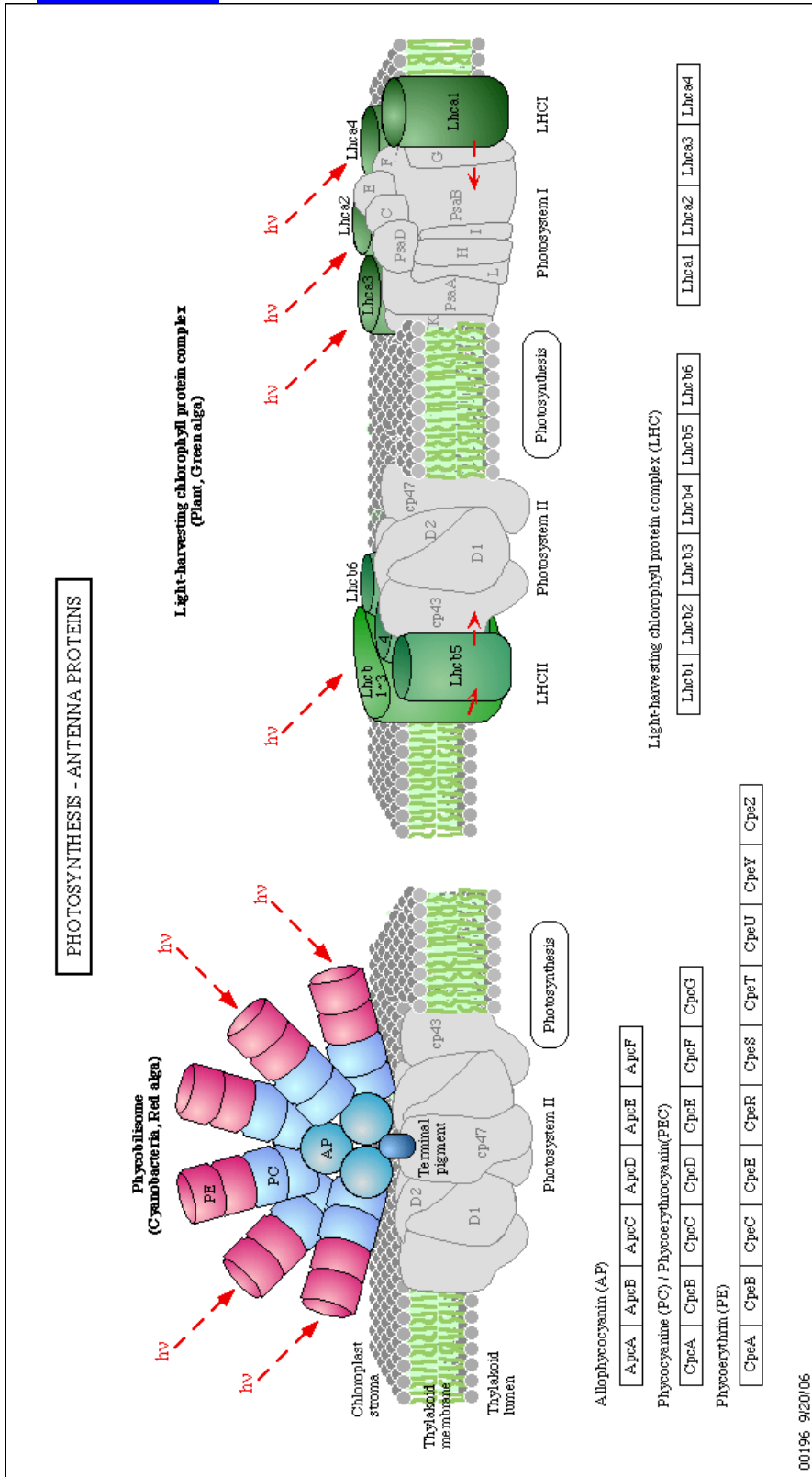


Auch hier sind viele Bestandteile des Systems sehr ähnlich. Interessant ist die Nutzung von Schwefelwasserstoff als Protonen-Donator. Als Abfallprodukt bildet sich hier elementarer Schwefel. Schwefel ist dem Sauerstoff chemisch schon sehr nah.

**Aufgabe:**

*Purpur-Bakterien leben im Meer in Tiefen, in denen kaum noch grüne Pflanzen vorkommen. Wie kann man dieses Phänomen erklären?*

Photosynthese der Cyanobakterien und Rotalgen (Übersicht)  
 Q: [www.kegg.com](http://www.kegg.com)



#### 4.2.2.2. Dunkelreaktionen (lichtunabhängige Reaktionen der Photosynthese)

Mit den Lichtreaktionen hat die Photosynthese nur den – für uns Menschen bedeutsamen – Sauerstoff sowie ATP und Reduktionsäquivalente hervorgebracht. Aus den anderen besprochenen Stoffwechsel-Vorgängen wissen wir schon, dass diese nicht massiv gespeichert werden können. Die energieärmeren (ADP) bzw. die oxidierten ( $\text{NADP}^+$ ) Molekülversionen werden auch wieder in den Lichtreaktionen benötigt.

Die wesentliche Arbeit – die Bildung von Glucose – fehlt in unserer Besprechung der Photosynthese noch.

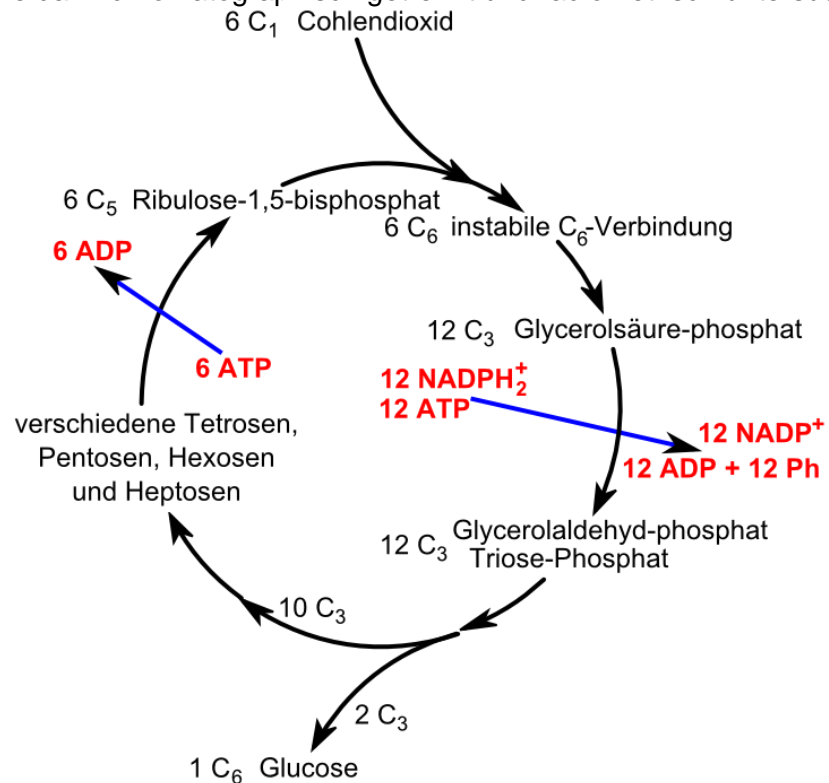
Diese Aufgabe übernehmen die Enzyme des CALVIN-Zyklus (auch: CALVIN-BENSON-Zyklus, Tricarbonsäure-Zyklus; Sekundärreaktionen der Photosynthese, reduktiver Pentosephosphat-Zyklus).

Die Aufklärung des CALVIN-Zyklus erfolgte ursprünglich durch Auswertung von Papier-Chromatogrammen. In diesen konnten verschiedene Zwischenprodukte ermittelt werden. Mit Hilfe von radioaktivem Kohlenstoff (Kohlendioxid mit  $^{14}\text{C}$ -Atomen) konnten die Vorgänge später bestätigt werden.

Nach Zugabe des radioaktiv markierten Kohlendioxids wurden die Zellen (Chloroplasten) zu unterschiedlichen Zeitpunkten mit heißem Ethanol bzw. mit flüssigem Stickstoff fixiert, zerkleinert (homogenisiert), die Einzel-Stoffe dann chromatographisch getrennt und radiometrisch untersucht.

Die Zusammenstellung des Zyklus war dann "nur" noch ein Puzzle.

Zur weiteren Bestätigung nutzte CALVIN dann künstliche Hell-Dunkel-Wechsel. Dabei untersuchte er auch die Abhängigkeit der verschiedenen Stoffkonzentrationen von diesem Wechsel (s.a. Aufgaben).

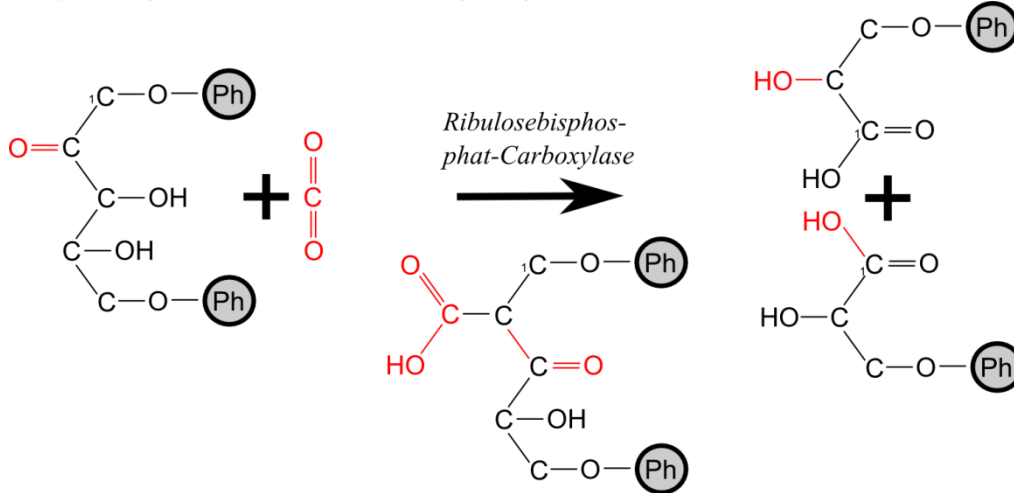


## Fixierung und Dehydrierung (Eintritt in den Zyklus)

Ausgangstoff der Glucose-Bildung ist Kohlendioxid. Für ein Molekül Glucose sind rechnerisch sechs Moleküle des C<sub>1</sub>-Körpers Kohlendioxid notwendig. Wie wir sehen werden, bildet sich ein Molekül Glucose aber nicht aus sechs neuen Kohlendioxid-Molekülen, sondern Kohlendioxid wird nach und nach eingebaut.

Um den Gesamtverlauf klar darzustellen, gehen wir hier von mehreren (insgesamt / formal 6) Parallel-Läufen des Zyklus aus. Auch für das Verständnis der Regeneration des Akzeptors ist diese Anzahl von parallelen Abläufen notwendig.

Der Akzeptor des CALVIN-Zyklus ist das Ribulose-1,5-bisphosphat (Ru-1,5-P; RuBP<sub>2</sub>). Ribulose ist eine Pentose (C<sub>5</sub>-Körper). Diese ist zweifach phosphoriert und damit besonders reaktionsfreudig.



Das Ribulose-1,5-phosphat reagiert am Enzym Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase (Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/-Oxygenase; kurz: RubisCO) mit Kohlendioxid und Wasser. RubisCO ist funktionell eine Oxygenase.

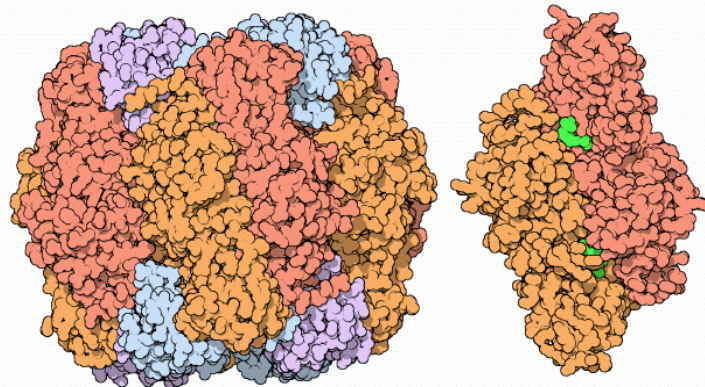
Für unsere Besprechung gehen wir vom sechsfach parallelen Ablauf dieser Reaktion aus. Der Parallellauf mehrerer Umwandlungen wird auch strukturell durch das RubisCO gestützt. Es besteht aus acht gleichartigen Tertiär-Strukturen. Diese bestehen aus jeweils einer katalytischen (L-Untereinheit) und einer regulativen S-Untereinheit. Das RubisCO (Oktamer aus Heterodimeren) verfügt somit über 8 katalytische Zentren. Sauerstoff konkurriert direkt mit Kohlendioxid um das katalytische Zentrum von RubisCO. Dadurch kommt es zu recht vielen Fehl-Anbindungen bzw. u.U. auch zur Photorespiration (→ [4.2.3. Photorespiration / Lichtatmung](#)).

