



STAATSINSTITUT FÜR SCHULQUALITÄT
UND BILDUNGSFORSCHUNG
MÜNCHEN

Grundlagen der Biophysik

**Handreichung für den Unterricht
in der gymnasialen Oberstufe**

München 2009

Erarbeitet im Auftrag des Bayerischen Staatsministeriums für Unterricht und Kultus

Herausgeber:

Staatsinstitut für Schulqualität und Bildungsforschung

Anschrift:

Staatsinstitut für Schulqualität und Bildungsforschung

Abteilung Gymnasium

Schellingstr. 155

80797 München

Tel.: 089 2170-2160

Fax: 089 2170-2125

Internet: www.isb.bayern.de

E-Mail: andreas.thalmaier@isb.bayern.de

Herstellung und Vertrieb:

Brigg Pädagogik Verlag GmbH

Zusamstr. 5

86165 Augsburg

Tel: 0821/45 54 94 17

Fax: 0821/45 54 94 19

Internet: www.brigg-paedagogik.de

E-Mail: info@brigg-paedagogik.de

Bilder Umschlagseite:

Maria-Anna Haas (Papierchromatographie)

Alfred Eichinger (Iris)

Dr. Melanie Nerding (Graphiken)

Andreas Ried (Graphiken)

Labelaufdruck CD: Alfred Eichinger (Iris)

Inhalt

Vorwort	4
1. Auge und Ohr	7
1.1 Das Auge	8
1.2 Grenzen unserer Sehleistung	24
1.3 Physikalische Grundlagen der Hörempfindung	37
1.4 Das Ohr	48
2. Typische Untersuchungsmethoden der Biophysik	69
2.1 Das Lichtmikroskop	70
2.2 Das Elektronenmikroskop	76
2.3 Spektroskopische Methoden	91
3. Neuronale Signalleitung	101
3.1 Zelluläre Grundlagen	102
3.2 Erregungsleitung im Nervensystem	117
3.3 Optische Täuschungen und deren Ursachen	154
4. Photosynthese	169
4.1 Ort und Ablauf der Photosynthese	170
4.2 Der eindimensionale Potentialtopf als einfaches Atommodell	185
4.3 Übertragung des Orbitalmodells auf Moleküle	195
4.4 Vom Lichtquant zur Ladungstrennung	204
Literatur und Medien	212

Vorwort

Biophysik – Neuland in der Schule

In beeindruckender Weise hat sich die Biophysik in den letzten Jahrzehnten zu einem Paradebeispiel interdisziplinärer Forschung etabliert. An unzähligen Instituten und Universitäten sind Arbeitsgruppen für Biophysik entstanden und bilden dort einen zentralen Bestandteil der Lehr- und Forschungstätigkeit.

Das Interesse an biophysikalischen Fragestellungen ist jedoch nicht nur unter Wissenschaftlern groß. Eine breite Öffentlichkeit blickt mit Staunen und Respekt auf die faszinierenden Entdeckungen dieser noch jungen Disziplin. Wohl das prominenteste Beispiel ist die moderne Hirnforschung, die sich an vielen Stellen physikalischer Methoden bedient.

Doch nicht nur das Gehirn mit seiner kaum fassbaren Komplexität zieht uns in seinen Bann. An allen Prozessen und allen Systemen, die in ihrem rätselhaften Zusammenspiel das ausmachen, was wir Leben nennen, haben die Menschen ein natürliches Interesse. Und genau hier setzt das neue Fach Biophysik an: Die Schülerinnen und Schüler sollen Gelegenheit bekommen, mehr über diese Zusammenhänge zu erfahren und einige fundamentale Prozesse zu verstehen.

Aufbau und Verwendung der Handreichung

Um allen Lehrkräften als möglichst praxisnahe Hilfe bei der Unterrichtsgestaltung zur Verfügung zu stehen, ist die Handreichung Biophysik besonders eng am Lehrplan orientiert und umfasst neben allen verpflichtenden Lerninhalten des Kurses ein Kapitel zur Photosynthese. Die Handreichung ist nicht als Lehrbuch, sondern als Leitfaden für den Unterricht zu verstehen. Durch sie sollen zum einen Anregungen für den Unterricht bereitgestellt werden, zum anderen können ihr viele weiterführende Hintergrundinformationen entnommen werden, die jedoch teilweise erheblich über die Erfordernisse des Unterrichts hinausgehen. Dies gilt insbesondere für die **grau hinterlegten Ergänzungen**, die in aller Regel nicht für den Unterricht geeignet sind.

Durch die recht ausführliche Ausarbeitung mancher Themenbereiche wird an vielen Stellen die Möglichkeit geschaffen, die zugehörigen Unterrichtsinhalte in großer Tiefe zu bearbeiten. Die Lehrkräfte können und sollen dadurch aus einem breiten Spektrum möglicher Schwerpunkte auswählen und diese auch nach Interessenlage der Schülerinnen und Schüler setzen.

Das vertiefte Durchdringen bestimmter Themenbereiche an der einen Stelle erfordert jedoch an anderen den Mut mitzuteilen statt zu messen, plausibel zu machen statt zu beweisen, qualitativ statt quantitativ zu erfassen, an Diagrammen zu diskutieren statt zu berechnen. Somit liegt es auf der Hand, dass nicht alle Themengebiete der Handreichung in gleicher Tiefe unterrichtet und geprüft werden können. Vielmehr sollen die Schülerinnen und Schüler anhand geeigneter Beispiele erkennen, dass die Physik vielseitige Werkzeuge bereitstellt, mit deren Hilfe man selbst komplexe biologische Systeme mit bemerkenswerter Aussagekraft beschreiben kann. Einige dieser Werkzeuge sollen die Schülerinnen und Schüler kennenlernen und anwenden.

Aufgrund der Auswahl der Lerninhalte ergeben sich an manchen Stellen Überschneidungen mit den Inhalten des regulären Physikunterrichts, insbesondere im Kapitel 3 "Typische Untersuchungsmethoden der Biophysik". Da es in absehbarer Zeit wohl kein Lehrbuch zur Biophysik geben wird, sind der Vollständigkeit wegen auch diese Inhalte ausgeführt, nicht zuletzt um Kolleginnen und Kollegen mit geringer Unterrichtserfahrung in der Oberstufe die gängigen Methoden und Experimente in *einer* Veröffentlichung anzubieten. Gegenüber einem Lehrbuch für Schülerinnen und Schüler sind diese Lerninhalte jedoch knapper dargestellt.

Auf der Begleit-CD befinden sich Aufgaben, die jeweils den einzelnen Kapiteln zugeordnet sind, Simulations- und Animationssoftware, die im Unterricht verwendet werden kann, sowie sämtliche Abbildungen der Handreichung. Darüber hinaus ist auf der Begleit-CD der gesamte Handreichungstext kapitelweise abgelegt, sodass bestimmte Passagen, Tabellen etc. zur Erstellung eigener Unterrichtsmaterialien herangezogen werden können. Die Ordnerstruktur der Begleit-CD korrespondiert mit dem Aufbau der Handreichung und ist weitgehend selbsterklärend.

Im „kleinen Kompendium der Biochemie“, das ebenfalls auf der Begleit-CD zu finden ist, werden zwar keine Lehrplaninhalte behandelt, doch sollen Physiklehrkräfte durch das Kompendium die Gelegenheit bekommen, in kurzer Form einen Überblick über gängige chemische Verbindungen sowie über den Aufbau biologischer Strukturen wie z. B. Membranen oder Proteine zu gewinnen.

Während sich die Kapitel 1 bis 3 auf den verpflichtenden Teil des Lehrplans beziehen, wird in Kapitel 4 ein optionaler Lehrplaninhalt ausgeführt – die Photosynthese. Diese steht im Lehrplan gleichberechtigt neben den Abschnitten „Biomechanik“ und „Strahlenbiophysik und Medizinphysik“. Es gibt aber Gründe, gerade die Photosynthese genauer auszuführen: Die Photosynthese ist nicht nur *der* fundamentale Prozess, der die Grundlage für alles Leben schafft, sondern sie stellt auch einen hochaktuellen Forschungsgegenstand dar. Zudem ist die Photosynthese kein typischer Lehrinhalt eines Physikstudiums.

Wahl des Fachs Biophysik

Insbesondere Schülerinnen und Schüler, deren Interesse biologischen und medizinischen Fachthemen gilt, erwerben bei Wahl der Lehrplanalternative Biophysik nicht nur Kenntnisse und Methoden aus einem modernen Forschungsgebiet, sie lernen auch, dass physikalische Modelle universell einsetzbar sind und sich auch auf biologische Systeme anwenden lassen. Wenngleich man sich im Unterricht vorwiegend biologischen Systemen widmet, so handelt es sich bei Biophysik doch um einen Kurs, mit dem die Naturwissenschaft *Physik* in der Qualifikationsstufe des Gymnasiums abgedeckt wird und bei dem klar die physikalischen Methoden im Vordergrund stehen. Daher ist für die unterrichtende Lehrkraft auch die Fakultas in Physik unabdingbare Voraussetzung.

Biophysik stellt als einjähriger Kurs eine attraktive Vertiefung zu einem Kurs in Biologie oder Chemie dar. Gleichzeitig kann sie, ergänzt durch Astrophysik oder den regulären Physikkurs in Jahrgangsstufe 12, Teil eines zweijährigen Physikkurses sein und dann auch zur mündlichen Abiturprüfung führen. Deshalb muss bei aller nötigen und erwünschten Schwerpunktsetzung sichergestellt sein, dass im Biophysikkurs die Voraussetzungen für einen problemlosen Einstieg in einen Physikkurs der Jahrgangsstufe 12 geschaffen werden. Ein schriftliches Abitur in Physik ist mit der Lehrplanalternative Biophysik derzeit nicht möglich.

Die Autorinnen und Autoren wünschen allen Lehrkräften, die sich an das neue Fach Biophysik heranwagen, viel Freude und Erfolg. Wir hoffen, dass sich diese Handreichung als wertvolle Hilfe bei der Gestaltung eines spannenden Unterrichts erweist. All denjenigen, die Biophysik (noch) nicht unterrichten, möge sie eine anregende Lektüre sein. Überdies kann und soll die Handreichung auch Grundlage für Seminare sein, in denen biophysikalische Fragestellungen im Mittelpunkt stehen.

München, im Dezember 2009

OStRin Maria-Anna Haas, Gymnasium Königsbrunn

StRin Dr. Melanie Nerding, Friedrich-Alexander-Gymnasium Neustadt/Aisch

OStR Hans Peter, Gymnasium Neutraubling

StR Andreas Ried, Gregor-Mendel-Gymnasium Amberg

OStR Andreas Thalmaier, ISB

1. Auge und Ohr



1.1 Das Auge

Aufbau

Der schematische Aufbau des menschlichen Auges ist in Abb. 1.1 gezeigt:

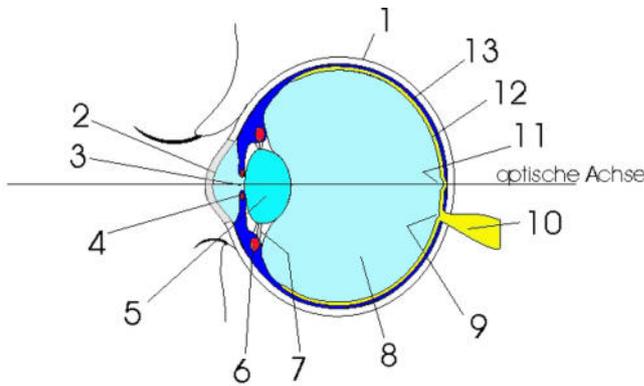


Abb. 1.1 Aufbau des Auges

- 1 weiße Hornhaut
- 2 durchsichtige Hornhaut (Cornea)
- 3 vordere Augenkammer
- 4 Iris mit Irismuskel zur Regulation der Pupillenweite
- 5 Linse
- 6 Ziliarmuskel zur Regulation der Linsenkrümmung
- 7 Zonulafasern
- 8 Glaskörper
- 9 blinder Fleck (Austrittsstelle der Nervenfasern, keine Sehzellen vorhanden)
- 10 Sehnerv
- 11 gelber Fleck, Fovea (Stelle schärfsten Sehens, nur Zäpfchen vorhanden)
- 12 Netzhaut (Retina)
- 13 Pigmentschicht

Um das Auge zu beschreiben, gibt es eine Vielzahl von Möglichkeiten mit unterschiedlichsten Komplexitätsgraden. Das einfachste Modell besteht aus einer dünnen Linse und einem ebenen Schirm. Das nachfolgende, deutlich genauere Modell (vgl. Abb. 1.3) berücksichtigt die Tatsache, dass das Auge aus einem System von Linsen mit unterschiedlicher Brechzahl besteht. Das in Abb. 1.3 vorgestellte Modell erfordert gegenüber dem einfacheren Modell allerdings einen ungleich höheren Aufwand, will man es quantitativ erfassen und beschreiben. So muss man in der Physik immer einen Kompromiss zwischen einer wünschenswerten detailgetreuen Beschreibung der Natur und den vorhandenen mathematischen und physikalischen Grundkenntnissen finden.

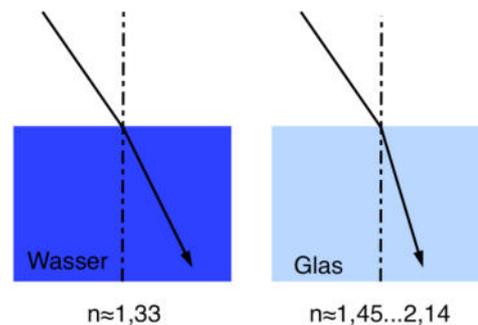
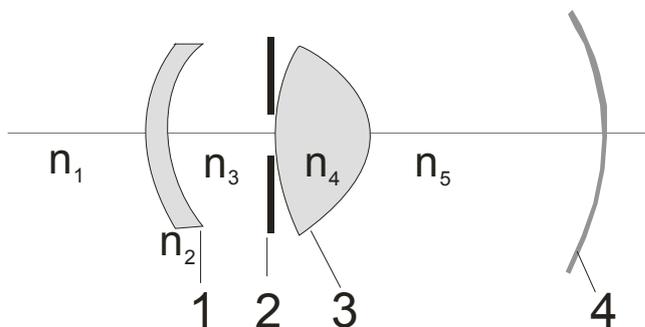


Abb. 1.2 Veranschaulichung der Brechzahl



- 1 Cornea, Vorsatz-Linse
 - 2 Iris, Blende
 - 3 Linse, veränderbare dicke Linse
 - 4 Retina, kugelschalenförmiger Schirm
- n_x Brechzahl von Luft, Hornhaut, Kammerwasser, Linse, Glaskörper

Abb. 1.3 genaues, aber aufwändiges physikalisches Modell für das Auge

Bildentstehung auf der Netzhaut

Die nachfolgenden Überlegungen werden an einem bereits bekannten Modell für das Auge angestellt, das sich durch folgende vereinfachende Annahmen auszeichnet:

- Das Linsensystem wird durch eine einzige „dünne“ Linse geeigneter Brennweite ersetzt.
- Auf beiden Seiten der Linse liegt dasselbe optische Medium vor. Die Brennweite vor und hinter der Linse soll demnach die gleiche sein.
- Die Strahlen treffen auf einen ebenen Schirm.

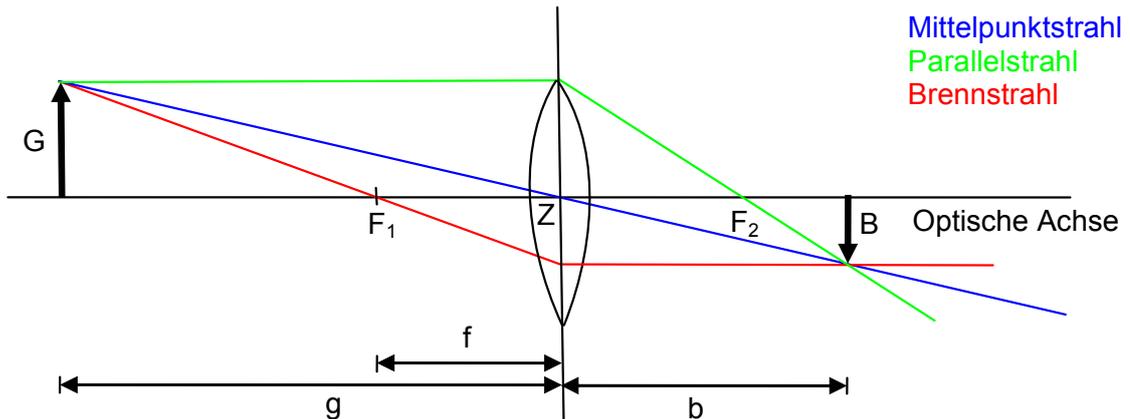


Abb. 1.4 Die drei Konstruktionsstrahlen; F_1 und F_2 bezeichnen die Brennpunkte, G den Gegenstand und B sein Bild.

