1. Einleitung

## 1 Einleitung

Die physikalische Grundeinheit aller Organismen ist die Zelle. Sie ist die kleinste lebensfähige Einheit und setzt sich im wesentlichen aus den Bestandteilen Desoxyribonucleinsäure (DNA), Ribonucleinsäure (RNA), Proteinen, Lipiden und Phospholipiden zusammen. Jede vegetative Zelle hat eine definierte Struktur und Größe und stellt ein mikroskopisch und makroskopisch hochgeordnetes System dar, dessen Struktur die Grundlage des Lebens ist. Die Zelle ist ein offenes System, das nach Art eines Fließgleichgewichts kontinuierlich Material aufnimmt, transformiert und ausscheidet. Durch den hohen Organisationsgrad befinden sich lebende Organismen nicht im Gleichgewicht mit ihrer Umgebung, die dem dritten Hauptsatz der Thermodynamik folgend, auf Maximierung der Entropie des Universums ausgerichtet ist. Um einen Ordnungszustand aufzubauen und zu erhalten, muß Energie aufgewendet werden, weshalb vegetative Zellen sowohl während des Wachstums als auch in Ruhe auf dauernde Energiezufuhr angewiesen sind. [1,2]

Die zur Erhaltung des Lebens sowie zur Neusynthese von Zellbestandteilen und Reduplikation der Zelle notwendige Energie gewinnt der Organismus im Stoffwechsel. Hierbei werden Nährstoffe aus der Umgebung aufgenommen und mit Hilfe von Enzymen umgesetzt. Man unterscheidet den Katabolismus, bei dem durch den Abbau von organischen Substanzen niedermolekulare Verbindungen gebildet und biochemisch nutzbare Energie freigesetzt wird, vom Anabolismus, bei dem aus niedermolekularen Verbindungen durch biologische Synthese monomere und polymere Zellbestandteile aufgebaut werden.

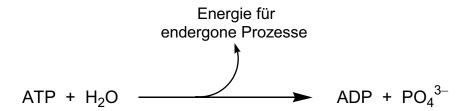


Abb. 1: Umwandlung von ATP in ADP und Phosphat

Das Coenzym Adenosin-5'-triphosphat (ATP) stellt die wichtigste Speicherform biologisch nutzbarer Energie dar und ist der universelle Überträger zwischen energiefreisetzenden und energieaufwendigen Reaktionen. Beinahe alle energieaufwendigen Prozesse in lebenden Zellen sind mit der Umwandlung von ATP zu Adenosin-5'-diphosphat (ADP) gekoppelt (Abbildung 1).<sup>[3]</sup>

1. Einleitung

Die Hydrolyse von ATP führt unter Abspaltung eines Phosphatrestes PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> zu ADP und ist stark exergon. Die dabei freigesetzte chemische Energie dient dazu, durch energetische Kopplung endergone Vorgänge wie Biosynthesen, Bewegungs- und Transportprozesse zu ermöglichen.

Im Laufe der Evolution haben sich zwei grundlegende Mechanismen der ATP-Synthese herausgebildet, die in ähnlicher Weise in allen Zellen stattfinden. Unter der Elektronentransportphosporylierung versteht man einen Prozess, bei dem Elektronen von einem Donor mit negativem Redoxpotential auf einen Akzeptor mit stärker positivem Redoxpotential übertragen werden. Diese Redoxreaktionen verlaufen immer an Membranen, wobei die freiwerdende Energie zum Aufbau eines transmembranen elektrochemischen Gradienten genutzt wird. Wie in einem Kondensator findet an der Membran eine Trennung der Ladungen statt, die der Speicherung von Energie dient. Wichtig für die zelluläre ATP-Synthese sind Protonengradienten. Der Energiegehalt  $\Delta G$  eines solchen Gradienten ist die Summe aus der pH-Differenz  $\Delta pH$  und des elektrischen Membranpotentials  $\Delta \Psi$  zwischen der inneren und äußeren Seite der Membran. Das Membranpotential  $\Delta \Psi$  ist direkt abhängig von der Differenz der Redoxpotentiale von Elektronendonor und Elektronenakzeptor. Aus den beiden Größen  $\Delta pH$  und  $\Delta \Psi$  ergibt sich die protonenmotorische Kraft  $\Delta P$  als Maß für die chemische Arbeit  $\Delta G$ , die der Gradient zu leisten vermag. [4]

H<sup>+</sup>- transportierende, membrangebundene ATP-Synthasen nutzen den aufgebauten Protonengradienten und dessen Energie zur ATP-Synthese. Elektronentransportphosphorylierung findet in der Atmungskette und im Photosyntheseapparat statt.

Der zweite Mechanismus der ATP-Bildung wird als Substraphosphorylierung bezeichnet. Er beruht auf der Kopplung der ATP-Synthese an die Hydrolyse energiereicher Stoffwechselmetabolite, die beim Abbau von organischen Substraten in kleiner Zahl gebildet werden. Solche Verbindungen wie beispielsweise Phosphoenolpyruvat, Acetylphosphat und 1,3-Bisphosphoglycerat enthalten energiereiche Phosphatbindungen (Abbildung 2).