RubisCO arbeitet – auch deshalb – sehr langsam (3,3 s<sup>-1</sup>). Um trotzdem das nötige Arbeitsvolumen zu schaffen, kommt es in den Chloroplasten extrem häufig vor. Wahrscheinlich ist es das am häufigsten vorkommende Protein in der Biosphäre.

In den Chloroplasten ist es mit 50 bis 65 % Anteil das am häufigsten vorkommende lösliche Protein.

RubisCO muss, bevor es arbeiten kann, von einer lichtabhängigen Activase aktiviert werden.

Bei der instabilen Hexose (in der oberen Gleichung unter dem Reaktionspfeil) spricht man auch von einer intermediären Verbindung. Das 3-Phosphoglycerat ist ein hoch oxidiertes C<sub>3</sub>-Körper.

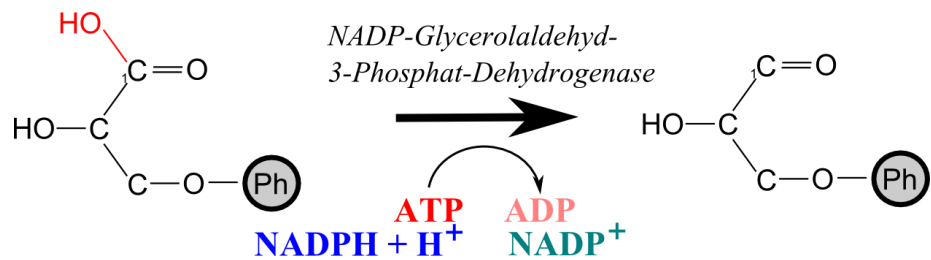


RUBISCO  
(rechts: einzelnes Dimer (1 von 8),  
wie es bei Bakterien vorkommt)  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Die entstehende Verbindung (C<sub>6</sub>-Körper, eine Hexose) ist sehr instabil und zerfällt sofort in zwei Moleküle (für unsere Betrachtungen insgesamt also 12) 3-Phosphoglycerat (Glycerolsäure-3-Phosphat; 3-Phosphoglycerinsäure; 3-PGA; 3-PG).

## Reduktion

Unter Aufwändung von jeweils einem Molekül ATP (insgesamt also 6) wird das 3-Phosphoglycerat kurzzeitig phosphoryliert. Das intermediäre 1,3-Bisphosphoglycerat wird sofort hydriert (reduziert).



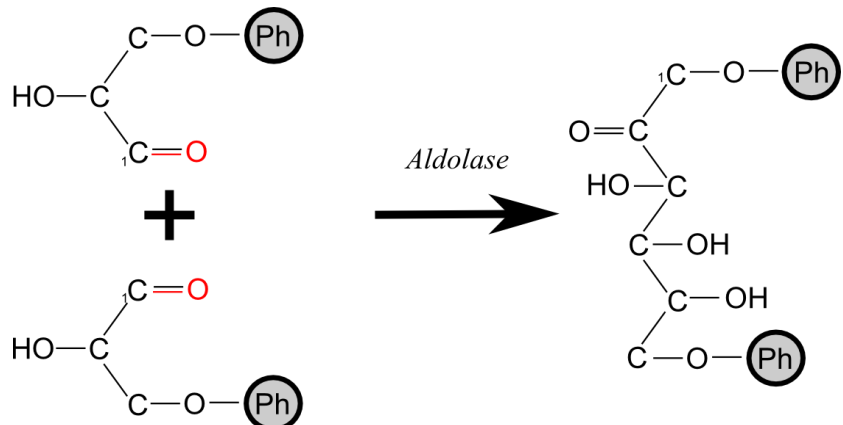
Hierzu wird NADPH<sub>2</sub><sup>+</sup> aus dem nachlaufenden Prozessen des Photosystems I (P700) gebraucht. Es bildet sich Glycerinaldehyd-3-phosphat (Glycerinaldehydphosphat; GAP). Glycerinaldehyd-3-phosphat ist chemisch eine phosphorylierte Triose.

Die genannten Schritte laufen am Enzym NADP-Glycerinaldehyd-3-Phosphat-Dehydrogenase (GAPDH) ab.

## Produktion (Austritt aus dem Zyklus)

Pro aufgezeigten (formalen) Durchlauf des CALVIN-Zyklus mit 6 Ribulose-Molekülen als Ausgangspunkte und den daraus gebildeten 12 Triosen (phosphoryliert in Form von Glycerinaldehyd-3-phosphat) werden 2 dieser Moleküle für die Bildung von Glucose abgezweigt.

Über den "Umweg" Fructose-1,6-bisphosphat (Abb.) und Fructose-6-phosphat wird Glucose gebildet. Um eine Eindickung und die Veränderung der osmotischen Verhältnisse in der Matrix vorzubeugen, wird die Glucose weiter zu Stärke polymerisiert. Die Stärke wird in den Stärkekörnern zwischengespeichert. Bei Bedarf (z.B. nachts für die notwendige Dissimilation) wird aus der Stärke wieder Glucose freigesetzt.

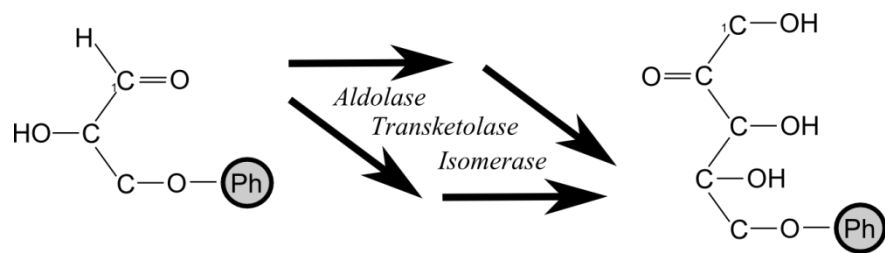


Die beschriebene Produktion von Glucose ist praktisch aber kein Teil des CALVIN-Zyklus mehr. Sie stellt sozusagen den stofflichen Ausgleich zum zugeführten Kohlendioxid dar. Auf der Kohlenstoff-Ebene betrachtet – stimmt dies auch stöchiometrisch.

Der aufmerksame Leser wird bemerken, dass wir hier scheinbar die Umkehrung des ersten Teils der Glycolyse vorliegen haben. Praktisch ist dies aber nicht so. Der Vorgang entspricht weitgehend der Gluconeogenese (Bildung von Glucose aus Pyruvat z.B. in der Leber) mit dem Unterschied, dass NADPH<sub>2</sub> statt NADH<sub>2</sub> für die Reduktion verwendet wird.

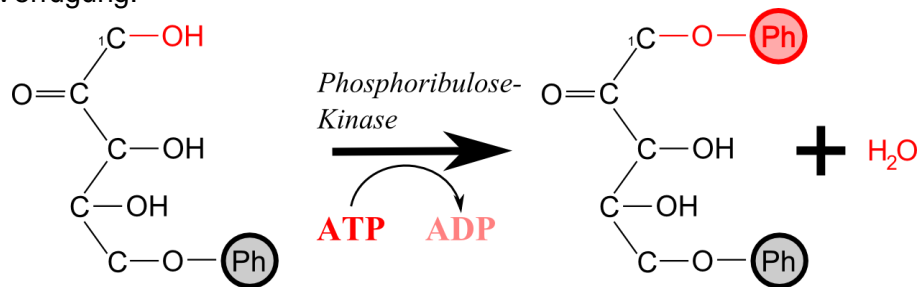
## Regeneration (Schließen des Zyklus)

Die Regeneration des C<sub>5</sub>-Körpers (Ribulose-1,5-bisphosphat) aus den – immer noch reichlich (formal 10) vorhandenen – phosphorylierten Triosen (Glycerinaldehyd-3-phosphat) – ist ein sehr komplexer Vorgang.



Für das Verständnis des CALVIN-Zyklus als Ganzes sind Details in dieser Tiefe aber nicht notwendig. Über diverse Zwischenstufen, in denen u.a. C<sub>4</sub>-, C<sub>5</sub>-, C<sub>6</sub>- und sogar C<sub>7</sub>-Körper auftreten, wird die Triose in die Ribulose zurückgewandelt. Aus insgesamt 10 C<sub>3</sub>-Körpern werden 6 C<sub>5</sub>-Körper. Nur so geht der gesamte Zyklus auf und wir erhalten die sechs C<sub>5</sub>-Körper für die Aufnahme des Kohlendioxids (unsere Start-Annahme). Die beteiligten Enzyme sind Transketolasen, die Aldolase und verschiedene Isomerasen. Am Ende der diversen Umwandlungen stehen sechs Moleküle Ribulose-5-phosphat zur Verfügung.

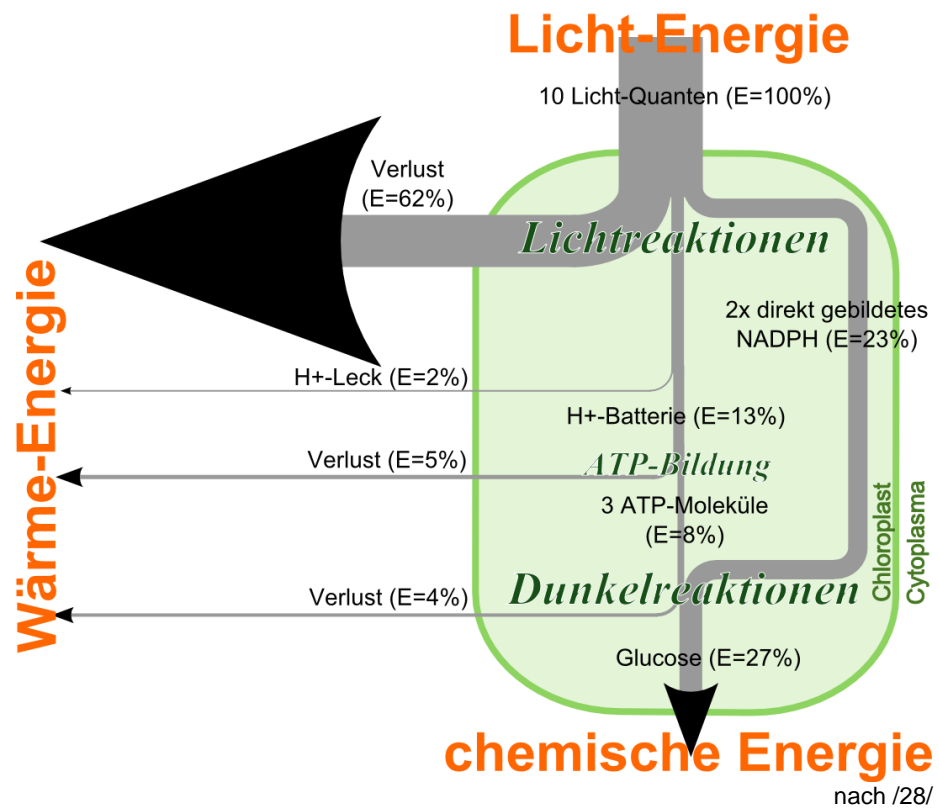
Die Regenerationsvorgänge verbrauchen im nächsten Schritt sechs Moleküle ATP für die zweite Phosphorylierung zum Bisphosphat. Hierbei wird das Enzym Phosphoribulose-Kinase aktiv.