Unter diesen Annahmen lässt sich das Bild eines Gegenstands auf dem Schirm mithilfe der Konstruktionsstrahlen (Mittelpunktstrahl, Parallelstrahl und Brennstrahl) konstruieren.

Linsengleichung

Um einen Gegenstand scharf abzubilden, muss das Licht, das von einem Punkt des Gegenstandes ausgeht, wieder zu einem Punkt auf dem Schirm gebündelt werden. Dies lässt in obigem Modell folgende mathematische Schlussfolgerungen zu:

Zwei Strahlensatzfiguren mit Zentren in F_1 bzw. in Z führen zu nachfolgenden Verhältnissen (vgl. Abb. 1.4):

$$\frac{B}{G} = \frac{b}{g} \quad \text{bzw.} \quad \frac{B}{G} = \frac{f}{g-f}$$

Gleichsetzen liefert die Linsengleichung

$$\frac{1}{f} = \frac{1}{b} + \frac{1}{g} \quad (1.1)$$

Entsteht ein scharfes Bild auf der Netzhaut, dann ist die Linsengleichung (1.1) erfüllt und umgekehrt.

Akkommodation

Soll im Auge ein Gegenstand scharf abgebildet werden, so müssen Gegenstandsweite g , Bildweite b und die Brennweite f so aufeinander abgestimmt sein, dass die Linsengleichung erfüllt ist. Für einen Großteil der für ein scharfes Bild erforderlichen Brechung ist die Hornhaut (Cornea) verantwortlich. Die dahinter liegende Linse hat die Aufgabe der „Feineinstellung“, um das betrachtete Bild scharf auf der Netzhaut abbilden zu können. Diese Einstellung funktioniert anders als bei einer Photokamera. Bei einer solchen wird in der Regel die Bildweite so eingestellt, dass die Linsengleichung erfüllt ist. Beim menschlichen Auge hingegen ist die Bildweite durch den Augapfel und der darin integrierten Linse fest vorgegeben. Es wird die Brennweite der Linse entsprechend verändert, um ein scharfes Bild zu erhalten. Diesen Vorgang nennt man **Akkommodation** (lat.: accomodare – anpassen, festmachen). Zu diesem Zweck ist die Linse im sog. Ciliarmuskel aufgehängt. Seine Aufgabe besteht in der Regulierung der Linsenkrümmung. Bei angespanntem Muskel ist der Durchmesser des Ringmuskels klein und daher die Krümmung der Linse besonders groß (vgl. Abb. 1.5). Dies ist der Grund, warum unsere Augen schmerzen, wenn man sehr nahe gelegene Gegenstände über längere Zeit betrachtet.

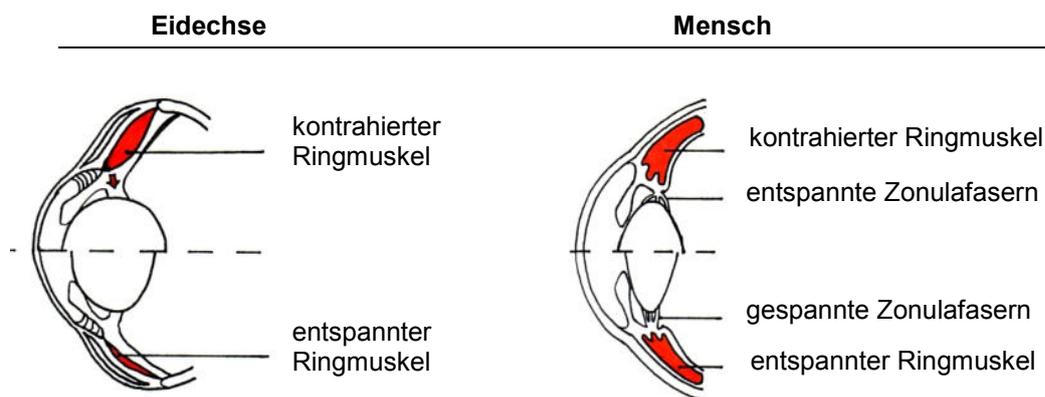


Abb. 1.5 Akkommodation bei der Eidechse und beim menschlichen Auge (mit freundlicher Genehmigung von Manuela Domanits)

Ergänzung

Beim Menschen sind Linse und Ciliarmuskel durch die Zonulafasern verbunden. Im entspannten Zustand des Muskels sind die Zonulafasern gespannt und die Linse wird durch den Zug abgeflacht. Die Brennweite ist in diesem Zustand maximal. Wird der ringförmig das Auge umschließende Ciliarmuskel hingegen angespannt, so verringert sich sein Durchmesser, die Zonulafasern entspannen sich und die elastische Linse zieht sich zusammen; die Brennweite wird kleiner. Die Weitsichtigkeit älterer Menschen begründet sich darin, dass deren Linse im Laufe der Zeit an Elastizität verliert und sich daher im entspannten Zustand nicht mehr so weit zusammenziehen kann wie bei jüngeren Menschen.

Bei Tieren wird das Problem der Akkommodation oft ganz anders gelöst als beim Menschen. Bei Eidechsen übt der Ciliarmuskel einen direkten Druck auf die Linse aus. Fische und Amphibien hingegen ändern nicht die Brechkraft der Linse, sondern verschieben ihre Linse. Bei Fröschen wird diese bei Naheinstellungen durch den Musculus protractor lentis

nach vorne gezogen. Knochenfische hingegen besitzen einen *Musculus retractor lentis*, der die Linse bei Ferneinstellung nach hinten zieht.

Quellen:

Penzlin, „Lehrbuch der Tierphysiologie“, Spektrum Verlag, München 2005, S. 750 – 752

Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie Band 1“, Springer Verlag, Berlin Heidelberg 2003, S. 375 – 377

Abbildungsfehler

Die Linse und die Cornea haben im Vergleich zu ihrem Durchmesser und ihrer Dicke eine sehr kleine Brennweite. Man kann nicht mehr von dem physikalisch idealisierten Modell einer dünnen Linse ausgehen. Bei einer dicken Linse verläuft der Lichtstrahl durch eine nicht mehr zu vernachlässigende Strecke im Glas. Dicke Linsen sind häufig mit verschiedenen Arten von Linsenfehlern behaftet. Beim Auge treten vor allem folgende Fehler auf:

Sphärische Aberration

Parallele Strahlen treffen sich nicht im Brennpunkt (vgl. Abb. 1.6). Bei einem einfallenden parallelen Lichtbündel treffen sich Randstrahlen näher an der Linse als achsennahe Strahlen. Der Effekt tritt u. a. bei sphärisch geschliffenen Linsen auf. Beim menschlichen Auge wird die sphärische Aberration durch eine Cornea mit inhomogener Brechzahl etwas reduziert. Des Weiteren werden Randstrahlen durch die Pupille ausgeblendet.

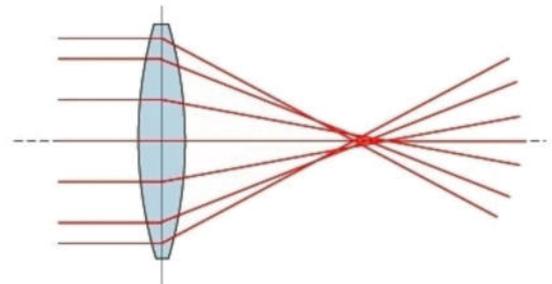


Abb. 1.6 Sphärische Aberration (Quelle: Wikipedia)

Chromatische Aberration

Die verschiedenen Farben des Lichts werden unterschiedlich stark gebrochen. Einfarbige Striche erhalten dadurch farbige Ränder (vgl. Abb. 1.7).

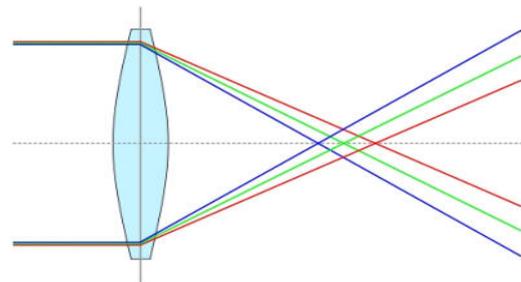


Abb. 1.7 Chromatische Aberration (Quelle: Wikipedia)

Astigmatismus

Astigmatismus liegt bei einer Linse vor, wenn ihre Oberfläche nicht in jeder Richtung gleich stark gekrümmt ist. Ein Punkt wird von so einer Linse nicht wieder auf einen Punkt, sondern auf einen Strich abgebildet. Beim Auge ist es meist nicht so sehr die Linse, sondern die Hornhaut, die verkrümmt ist. Man spricht in diesem Zusammenhang von Hornhautverkrümmung bzw. vom Stabsehen (vgl. Abb. 1.8).

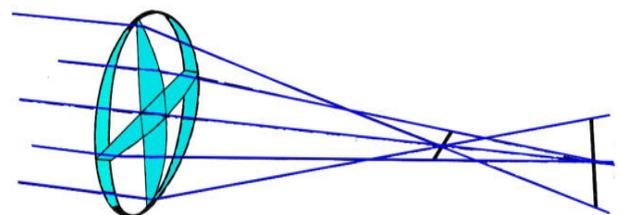


Abb. 1.8 Astigmatismus

Ergänzung

Es gibt noch eine weitere Art von Astigmatismus, den Astigmatismus schiefer Bündel, der auch bei Linsen mit exakt sphärischer Oberfläche auftritt. Dieser Linsenfehler ist darauf zurückzuführen, dass die beiden in nebenstehender Abb. 1.9 dargestellten Ebenen die Linse nicht im gleichen Winkel durchschneiden.

Der Punkt P , der nicht auf der optischen Achse QQ_1 liegt, wird am Schirm nicht wie erwünscht wieder auf einen Punkt abgebildet (vgl. Abb. 1.9), sondern vielmehr auf eine Ellipse. In der Abbildung treffen sich die vertikalen Konstruktionsstrahlen im Punkt S_1 , die in der dazu senkrechten Ebene liegenden Strahlen im Punkt T_1 . Die verschiedenen Lichtstrahlen, die vom Punkt P ausgehen, erzeugen also an unterschiedlichen Orten scharfe Bilder. Würde z. B. der Schirm durch den Punkt T_1 verlaufen, würden dort die vertikalen Konstruktionsstrahlen (blau eingezeichnet) einen vertikalen Strich erzeugen. Die Gesamtheit aller von P ausgehenden Lichtstrahlen würde ein Oval erzeugen.

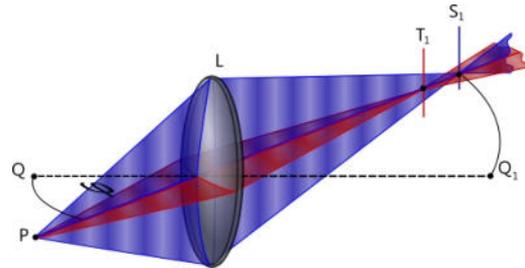


Abb. 1.9 Astigmatismus schiefer Bündel
(Quelle: Wikipedia)

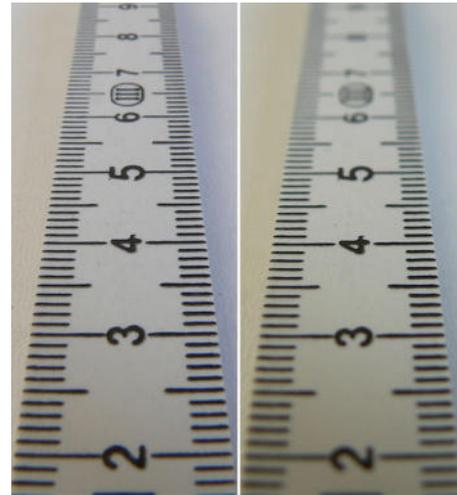


Abb. 1.10 Schärfentiefe
Links: kleine Blende (8)
Rechts: große Blende (2,8)
(Quelle: Wikipedia)

Quellen:

Gerthsen, Vogel, „Physik“, Springer Verlag, Berlin Heidelberg 1993, S. 463 – 464

Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie Band 1“, Springer Verlag, Berlin Heidelberg 2003, S. 351

<http://de.wikipedia.org>

Die Aufgabe der Iris

Die Blende hat eine Vielfalt von Aufgaben beim Auge:

- Sie reguliert den Lichteinfall auf die Netzhaut, sodass Zapfen oder Stäbchen mit möglichst idealer Anregung arbeiten können. Um bei Nacht möglichst gut sehen zu können, ist eine große Blende von Vorteil. Tagsüber hingegen muss eine Überreizung der Rezeptoren an der Netzhaut verhindert werden.
- Je kleiner die Blende ist, umso mehr werden achsenferne Strahlen ausgeblendet und somit die sphärische Aberration verringert, allerdings auf Kosten der Lichtintensität.
- Je kleiner die Blende ist, umso größer ist die Schärfentiefe. Mithilfe von Abb. 1.11 kann man erkennen, dass sich bei kleinerer Blende die Lichtstrahlen an der Netzhaut unter geringerem Winkel schneiden. Die Punkte Q und R werden folglich als kleinere Kreise auf der Netzhaut abgebildet. Das Bild wird schärfer.

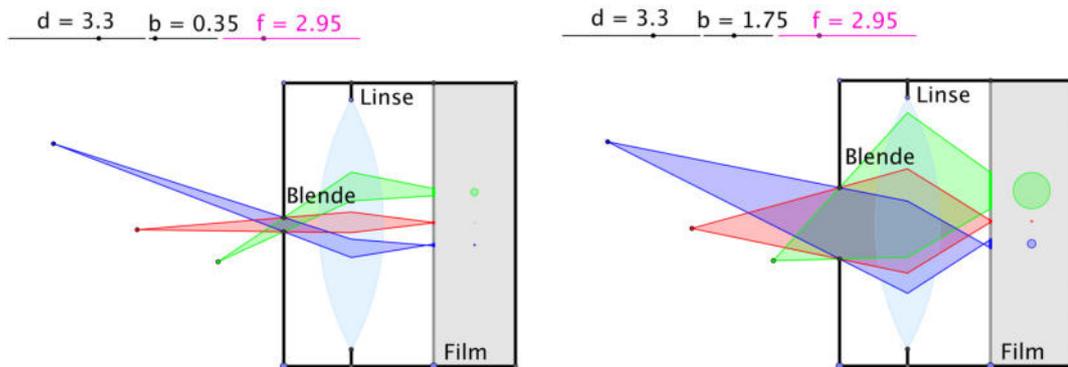


Abb. 1.11 Programmausschnitt (Geogebra) zum Verständnis der Schärfentiefe bei unterschiedlich großen Blenden (mit freundlicher Genehmigung von Michael Authier, siehe Begleit-CD)

Sehen unter Wasser

Ohne Taucherbrille sehen Menschen unter Wasser alles nur sehr verschwommen. Bei den Fischen ist es anders, sie können unter Wasser durchaus scharf sehen.

Das menschliche Auge ist dem Sehen an Land angepasst. Es findet bereits ein Großteil der für scharfes Sehen erforderlichen Brechung an der Cornea statt. Unter Wasser tritt die Brechung des Lichtstrahls an der Cornea kaum auf, da Wasser, Cornea und das Kammerwasser hinter der Cornea in etwa die gleiche optische Dichte (d. h. die gleiche Brechzahl) besitzen. Ihre Brechzahlen liegen etwa bei $n \approx 1,3$. Die Brechkraft der Augenlinse alleine ist aber zu gering, um die Lichtstrahlen trotzdem noch auf der Netzhaut bündeln zu können. Es entsteht ein unscharfes Bild.



Abb. 1.12 Fischeuge (Quelle: Wikipedia)

Bei Fischen hat sich das Auge entsprechend an seine Umwelt angepasst. Da die Brechkraft an der Hornhaut ohnehin zu vernachlässigen ist, ist sie bei Fischen oftmals kaum gewölbt. Weil die Linse alleine für die Brechung der Lichtstrahlen zuständig ist, hat sie sich so entwickelt, dass ihre Brechkraft möglichst groß ist. Ihre Form ist auf möglichst große Krümmung ausgelegt und daher meist kugelförmig. Die Linse der Fische ist optisch dichter als die des Menschen (Mensch: $n \approx 1,42$, Fisch: $n \approx 1,5$). Dafür ist sie nicht elastisch und hat keine variable Brennweite. Die Akkommodation erfolgt daher bei Fischen meist durch eine Veränderung des Abstands zwischen Linse und Netzhaut, also ähnlich wie bei einer Kamera.