Abb. 2: Strukturen von 1,3 Bisphosphoglycerat, Phosphoenolpyruvat und Acetylphosphat

1. Einleitung 3

Im Verlauf des Stoffwechsels ermöglichen Enzyme den Transfer der energiereichen Phosphatgruppen vom Substrat auf ADP. Beispielweise katalysiert das Enzym Pyruvat-Kinase die Übertragung einer Phosphatgruppe von Phosphoenolpyruvat auf ADP. Bei dieser Reaktion entstehen Pyruvat und ATP (Abbildung 3).

Abb. 3: Umwandlung von Phosphoenolpyruvat in Pyruvat und ATP

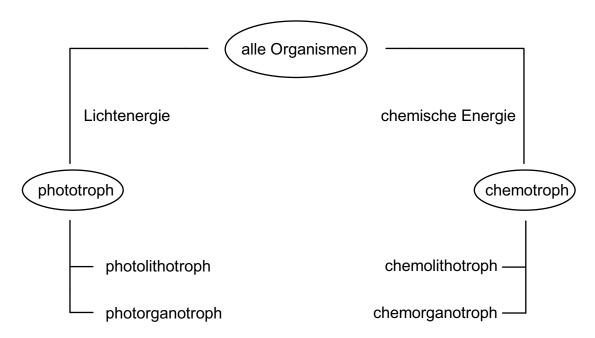
Es hat sich als nützlich erwiesen, die Organismen nach der Art der Energiequellen einzuteilen, die sie nutzen, um nach den genannten Mechanismen ATP zu regenerieren.

Demnach unterscheidet man die phototrophen von den chemotrophen Organismen. Diejenigen Organismen, welche als Energiequelle das Licht nutzen, werden als phototroph bezeichnet. Chemotrophe Lebewesen hingegen gewinnen ihre Energie zur ATP-Regeneration aus Redox-Reaktionen an den als Nährstoffe dienenden Substraten (Abbildung 4).<sup>[3]</sup>

Weitere Kriterien zur Einteilung der Lebewesen berücksichtigen neben der Energiequelle die Kohlenstoffquelle und den Wasserstoff-Donor des Organismus. Mit Blick auf den Ursprung des Zellkohlenstoffs unterscheidet man zwischen heterotrophen und autotrophen Lebewesen. Die Erstgenannten nutzen organische Verbindungen, letztgenannte nutzen Kohlendioxid als Kohlenstoffquelle zum Zellaufbau. Alle Organismen, die organische Verbindungen als Wasserstoff-Donor benutzen, werden als organotroph bezeichnnet. Der Begriff lithotroph kennzeichnet die Fähigkeit, den Wasserstoff aus anorganischen Donoren wie elementarem Wasserstoff (H<sub>2</sub>), Ammoniak (NH<sub>3</sub>), Schwefelwasserstoff (H<sub>2</sub>S) u. a. verwerten zu können. Phototrophe Pflanzen und Cyanobakterien, die den anorganischen Elektronendonor Wasser (H<sub>2</sub>O) zur Reduktion von Kohlendioxid verwenden, werden demnach als photolithoautotroph bezeichnet. Organismen, die im Licht mit organischen Substraten wachsen, werden photorganoheterotroph genannt. Dementsprechend bezeichnet man chemotrophe Bakterien, die organisches Material benutzen, als chemorganoheterotroph. Zu dieser Gruppe gehören anaerobe und aerobe Bakterien. Die Anaeroben nutzen entweder Nitrat (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>), Sulfat (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>) oder organische Verbindungen als Elektronenakzeptor. Chemolithoautotrophe Bakterien bedienen sich anorganischer Elektronendonoren wie Wasserstoff (H<sub>2</sub>), Ammoniak (NH<sub>3</sub>), Schwefelwasserstoff (H<sub>2</sub>S) u. a. und oxidieren diese mit Luftsauerstoff zu Wasser, Sulfat

4 1. Einleitung

(SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>) und Nitrit (NO<sub>2</sub><sup>-</sup>). Diese exergonische Reaktion wird mit der Bildung von ATP aus ADP und Phosphat gekoppelt.<sup>[1]</sup>



**Abb. 4:** Schema zur Einteilung der Lebewesen nach der Energie- und Kohlenstoffquelle die sie zum Leben nutzen<sup>[5]</sup>

Die Methanogenen unterscheiden sich deutlich von allen anderen chemolithoautotrophen Bakterien, weil sie im Gegensatz zu diesen strikt anaerobe Organismen sind. Sie gewinnen ATP durch Reduktion von Kohlendioxid zu Methan mit molekularem Wasserstoff. Da sie keine organischen Verbindungen, sondern nur anorganische Substrate zur Energiegewinnung einsetzen und ihre einzige Kohlenstoffquelle aus Kohlendioxid besteht, sind sie ihrer Lebensweise entsprechend in die Gruppe chemolithoautotropher Archaea einzuordnen.

Kohlenhydrate sind die mengenmäßig vorherrschenden Produkte pflanzlicher Photosynthese und zugleich die allgemeinen Nahrungsstoffe für die überwiegende Zahl von Mikroorganismen. Die meisten chemorganotrophen Bakterien und alle höheren Organismen nutzen sie als Kohlenstoff- und Energiequelle. Unter aeroben Bedingungen wird ein Teil des Substrats unter Energiegewinn zu Kohlendioxid und Wasser transformiert. Sauerstoff bildet dabei den terminalen Elektronenakzeptor. Die freigesetzte Energie dient der Synthese von monomeren und polymeren Zellbestandteilen.