### weitere Fakten:

- insgesamt erreicht die Photosynthese einen Wirkungsgrad von 27 % (20 % bei Prokaryonten) (zum Vergleich: die besten Solarzellen liegen unter 19 %)
- die Enzyme des Z-Schema's sind stark mit denen der Atmungskette verwandt; man geht heute von einer Abwandlung der Atmungskette mit späterer Ergänzung weiterer Redoxsysteme (Enzyme) durch diverse Genverdopplungen bzw. -adaptionen aus direkte Verwandte sind: Q10 → Plastochinon (wahrscheinlich aber unabhängig voneinander erfunden); Komplex III → Cytochrom-b<sub>6</sub>f-Komplex; Komplex III → Chlorophyll; Cytochrom c → Cytochrom c<sub>6</sub>; ATP-Komplex V → ATP-Synthase
- insgesamt werden theoretisch 8 Licht-Quanten benötigt, um 1 Molekül CO<sub>2</sub> zu fixieren (da dafür 2 Moleküle Wasser gespalten werden (→ = 2) und jedem Wasser 2 Elektronen entzogen werden (→ = 4); jedes Elektron muß beide Photosysteme durchlaufen, was jeweils 1 Quant benötigt (→ = 8)); praktisch liegt der Bedarf eher bei 10 Quanten pro fixiertem Molekül CO<sub>2</sub>

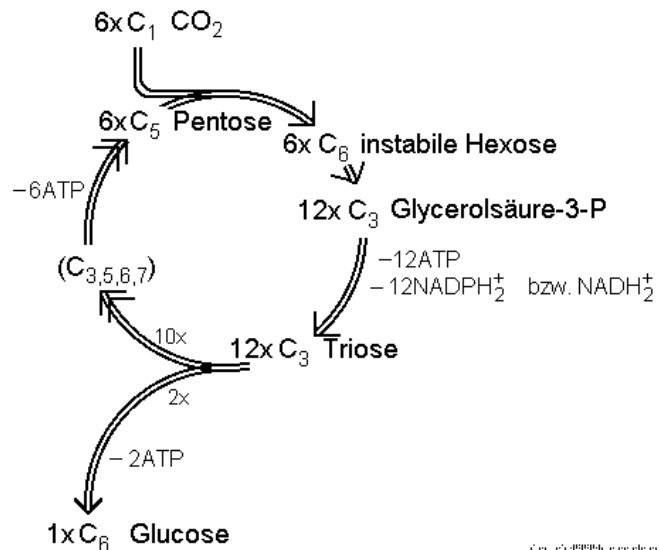
Die Effektivität der Photosynthese ist auf den ersten Blick ziemlich schlecht. Die Atmung hat eine Wirkungsgrad von 50 % "vorgelegt". Da sehen die durchschnittlichen 27 % der Photosynthese erst einmal nicht so berauschend aus. Dabei dürfen wir aber nicht vergessen, dass bei der Photosynthese ein Wandel der Energieform vollzogen wurde. In diesem Licht betrachtet, ist ein Wirkungsgrad von rund 30 % schon ein sehr gutes Ergebnis.



**Aufgaben:**

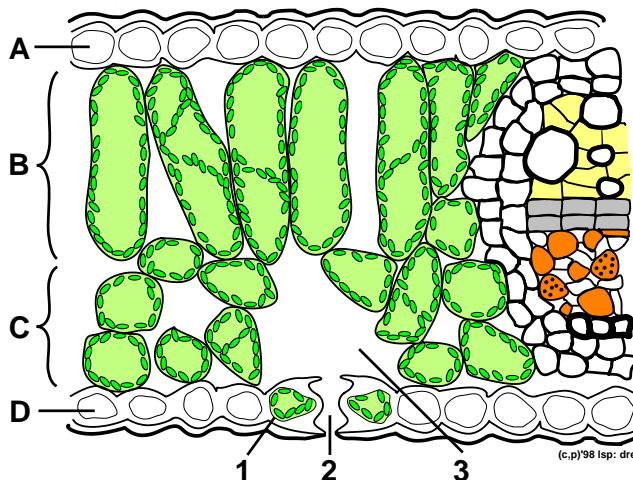
1. Erläutern Sie die wesentlichen Vorgänge des CALVIN-Zyklus anhand der Abbildung!

(Dunkelreaktionen) CALVIN-Zyklus



2. Stellen Sie die Strukturformel für das intermediäre 1,3-Bisphosphoglycerat auf!

3. In der nachfolgenden Skizze ist der typische Aufbau (Querschnitt) eines Laubblattes zu sehen.

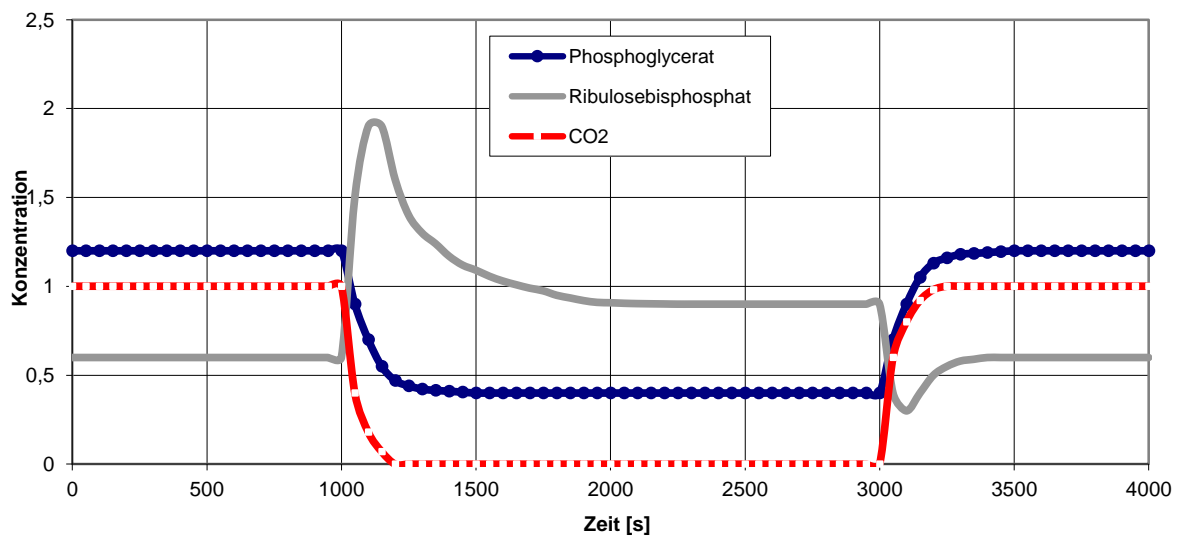
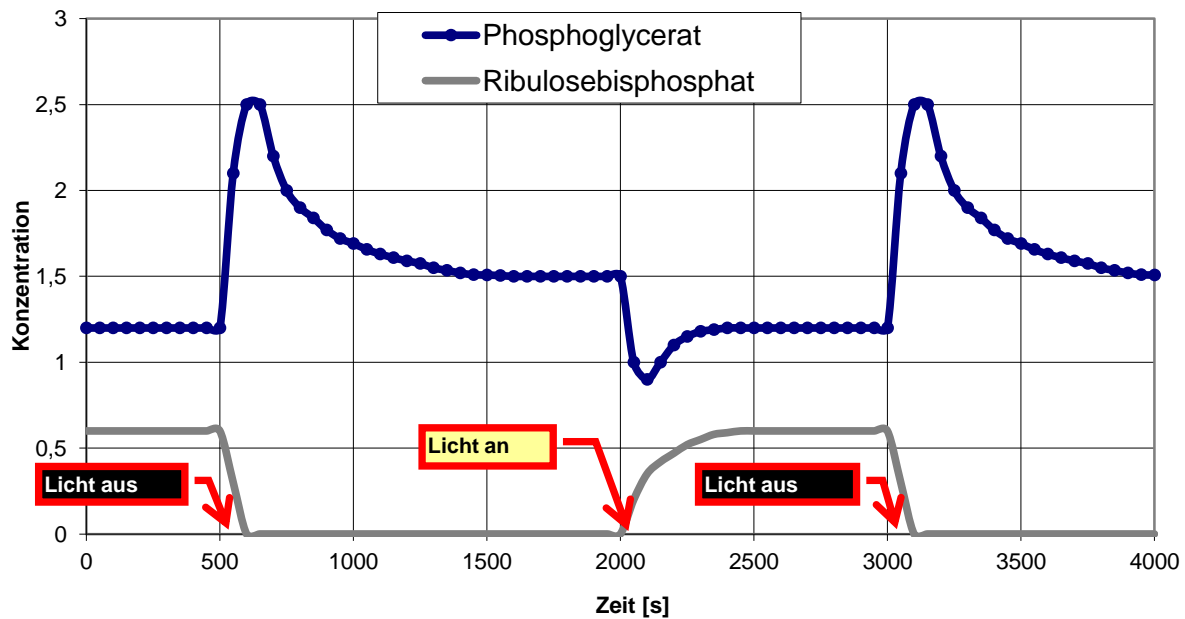


- A .. obere Epidermis
- B .. Palisadengewebe
- C .. Schwammgewebe
- D .. untere Epidermis
- E .. Leitbündel (Blattader)
- 1 .. Spaltöffnungszelle (Schließzelle)
- 2 .. Spaltöffnung
- 3 .. Interzellulare (Interzellularraum)

- a) Warum ist der untere Teil des Blattes (Schwammgewebe) so locker angelegt?
- b) Lichtblätter haben manchmal sogar doppelschichtiges Palisadengewebe mit weiträumigen und dickschichtigen Schwammgewebe, während Schattenblätter über dünnes Schwamm- und Palisadengewebe verfügen. Stellen Sie eine These zu diesem Phänomen auf und erläutern Sie diese!

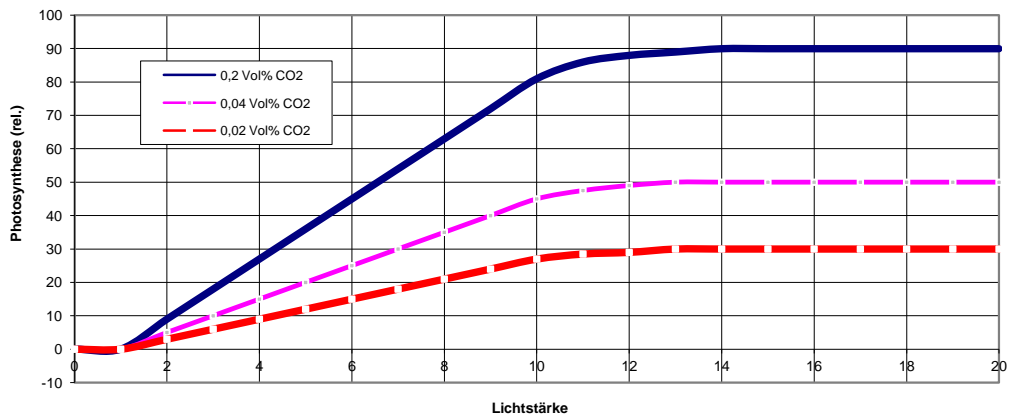
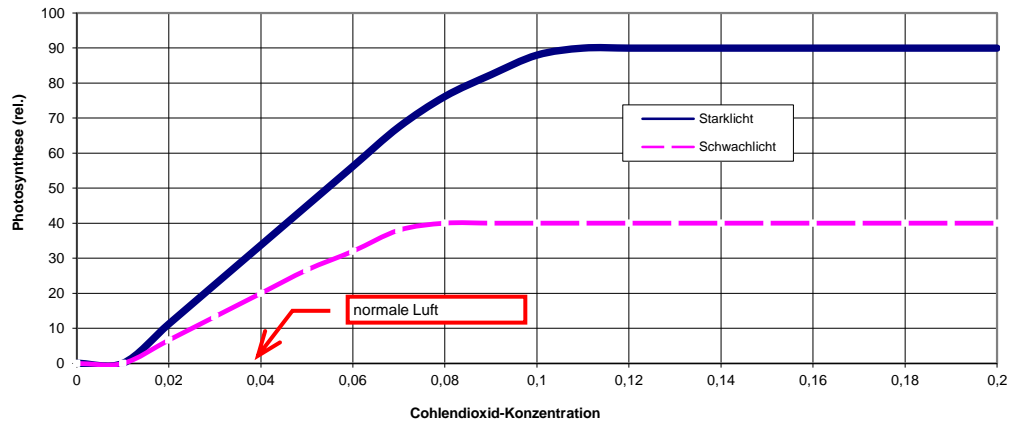


4. CALVIN und BASSHAM machten zur Aufklärung der  $\text{CO}_2$ -Fixierung Licht-Dunkel- und  $\text{CO}_2$ -Entzugs-Experimente mit Algen ((A) *Scenedesmus obliquus*). Dabei verfolgen Sie in regelmäßigen Abständen die Konzentration diverser Stoffe.