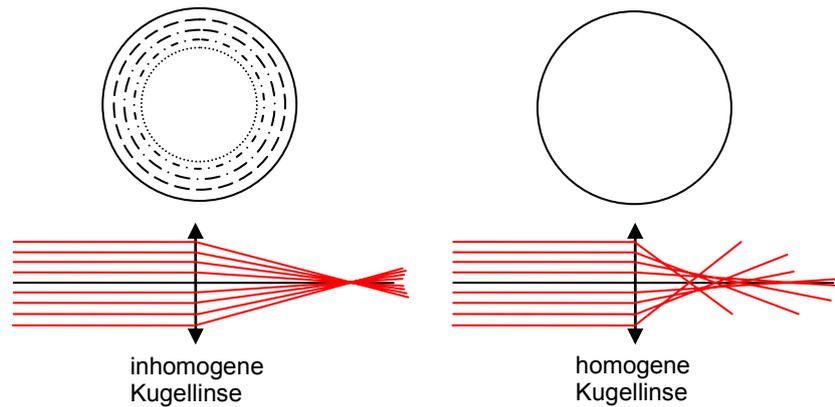


Abb. 1.13 Matthiessenlinse

Die Kugelform der Linse würde eine starke sphärische Aberration nach sich ziehen. Das Fischauge hat sich so angepasst, dass die Linse eine inhomogene, nach außen hin abnehmende Brechzahl besitzt (vgl. Abb. 1.13). Dadurch wird die sphärische Aberration deutlich verringert; eine solche Linse nennt man Matthiessenlinse.

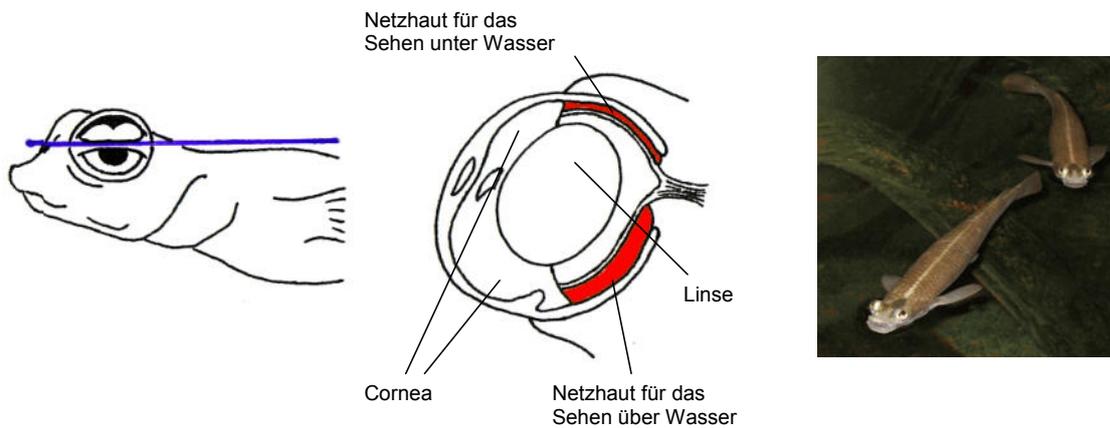


Abb. 1.14 Das Auge des Vieraugers (Bei der Pupille für das Sehen unter Wasser weisen Hornhaut und Linse eine stärkere Krümmung auf als bei der Pupille, die für das Sehen über Wasser zuständig ist.) (Zeichnungen mit freundlicher Genehmigung von Manuela Domanits, Foto: Wikipedia)

Ergänzung

Bei Tieren, die auf Land wie im Wasser leben, haben sich recht spezielle Lösungen entwickelt. Bei Pinguinen zum Beispiel ist die Brechkraft der Hornhaut extrem gering. Die Brechung erfolgt hauptsächlich mittels einer stark verformbaren Linse. Deshalb können sie sowohl im Wasser als auch an Land scharf sehen. Beim Kormoran wird durch den Ringmuskel das Auge so stark gequetscht, dass sowohl Linse als auch Cornea ihre Form verändern (vgl. Abb. 1.15). Ungewöhnlich ist der Sehapparat beim Vierauger (vgl. Abb. 1.14). Bei ihm sind die Augen in zwei Hälften geteilt. Die obere dient zum Sehen über, die untere zum Sehen unter Wasser. Beim „unteren Auge“ ist die Linse deutlich stärker gekrümmt und der Abstand zwischen Linse und Schirm größer.

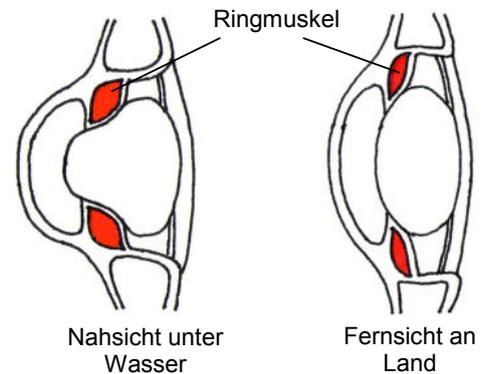


Abb. 1.15 Das Auge des Kormorans unter und über Wasser (mit freundlicher Genehmigung von Manuela Domanits)

Quellen:

Penzlin, „Lehrbuch der Tierphysiologie“, Spektrum Verlag, München 2005, S. 749 – 752

Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie Band 1“, Springer Verlag, Berlin Heidelberg 2003, S. 351, 382 – 384

Colicchia, Wiesner; „Können Fische unter Wasser besser sehen als Menschen? Akkommodation bei Tieren und Menschen“, Unterricht Physik 16/85-86, S. 20 – 23

Wie gelangt das Bild von der Netzhaut ins Bewusstsein?

Der Aufbau der Retina

Die Retina ist im Wesentlichen in drei Schichten aufgebaut. Die hinterste Schicht (in Abb. 1.16 unten) enthält die lichtabsorbierenden Sehzellen (Photorezeptoren), die Stäbchen und Zapfen. Auffällig ist, dass die lichtsensiblen Zellen zur Pigmentschicht zeigen bzw. in sie eintauchen, also den einfallenden Lichtstrahlen abgewandt sind. Die mittlere Schicht besteht im Wesentlichen aus Bipolar- und Horizontalzellen. Bipolarzellen (hiervon besitzt der Mensch etwa zehn verschiedene Typen) und Sehzellen sind auf komplizierte Art und Weise zusammengeschaltet. Jeder Zapfen kontaktiert mehrere Bipolarzelltypen und jede Bipolarzelle ist wiederum mit mehreren Zapfen verbunden. Dadurch und durch die Verschaltung über die Horizontalzellen wird eine erste Signalverarbeitung möglich; sie dient vor allem der Kontrastverstärkung und Adaptation an unterschiedliche Helligkeit. Insgesamt ist die Verschaltung zwischen Sehzellen und Bipolarzellen konvergent, d. h. eine Bipolarzelle bündelt die Informationen aus einem ganzen Ausschnitt des Sehfeldes (rezeptives Feld). Die Horizontalzellen sorgen auf der Höhe der Kontaktstellen (Synapsen) zwischen Sehzellen und Bipolarzellen für Querverbindungen. Die Kontaktstelle zwischen Sehzellenende und den Fortsätzen der Horizontalzellen und Bipolaren ist die komplexeste unseres ganzen Nervensystems. Die dritte Schicht besteht aus Ganglienzellen. In jeder Ganglienzelle werden die Signale aus verschiedenen Bipolarzellen nach Verrechnung mit den Signalen der Amakrine ein weiteres Mal zusammengefasst. Die Amakrine sind auf dem Niveau der Bipolar-Gangliensynapsen geschaltet und haben dabei eine ähnliche Funktion wie die Horizon-

talzellen, wirken jedoch immer hemmend auf die Nervenzellen ein. Jeder Ganglienzelle kann man wieder ein ganz bestimmtes Sehzellenfeld zuordnen. Damit sind all jene Sehzellen gemeint, deren – bereits vorweg verarbeitete – Informationen schließlich alle in einer Ganglienzelle zusammenlaufen. Die Ganglienzellen erzeugen elektrische Signale, die Aktionspotentiale, die über den Sehnerv direkt zum Gehirn geleitet werden. Dieses Netzwerk macht es möglich, dem Gehirn bereits „verarbeitete“ Informationen über Kontrast, Bewegung, Farbnuancen usw. weiterzugeben. Es reduziert außerdem die in das Auge einfallende Informationsflut auf lebenswichtige Elemente.

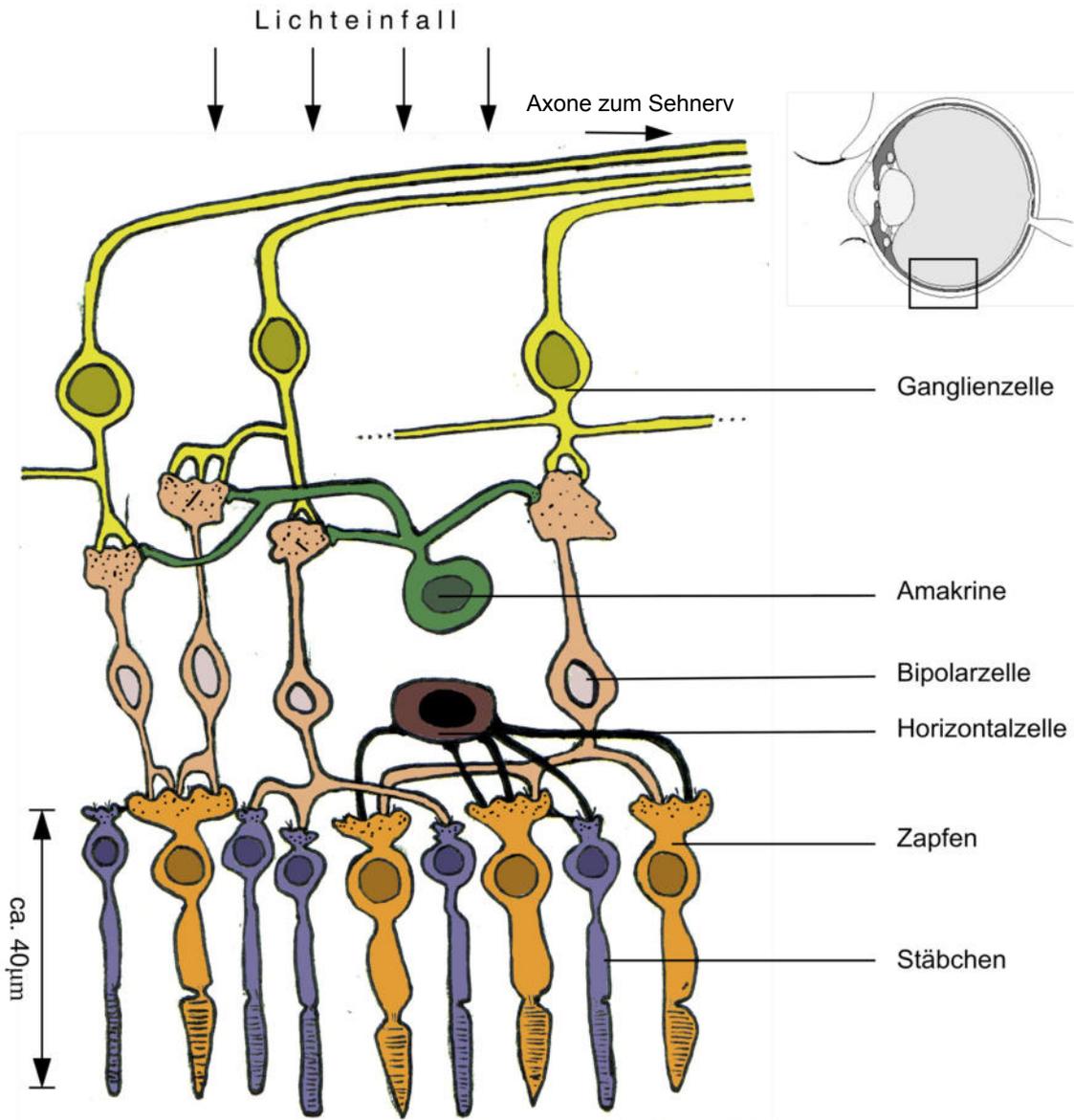


Abb. 1.16 Aufbau der Retina

Photorezeptoren

Im Auge befinden sich zwei Arten von Photorezeptoren, die Stäbchen und die Zapfen. Die Stäbchen sind lediglich Helligkeitsempfindlich, während die Zapfen für das Farbsehen verantwortlich sind.

Der Aufbau von Stäbchen und Zapfen ist ähnlich. Dieser ist in Abb. 1.17 schematisch gezeigt. Sie bestehen im Wesentlichen aus einem Innen- und einem Außensegment.

Im Außensegment findet die Umwandlung eines Photonentreffers in ein elektrisches Signal mithilfe des **Rhodopsins** (Sehpurpur) statt. Das Rhodopsin ist ein komplexes Eiweißmolekül. Es besteht aus einem Opsin (Proteinanteil eines Sehpigments), in das ein photosensibler Teil, das Retinal, eingebettet ist.

Das für den Sehprozess so wichtige Rhodopsin ist in sogenannten Scheibchen („Discs“) eingelagert. Pro Tag werden ca. 30 Scheibchen an der Basis (in Abb. 1.17 an der linken Seite des Außensegments) aufgebaut. Sie entstehen durch eine Einstülpung der Außensegmentmembran. Bei den Stäbchen lösen sich diese Scheibchen schließlich vollständig von der äußeren Membran, während sie sich nach und nach an die Spitze des Außengliedes verschieben. Dort werden sie schließlich wieder abgebaut (vgl. Abb. 1.17).

Das Innensegment enthält den Stoffwechselapparat der Zelle (Mitochondrien, Organelle zur Energiegewinnung) und das endoplasmatische Retikulum; letzteres ist u. a. für die Proteinbiosynthese, d. h. für die Herstellung notwendiger Proteine, verantwortlich.

Dem Innensegment folgt ein Abschnitt mit dem Zellkern und darauf das Axon, welches die Verbindung zu den Bipolarzellen herstellt. Am Axon verlässt das eingegangene Lichtsignal die Zelle als elektrisches Signal.

Die Zapfen sind deutlich kürzer als die Stäbchen, haben weniger Scheibchen eingelagert und sind auch weniger empfindlich. In die Scheibchen der Zapfen sind Rhodopsine eingelagert, die sich je nach Zapfentyp in ihrer spektralen Empfindlichkeit unterscheiden. Dies ist auf die Unterschiede im Aufbau der Opsine zurückzuführen. Aber auch die Umgebung beeinflusst das Absorptionsverhalten des Rhodopsins. Dies hat beispielsweise zur Folge, dass sich das Absorptionsverhalten auch ändert, sobald das Molekül in Lösung untersucht wird. Die spektrale Empfindlichkeit kann also nicht ohne weiteres gemessen werden.

Beim Menschen gibt es drei Zapfenarten, die je nach Art vorwiegend auf die Farben rot, grün und blau reagieren. Dies ermöglicht bei richtiger Verarbeitung der Information das Farbsehen.

Beim Menschen übertrifft die Anzahl der Stäbchen jene der Zapfen. Obwohl eine ähnliche Verteilung auch bei anderen Tieren die Regel ist, gibt es aber auch Säugetiere, die mehr Zapfen als Stäbchen besitzen, z. B. das Grauhörnchen mit 60 % und das Erdhörnchen mit 90 % Zapfenanteil.

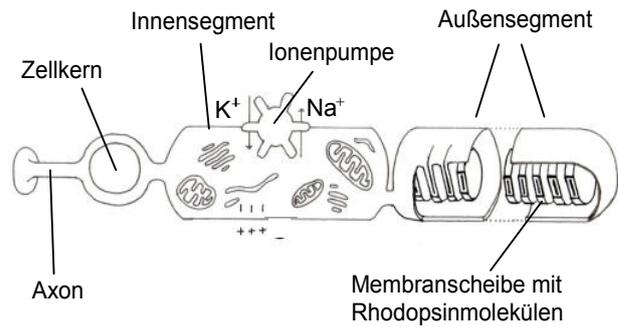


Abb. 1.17 Aufbau der Stäbchen (mit freundlicher Genehmigung von Manuela Domanits)

Ergänzung

Es stellt sich die berechtigte Frage, wie es möglich ist, dass die Photonen auf dem Weg durch die Retina, vorbei an den Ganglienzellen und Bipolarzellen, erst an der „Hinterseite“ der Stäbchen und Zapfen absorbiert werden. Dies ist umso verwunderlicher, weil gerade die zahlreichen Synapsen in diesem Bereich eine Größe von zirka einem halben Mikrometer haben, also im Wellenlängenbereich des sichtbaren Lichts liegen und demnach das Licht streuen müssen. Erst relativ junge Forschungen haben ergeben, dass tatsächlich an den plexiformen Schichten (dies sind die Schichten, an denen sich die Verbindungen, d. h. Synapsen zwischen Bipolarzellen und Ganglienzellen bzw. zwischen Sehzellen und Bipolarzellen befinden) sehr viel Licht reflektiert wird. Allerdings gibt es in diesen Reflexionsschichten zahlreiche regelmäßig angeordnete „Löcher“. Dabei handelt es sich um die Müller'schen Radialgliazellen, die als nicht bzw. schwach reflektierende „Röhrchen“ fungieren und nach dem Prinzip einer faseroptischen Platte das Licht an den Ganglien-, Bipolarzellen und Amakrinen vorbei leiten und so die Sehzellen illuminieren. Eine faseroptische Platte kann ein Bild Punkt für Punkt übertragen und erlaubt bei etwas auseinander laufenden Fasern sogar eine Vergrößerung des Bildes. Die inneren und äußeren Segmente der Sehzellen sind ebenfalls als Lichtleiter zu verstehen. Die Photonen werden also im Innern der Sehzelle bis zu den Discs geleitet, wo sie schließlich mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit durch das Rhodopsin absorbiert werden.

Die Tatsache, dass die Sehzellen gerade auf der lichtabgewandten Seite liegen, begründet sich darin, dass die „extrem energiehungrigen“ Sehzellen so mit einer eigenen Blutversorgung (über die Choriokapillaris) versehen werden können. Diese lässt sich hinter der Netzhaut anordnen und stört folglich den Lichteinfall nicht. Die Nachteile einer inversen Netzhaut konnten durch die oben erwähnten Lichtleiterstrukturen ausglich werden.

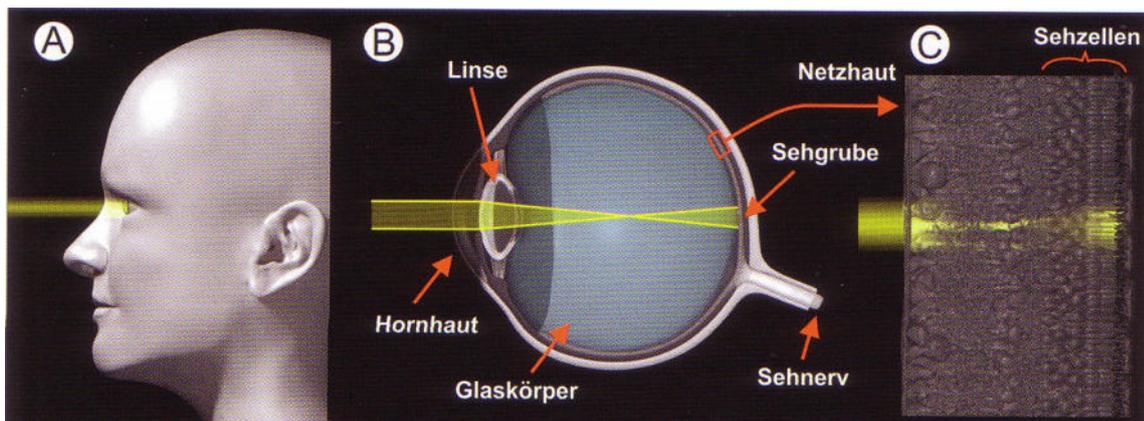


Abb. 1.18 Lichtleitereffekte in der Retina (mit freundlicher Genehmigung von Prof. Andreas Reichenbach)

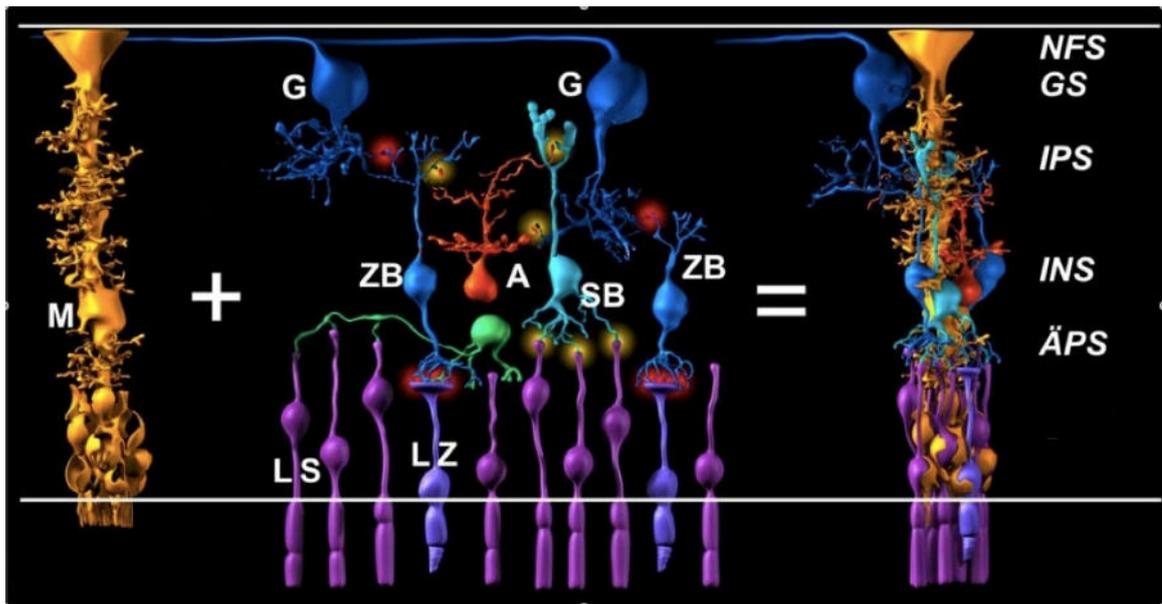


Abb. 1.19 Anordnung der Ganglienzellen (G), Bipolarzellen (ZB, SB), Amakrine (A) und der Lichtsinneszellen (LZ) um die Müller'schen Gliazellen (M). Weitere Bezeichnungen: NFS Nervenfaserschicht, GS Ganglienzellschicht, IPS innere plexiforme Schicht, ÄPS äußere plexiforme Schicht (mit freundlicher Genehmigung von Prof. Andreas Reichenbach)

Zum Farbsehen

Voraussetzung für das Sehen in Farbe sind wellenlängenabhängige Photorezeptoren. Der Mensch besitzt davon drei (trichromatisches Sehsystem), nämlich die blauen (S-Rezeptor), roten (L-Rezeptor) und grünen Zapfen (M-Rezeptor). Die Abkürzungen stammen aus dem Englischen (Short, Long, Medium) und nehmen Bezug auf die Wellenlänge.

Mit dem trichromatischen Sehsystem, zusammen mit den nachgeschalteten Informationsverarbeitungsprozessen, kann der Mensch ca. 160 bis 200 verschiedene Spektralfarben (unterschiedliche Wellenlängen) unterscheiden. Berücksichtigt man zusätzlich verschiedene Helligkeits- und Sättigungsstufen, so kommt man auf eine sehr hohe Anzahl von unterscheidbaren Farben; die Angaben in der Literatur schwanken zwischen einigen Millionen. Der Mensch gehört damit neben bestimmten Affenarten zu den am besten farbsehenden Säugetieren. Noch besser sehen wahrscheinlich Vögel, die ein tetrachromatisches Sehsystem (vier Zapfentypen) haben und so auch im UV Bereich sehen können.

Die Wellenlängenempfindlichkeit der drei Zapfenarten ist in Abb. 1.20 gezeigt. Die Maxima liegen etwa bei 430 nm, 540 nm und 570 nm. Interessant ist, dass der Anteil der S-Rezeptoren beim Menschen nur bei 10 % liegt. Trotzdem nehmen wir aber auf bisher weitgehend ungeklärte Art und Weise die Farbe blau genauso intensiv wahr wie die anderen Farben.

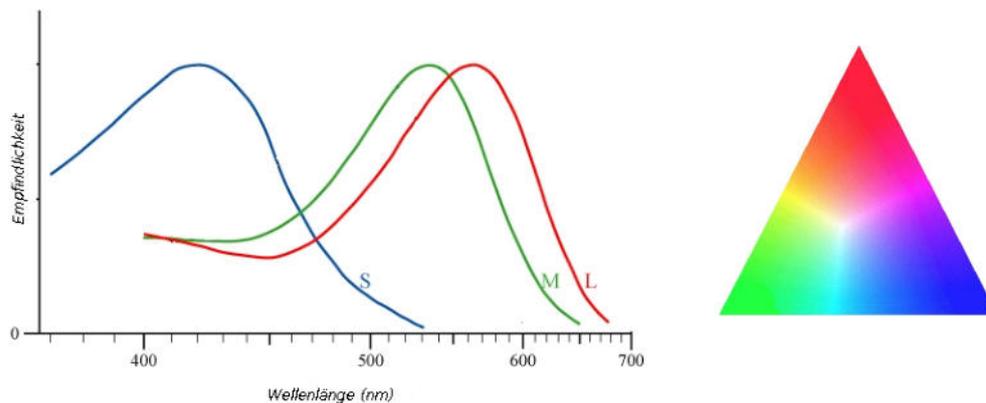


Abb. 1.20 Links: Empfindlichkeit der Sehzellen abhängig von der Wellenlänge; Rechts: Farbdreieck. Trägt man die drei Farben mit zunehmender Intensität auf den drei Achsen eines Würfels auf, so erhält man alle nur erdenklichen Farbnuancen. Nimmt man nur die Farben, die alle den gleichen Abstand von der „schwarzen“ Ecke des Würfels (Intensität null) haben, so erhält man das rechtsgezeigte Farbdreieck, das alle Farben mit gleicher Intensität zeigt. (Mit freundlicher Genehmigung von Wikipedia und <http://www.didactronic.de/Farbcodierung/farbdreieck.htm>)

Ergänzung

Durch ihr tetrachromatisches Sehsystem können Vögel Mischfarben besser unterscheiden. Ihre Farbwahrnehmungen können nicht wie bei uns in einem Farbdreieck (vgl. Abb. 1.20) dargestellt werden, wenn der Helligkeitswert unberücksichtigt bleibt. Vielmehr ist ein Farbtetraeder notwendig. Es ist auch durchaus möglich, dass Vögel neben Helligkeit, Sättigung und Farbe noch eine vierte Qualität des Lichts wahrnehmen können, die uns verborgen bleibt.

Nachts sind alle Katzen grau

Wie bereits erwähnt sind die Zapfen wesentlich lichtunempfindlicher als die Stäbchen. Bei Tageslicht sehen wir Menschen hauptsächlich mit den Zapfen. Die Stäbchen sind bereits bei Dämmerlicht und erst recht bei Tageslicht übersättigt. Bei hellen Lichtverhältnissen sind sie also relativ nutzlos. Bei Dunkelheit hingegen tragen die lichtunempfindlichen Zapfen nur noch wenig zur Bildentstehung bei. Hier sehen wir nur noch mit den Stäbchen. Da diese aber nur die Helligkeit messen, sehen wir nachts nicht in Farbe. Dies ist der Grund dafür, warum nachts alle Katzen, bzw. alle Farben, grau erscheinen. Die Stäbchen sind so lichtempfindlich, dass bereits einzelne absorbierte Photonen im Gehirn registriert werden können!

Vergleicht man die Anforderungen an das Auge bei Tag und bei Nacht, so wird deutlich, dass es in Bezug auf die einfallenden Lichtintensitäten extrem anpassungsfähig sein muss. Dazu haben sich verschiedene Mechanismen entwickelt. Der einfachste ist der Pupillenreflex, der die Öffnung der Pupille an die Helligkeitsverhältnisse anpasst. Zudem werden die Sehzellen bei längerem intensiven Lichteinfall unempfindlicher. Damit lassen sich auch verschiedene optische Täuschungen erklären (siehe Kapitel: Ursachen optischer Täuschungen). Bei niederen Wirbeltieren (z. B. dem Frosch oder dem Goldfisch) schieben sich zur Helligkeitsadaptation nachts die lichtempfindlichen Stäbchen zum Licht, tagsüber die unempfindlicheren Zapfen (Retinomotorik). Katzen haben

direkt hinter der Netzhaut eine reflektierende Schicht, welche diejenigen Lichtstrahlen, die noch nicht von den Sehzellen absorbiert worden sind, wieder auf die Sehzellen zurückreflektiert. Dadurch erreicht die Katze eine Intensitätsverdoppelung und kann daher nachts besonders gut sehen. Die reflektierende Schicht ist auch der Grund dafür, warum Katzenaugen nachts „leuchten“, wenn sie von einer Lichtquelle angestrahlt werden.

Quellen:

Penzlin, „Lehrbuch der Tierphysiologie“, Spektrum Verlag, München 2005, S. 742 – 745, 764 – 767, 773 – 776

Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie Band 1“, Springer Verlag, Berlin Heidelberg 2003, S. 335 – 339, 388 – 391, 392 – 400

Reichenbach, „Die Wirbeltiernetzhaute – ein merkwürdiges Sinnesorgan“, Sitzungsberichte der Sächsischen Akademie der Wissenschaften 130 (6) 2008, Verlag der Sächsischen Akademie der Wissenschaften (ISBN 978-3-7776-1588-2)

Franze, „Müller cells are living optical fibres in the vertebrate retina“, PNAS 2007, S. 8287 – 8292

<http://www.mpg.de/bilderBerichteDokumente/dokumentation/jahrbuch/2003/hirnforschung/forschungsSchwerpunkt/pdf.pdf>

http://www.medien.ifi.lmu.de/fileadmin/mimuc/mmi_ws0405/uebung/essays/maria.wagner/colouressay.html

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Das Auge“ (ca. 5 – 6 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- können den Aufbau des Auges und die Bildentstehung an der Netzhaut erklären,
- können den Strahlverlauf durch eine dünne Linse konstruieren, daraus die Linsengleichung herleiten, sowie einfache Berechnungen mit ihr durchführen,
- sind sich um die Bedeutung der Iris für das Sehen bewusst,
- gewinnen anhand einfacher Experimente einen Überblick darüber, mit welchen Abbildungsfehlern auch ein gesundes Auge behaftet ist,
- können nachvollziehen, wie die Natur das Auge an verschiedene Lebensbedingungen angepasst hat,
- können den Aufbau der Retina erläutern und mit einer Grafik veranschaulichen,
- können den Aufbau der Stäbchen und Zapfen erklären und sind sich der Bedeutung des Rhodopsins für das Sehen bewusst,
- erhalten grundlegende Einsichten in das Farbsehen.

Bei der Besprechung des Aufbaus des Auges kann auf das Grundwissen der Schülerinnen und Schüler sowie auf Augenmodelle aus der Biologiesammlung zurückgegriffen werden. Davon ausgehend wird man versuchen, das Auge als möglichst reales physikalisches Modell zu beschreiben. Da ein solches Modell für die Behandlung in der Schule aber zu komplex ist, rechtfertigt sich die Auseinandersetzung mit dem üblichen, einfachen Linsenmodell. Den Schülerinnen und Schülern wird bei diesem Prozess klar, dass Physik die Realität mit Modellen beschreibt und die Qualität von Aussagen immer von der Qualität eines Modells abhängt. Während der Diskussion verschiedener physikalischer Modelle für das Auge sollte auch auf den Begriff der Brechzahl (qualitativ) eingegangen werden, da dieser später bei vergleichenden Überlegungen zwischen Fisch- und Menschenauge sehr hilfreich ist.

Bildet man einen Gegenstand mithilfe einer Linse auf einen Schirm ab, so stellt man fest, dass nur unter ganz speziellen Bedingungen ein scharfes Bild entsteht. Um dies erklären zu können, konstruiert man zunächst den Strahlverlauf durch die Linse und leitet mithilfe elementarer mathematischer Gesetze die Linsengleichung her. Die Schülerinnen und Schüler erkennen, dass diese mathematische Gleichung erfüllt sein muss, will man eine scharfe Abbildung des Gegenstandes erhalten. In diesem Zusammenhang wird im Anschluss auf die Akkommodation beim Auge eingegangen.

In diesem Kapitel bietet es sich auch an, den Schülerinnen und Schülern ein Bild davon zu vermitteln, mit welchen Linsenfehlern auch ein gesundes Auge behaftet ist, allerdings ist es ratsam, hier nur einen qualitativen Überblick zu geben. Im Folgenden werden einige Versuche vorgestellt, aus denen eine Auswahl getroffen werden kann.