- Interpretieren Sie die Diagramme (einzeln)!
- Warum konnten mit Hilfe solcher Experimente die Fixierungsvorgänge schon grob geklärt werden? Begründen Sie Ihre Meinung!

5. Interpretieren Sie die nachfolgenden Diagramme zur Aufklärung der Abhängigkeit der Photosynthese von der Lichtstärke und von der Konzentration des Kohlendioxids in der Umgebungsatmosphäre!



6. Ziehen Sie Schlüsse für eine optimale Gestaltung der Lebensbedingungen in einem künstlichen System (z.B. Gewächshaus), um die Produktion zu maximieren! für die gehobene Anspruchsebene:

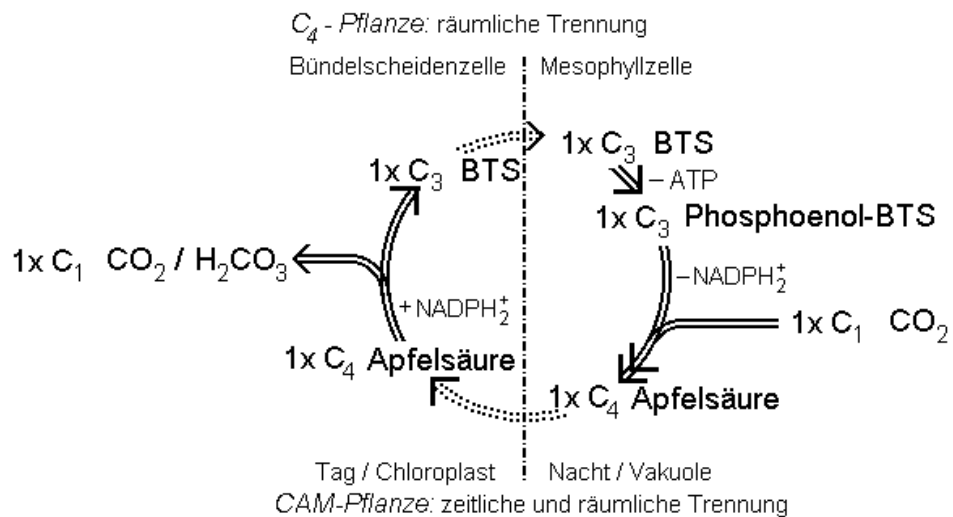
7. Bei längerer Trockenheit – aber auch um die Mittagszeit – geht bei vielen Pflanzen die Photosynthese relativ stark zurück. Finden Sie eine Erklärung für dieses Phänomen!

### 4.2.2.3. spezielle Formen der Kohlenstoff-Assimilation

Die "normalen" Pflanzen haben ein großes Problem. Zu Mittagszeit ist beste Gelegenheit für die Photosynthese. Leider steht ihnen das Kohlendioxid nur dann zur Verfügung, wenn die Spaltöffnungen geöffnet sind. Dies ist aber zur Mittagszeit – wegen der großen Verdunstung – nur selten möglich. Die Öffnung der Spaltöffnung ist nur möglich, wenn der Turgor in den Schließzellen ausreicht. Das wenige nachströmende Wasser reicht nicht aus, um in den Schließzellen einen ausreichenden Turgor aufzubauen.

Kohlendioxid wird also immer gerade dann knapp, wenn er am Besten genutzt werden könnte. Viele tropische Pflanzen haben einen veränderten Mechanismus zur CO<sub>2</sub>-Bindung entwickelt, der genau dieses Problem löst. Zu diesen Pflanzen gehören Mais, Hirse und Zuckerrohr. Die meisten Vertreter kommen aus der Familie der (Süß-)Gräser (*f*) *Poaceae* gefolgt von den Seggen (*g*) *Carex* aus der (*f*) *Cyperaceae* (Sauergräser). Einen leicht abgewandelten – aber chemisch ähnlichen – Mechanismus beobachtet man bei 25 weiteren Familien, von denen die meisten Vertreter bei den Sukkulenten (*f*) *Cactaceae* und Bromeliengewächsen (*f*) *Bromeliaceae* gefunden wurden.

Der Metabolismus ist zweigeteilt. Ein Teil läuft ab, wenn genug CO<sub>2</sub> aufgenommen werden kann (Gasaustausch also möglich ist). Kohlendioxid wird chemisch gebunden und gespeichert. Der zweite Teil wird dann realisiert, wenn CO<sub>2</sub> in gasförmiger Form knapp wird (der Gasaustausch also (z.B. wegen Wassermangel) behindert ist).



Quelle: © 1999 - 2008, speidre

Die Stoffwechselwege wurden von den australischen Biochemikern HATCH und SLACK aufgedeckt und nach ihnen benannt (HATCH-SLACK-Zyklus).

EVANS, BUCHANAN und ARNON entdeckten 1966 einen alternativen Weg der CO<sub>2</sub>-Assimilation. Dabei wird im Wesentlichen der bekannte Citrat-Zyklus umgedreht und somit umgekehrt laufen gelassen (→ [4.2.2.3.4. reverser bzw. reduktiver Zitrat-Zyklus](#)).

Interessant ist die unterschiedliche Photosynthese-Leistung von C<sub>3</sub>- und C<sub>4</sub>-Pflanzen (Agrarpflanzen):

Photosynthese-Typ (Bereich)	maximale Produktivität	
	für kurze Zeit [kg / ha * d]	über das ganze Jahr [kg / ha * a]
C <sub>3</sub> -Pflanzen (Europa)	200	20.000
C <sub>4</sub> -Pflanzen (Subtropen)	400	80.000

Daten: Q: <http://de.wikipedia.org/wiki/Photosynthese>

#### 4.2.2.3.1. prinzipieller Ablauf des HATCH-SLACK-Zyklus

##### CO<sub>2</sub>-Bindung

Cohlendioxid wird an den C<sub>3</sub>-Körper Phosphoenol-Brenztraubensäure (Phosphoenol-BTS, ) gebunden. Dieser Vorgang findet am Enzym

Phosphoenolpyruvat-Carboxylase statt.

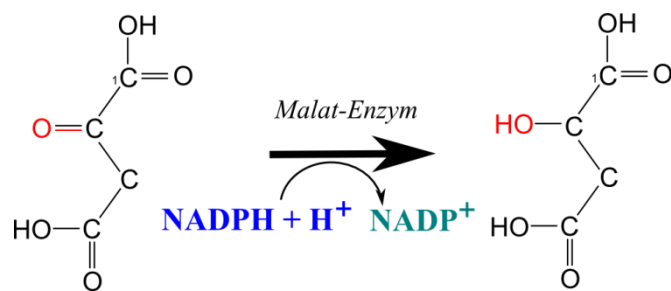
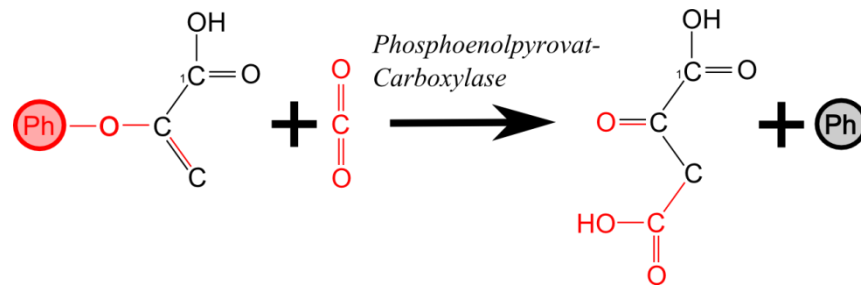
Es entsteht Oxalessigsäure (Oxalacetat, ). Die Oxalessigsäure ist ein C<sub>4</sub>-Körper und der erste Stoff im Zyklus.

Zur Erinnerung, bei den "normalen" Pflanzen ist der erste fassbare Stoff bei der CO<sub>2</sub>-Fixierung (CALVIN-Zyklus) ein C<sub>3</sub>-Körper (Glycerolsäure).

Die Biochemiker unterscheiden deshalb die C<sub>4</sub>-Pflanzen von den "normalen" C<sub>3</sub>-Pflanzen. Unter Verbrauch von NADPH<sub>2</sub><sup>+</sup> (aus den Lichtreaktionen) wird die Oxalessigsäure an einem Malat-Enzym zu Apfelsäure (Malat, 2-Hydroxybernsteinsäure) umgesetzt.

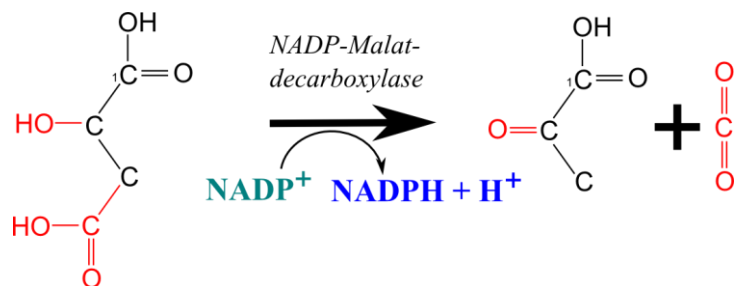
Die Apfelsäure ist gut speicherbar und wird z.B. in Vakuolen oder speziellen Zellen (Mesophyll-Zellen) zwischengelagert.

Da Apfelsäure auch nur schwach sauer ist, verändert sie den pH-Wert zwar messbar, aber nicht so dramatisch, dass die Zellen darauf reagieren müsste.



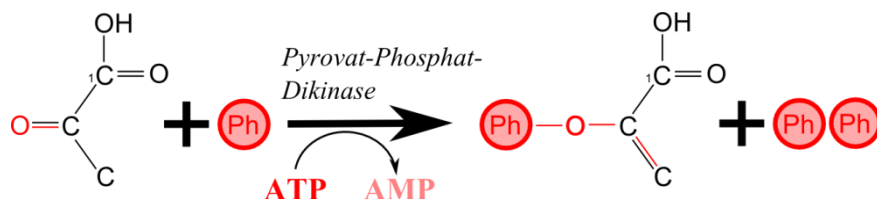
##### CO<sub>2</sub>-Freisetzung

Wird nun CO<sub>2</sub> in Mangelsituationen gebraucht, dann kann die Apfelsäure zu Brenztraubensäure (BTS, Pyruvat) abgebaut. Es entsteht CO<sub>2</sub> in gelöster Form – was chemisch der Cohlensäure (H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>, Carbonat) entspricht. Das für die CO<sub>2</sub>-Fixierung gebrauchte NADPH<sub>2</sub><sup>+</sup> wird nun wieder frei und steht für den folgenden CALVIN-Zyklus zur Verfügung.



##### Regeneration des Akzeptors (Schließen des Zyklus)

Die Brenztraubensäure muss bei Bedarf wieder in den Akzeptor Phosphoenol-Brenztraubensäure gewandelt werden.



Hierzu ist Phosphorsäure für die Phosphorylierung und viel Energie – in Form von ATP – notwendig. Die etwas ungewöhnliche Reaktion (weil sie neben ATP auch noch mit Phosphorsäure arbeitet) wird von der Pyruvat-Phosphat-Dikinase katalysiert. Das ATP wird sogar bis auf seine energieärmste Stufe

---

(AMP) dephosphoriliert. Das frisch gebildete Phosphoenol-BTS steht nun wieder zur weiteren CO<sub>2</sub>-Fixierung zur Verfügung.

Energetisch ist der C<sub>4</sub>-Weg zwar aufwändiger (30 statt 18 ATP pro Hexose), dies ist aber bei der reichlich vorhandenen Sonnenenergie in den Tropen und Subtropen (- dem Standorten der meisten genannten Pflanzen -) kein Problem.

Die Biochemiker unterscheiden drei Typen des C<sub>4</sub>-Zyklus:

- NADP+-abhängiger Malat-Enzym-Typ
- NAD- abhängiger Malat-Enzym-Typ

und den

- Phosphoenolpyrovat-Carboxykinase-Typ.

#### 4.2.2.3.2. C<sub>4</sub>-Pflanzen

Den gerade besprochenen HATCH-SLACK-Zyklus nutzen die sogenannten C<sub>4</sub>-Pflanzen auf ihre spezielle Weise. Sie trennen Regeneration und CO<sub>2</sub>-Bindung von der CO<sub>2</sub>-Freisetzung räumlich. Die CO<sub>2</sub>-Bindung findet in den Mesophyll-Zellen statt. Diese entsprechen den Schwamm- und Palisaden-Zellen der üblichen Laubblätter. Kohlendioxid kann durch weiträumige Interzellulare in diese Zellen gelangen. CO<sub>2</sub> wird gebunden und als Apfelsäure vorgehalten. Die eigentliche CO<sub>2</sub>-Fixierung findet in sogenannten Leitbündelscheiden-Zellen statt. Sie umschließen als Schicht die reichlich vorhandenen Blattadern (Leitbündel). In den Leitbündelscheiden-Zellen gibt die Apfelsäure das CO<sub>2</sub> (CO<sub>2</sub>-Freisetzung im HATCH-SLACK-Zyklus) an den CALVIN-Zyklus ab.