Mit einer Vielstrahlleuchte (Zubehör optische Tafel) oder mehreren parallelen Laserstrahlen (Gerät ebenfalls für optische Tafeln erhältlich) wird eine zylinderförmige Glasschale, die mit Wasser gefüllt ist, bestrahlt. Die Brechung der Lichtstrahlen beim Eintritt in die Wasserschale entspricht dabei der Brechkraft der Cornea. Ideal ist es, wenn die Brechkraft der Wasserschale nicht ausreicht, um das Licht an ihrem hinteren Rand zu bündeln. Dann kann man mit einer zusätzlichen zylindrisch geschliffenen Linse, die man ins Wasser stellt, die Strahlen weiter bündeln, sodass sie sich am hinteren Rand der Schale schneiden. Bei diesem Versuch ist die sphärische Aberration ganz deutlich

zu beobachten. Die Schülerinnen und Schüler erkennen, dass durch das Ausblenden von Randstrahlen (\rightarrow Iris) dieser Linsenfehler deutlich verringert wird. Weiterhin ist erkennbar, wie sich dadurch die Schärfentiefe erhöht und die Lichtintensität abnimmt.

Die letzten beiden Effekte können die Schülerinnen und Schüler auch mit folgendem Schülerexperiment eindrucksvoll erfahren: Zuerst geht man mit dem Auge so nahe an einem Text heran, dass er nicht mehr scharf zu lesen ist. Hält man sich dann einen Karton mit kleiner Lochblende (Stecknadelloch) vor das Auge, so wird die Schrift aufgrund der dann vorliegenden sehr hohen Schärfentiefe wieder scharf.

Um zu diskutieren, wie sich die Pupillenöffnung auf das Bild an der Netzhaut auswirkt, kann die auf der Begleit-CD mitgelieferte Animation von Michael Authier verwendet werden (vgl. auch Abb. 1.11). Die Simulation ermöglicht ein grundlegendes Verständnis, warum kleine Blenden die Schärfentiefe erhöhen.

Zur chromatischen Aberration bietet sich folgendes Schülerexperiment an: Man betrachtet ein schwarz-weißes Karomuster mit einem Auge und deckt mithilfe eines schwarzen Kartons die Hälfte der Pupille ab. Dann treten an den Schwarz-Weiß-Übergängen plötzlich feine Farbränder hervor. Normalerweise wird die chromatische Aberration neuronal ausgeglichen. Durch Abdecken der halben Pupille wird dieser Prozess aufgrund der fehlenden Information gestört und die Farbränder werden sichtbar.

Um die Anpassung des Auges an verschiedene Lebensräume zu erörtern, kann man darauf eingehen, wieso wir Menschen unter Wasser ohne Taucherbrille nicht scharf sehen können und wie bei Fischen dieses Problem gelöst ist. Als experimentelle Hilfe zur Erklärung der menschlichen Sehschwäche unter Wasser kann man die Brechkraft einer Linse in Wasser und in Luft untersuchen. Dieses Thema eignet sich auch, um die vorher besprochenen Inhalte zu festigen, indem man sie auf diese neuen Fragestellungen anwendet.

Um der schwierigen Fragestellung näher zu kommen, wie das Bild auf unserer Netzhaut zu einem Eindruck in unserem Gehirn führt, soll vorerst der Aufbau der Retina mit ihren verschiedenen funktionellen Schichten sowie der Stäbchen und Zapfen genau beschrieben werden. Die Rolle des Rhodopsins wird angesprochen. Wie es – ausgehend vom Rhodopsinzerfall – letztendlich aber zu einem elektrischen Signal kommt, muss an dieser Stelle noch zurückgestellt werden. Dies wird im Kapitel „Neuronale Signalleitung“ näher beleuchtet, wenn das dazu notwendige Hintergrundwissen bereitgestellt sein wird.

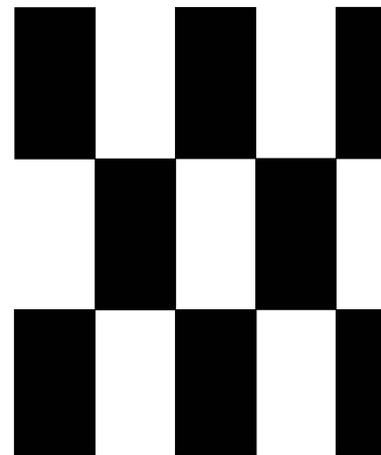


Abb. 1.21
Kontrastmuster zum Nachweis
der chromatischen Aberration

1.2 Grenzen unserer Sehleistung

Begrenzung der Sehleistung durch Beugung

Wie aus Jahrgangsstufe 10 bekannt, kann man Licht durch eine Welle beschreiben. Schickt man Laserlicht durch einen Spalt, dessen Spaltbreite variabel ist, und bildet den Spalt schließlich auf einen Schirm ab, so stellt man fest, dass das Bild aufgrund der **Beugung** bei kleiner Spaltbreite einen deutlich verbreiterten Spalt zeigt.

Beugung bezeichnet allgemein das Eindringen einer Welle in Schattenbereiche hinter einem geometrischen Hindernis. Desweiteren erkennt man, dass die Helligkeit des abgebildeten Spalts stark schwankt. Es gibt sehr helle, aber auch dunkle Stellen dazwischen. Dieser Effekt ist auf die **Interferenz** der Elementarwellen, die nach dem Huygens'schen Prinzip vom Spalt ausgehen, zurückzuführen. Interferenz bezeichnet die ungestörte Überlagerung von Wellen (gleicher Frequenz). Reine Beugung ohne Interferenzeffekte würde man nur bei einem unendlich schmalen Spalt erhalten. Nach dem Huygens'schen Prinzip würde nämlich von diesem nur eine einzige Elementarwelle ausgehen.

Das Huygens'sche Prinzip

Jeder Punkt einer Wellenfront kann als Ausgangspunkt einer Elementarwelle betrachtet werden. Diese haben alle gleiche Frequenz und Phase. Die Einhüllende all dieser Elementarwellen bildet die neue entstehende Wellenfront.

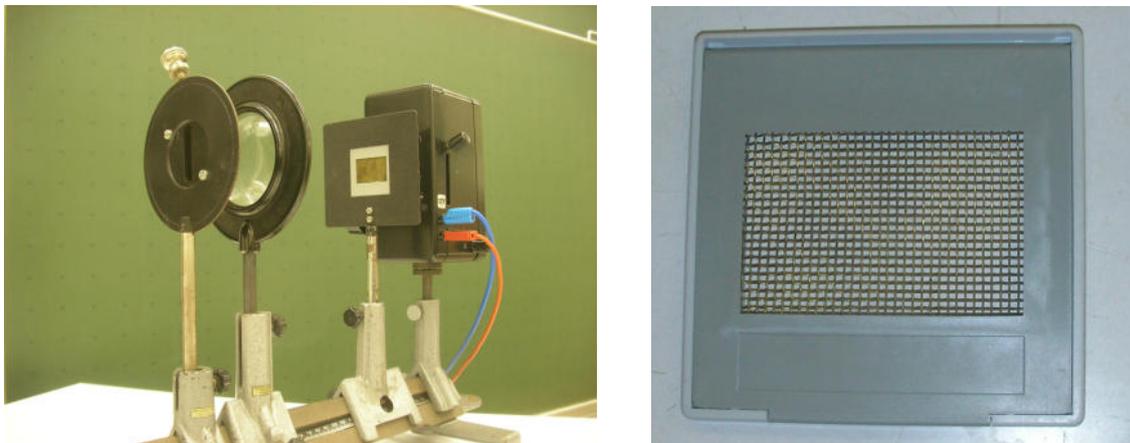


Abb. 1.22 Versuchsaufbau zur Abbildung eines Gitters unter Verwendung eines Spalts

Dass Beugung tatsächlich unsere Sehleistung beeinträchtigen kann, lässt sich nachweisen, indem man ein Gitter (Spaltbreite ca. $1\text{ mm} - 3\text{ mm}$, vgl. Abb. 1.22) mit einer Linse auf einen Schirm scharf abbildet (vgl. Abb. 1.22) und man anschließend einen senkrechten vertikalen Spalt vor der Linse einbringt. Es zeigt sich neben einer geringen Ausleuchtung, dass mit zunehmendem kleinerem Spalt horizontale Linien weiterhin scharf abgebildet werden, vertikale hingegen nicht mehr (vgl. Abb. 1.23). Ein vertikaler Spalt führt demnach aufgrund von Beugungseffekten zu einem – in horizontaler Richtung – unscharfen Bild. Da beim Auge eine Lochblende das eindringende Licht begrenzt, ist Ähnliches in jeder Richtung zu erwarten.

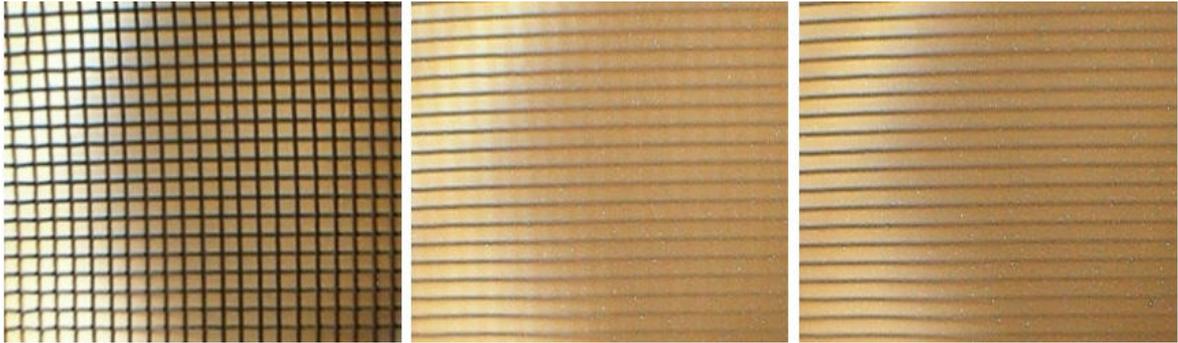


Abb. 1.23 von links nach rechts: Je enger der vertikale Spalt, umso unschärfer die vertikalen Linien, bis sie schließlich kaum mehr zu erkennen sind

Um Vorgänge am Einfachspalt besser zu verstehen, ist es sinnvoll, sich mit den Vorgängen am Doppelspalt zu beschäftigen.

Beugung und Interferenz am Doppelspalt

Ein Doppelspalt wird mit Laserlicht beleuchtet. Das Licht, das den Doppelspalt durchdringt, wird anschließend auf einem Schirm betrachtet. Statt zweier heller Streifen erhält man dort ein Interferenzmuster, bestehend aus Interferenzmaxima und -minima. Bei der Betrachtung des Spaltbildes (vgl. Abb. 1.23 und Abb. 1.24) fällt zudem auf, dass die Helligkeit der Maxima mit zunehmender Ordnung periodisch ab- und wieder zunimmt. Dies liegt daran, dass sich das Doppelspaltinterferenzbild mit dem Beugungsbild der beiden beteiligten Spalten überlagert. Dies wird aber zunächst noch nicht betrachtet.

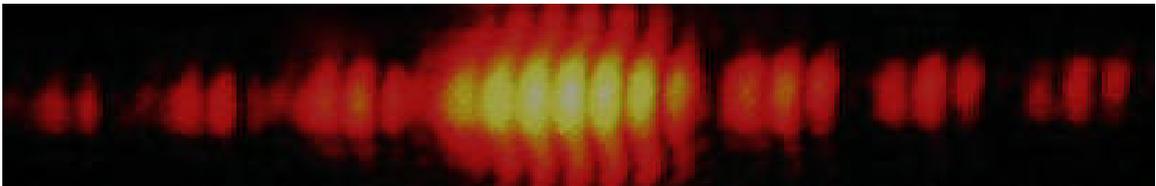


Abb. 1.24 Interferenz an einem Doppelspalt

Das Interferenzmuster entsteht aus der Überlagerung des Lichts, das die beiden Spalte durchdringt. Die beiden Spalte werden zuerst als punktförmige Lichtquellen betrachtet, deren Licht sich in die Halbebene hinter dem Spalt ausbreitet.

Die Welle, die in Abb. 1.25 aus Spalt 1 kommt, hat gegenüber der Welle aus Spalt 2 den Gangunterschied Δs . Bei einem Maximum überlagern sich die beiden Wellen *konstruktiv*. Der Gangunterschied ist dann ein ganzzahliges Vielfaches der Wellenlänge des Lichtes: $\Delta s = k \lambda$ mit $k \in \mathbb{Z}$.

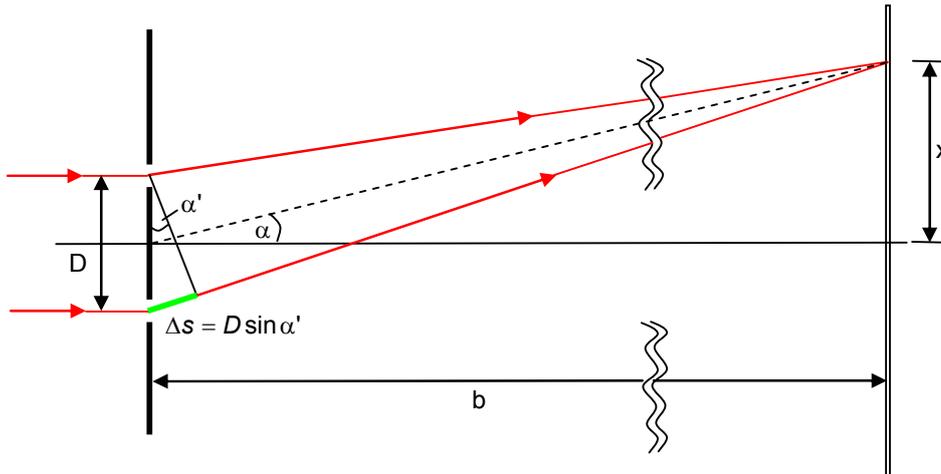


Abb. 1.25 Überlagerung der Wellen am Doppelspalt.

Damit und mithilfe von Abb. 1.25 lassen sich diejenigen Winkel berechnen, unter denen konstruktive Interferenz auftritt:

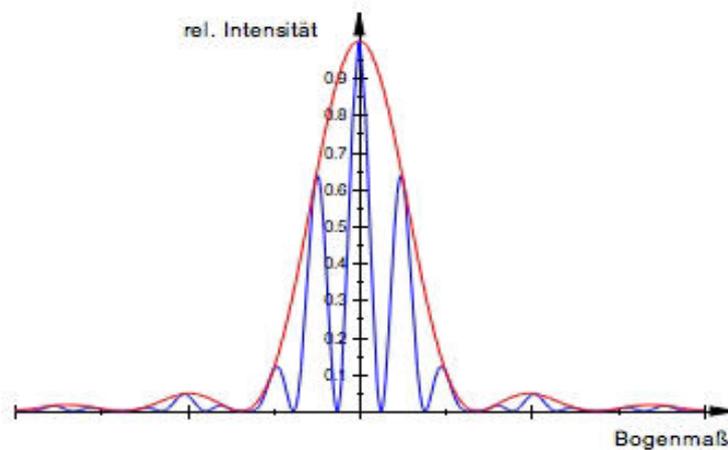


Abb. 1.26 Genaue Intensitätsverteilung beim Doppelspalt (blau). Die einhüllende Kurve (rot) entspricht der Intensitätsverteilung eines Einfachspalts.

Bedingung für Maxima k-ter Ordnung

$$\Delta s = k \lambda = D \sin \alpha_k \approx D \frac{x_k}{b} \rightarrow x_k = \frac{k \lambda b}{D} \quad \text{mit } k = 0, 1, 2, \dots \quad (1.2 \text{ a})$$

Hier wurde bereits die Kleinwinkelnäherung $\tan \alpha \approx \sin \alpha \approx \alpha$ sowie $\alpha \approx \alpha'$ verwendet.

Bedingung für Minima k-ter Ordnung

$$\Delta s = \left(k - \frac{1}{2}\right) \lambda = D \sin \alpha_k \approx D \frac{x_k}{b} \rightarrow x_k = \frac{(2k - 1) \lambda b}{2D} \quad \text{mit } k = 1, 2, \dots \quad (1.2 \text{ b})$$

Auch hier wurden die oben angegebenen Näherungen gemacht.

Beugung und Interferenz am Einfachspalt

Ein Einfachspalt wird mit Laserlicht beleuchtet. Das Licht, das den Spalt durchdringt, wird anschließend auf einem Schirm betrachtet. Dort ist ein wesentlich verbreitertes Bild des Spaltes zu erkennen (Hauptmaximum). Daneben erkennt man zusätzlich noch weitere, wesentlich schwächere Lichtstreifen (Nebenmaxima, vgl. Abb. 1.27).



Abb. 1.27 Beugungsbild eines Einfachspaltes

Die Beugung erklärt sich wieder mithilfe des Huygens'schen Prinzips. Dazu geht man wie üblich von N , danach von unendlich vielen, nebeneinander liegenden Wellenzentren im Spalt aus.

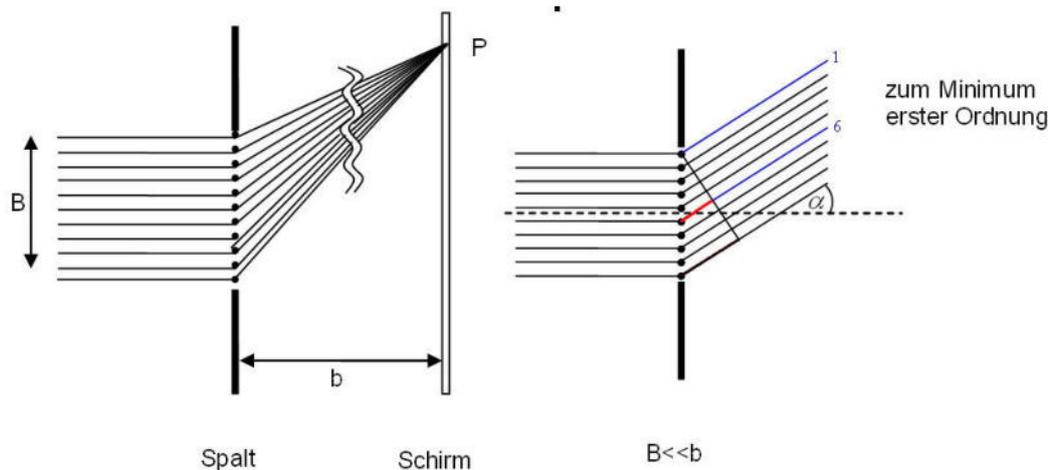


Abb. 1.28 Überlagerung der Elementarwellen am Einfachspalt.

Wieder erlaubt die Annahme, dass der Abstand b zwischen Spalt und Schirm erheblich größer als die Spaltbreite B ist, die Betrachtung paralleler Lichtstrahlen hinter dem Doppelspalt. Zur Vereinfachung geht man z. B. von zehn Wellenzentren aus (Abb. 1.28). Besteht zwischen 1. und 6. Verbindungsstrahl ein Gangunterschied Δs_{1-6} von $\lambda/2$, so treffen von diesen beiden Zentren im Punkt P genau Maximum und Minimum aufeinander. Die beiden Wellen löschen sich gegenseitig aus. Gleiches passiert mit den Wellen aus Zentrum zwei und sieben, bzw. drei und acht usw., sodass sich immer zwei Strahlen paarweise auslöschen. Mit dieser Überlegung erhält man unter der Verwendung der Kleinwinkelnäherung die Bedingung für das Minimum erster Ordnung

$$\Delta s_{1-6} = \frac{\lambda}{2} = \frac{B}{2} \sin \alpha \approx \frac{B}{2} \frac{x_1}{b} \rightarrow x_1 = \frac{\lambda b}{B}$$

Die Minima höherer Ordnung erhält man bei

$$x_k = \frac{k \lambda b}{B} \quad \text{mit } k = 2, 3, \dots$$

Unter der Voraussetzung, dass die Kleinwinkelnäherung erfüllt ist, befinden sich die Maxima höherer Ordnung in der Mitte zwischen zwei Minima. Demnach liegen die Nebenmaxima bei

$$x_k = \frac{(2k+1) b \lambda}{2 B} \quad \text{mit } k = 1, 2, \dots$$

In Abb. 1.29 ist die Situation beim ersten Nebenmaximum gezeigt. Es ist ersichtlich, dass ein Nebenmaximum eine wesentlich geringere Intensität besitzt als das Hauptmaximum, weil sich Strahlenbündel z. T. gegenseitig auslöschen.

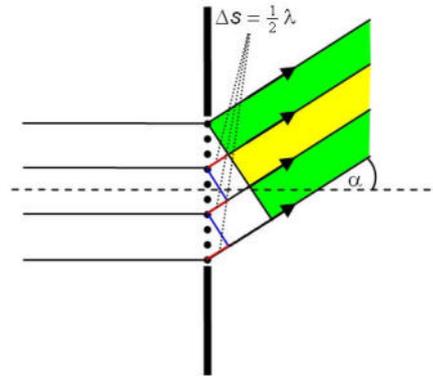


Abb. 1.29
Entstehung des Maximums 1. Ordnung am Einfachspalt

Quellen:

Grehn, Krause, „Metzler Physik“, Schrödel Verlag, Braunschweig 2007, S. 132 – 135, S. 300 – 312
Müller, Leitner, Dilg, Mraz, „Physik Leistungskurs 2. Semester“, Ehrenwirth Verlag, München 1990, S. 124 – 127, 142 – 149

Ergänzung

Die **Intensitätsverteilung** am Einfachspalt kann man mit folgender Überlegung ermitteln: Nach dem Huygens'schen Prinzip kann man im Spalt von unendlich vielen Wellenzentren ausgehen. Die Auslenkung der Welle, die von der Spaltmitte (Koordinatenursprung) ausgeht, wird am Ort R durch die Funktion $A_0 e^{i(\omega t - kr)}$ beschrieben, wobei A_0 die Amplitude der Elementarwelle ist. Der Ortsvektor, der vom Koordinatenursprung nach R zeigt, werde mit \vec{r} bezeichnet, der Wellenvektor mit \vec{k} . Das Skalarprodukt aus \vec{r} und \vec{k} ist gleich dem Produkt der Beträge, da die beiden Vektoren als parallel angenommen werden können. Die Welle, deren Zentrum am Ort y liegt, unterscheidet sich von der Welle mit Zentrum im Ursprung am Ort R lediglich durch den Phasenunterschied $\phi = y \sin \alpha$. Sie wird also durch die Funktion $A_0 e^{i(\omega t - k(r - y \sin \alpha))}$ beschrieben (vgl. Abb. 1.30). Um die Amplitude am Ort R zu erhalten, die von allen Elementarwellen des Spalts erzeugt wird, muss man nun über alle einlaufenden Elementarwellen integrieren:

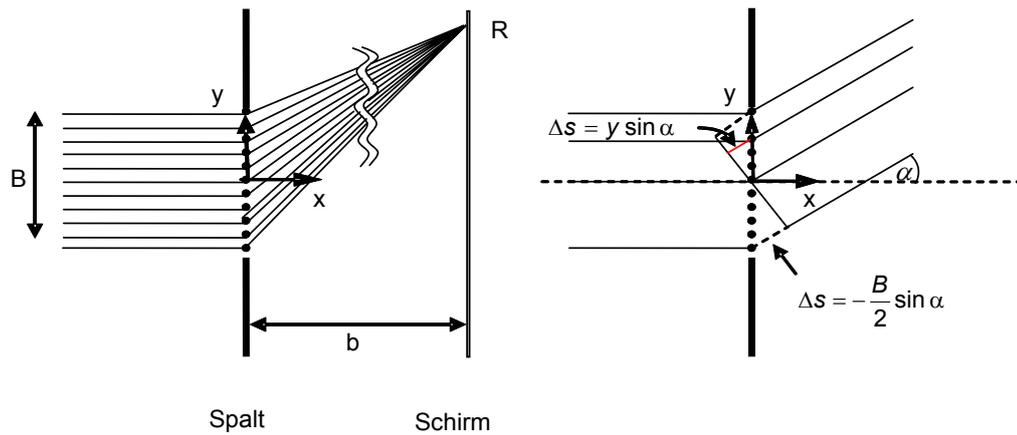


Abb. 1.30 Die linke Abbildung zeigt die Situation des Strahlenverlaufs beim Einfachspalt. Der Schirm sei relativ zur Spaltbreite weit vom Spalt entfernt, sodass die Strahlen als parallel aufgefasst werden können. Die rechte Abbildung erläutert, wie der Gangunterschied der einzelnen Elementarwellen ermittelt wird.

$$\begin{aligned}
 A(\alpha) &= \frac{A_{\text{ges}}}{B} \int_{-\frac{B}{2}}^{\frac{B}{2}} e^{i(\omega t - k(r+y \sin \alpha))} dy \\
 &= \frac{A_{\text{ges}}}{B} e^{i(\omega t - kr)} \int_{-\frac{B}{2}}^{\frac{B}{2}} e^{iky \sin \alpha} dy \\
 &= \frac{A_{\text{ges}}}{B} e^{i(\omega t - kr)} \frac{1}{ik \sin \alpha} \left(e^{i\frac{B}{2}k \sin \alpha} - e^{-i\frac{B}{2}k \sin \alpha} \right) \\
 &= \frac{A_{\text{ges}}}{B} e^{i(\omega t - kr)} \frac{2}{k \sin \alpha} \frac{1}{2i} \left(e^{i\frac{B}{2}k \sin \alpha} - e^{-i\frac{B}{2}k \sin \alpha} \right) \\
 &= \frac{A_{\text{ges}}}{B} e^{i(\omega t - kr)} \frac{2}{k \sin \alpha} \sin \left(\frac{B}{2} k \sin \alpha \right) \\
 &= \frac{A_{\text{ges}}}{B} e^{i(\omega t - kr)} \frac{2}{\frac{2\pi}{\lambda} \sin \alpha} \sin \left(\frac{B}{2} \frac{2\pi}{\lambda} \sin \alpha \right) \\
 &= A_{\text{ges}} e^{i(\omega t - kr)} \frac{1}{\frac{B\pi}{\lambda} \sin \alpha} \sin \left(\frac{B\pi}{\lambda} \sin \alpha \right)
 \end{aligned}$$

An geeigneter Stelle wurde dabei die Beziehung $k = \frac{2\pi}{\lambda}$ verwendet. Wegen

$$\lim_{\alpha \rightarrow 0} \frac{\sin \left(\frac{B\pi}{\lambda} \sin \alpha \right)}{\frac{B\pi}{\lambda} \sin \alpha} = 1$$

und weil sich die Intensität aus dem Quadrat der Amplitude errechnet, folgt für das Intensitätsverhältnis

$$\frac{I(\alpha)}{I(0)} = \frac{\left(\frac{1}{\frac{B\pi}{\lambda} \sin \alpha} \sin \left(\frac{B\pi}{\lambda} \sin \alpha \right) \right)^2}{1^2} = \left(\frac{\sin \left(\frac{B\pi}{\lambda} \sin \alpha \right)}{\frac{B\pi}{\lambda} \sin \alpha} \right)^2.$$

Nimmt man eine Wellenlänge λ von 600 nm und eine Spaltbreite B von $0,1 \text{ mm}$ an, so erhält man die Verteilung in Abb. 1.31. Das erste Nebenmaximum findet man unter einem Winkel ϑ von etwa einem halben Grad. Nebenmaxima erhält man für

$$\frac{B\pi}{\lambda} \sin \alpha = \frac{(2n+1)}{2} \pi \quad \text{mit } n = 1, 2, 3, \dots$$

Das Verhältnis der maximalen Intensität des ersten Nebenmaximums zur maximalen Intensität des Hauptmaximums berechnet sich demnach zu

$$\frac{I_{\max 1}}{I(0)} = \left(\frac{2}{3\pi} \sin \left(\frac{3}{2} \pi \right) \right)^2 = \left(\frac{2}{3\pi} \right)^2$$

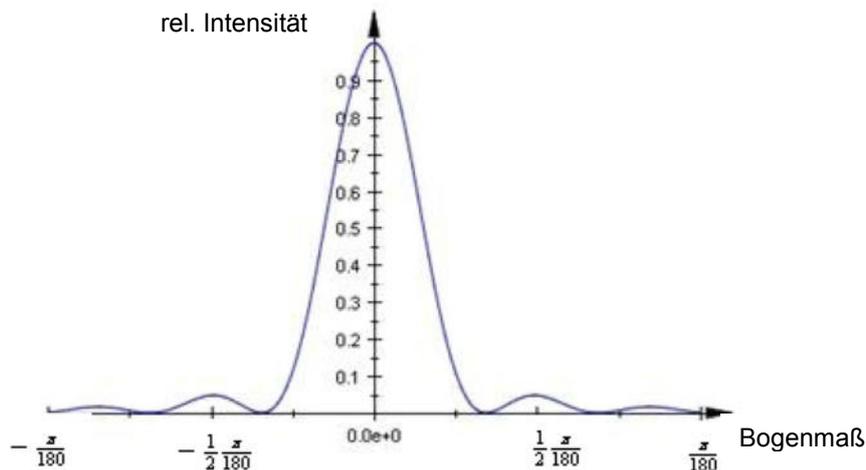


Abb. 1.31 Berechnete Intensitätsverteilung am Einfachspalt

Beugung und Interferenz an der Lochblende

In unserem Auge wird Beugung nicht durch einen Spalt, sondern durch eine Lochblende hervorgerufen, nämlich durch die Iris. Eine Intensitätsverteilung kann im Wesentlichen auf ähnliche Art und Weise mithilfe des Huygens'schen Prinzips errechnet werden. Die Intensitätsverteilung entspricht Abb. 1.32.

Die rechnerischen Ergebnisse für die Minima unterscheiden sich von denen des Einfachspalts lediglich um einen Korrekturfaktor:

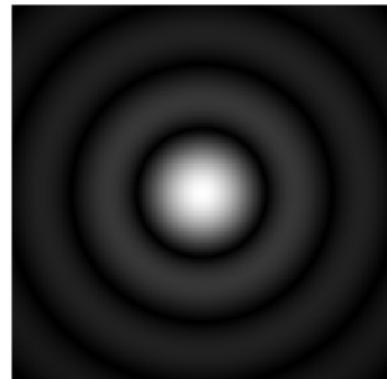


Abb. 1.32 Beugung an der Lochblende

$$1. \text{ Minimum: } \Delta s = B \sin \alpha = 1,22\lambda \quad (1.3 \text{ a})$$

$$2. \text{ Minimum: } \Delta s = B \sin \alpha = 2,23\lambda \quad (1.3 \text{ b})$$

$$3. \text{ Minimum: } \Delta s = B \sin \alpha = 3,24\lambda \quad (1.3 \text{ c})$$

Auflösungsvermögen

Begrenzung der Sehleistung durch Beugungseffekte

Die gerade besprochenen Beugungsphänomene begrenzen das Auflösungsvermögen des Auges. Ein Lichtpunkt, der eine kugelsymmetrische Wellenfront aussendet, erzeugt durch die Blende ein Beugungsscheibchen mit Radius R , das durch die Optik des Auges auf die Netzhaut abgebildet wird. Zwei nebeneinander liegende Lichtpunkte können per definitionem aufgrund der Beugung dann nicht mehr unterschieden werden, wenn der Abstand d der Beugungsscheibchen kleiner ist als ihr Radius R (vgl. Abb. 1.33).

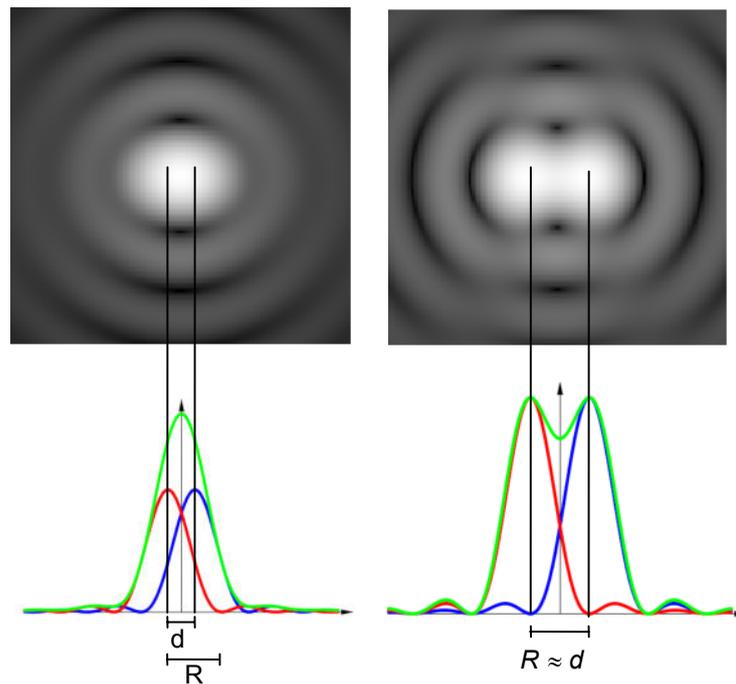


Abb. 1.33 Intensitätsverteilung nahe beieinander liegender Punkte; die grüne Verteilung stellt in beiden Situationen die Summe der roten und der blauen Verteilung dar. Wenn der Abstand der Beugungsscheibchen kleiner ist als deren Radius, dann gelten die Punkte nicht mehr als unterscheidbar.