Typische Vertreter der C<sub>4</sub>-Pflanzen sind der Mais (*Zea mays*) und das Zuckerrohr (*Saccharum officinarum*).



Zuckerrohr

Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (Esskay)



Mais

Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (Katjana)



geerntetes Zuckerrohr

Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (Rufino Uribe)

C<sub>3</sub>- und C<sub>4</sub>-Pflanzen lassen sich durch Beobachtung des Isotopen-Verhältnis von C12 (<sup>12</sup>C) zu C13 (<sup>13</sup>C) erkennen. Das liegt daran, dass das Enzym RubisCo schneller mit <sup>12</sup>C reagiert als mit <sup>13</sup>C. In C<sub>3</sub>-Pflanzen reichert sich das Isotop dadurch ab – es ist seltener (in der Biomasse) nachweisbar. Bei den C<sub>4</sub>-Pflanzen kommt es an Enzym PEP-Carboxylase nicht zur Isotopen-Unterscheidung. Diese Pflanzen assimilieren also das natürliche Isotopen-Verhältnis. In der Luft kommen die beiden Isotope im Verhältnis 989 zu 11 vor.

#### 4.2.2.3.3. CAM-Pflanzen

Auch die CAM-Pflanzen nutzen das Prinzip des HATCH-SLACK-Zyklus. Sie trennen die  $\text{CO}_2$ -Fixierung und -Freisetzung nicht nur räumlich sondern auch zeitlich. Typische Vertreter der CAM-Pflanzen sind die Sukkulenten (z.B. Kakteen und Bromelien). Sie können sich ein Öffnen der Spaltöffnungen und den damit verbundenen Wasserverlust am Tag überhaupt nicht leisten. Deshalb werden die Spaltöffnungen nur nachts geöffnet. Dann sind die Wasserverluste (Verdunstungsverluste, Transpirationsverluste) vertretbar.

Die nachts gebildete Apfelsäure wird in extra großen Vakuolen gespeichert. Am Tag wird die Apfelsäure dann aus den Vakuolen zurückgeholt und das freigesetzte  $\text{CO}_2$  in den CALVIN-Zyklus eingebracht.

Im Tageswechsel ergibt sich durch die unterschiedliche Menge an Apfelsäure in den Vakuolen ein wechselnder pH-Wert. Nachts nimmt der pH-Wert ab (Säure-Anteil steigt).

Am Tag nimmt der Säure-Anteil wieder ab und der pH-Wert steigt. Man spricht auch von einem diurnalen Säurerhythmus. Der Begriff CAM-Pflanze leitet sich von Crassulacean-Acid-Metabolism (Dickblatt(gewächse)-Säure-Metabolismus, Crassulaceen-Säurestoffwechsel) ab.

CAM-Pflanzen kommen durch ihren Trick mit einem Zentel bis sogar einem Zwanzigstel des Wassers aus, um die gleiche Biomasse, wie "normale"  $\text{C}_3$ -Pflanzen zu produzieren.

Ein heimischer Vertreter ist der Mauerpfeffer (a ) *Sedum floriferum*.



Ananas

Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (MrToto)



Pfefferkraut

Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (Mussklprozz)

### Wasser-Bedarf verschiedener Pflanzen nach C-Assimilations-Typ

deutscher Name	wiss. Name	Wasser-Bedarf [g / g [prod. Trockenmasse]]	
<b>C3</b>			
<b>Einkeimblättrige</b>	<b>Monocotylodonae</b>		
	Hordeum vulgare	518	
	Triticum aestivum	557	
	Avena sativa	583	
	Secale cereale	634	
	Oryza sativa	682	
	Bromus inermis	977	
<b>Zweikeimblättrige</b>	<b>Dicotylodonae</b>		
	Chenopodium album	658	
	Gossypium hirsutum	568	
	Solanum tuberosum	575	
	Helianthus annuus	623	
	Cucumis sativus	686	
	Phaseolus vulgaris	700	
	Medicago sativa	844	
<b>C4</b>			
<b>Einkeimblättrige</b>	<b>Monocotylodonae</b>		
	Panicum miliaceum	267	
Mais	Zea mays	349	
	Setaria italica	285	
	Sorghum sudanense	305	
	Bouteloua gracilis	338	
<b>Zweikeimblättrige</b>	<b>Dicotylodonae</b>		
	Amaranthus graecizans	260	
	Amaranthus retroflexus	305	
	Salsola kali	314	
	Portulacae oleracea	281	
<b>CAM</b>			
<b>Einkeimblättrige</b>	<b>Monocotylodonae</b>		
<b>Zweikeimblättrige</b>	<b>Dicotylodonae</b>		

Daten-Q: /SCHUBERT: Lehrbuch der Ökologie, S. 113/

### Aufgaben:

1. Informieren Sie sich, wie Sukkulente noch an ihre trockenen Lebensräume angepasst sind!



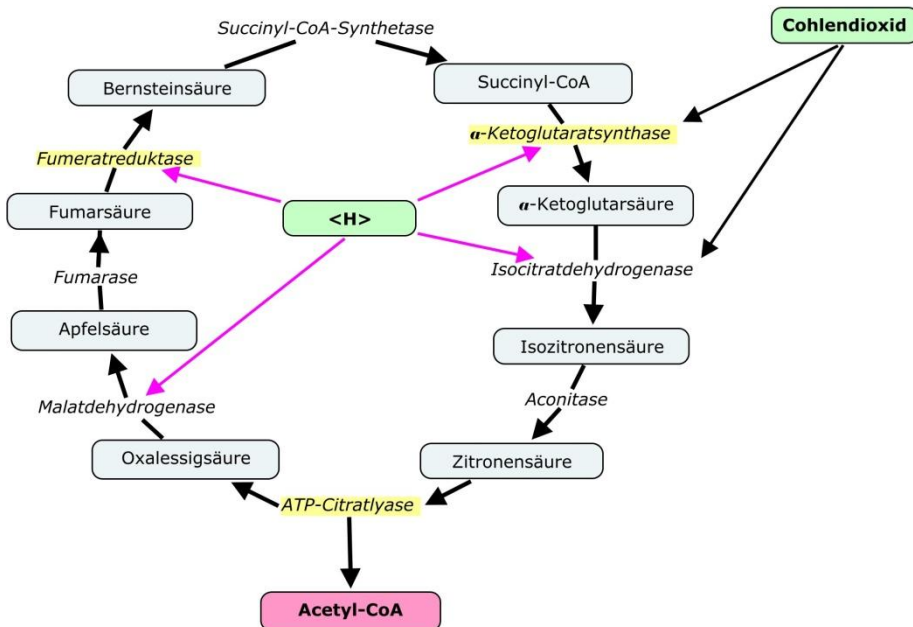
#### 4.2.2.3.4. reverser bzw. reduktiver Zitrat-Zyklus

1966 durch MC. EVANS, B. BUCHANAN und D. ARNON entdeckt

im Prinzip umgedrehter Zitrat-Zyklus

die irreversiblen Enzyme-Schritte sind durch andere Enzyme ersetzt (in der Abb. gelb unterlegt) zweimal ATP gebraucht, einmal bei der Spaltung der Citronensäure in das Acetyl-Coenzym A und in die Oxalessigsäure

zum Zweiten bei der Umwandlung der Bernsteinsäure (Succinat) in seine Coenzym-gebundene Variante (Succinyl-CoA) (Im oxidativen Citrat-Zyklus wurde an der gleichen Stelle in umgekehrter Richtung GTP produziert.)



#### Aufgaben:

1. Suchen Sie sich die Enzyme heraus, die aus dem Citrat-Zyklus ersetzt wurden!
2. In einer Zelle sind sowohl die Enzyme des oxidativen, wie auch des reduktiven Citrat-Zyklus vorhanden. Von welchen Faktoren hängen die gerade ablaufenden (vorrangigen) Stoffwechselwege in der Zelle ab?

Merkmal	Assimilations-Typ	C3	C4	CAM
optimale Temperatur [°C]		15 – 25	30 – 45	≈ 35
Lichtsättigung der CO <sub>2</sub> -Assimilation [klux]		30 – 80	80	< 80
Wasser-Bedarf für 1 g Trockengewicht [ml]		450 – 950	230 – 250	50 – 55
maximale CO <sub>2</sub> -Assimilation [mg [CO <sub>2</sub> ] dm <sup>2</sup> / h]		15 – 35	40 – 80	0,5 – 0,7
Wachstums-Rate [g [Trockengewicht] dm <sup>2</sup> / d]		0,5 – 2,0	3,0 – 5,0	0,01 – 0,02

Q: /37, S. 238 (nach Rick 1989)/

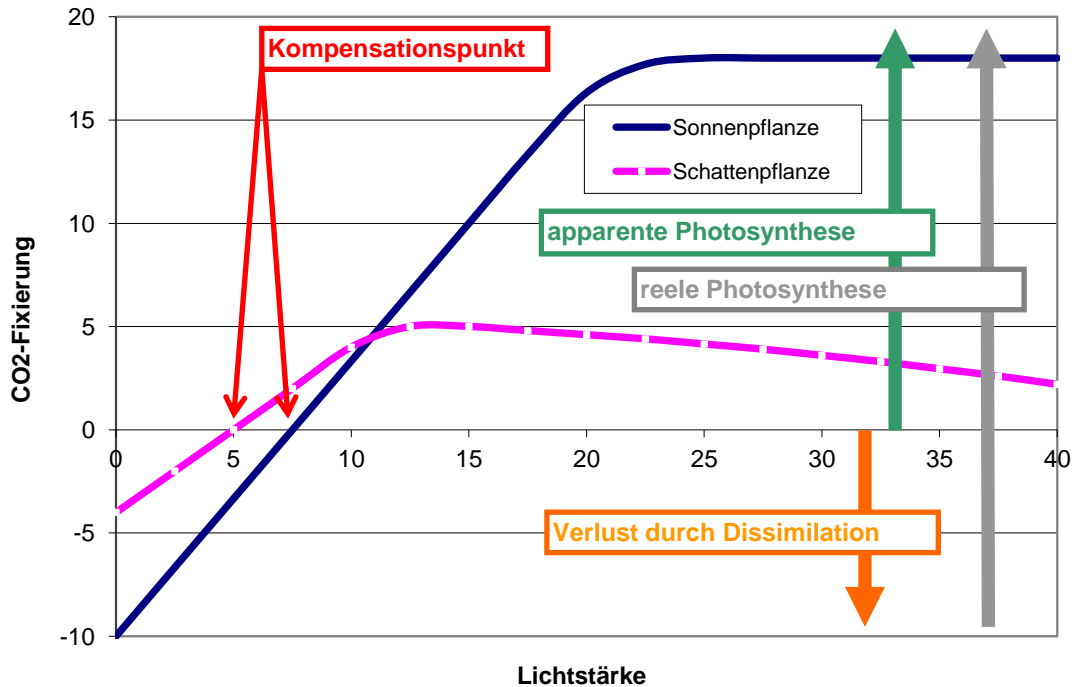
## Aufgaben:

1. Bei der Untersuchung der Abhängigkeit der  $\text{CO}_2$ -Fixierung hat man folgende Beobachtung gemacht.

a) Interpretieren Sie die entstandenen Kurven!

b) Welche Aussagen lassen sich zum sogenannten Kompensationspunkt machen? Wie könnte der Kompensationspunkt definiert werden?

c) Vergleichen Sie die Kompensationspunkte! Erklären Sie die unterschiedliche Lage der Kompensationspunkte!



2. Vergleichen Sie Photosynthese von  $\text{C}_3$ - und  $\text{C}_4$ -Pflanzen hinsichtlich der folgenden Kriterien:

- |   |                      |
|---|----------------------|
| • Reaktionsprodukte   | • Wasserstoff-Quelle |
| • erster Stoff im CALVIN-Zyklus   | • Photosysteme       |
| • erster Stoff der $\text{CO}_2$ -Fixierung                                   | • Kompensationspunkt |
| • Ablauf der Lichtreaktionen (j/n)  | • Kohlenstoff-Quelle |
| • Ablauf der Dunkelreaktionen (j/n)   | • Ausgangsstoffe     |
| • notwendige Bedingungen (z.B. Farbstoffe, ..., ???)                          |                      |
| • Anzahl C-Atome des ersten stabilen Stoffes bei der $\text{CO}_2$ -Fixierung |                      |
| • Leistungsfähigkeit unter Wasserstress-Bedingungen                           |                      |
| • Leistungsfähigkeit unter Lichtstress-Bedingungen                            |                      |
| • Anzahl C-Atome des ersten stabilen Stoffes im CALVIN-Zyklus                 |                      |

für die gehobene Anspruchsebene:

- |  |                              |
|--|------------------------------|
| • Photolyse (Reaktion)                                       | • Glucose-Produktion (Menge) |
| • ATP-Gewinn   | • pH-Wert-Veränderungen      |
| • Leistungsfähigkeit unter $\text{CO}_2$ -Stress-Bedingungen |                              |

### 4.2.3. Photorespiration / Lichtatmung

Neben Kohlenhydraten können photosynthetisch aktive Zellen auch Aminosäuren herstellen. Ob dies aber ein Hauptzweck der sogenannten Photorespiration ist, kann noch nicht sicher ausgesagt werden. Vielmehr scheint es ein Schutz vor übermäßiger Photosynthese unter Wasser-Stoß-Bedingungen zu sein. Da die Spaltöffnungen bei zu geringer Wasser-Versorgung nicht mehr geöffnet werden können, ist auch der Gasaustausch behindert.

Die oft weiterhin starke Sonnenstrahlung könnte nun schädliche Effekte auslösen. Stoffe, die nun trotzdem oder gerade unter diesen Bedingungen entstehen (z.B. Radikale), müssen möglichst schnell und effektiv abgebaut werden (schützender Reserve- od. Puffer-Stoffwechsel). Dabei ist die Photorespiration z.B. eine geeignete Methode zur Meidung toxischer Effekte durch Phosphoglykolat bzw. dessen Abbauprodukte.

Der Begriff Photorespiration deutet auf einen Sauerstoff-Verbrauch während der Photosynthese hin (Respiration = Atmung (meint Sauerstoff-Aufnahme)). Eigentlich wird dies nicht erwartet, da ja in der Photosynthese Sauerstoff gebildet werden sollte. Dieses Phänomen wurde aber mit radioaktiven Sauerstoff genau geprüft. Nach kurzer Photorespirationszeit enthalten viele zelleigenen Stoffe, wie Aminosäuren und einige andere Produkte diesen Sauerstoff.

Nebenbei ist der Prozess auch CO<sub>2</sub>-produzierend, und entgegen der Zellatmung auch energieverbrauchend!

Heute wissen wir zumindestens einiges über den prinzipiellen Ablauf der Lichtatmung. Bei der Photorespiration handelt es sich um einen alternativen Weg (Photorespirations-Zyklus; Glykolatzyklus; Photorespiratorischer C Oxidationszyklus) zum CALVIN-Zyklus.

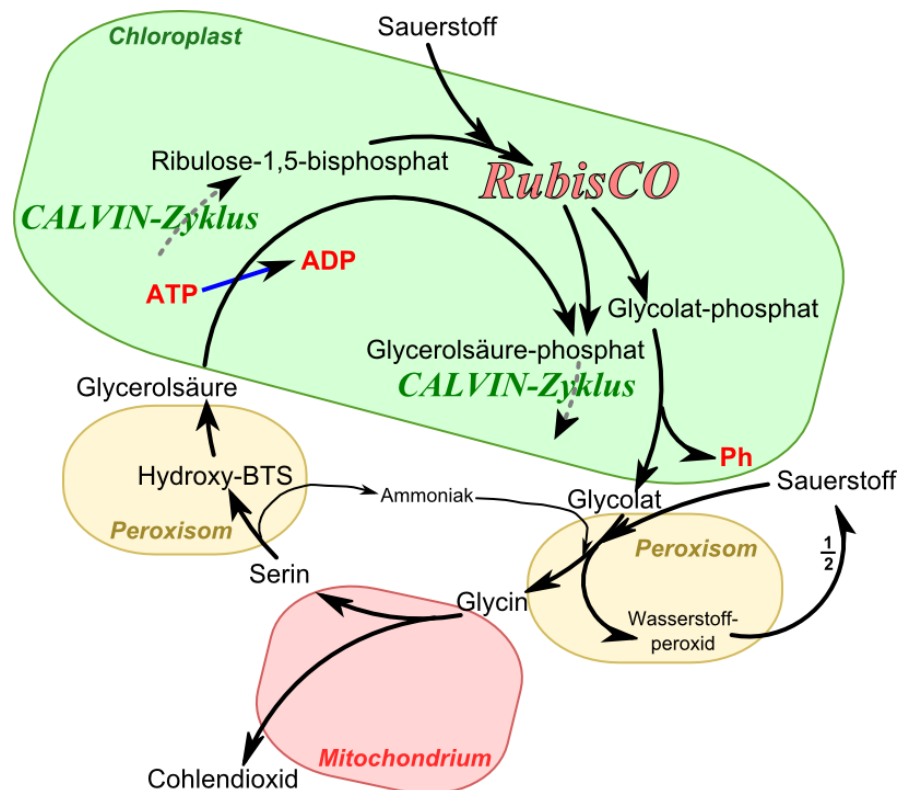
Am Enzym RubisCO konkurriert Sauerstoff mit Kohlendioxid um das aktive Zentrum. Reagiert nun Sauerstoff mit dem Ribulose-1,5-bisphosphat, dann kann sich neben dem Glycerolsäurephosphat noch Glycolat-phosphat bilden. Das Glycerolsäurephosphat verbleibt weiter im nun reduzierten CALVIN-Zyklus. Das Glycolat-phosphat wird zum Glycolat dephosphoriliert. Das Glycolat wird nun zu Peroxisomen transportiert, die es zu Glycin – einer einfachen Aminosäuren – oxidiert und aminieren.

Das nebenbei gebildete Wasserstoffperoxid wird sofort mit Hilfe der nur in Peroxisomen vorkommenden Katalase in Sauerstoff und Wasser zerlegt.

Das Glycin kann nun weiter zu Mitochondrien transportiert werden, die daraus Serin machen. Serin ist ebenfalls eine einfache Aminosäure. Nebenbei wird Kohlendioxid abgegeben.

Aus Serin können weitere Aminosäuren synthetisiert werden.

Überschüssiges Serin kann nun wieder von Peroxisomen über das Zwischenprodukt Hydroxy-BTS (Hydroxypyruvat, Hydroxy-Brenztraubensäure) in Glycerolsäure umgewandelt werden. Die Chloroplasten können diese dann unter ATP-Verbrauch zu Glycerolsäure-phosphat umsetzen, dass dann wieder den CALVIN-Zyklus auffüllen kann.



---

Ungewöhnlich ist der gesamte Vorgang schon deshalb, weil hier Chloroplasten, Peroxisomen (ev. auch Glyoxisomen) und Mitochondrien ineinander verschränkt miteinander agieren. In Zellen liegen sie oft praktisch direkt nebeneinander.

Wahrscheinlich ist die Lichtatmung ein Überbleibsel aus der frühesten Evolution. An heißen und besonders an auch noch trockenen Tagen kann die photorespiratorische  $\text{CO}_2$ -Abgabe die photosynthetische  $\text{CO}_2$ -Fixierung (CALVIN-Zyklus) übersteigen. Die evolutionäre Alternative / Lösung zum  $\text{CO}_2$ -Mangel-Problem sind die verschiedenen  $\text{C}_4$ -Systeme (HATCH-SLACK-Zyklus; CAM- und  $\text{C}_4$ -Pflanzen).

## 4.2.4. Retinal-Photosynthese

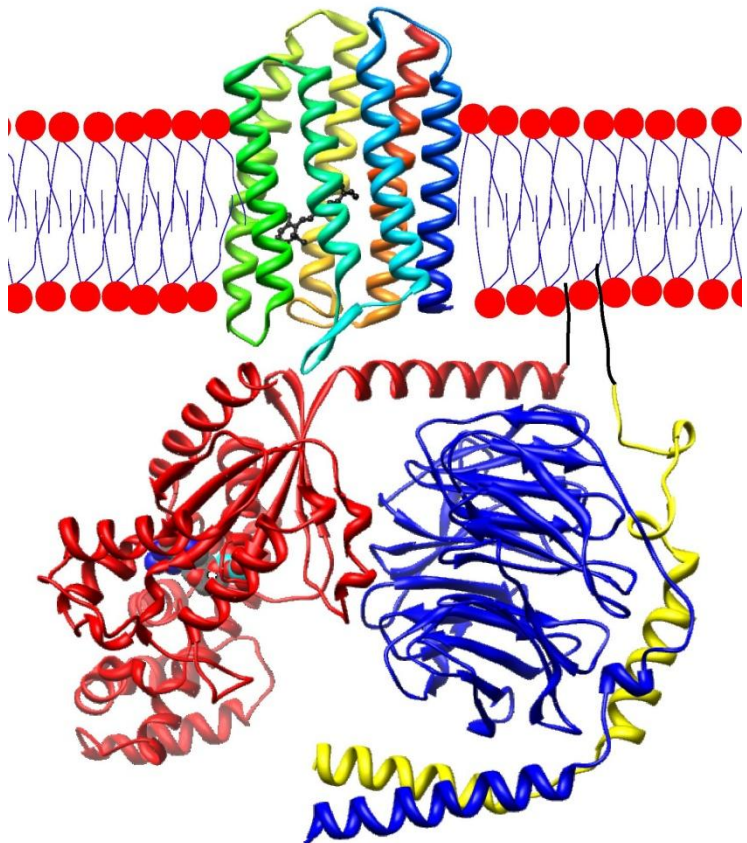
Retinol → Alkohol → Vit. A

Retinal → Aldehyd

Retinsäure → Säure

Retinal ist die optisch aktive Einheit (Chromophor) in einem umgebenden Protein. Dieses wird Rhodopsin genannt. Viele Archäen verfügen über diesen Protein-Komplex. Die exakte Benennung ist Archäorhodopsin. Historisch bedingt, wird häufig noch von Bacteriorhodopsin gesprochen.

Retinal ist ein lipidartiges Molekül. Es liegt fast zentral im Proteinanteil des Rhodopsins. Das Rhodopsin selbst ist ein integrales Eiweiß, das also vollständig in beiden Schichten der Biomembran schwimmt. Es hat Kontakt zu beiden angrenzenden Medien (Cytosol und Außenmedium). Aus funktioneller Sicht ist das Rhodopsin eine lichtgetriebene Protonen-Pumpe (Kanal-Rhodopsin; engl.: Channelrhodopsin, ChR2). Wasserstoff-Ionen werden von ihr aus dem Cytosol in die Umgebung gepumpt. Von dort können diese wieder durch die ATP-Synthase zurück ins Cytosol fließen. Dabei wird ATP gebildet.



Rhodopsin in einer Membran; weiteres plasmatisches Protein  
Q: commons.wikimedia.org (Dpryan)

Der Komplex absorbiert am Stärksten im blauen Lichtspektrum. Die Bakterien und Archäen mit diesem Photosynthese-System erscheinen uns in der Komplementärfarbe purpur.

Der Protonen-Kanal im Inneren des Rhodopsins wird von mehreren Aminosäuren (1x Glutamat und 3x Aspartat) gebildet. Diese leiten die Protonen nur weiter. Zwischen diesen liegt in zentraler Position das Retinal, das durch Lichteinfluß seine Form ändert und dadurch eine gerichtete Protonen-Bewegung induziert.

---

Die Leistungsfähigkeit der Retinal-Photosynthese ist deutlich schlechter als die der Chlorophyll-basierten. Sie liegt bei ungefähr 10 %.

Trotzdem war die Retinal-Photosynthese ein sehr wichtiger evolutionärer Schritt. Durch Gen-Verdopplungen entstanden weitere Rhodopsine (z.B. Halorhodopsin), die andere Ionen (hier Chlorid) pumpen können. Chlorid-Pumpen sind eine Voraussetzung zur Anpassung an sehr stark salzhaltige (saline) Lebensräume. Salinen haben deshalb oft eine leicht rosa bis purpurne Färbung, da die Rhodopsine und weitere farbige Bacterioruberine (Carotinoide) die Bakterien / Archäen färben.