Bei einer Lochblende gilt für das Minimum 1. Ordnung nach (1.3 a) $\Delta s = B \sin \alpha = 1,22 \lambda$, wobei mit B der Linsendurchmesser bezeichnet wird. Sind zwei Punkte gerade noch unterscheidbar, so fällt das Hauptmaximum des einen Punktes gerade in das erste Minimum des Beugungsbildes des zweiten Punktes (vgl. Abb. 1.34). Da zwei gerade noch zu unterscheidende Punkte nahe beieinander liegen, ist α sehr klein und es gilt die Kleinwinkelnäherung: $\sin \alpha \approx \alpha \approx \tan \alpha$. Damit folgt:

$$\alpha = 1,22 \frac{\lambda}{B} = \frac{R}{b} = \frac{D}{g} \quad (1.4)$$

Mithilfe von Gleichung (1.4) lässt sich nun sowohl der minimale Abstand D gerade noch unterscheidbarer Lichtpunkte wie auch der Radius R eines Beugungsscheibchens ermitteln:

$$R = 1,22 \frac{\lambda b}{B} \quad \text{bzw.} \quad D = 1,22 \frac{\lambda g}{B} \quad (1.5)$$

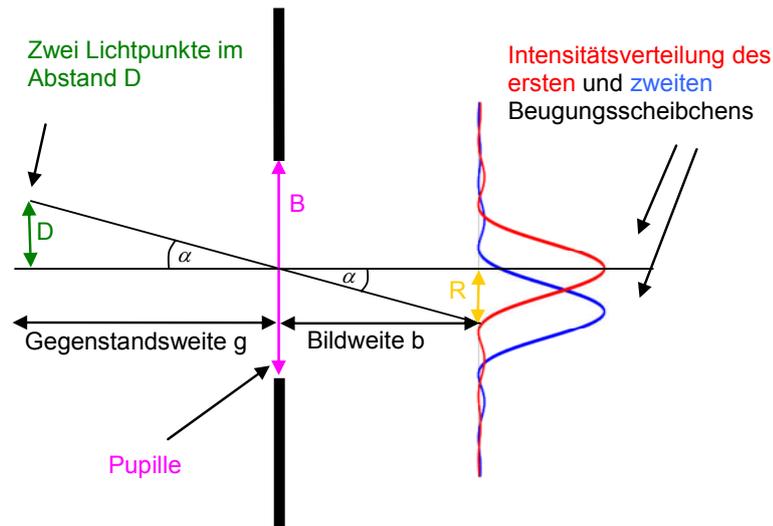


Abb. 1.34 Auflösung zweier gerade noch unterscheidbarer Bildpunkte

Beim menschlichen Auge liegt der Pupillendurchmesser B typischerweise zwischen 2 mm und 7 mm . Um das maximale Auflösungsvermögen des Auges zu ermitteln, nimmt man eine sehr gute Ausleuchtung an und demnach einen Pupillendurchmesser von ca. $2,5\text{ mm}$. Weiterhin wählt man für λ eine „mittlere“ Wellenlänge von ca. 550 nm (gelbes Licht). Die Bildweite b liegt bei ca. $1,7\text{ cm}$.

Die Beugungseffekte führen so zu folgenden Limitierungen bei der Auflösung:

- kleinster auflösbarer Winkel: $\alpha = 2,7 \cdot 10^{-4} \approx 0,015^\circ \approx 1'$.
- Durchmesser des Beugungsscheibchens: $R = 4,5\ \mu\text{m}$
- Zwei nebeneinander liegende Punkte in einer Entfernung von 25 cm sind gerade noch auflösbar, wenn sie einen Abstand D von ca. $0,07\text{ mm}$ haben.

Natürlich ist dies lediglich eine theoretische Grenze. Sphärische und chromatische Abberation verschlechtern das optische Auflösungsvermögen ebenfalls, auch wenn diese zum Teil durch Verarbeitungsprozesse im Gehirn wieder herausgerechnet werden. Und auch im nachfolgenden Abschnitt wird ein weiterer Begrenzungsmechanismus besprochen.

Quellen:

Grehn, Krause, „Metzler Physik“, Schrödel Verlag, Braunschweig 2007, S. 132 – 135, S. 310 – 311

Penzlin, „Lehrbuch der Tierphysiologie“, Spektrum Verlag, München 2005, S. 756 – 760

<http://www.matter.org.uk/tem/resolution.htm>

Begrenzung der Sehleistung durch die Sehzellendichte

Die Auflösung des Auges wird neben Beugung und Linsenfehlern noch von einer weiteren Größe begrenzt. Ähnlich wie bei einem CCD-Chip einer Digitalkamera, bei der das Auflösungsvermögen immer durch die Pixelanzahl angegeben wird, begrenzt beim Auge der Abstand der Sehzellen in der **Fovea** (gelber Fleck, Ort des besten Auflösungsvermögens im Auge) ebenfalls das Auflösungsvermögen.

Zwei Punkte können gerade noch unterschieden werden, wenn sich zwischen zwei gereizten Sehzellen mindestens eine nicht gereizte befindet (vgl. Abb 1.35):



Abb. 1.35 gerade noch unterscheidbar (gereizte Sehzellen schwarz) nicht mehr unterscheidbar

Der Abstand der Zapfen in der Fovea liegt bei ca. $2 \mu\text{m}$. Demnach müssen die Bildpunkte zweier gerade noch zu unterscheidender Punkte auf der Netzhaut einen Mindestabstand von $4 \mu\text{m}$ besitzen. Dies entspricht einem gerade noch auflösbaren Winkel von $2,4 \cdot 10^{-4} \approx 0,014^\circ$. Zwei Punkte können in 25 cm Entfernung also gerade noch wahrgenommen werden, wenn sie mindestens $0,06 \text{ mm}$ auseinander liegen. Interessant ist, dass diese Werte annähernd mit der Begrenzung durch Beugungseffekte zusammenfallen. Die Dichte der Sehzellen scheint also an die beugungstheoretische Grenze des Auflösungsvermögens angepasst zu sein. Dieses Prinzip der Ökonomie ist bei biologischen Systemen fundamental und von höchster Bedeutung.

Die Grenze des Auflösungsvermögens aufgrund der Sehzellendichte lässt sich durch eine Erhöhung der Rezeptordichte verbessern. Dies ist einerseits durch einen kleineren Sehzellendurchmesser oder auch durch ein größeres Auge möglich, bei dem ein größeres optisches Bild auf der Retina erzeugt wird.

Begrenzung unserer Sehleistung durch die Signalverarbeitung

Bereits im Auge werden die Signale verschiedener Sehzellen zu einem einzigen Signal zusammengeführt (Konvergenz). Dies geschieht in den sog. Bipolar- und Ganglienzellen. Auch dies begrenzt natürlich die Sehschärfe. Beim menschlichen Auge ist es so, dass in der Fovea auf jede Sehzelle etwa eine Ganglienzelle kommt (nahezu keine Konvergenz). Außerhalb des gelben Flecks ist die Konvergenz hingegen recht groß. Das Verhältnis zwischen der Anzahl der Ganglienzellen und der Anzahl der Sehzellen im menschlichen Auge ist durchschnittlich ca $1 : 110$. Ein hoher Konvergenzgrad führt zwar zu einer gewissen Sehunschärfe, erhöht aber auch die Empfindlichkeit, mit der optische Reize wahrgenommen werden können (bei CCD Chips nennt man diesen Effekt „Binning“).

Verbesserung der Sehleistung

Die Grenzen der Sehleistung aufgrund von Beugungseffekten einerseits und aufgrund der Sehzellendichte andererseits sind aufeinander abgestimmt. Die Größe des Beugungsscheibchens ist durch (1.5) festgelegt. Ein Beugungsscheibchen ist demnach umso kleiner, je kleiner das Verhältnis b/B ist. Dies kann man zunächst durch eine kleinere Bildweite b als auch durch eine größere Pupille B erreichen. Allerdings führt eine Verkleinerung von b auch zu einem kleineren Bild auf der Netzhaut, was wiederum eine Verschlechterung des Auflösungsvermögens – vorgegeben durch die Sehzellendichte – nach sich zieht. Beugungseffekte werden also am besten durch eine Vergrößerung der Augenöffnung verringert. Diese Verbesserung ist aber nur dann wirksam, wenn *gleichzeitig* die Sehzellendichte auf der Netzhaut entsprechend größer ist. Umgekehrt kann bei gleicher Sehzellendichte mit einem größeren Auge ein besseres Auflösungsvermögen erzielt werden, da durch das auf der Netzhaut befindliche, größere Bild entsprechend mehr Sehzellen belichtet werden. Zwar ist bei einem größeren Auge das Verhältnis b/B gleich, die Größe der Beugungsscheibchen also unverändert, doch ist der Abstand zweier Bildpunkte auf der Netzhaut größer, wodurch eine Verbesserung der Auflösung erzielt werden kann. Weiteres Potential zur Verbesserung der Sehleistung liegt zudem in der Verbesserung der Abbildungsqualität.

Vergleich von Adlerauge und Menschenauge

Das hohe Auflösungsvermögen bei Greifvögeln ist bekannt. So ist das Auflösungsvermögen eines Bussards etwa viermal besser als das eines Menschen. Ein Bussard kann aus 100 m Entfernung noch eine Heuschrecke erkennen. Die Gründe für das höhere Auflösungsvermögen sind vielschichtig. So verfügt ein Bussard über eine höhere Sehzellendichte (Bussard: 10^6 mm^{-2} , Mensch: $1,6 \cdot 10^5 \text{ mm}^{-2}$), ein elongiertes (d. h. ein etwas „langgezogenes“) Auge und einen deutlich besseren dioptrischen Apparat. Auch das Verhältnis zwischen Pupillengröße B und Bildweite b ist bei Vögeln allgemein günstiger. Dies führt zu einer kleineren Beugung.



Abb. 1.36 Adlerauge
(Quelle: Wikipedia)

Darüber hinaus hat die Fovea bei Greifvögeln eine enge trichterförmige Einsenkung. Man nimmt an, dass diese als eine Art Streulinse fungiert, um das Bild zu vergrößern (vgl. Abb. 1.37). Zudem kann die Pupille von solchen Vögeln sehr schnell auf Helligkeitsunterschiede reagieren. Als weiterer Vorteil erweist sich, dass der Bussard auch im UV-Bereich sehen und damit zum Beispiel UV-Reflexionen des Urins von Wühlmäusen wahrnehmen kann.

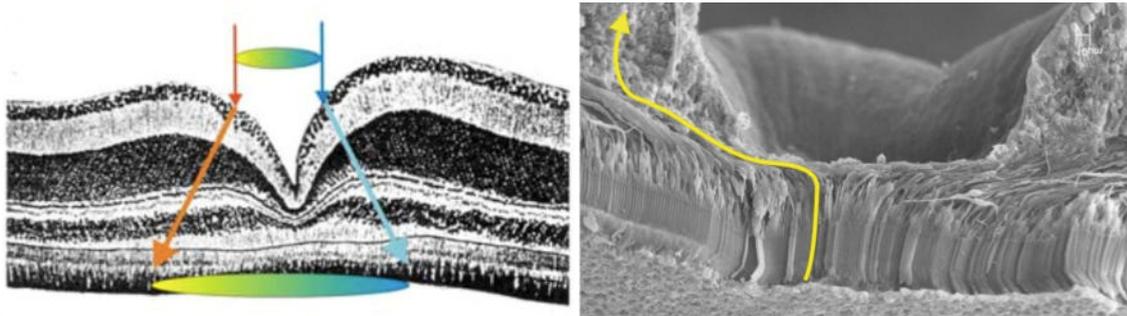


Abb. 1.37 Links: trichterförmige Habichtfovea in ihrer Funktion als „Vergrößerungslinse.“ Rechts: Rasterelektronenmikroskopaufnahme der menschlichen Fovea. Die gelbe Linie deutet die Informationsweiterleitung an. (mit freundlicher Genehmigung von Prof. Andreas Reichenbach)

Ergänzung

Beim Menschen gestaltet sich die Fovea nach einem anderen Prinzip. Um ein möglichst hohes Auflösungsvermögen zu erreichen, sind hier die Zapfen sehr dicht gepackt. Jeder dieser Zapfen überträgt seine Information auf mehrere „private“ Bipolar- und Ganglienzellen. Damit das einfallende Licht direkt auf die Zapfen fallen kann, sind die darüberliegenden Netzhautschichten zur Seite geschoben. Deshalb hat die Fovea des Menschen die Form einer Schüssel mit einem Durchmesser von ca. $500 \mu\text{m}$. Dies stellt eine extreme Spezialisierung dar. Sie kann nur auf einem sehr kleinen Bereich erfolgen und liegt wegen der notwendigen hohen lokalen Stoffwechselfversorgung ohnehin an der Grenze des Machbaren. Eine Folge davon ist die altersbedingte Makuladegeneration (AMD). Bei dieser Krankheit wird der Ort des schärfsten Sehens durch eine Stoffwechselstörung geschädigt.

Quellen:

Reichenbach A. „Die Wirbeltiernetzhaute – ein merkwürdiges Sinnesorgan.“ Sitzungsberichte der Sächsischen Akademie der Wissenschaften 130 (6) 2008. Verlag der Sächsischen Akademie der Wissenschaften (ISBN 978-3-7776-1588-2)

Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie Band 1“, Springer Verlag, Berlin Heidelberg 2003, S. 351, 384ffPenzlin, „Lehrbuch der Tierphysiologie“, Spektrum Verlag, München 2005, S. 744, S. 756 – 760

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Grenzen unserer Sehleistung“ (ca. 5 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- können Beugungs- und Interferenzphänomene am Einfach- und am Doppelspalt erklären und einfache Berechnungen durchführen,
- kennen verschiedene Faktoren, von denen das Auflösungsvermögen abhängt, und können deren Einfluss nach dem Prinzip des schwächsten Glieds in der Kette einordnen,
- können die Grenzen des Auflösungsvermögens aufgrund von Beugung und aufgrund der Sehzellendichte quantitativ abschätzen und vergleichen,
- können ein Experiment beschreiben, mit dem man das tatsächliche Auflösungsvermögen messen kann,
- sind in der Lage zu argumentieren, wie sich das Auflösungsvermögen unseres Auges verbessern ließe.

Das Ziel dieser Unterrichtseinheit ist es, zu erforschen, wodurch das Auflösungsvermögen des Auges begrenzt wird. Hierzu können Vermutungen gesammelt werden, die man ggf. notiert und fixiert. Im Anschluss daran kann man einen Versuch zeigen, der das Auflösungsvermögen auf eine verblüffende Art und Weise begrenzt, wie es in der Diskussion vorher wahrscheinlich noch nicht vorgekommen ist, nämlich aufgrund von Beugung und Interferenz. Ein geeigneter Versuch wird im fachlichen Teil aufgeführt (vgl. Abb. 1.22 und 1.23). In diesem Zusammenhang lassen sich auch die aus Jahrgangsstufe 10 bekannten Begriffe Beugung und Interferenz aufgreifen und wiederholen.

Das obige Experiment lässt erkennen, dass Beugung und Interferenz beim Auge tatsächlich zu einer Begrenzung der Sehleistung führen müssen. Es stellt sich nur die Frage, inwiefern dieser Effekt tatsächlich *der* limitierende Faktor ist oder ob die zu Beginn diskutierten Effekte viel stärker zum Tragen kommen. Dazu muss der Einfachspalt quantitativ verstanden werden. Um den Einstieg einfach zu halten, ist es sinnvoll, vor dem Einfachspalt den Doppelspalt zu thematisieren. Haben die Schülerinnen und Schüler schließlich den Einfachspalt verstanden, kann man die Grenzen der Sehleistung aufgrund von Beugungsphänomenen abschätzen. In diesem Zusammenhang sollte auch der für Lochblenden notwendige Korrekturfaktor erwähnt werden.

Nun können die weiteren möglichen limitierenden Faktoren untersucht werden. Dabei wird den Schülerinnen und Schülern immer wieder deutlich, dass letztendlich das „schwächste Glied in der Kette“ das Auflösungsvermögen des Auges begrenzt. Besonders interessant ist in diesem Zusammenhang, dass die Sehzellendichte auf der Retina auf die Größe der Beugungsscheibchen abgestimmt zu sein scheint.