Saline auf La Palma  
Q: commons.wikimedia.org (Bernhard Hecker)

Im optischen Sensoren (z.B. Augen) spielt Retinal im Rhodopsin eine wichtige Rolle in der Umsetzung der optischen Reize in biochemische Informationen und letztendlich in Erregungen.

Andere Sensor-Rhodopsine ermöglichen es den Organismen über Signalketten Bewegungen zu induzieren. Die Trägerorganismen können sich mit den wechselnden Lichtverhältnissen im Lebensraum bewegen.

Basis für Sehvorgang ist die Umwandlung von 11-cis- in das all-trans-Retinal

---

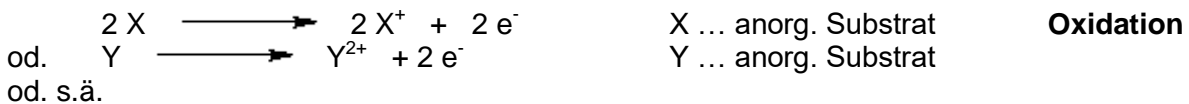
## 4.2.5. Chemosynthese

Heute existierende Chemosynthesen entstanden mit Sicherheit erst nach der "Entwicklung" der Photosynthese. Sie benötigen alle freien Sauerstoff, und der war erst mit der Photosynthese auf der Erde verfügbar.

Eventuell gab es schon vor der Photosynthese spezielle Chemosynthesen. Von diesen ist scheinbar nicht viel in der Evolution erhalten geblieben. Vielleicht stammt der CALVIN-Zyklus von diesen Organismen ab? Alle autotroph lebenden Organismen nutzen den CALVIN-Zyklus zum Stoffaufbau. Der Energiegewinn ist bei den einzelnen Autotrophien unterschiedlich.

Allgemein betrachtet laufen die folgenden Vorgänge ab:

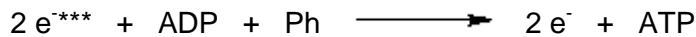
Dem Substrat (z.B. X od. Y) werden Elektronen ( $e^-$ ) entzogen. Diese sind sehr Energie-haltig ( $e^{-***}$ ). Gemischt gesehen handelt es sich um eine Oxidation.



Die zugehörige Reduktion stellt entweder die Bildung von Reduktionsäquivalenten (z.B.  $\text{NADH}_2^+$ ) für irgendwelche Stoffumwandlungen:



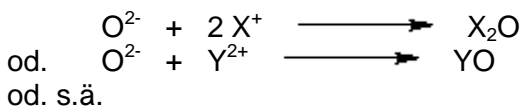
oder (**alternativ**) die Energiefreisetzung mittels einer Elektronen-Transportkette (Redoxkette) und der resultierende Bildung von ATP:



Die Energie-armen Elektronen werden am Ende der Redoxkette auf einen anderen Stoff (z.B. Sauerstoff) übertragen:



Das gebildete Oxid-Ion reagiert dann mit dem Oxidationsmittel (z.B.  $X^+$ ) aus der energieliefernden Oxidation zu einem Abprodukt und wird dann von der Zelle abgegeben:



Im Detail sind die ablaufenden Prozesse – bedingt durch die chemischen Eigenschaften der Substrate – oft weitaus komplexer.

### Schwefelbakterien (a) *Thiobacillus thiooxidans*

Schwefel-Bakterien nutzen Thiosulfate als anorganische Energiequelle.

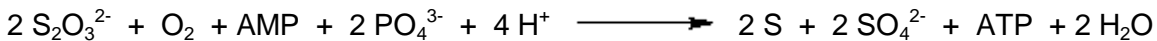
Sie leben in Schwefelquellen, in Fäulnis- und Verwesungsgebieten (z.B. Detritus eines See's) und in Kläranlagen.

Im sauren Milieu ( $H^+$ ) disproportioniert das Thiosulfat ( $OxZ_S=+2$ ) zu Sulfid ( $OxZ_S=+4$ ) und Sulfit ( $OxZ_S=-2$ ) in Form von Schwefelwasserstoff. Die für die Reduktion noch notwendigen vier Elektronen stammen aus der Oxidation von zwei Molekülen AMP zu APS (Adenosin-5'-phosphosulfat,  $OxZ_S=+6$ ).

Das APS reagiert mit zweimal Phosphat zum ADP und Sulfat. ADP kann disproportionieren, wobei AMP für die Oxidation und ATP als gewonnenes Energieäquivalent entsteht.

Der Schwefelwasserstoff reagiert unter Sauerstoff-Verbrauch weiter zu elementarem Schwefel und Wasser.

Als Gesamtgleichung für diese Vorgänge gilt:

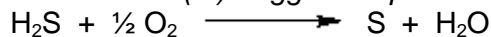


Von außen betrachtet ergibt sich (Gesamt-Summengleichung):

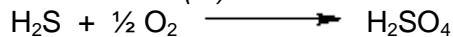


Für andere chemosynthetisch lebende Bakterien wurden als Gesamtgleichungen ermittelt:

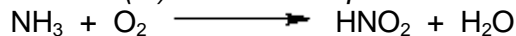
### Schwefelbakterien (a) *Beggiatoa spec.*



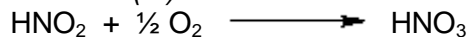
### Schwefelbakterien (a)



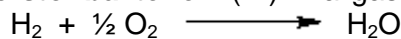
### Nitritbakterien (a) *Nitrosomas spec.*



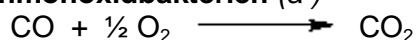
### Nitratbakterien (a)



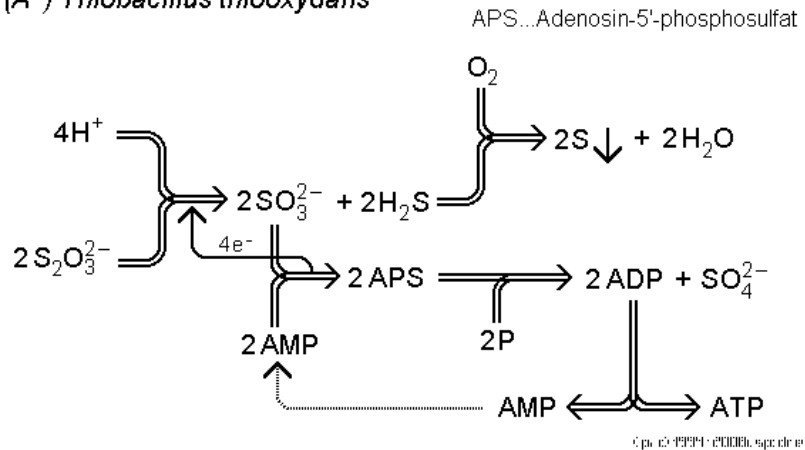
### Wasserstoffbakterien (A) Knallgasbakterien (a) *Hydrogenomonas facilis*



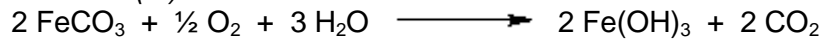
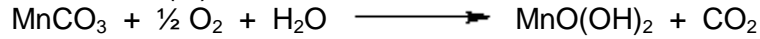
### Cohlenmonoxidbakterien (a)



### (A) *Thiobacillus thiooxydans*





**Eisenbakterien (a) *Ferrobacillus ferrooxidans*****Manganbakterien (a)****Methanbakterien (a) *Bacillus oligocarbophilus*****weitere Ausführungen:**

/14/ S. 281 ff.

Ordnung	Rhodospirillales			
Photosynthese-Typ	anoxygen (keine Sauerstoff-Freisetzung, weil nicht Wasser gespalten wird / als H <sup>+</sup> -Donator dient)			
Unterordnung	Rhodospirillinae Purpurbakterien	Chlorobiinae Grüne Bakterien		
	Thylacoid-Membran	Chlorosom		
(Hüll-)Membran	zweischichtig		einschichtig	
Membran-Bausteine	Glyko-Lipide		Galacto-Lipide	
Familie	Rhodospirillaceae	Chromatiaceae	Chloroflexaceae	Chlorobiaceae
Farbe	purpur	purpur	grün	grün oder braun
Schwefel	-	+	-	+
Ernährungs-Typ	photoorganotroph	photolithotroph	photoorganotroph	photolithotroph
Elektronen-Donator	organische Substanzen	S-Verbindungen	organische Substanzen	S-Verbindungen
1. Elektronen-Akzeptor	2 FeS Chinone (Ubichinon)	2 FeS Chinone (Menachinon)	2 FeS Chinone (Menachinon)	2 Fe <sub>4</sub> S <sub>4</sub> -Zentren
Redox-Potential des Akzeptors	-0,15 V	-0,15 V	-0,15 V	-0,55 V
Verhalten zu Sauerstoff	+/- tolerant	anaerob	+/- tolerant	obligat anaerob
Umsatz an S <sup>2-</sup>	-	→ S <sup>4+</sup> (SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> ) + 6 e <sup>-</sup>	-	→ S <sup>4+</sup> (SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> ) + 6 e <sup>-</sup> od. → S + 2 e <sup>-</sup>
Umsatz an S	-	→ S <sup>4+</sup> (SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> ) + 4 e <sup>-</sup>	-	→ S <sup>4+</sup> (SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> ) + 4 e <sup>-</sup>

Daten-Q: <http://www.uni-mainz.de/FB/Biologie/Botanikallgemein/paulsen/Homepages/Download/vg1c.pdf>

---

**Aufgaben (Chemosynthese):**

1. **Bestimmen Sie für alle Gesamtgleichungen die Oxidationszahlen der zentralen Elemente!**
- 

**Aufgaben (autotrophe Assimilation):**

1. **Vergleichen Sie die Photosynthese von höheren Pflanzen mit der von Bakterien und der Chemosynthese! Gehen Sie dabei unbedingt auf die Kohlenstoff-, Wasserstoff- und Energie-Quellen und die Wasserstoff-Überträger ein!**

---

**komplexe Aufgaben (z.B. zur Vorbereitung auf Klausuren oder Prüfungen)**

1.

2. *Viele Mikroorganismen können sowohl eine anaerobe wie auch eine aerobe Dissimilation durchführen. Zu diesen gehören Hefepilze, wie z.B. die Bäckerhefe. In einem Experiment wird eine frisch zubereitete Hefe-Suspension mit einer Glucose-Lösung gemischt auf den Boden einer Kulturschale gegeben. Das Gefäß wird dann mit einem Watte-Stopfen verschlossen. Mittels modernster Stoffspezifischer Sensoren werden verschiedene Stoffe (Glucose, Kohlendioxid, Ethanol) in ihren Konzentrationen beobachtet. Der untersuchende Student kam in seiner auswertenden Arbeit zu folgenden allgemeingültigen Aussagen (Thesen):*

- (1) Zu Beginn liegt eine sehr große Konzentration an Glucose vor. Die Stoffe Kohlendioxid und Ethanol sind nur in Spuren messbar.*
  - (2) Im ersten Teil des Versuchs bildete sich immer mehr Kohlendioxid und die Konzentration der Glucose nahm stetig ab. Ethanol war nur in Spuren nachweisbar.*
  - (3) Ab einem bestimmten Zeitpunkt, der scheinbar von der Größe des Kulturgefäßes abhängt (noch ungeprüft), steigt die Konzentration von Ethanol immer stärker an. Die Glucose-Konzentration nimmt stärker ab, als im ersten Teil des Versuchs. Die Kohlendioxid-Konzentration steigt bis zum Maximum und wenn der Watte-Stopfen zu fest war, wird dieser rausgedrückt.*
  - (4) Im letzten Teil des Versuchs treten fast keine stofflichen Veränderungen mehr auf. Die Konzentrationen bleiben konstant. Der Nährstoff Glucose ist immer noch verfügbar.*
- a) Definieren Sie den Begriff Dissimilation!*
  - b) Erläutern Sie, was man unter aerober und anaerober Dissimilation versteht! Geben Sie die vorrangig genutzten / anderen Namen für diese Stoffwechselvorgänge an!*
  - c) Geben Sie die Reaktionsgleichungen für die ablaufenden Dissimilationsvorgänge an!*
  - d) Erklären Sie die Beobachtungen!*

### 3. Photosynthese bei C3- und C4-Pflanzen

a) In der folgenden Tabelle sind die wichtigsten Unterschiede zwischen C3- und C4-Pflanzen aufgeführt. Ergänzen Sie ev. weitere und geben Sie die Gemeinsamkeiten an! Wenn sich bei Ihren Recherchen Vergleichsmöglichkeiten zu CAM-Pflanzen ergeben, dann bauen Sie die Informationen mit in die Tabelle ein!

	C3-Pflanzen	C4-Pflanzen	CAM-Pflanzen
ökologischer Standort	gemäßigte Klimazone (feucht u. mittlere Temperaturen)	suptropische und tropische Klimazone (trocken u. hohe Temperaturen sowie Sonneneinstrahlung)	
Aufbau Blatt	Schicht-Typ	Kranz-Typ	
Chloroplasten-Dimorphismus	ohne (1 Typ)	ja (2 Typen)	
Anzahl Chloroplasten		sehr hoch	
photosynthetische Zellen	Mesophyll	Bündelscheiden + Mesophyll	
periphiral reticulum Membrane	ohne (glatt)	vorhanden	
Plasmodesmen		besonders viele zwischen Mesophyll und BS-Chloroplasten	
Licht-Sättigung	typische Kurve	Sättigung wird nicht erreicht	
CO <sub>2</sub> -Kompensations-Punkt [%]	0,003 - 0,007	0,000 – 0,001	
CO <sub>2</sub> -Konzentration	hohe benötigt (1,8% bei $v_{max}/2$ )	niedrige ausreichend (0,03% bei $v_{max}/2$ )	
O <sub>2</sub> -Konzentration (Photorespiration)	bis 60% Leistung für Photorespiration	kein Effekt	
optimaler Temperatur-Bereich	15 – 25 °C	30 – 47 °C	
Wasser-Verbrauch [l / g[BM]]	500 – 700 (– 900)	200 – 400	
Transpiration [g[H <sub>2</sub> O] / dm <sup>2</sup> h]	6,6	2,5	
Na <sup>+</sup> (als Nährsalz)	entbehrlich	notw. Spuren-Element	
Stickstoff	40 – 60% des Blatt-Stickstoff für RUBISCO-Produktion	weniger Stickstoff-Verbrauch, da geringere RUBISCO-Produktion	
primärer CO <sub>2</sub> -Akzeptor	RuBP	PEP	
Affinität der Carboxylase zu CO <sub>2</sub>	mäßig	hoch	
1. Fixier-Produkt des CO <sub>2</sub>	3-Phospho-D-Glycerat (3PG) C <sub>3</sub>	Oxalacetat (OAc), Malat C <sub>4</sub> , Aspartat	
ATP-Bedarf [mol / mol[CO <sub>2</sub> ]]	3	5	
Photo-Respiration	bis 30%	0%	
Photosynthese-Rate	gering	sehr hoch	

Daten-Q: <http://www.uni-mainz.de/FB/Biologie/Botanikallgemein/paulsen/Homepages/Download/vg1c.pdf>; u.a.

---

4.

weitere gesammte Daten, Tabellen und Schemata:

	<b>Autotrophie</b>				<b>Heterotrophie</b>	
<b>Ernährungs-Typ</b>	photo-hydro-troph	photo-litho-troph	chemo-litho-troph	photo-organo-troph	Saprophytismus	Parasitismus
<b>Energie-Quelle</b>	Licht	Licht	Oxidation	Licht	Dissimilation	Dissimilation
<b>Cohlenstoff-Quelle</b>	CO <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub> od. organische Stoffe	"tote" organische Stoffe	"lebende" organische Stoffe
<b>Elektronen-Donator</b>	H <sub>2</sub> O	anorganische Stoffe (z.B. H <sub>2</sub> S)	anorganische Stoffe (z.B. H <sub>2</sub> S, NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , Fe <sup>2+</sup> , ...)	organische Stoffe	falls nötig: Dissimilisation	
<b>typische Organismen-Gruppen</b>	grüne Pflanzen; Cyanobakterien	grüne u. purpurne Schwefelbakterien		Schwefelfreie grüne u. purpurne Bakterien	Bakterien; Pilze; Tiere	Bakterien; Pilze; Tiere

Daten-Q: <http://www.uni-mainz.de/FB/Biologie/Botanikallgemein/paulsen/Homepages/Download/vg1c.pdf>

---

## Literatur und Quellen:

- /1/ CZIHAK, ... (Hrsg.):  
Biologie-Springer-Lehrbuch.-Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verl.,1992.-5.korr.Aufl.  
ISBN 3-540-55528-5
- /2/ DE DUVE, Christian:  
Die Zelle-Expedition in die Grundstruktur des Lebens.-Heidelberg: Spektrum d. Wiss.,1989  
ISBN 3-992508-96-0
- /3/ STRYER, Lubert:  
Biochemie.-Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum Akad. Verl.1996, 4. Aufl. (1. korr. Nach-  
druck)  
ISBN 3-86025-346-8
- /4/ KLEINIG, Hans; SITTE, Peter:  
Zellbiologie.-Jena: Gustav Fischer Verl., 1986.-2. neubearb. Aufl.  
ISBN 3-334-00316-7
- /5/ MICHAL, Gerhard (Hrsg.):  
Biochemical Pathways - Biochemie-Atlas.-Berlin: Spektrum Akad. Verl.; 1999  
ISBN 3-86025-239-9
- /6/ STÖCKER,... (Hrsg.):  
Brockhaus ABC Biologie 1+2.-Leipzig: Brockhaus Verl.,1986.-6.überarb. u. erw. Aufl.
- /7/ LIBBERT, Eike:  
Kompendium der Allgemeinen Biologie.-Jena: G. Fischer Verl., 1976, 1. Aufl.  
*(Anmerk. des Autors: sehr kompakte und breite Darstellung der verschiedenen Bereiche der Biologie, kein klas-  
sisches Lehrbuch, in allen Auflagen als Basismaterial aber sehr geeignet!)*
- /9/ LINDER,... (Begr.):  
Biologie-Lehrbuch für die Oberstufe.-Stuttgart: Metzlersche Verlagsbuchh.,1991.-20.Aufl.  
dazu: 21. neubearb. Aufl. 1998; ISBN 3-507-10580-2
- /10/ JUNKER, Reinhard; SCHERER, Siegfried:  
Evolution – Ein kritisches Lehrbuch.-Gießen: Weyel Lehrmittelverl.; 2006-6. akt. u. erw.  
Aufl.-  
ISBN 3-921046-10-6  
*(Anmerk. des Autors: interessantes, lesenswertes Lehrbuch, vorbildliche Gestaltung und Bebilderung, aber  
nichts für Anfänger oder nicht vorgebildete Schüler, kein Lehrbuch für den Biologie-Unterricht!)*
- /11/ RUBITZKO, Thomas; GIRWIDZ, Raimund:  
Bilder lesen lernen – Anregungen zum Einsatz bildhafter Darstellungen.-IN: Computer +  
Unterricht Nr. 70 (Wie Medien Wirklichkeit konstruieren) 2008; S. 13 ff.

- 
- /12/ OSSIMITZ, Günther:  
Modelle der Wirklichkeit – Modellierung und Simulation zeitlicher Dynamiken mit Beständen und Flüssen.-IN: Computer + Unterricht Nr. 70 (Wie Medien Wirklichkeit konstruieren) 2008; S. 20 ff.
- /13/ NEUMANN, Günther:  
Moderne Lesetechnik.-IN: Computer + Unterricht Nr. 71 (Lesen) 2008; S. 44 ff.
- /14/ MÜNTZ, Klaus:  
Stoffwechsel der Pflanzen – Ausgewählte Gebiete der Physiologie.-Köln: Aulis Verl. Deubner & Co KG; 1976  
ISBN 3-7614-0267-8
- /15/ WITKOWSKI, Regine; HERRMANN, Falko H.:  
Einführung in die klinische Genetik.-Berlin: Akademie-Verl.,1982.-Wissenschaftliche Taschenbücher Band 171.-3.bearb. Aufl.
- /16/ HAGEMANN, Rudolf, et al.:  
Allgemeine Genetik.-Jena: G. Fischer Verl.,1984.-Studienreihe Biowissenschaften.-1.Aufl.
- /17/ SCHEEL, Helmut; WERSUHN, Günter:  
Genetik.-Potsdam:Wiss.-Tech. Zentrum der Päd. Hochsch.,1986.-Lehrmaterial zur Ausbildung von Diplomlehrern BIOLOGIE
- /18/ MIRAM, Wolfgang; SCHARF, Karl-Heinz:  
Biologie heute S II.-Hannover: Schroedel Schulbuchverl.; 1988.-Neubearb.  
ISBN 3-507-10540-3
- /19/ BERGAU,...:  
umwelt biologie 7.-10. Schuljahr.-Stuttgart: Klett Schulbuchverl.,1990.-1.Aufl.
- /20/ CLAUS, ...:  
Natura-Biologie für Gymnasien Band 2-7.-10.Klasse.-Stuttgart, Düsseldorf, Berlin, Leipzig: Klett Schulbuchverl.,1993.-1.Aufl.  
ISBN
- /21/ BOSS, Norbert (Ltg.):  
Lexikon Medizin – Körper & Gesundheit.-München, Wien, Baltimore: Urban & Schwarzenberg; Weyarn: Seehamer Verl.  
ISBN 3-929626-45-4
- /22/ PIECHOCKI, Reinhard:  
Die Zählung des Zufalls-Stabilität und Variabilität des Erbgutes.-Leipzig, Jena, Berlin: Urania.Verl.,1987.-Reihe: Wir und die Natur.-1.Aufl.
- /23/ FALKENHAN (Hrsg.):  
Handbuch der praktischen und experimentellen Schulbiologie-Biologische Quellen, Anhang zum Gesamtwerk.-Köln: Aulis Verl. Deubner,1976.-Band 5
- /24/ GEISLER,... (Hrsg.):  
Kleine Enzyklopädie Leben.-Leipzig: Bibliogr.Inst.,1978.-2.durchges.Aufl.



- 
- /25/ HAFNER, Lutz; HOFF, Peter:  
Genetik-Materialien für den Sekundarbereich II-Biologie.-Hannover: Schroedel Schulbuchverl.,1992
- /26/ KINDL, Helmut:  
Biochemie der Pflanzen.- Berlin, ...: Springer Verl., 1991.- 3. Aufl.  
ISBN 3-540-54484-4
- /27/ KLEINIG, Hans; SITTE, Peter:  
Zellbiologie.-Jena: G. Fischer Verl., 1986.- 2., neubearb. Aufl.  
ISBN 3-334-00316-7
- /28/ BERRY, Stephan:  
Was treibt das Leben an? – Eine Reise in den Mikrokosmos der Zelle.-Reinbeck bei Hamburg: Rowohlt Taschenbuch Verl., 2007 (rororo science)  
ISBN 978-3-499-62257-1  
*(Anmerk. des Autors: sehr gute – locker und populär geschriebene – Einführung in die Physiologie der Zelle → sehr empfehlenswert!!!)*
- /29/ SYKES, Bryan:  
Keine Zukunft für Adam – Die revolutionären Folgen der Gen-Forschung.-Bergisch Gladbach: G. Lübbe Verl., 2003  
ISBN 3-7857-2119-6
- // :  
  
ISBN
- // :  
  
ISBN
- /37/ KALUSCHE, Dietmar:  
Ökologie in Zahlen – Eine Datensammlung in Tabellen mit über 10.000 Einzelwerten.- Stuttgart, Jena, New York: G. Fischer Verl., 1996  
ISBN 3- 437-20521-8
- /A/ Wikipedia  
<http://de.wikipedia.org>

Die originalen sowie detailliertere bibliographische Angaben zu den meisten Literaturquellen sind im Internet unter <http://dnb.ddb.de> zu finden.

---

**Abbildungen und Skizzen entstammen den folgende ClipArt-Sammlungen:**

/A/ 29.000 Mega ClipArts; NBG EDV Handels- und Verlags AG; 1997

/B/

andere Quellen sind direkt angegeben.

**Alle anderen Abbildungen sind geistiges Eigentum:**

// lern-soft-projekt: drews (c,p) 2006-2020 lsp: dre

*verwendete freie Software:*

- **Inkscape** von: inkscape.org ([www.inkscape.org](http://www.inkscape.org))
- **CmapTools** von: Institute for Human and Maschine Cognition ([www.ihmc.us](http://www.ihmc.us))

⌘- (c,p)1998 - 2020 lern-soft-projekt: drews -⌘  
⌘- 18069 Rostock; Luise-Otto-Peters-Ring 25 -⌘  
⌘- Tel/AB (0381) 760 12 18 FAX 760 12 11 -⌘