Bei entsprechender Schwerpunktsetzung können noch einige, weitere Faktoren diskutiert werden, z. B. welchen Einfluss die stark konvergente Schaltung von Sehzellen hat, durch die erklärt werden kann, warum wir nur mit dem gelben Fleck scharf sehen können. Schließlich kann auch noch die Frage nach dem Einfluss von Linsenfehlern auf die optische Qualität unseres Sehapparats thematisiert werden.

Möchte man das Auflösungsvermögen des Auges experimentell bestimmen und mit obigen Ergebnissen vergleichen, eignet sich folgender Versuch:

Man bringt zwei schwarze Punkte im Abstand von ca. $3\text{ mm} - 6\text{ mm}$ an einer hellen Wand oder Türe an. Danach stellt man sich davor und geht langsam rückwärts, solange bis die beiden Punkte nicht mehr getrennt voneinander wahrnehmbar sind. Es sollte darauf geachtet werden, dass man die Möglichkeit hat, von den beiden Punkten ungefähr einen Abstand von ca. 10 m einnehmen zu können und dass der Raum gut ausgeleuchtet ist. Aus dem Abstand der beiden Punkte voneinander und aus dem Abstand des Betrachters zu den Punkten, wenn er diese gerade nicht mehr unterscheiden kann, lässt sich der kleinste auflösbare Winkel berechnen und so auch der Abstand der beiden Punkte auf der Netzhaut.

Zum Abschluss an dieses Kapitel kann wieder kurz ein vergleichender Blick ins Tierreich geworfen werden. Es bietet sich z. B. an, das Auflösungsvermögen bei Greifvögeln mit dem bei Menschen zu vergleichen. Hierzu eignet sich unter Umständen auch gut ein Schülerreferat.

1.3 Physikalische Grundlagen der Hörempfindung

Schallwellen

Das Auge ist für unsere Orientierung zweifelsfrei unerlässlich, doch ist das Ohr, mit dessen Hilfe wir akustische Signale aufnehmen, für unsere Kommunikation das bei weitem bedeutsamste Organ. Das Schallerzeugungssystem Kehlkopf/Stimmbänder einerseits und Ohr andererseits ergänzen sich in idealer Weise zum Senden und Empfangen von Signalen unter Ausnutzung der physikalischen Eigenschaften der uns umgebenden Atmosphäre. Damit diese Form der Kommunikation funktionieren kann, muss das Ohr den physikalischen Gesetzen der Akustik angepasst sein; so kann es die in Schallwellen befindliche Information herausfiltern.

Trifft auf das Trommelfell eine Schallwelle hoher Frequenz, so wird im Gehirn eine Empfindung erzeugt, die wir einen „hohen Ton“ nennen, bei niedriger Frequenz erscheint uns der Ton „tief“. Musik und Sprache setzen sich aus Tönen unterschiedlicher Frequenz, Länge und Intensität bzw. Lautstärke zusammen. Ziel des folgenden Abschnitts ist es, zu verstehen, wie diese akustischen Signale im Ohr aufbereitet werden. Dazu betrachten wir ein solches Signal: Der Ton *a*, gespielt auf einem Cello. Das Schwingungsmuster links, das den Druckschwankungen der Luft entspricht, wurde mithilfe eines Mikrophons aufgenommen und durch ein Oszilloskop sichtbar gemacht (Abb. 1.38 a).

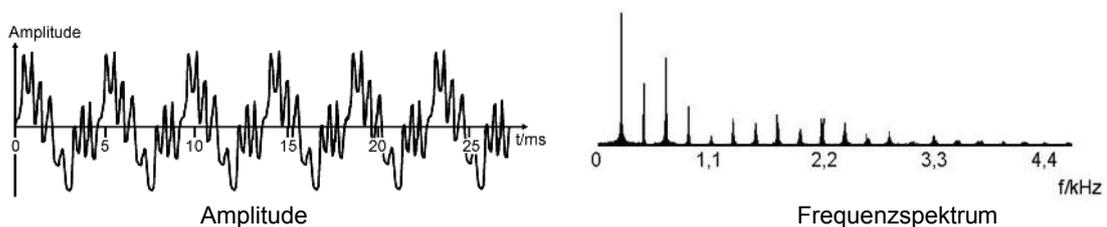


Abb. 1.38 a Cello

Untersucht man dieses Signal mittels der sog. **Fourieranalyse**, erhält man das rechte Diagramm. Das Schwingungsmuster links hat eine periodische Struktur; zu sehen sind hier 6 Perioden. Es lässt sich durch Summation bestimmter periodischer Funktionen erzeugen. Aus der Mathematik weiß man, dass sinus- und kosinusförmige Funktionen einer Grundfrequenz f_0 , der doppelten, dreifachen, vierfachen... Frequenz genau dieses leisten. Addiert man nun diese Funktionen mit geeigneter Amplitude, entsteht das Bild auf der linken Seite. Das *a* des Cello setzt sich zusammen aus einer ausgeprägten Grundschwingung mit 220 Hz, einer Schwingung von 440 Hz mit etwa halber Intensität, einer Schwingung von 660 Hz, deren Intensität wieder etwas größer ist usw. Die Intensität der jeweiligen Schwingung ist dem Diagramm rechts zu entnehmen. Alle Sinus- und Kosinustöne, charakterisiert durch Frequenz und Amplitude, ergeben zusammen das auf dem Cello gespielte *a*.

Im Bildpaar von Abb. 1.38 b wurde die gleiche Note gespielt, diesmal jedoch auf einer Trompete. Die Grundschwingung liegt naturgemäß wieder bei 220 Hz, allerdings ist diese hier recht schwach ausgeprägt. Die Schwingung bei 440 Hz und noch mehr die bei 660 Hz sind hingegen besonders kräftig. Dies charakterisiert den Klang einer Trompete.

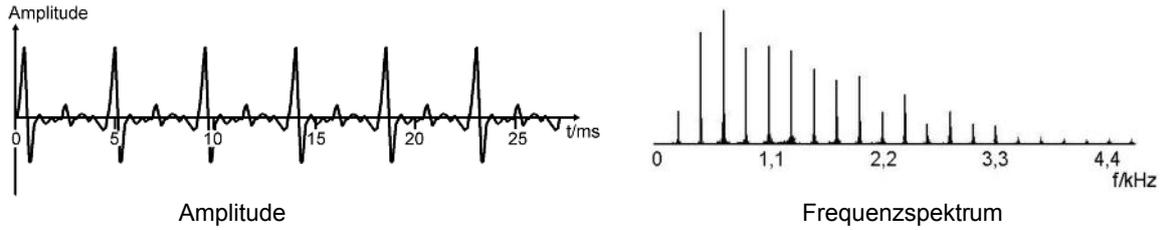


Abb. 1.38 b Trompete

Man kann auch künstlich durch Addition von Sinus- und Kosinusschwingungen den Klang von Musikinstrumenten simulieren. Im Beispiel von Abb. 1.39 wird ein „Ton“ einer Grundfrequenz f_0 (weiß) und weiteren „Tönen“ ganzzahlig-vielfacher Frequenzen mit unterschiedlichen Amplituden zu einer Gesamtschwingung addiert. Die unterschiedliche Phasenlage der Obertöne erklärt sich durch die Addition von Sinus- und Kosinustönen jeweils gleicher Frequenz unter Ausnutzung des Additionstheorems für den Sinus:

$$A \sin \omega t + B \cos \omega t = C \sin(\omega t + \phi)$$

Die Simulation lässt sich leicht mit dem Programm „Overtone“ (Begleit-CD) bewerkstelligen.

Da wir mithilfe unseres Ohres den Klang einer Trompete sehr wohl von dem eines Cellos unterscheiden können, ist das Ohr offenbar in der Lage, einen Ton, einen Klang, Sprache und Geräusche nach Frequenzen und Amplituden aufzulösen, denn insbesondere auch die Sprache setzt sich aus Schwingungen einzelner Frequenzen zusammen, auch wenn die entsprechenden Spektren dort nicht so regelmäßig aussehen wie in der Musik.

Die bei der Fourieranalyse entstehenden charakteristischen Spektren sind den Linienspektren der Atomphysik ganz ähnlich. So wie die optischen Linienspektren zur Identifikation von Atomen herangezogen werden können, ist es möglich, mit Fourierspektren der Akustik Klänge und Stimmen zu identifizieren. Die Ergebnisse von analysierten Sprachmustern können z. B. Personen zugeordnet werden, was bei der Stimmerkennung, einem wichtigen biometrischen Verfahren, eine große Rolle spielt.

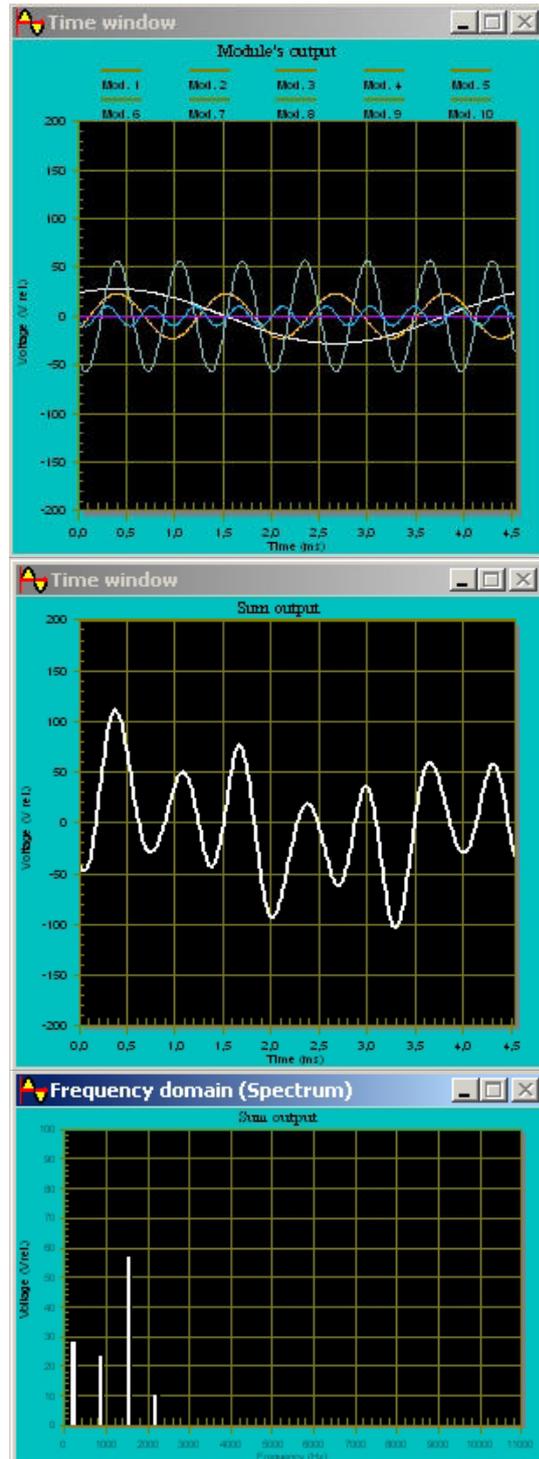


Abb. 1.39 Klangerzeugung mit „Overtone“

Ergänzung

Bei der Fourieranalyse werden die Amplituden der Sinus- und der Kosinusschwingung einer bestimmten Frequenz ermittelt. Unsere Spektren zeigen jedoch nur das Amplitudenquadrat, das proportional zur Intensität ist; die Phase ist unterdrückt: Es gibt also unterschiedliche Schwingungsmuster, die das gleiche Frequenzspektrum haben. Die Intensitätsspektren geben demnach nicht die vollständige Information des akustischen Signals wieder.

Bei der Stimm- und vor allem bei der Spracherkennung gibt es zudem das prinzipielle Problem, dass manche Konsonanten, z. B. *p* und *t*, sehr kurz gesprochen werden und selbst nicht als Ton in Erscheinung treten, sondern nur die Grenze zwischen zwei Vokalen definieren. Zischlaute hingegen, z. B. *s* und *f*, erzeugen kein sauberes, diskretes Spektrum mit klaren Linien, sondern ein akustisches Rauschen. Wie diese sehr komplexen Signale in Ohr und Gehirn als Sprache mit entsprechendem Informationsgehalt aufbereitet werden, ist Gegenstand der aktuellen Forschung und in weiten Teilen bis heute unverstanden.

Mithilfe eines Mikrophons und eines Computers kann man ohne Aufwand Klänge und Geräusche aufnehmen und mittels eines digitalen Spektralanalysators untersuchen. Solche werden im Internet angeboten und können bequem heruntergeladen werden. Ein leistungsfähiges Programm, welches als freeware zur Verfügung steht, ist „audacity“, das auch beiliegt (Begleit-CD).

Es ist sehr interessant und motivierend, die Stimmen von Schülerinnen und Schülern aufzunehmen, ihr Spektrum zu analysieren und zu vergleichen. In Abb. 1.40 sind die Fourierspektren der Vokale „A“, „O“ und „I“ des gleichen Sprechers im Vergleich zu sehen. Dabei wurden mithilfe von „audacity“ jeweils die Grundschwingung bei 90 Hz und die ersten 15 Obertöne aufgezeichnet.

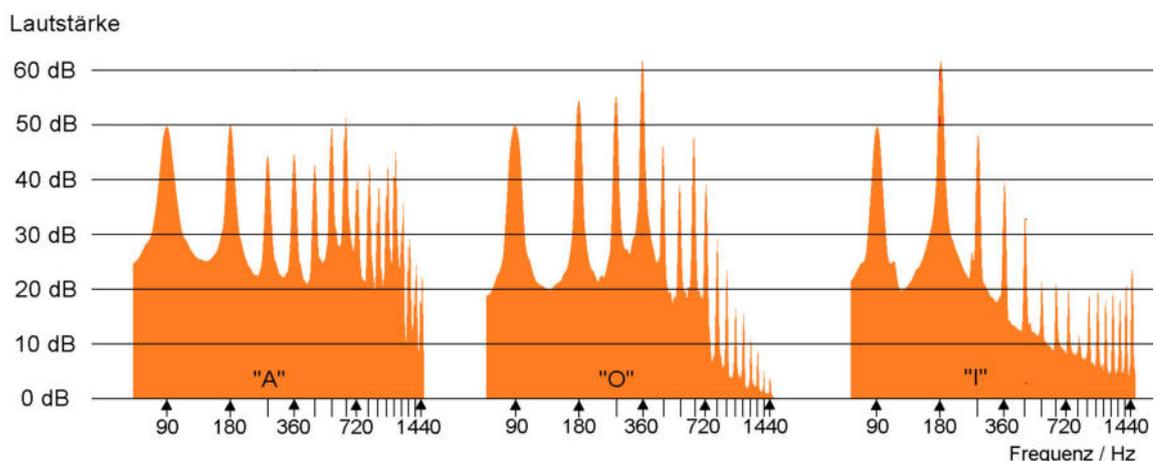


Abb. 1.40 Spektren von Vokalen

Die „Lautstärke“ der Grundschwingung ist in allen drei Fällen gleich und beträgt 50 dB, was normaler Sprachlautstärke entspricht. Die dB-Skala gibt in etwa unser Lautstärkeempfinden wieder, sodass man im Allgemeinen sagen kann, dass Töne über 50 dB lauter sind als die Grundschwingung, solche unter 50 dB leiser. Wie man an den Spektren erkennen kann, lassen sich Vokale über die Lautstärke der Obertöne klassifizieren.

Quellen:

Vogel, „Gerthsen Physik“, 20. Auflage, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg 1999, S. 141 ff.

Schell, „Unendliche Reihen“, Harri Deutsch, Frankfurt 1978, S. 82 ff.

<http://www.clab.unibe.ch/overtone/>

<http://audacity.sourceforge.net/>

Welleneigenschaft von Schall

Beugung

Beugungserscheinungen kann man sehr einfach bei Türen demonstrieren, die nur einen wenige Zentimeter breiten Spalt geöffnet sind. Während sich tiefe Töne, d. h. langwellige Schallwellen dahinter recht gleichmäßig ausbreiten, ist dies bei kurzwelligen Tönen im höheren kHz -Bereich nicht der Fall. Abseits der akustischen Achse findet man hinter dem Türspalt stets Bereiche, wo diese Töne erheblich abgeschwächt sind. Analoges kennt man von der Ausbreitung von Wasserwellen, die durch eine Öffnung treten (Wellenwanne). Ist die Öffnung deutlich schmaler als die Wellenlänge, treten die Wasserwellen annähernd halbkreisförmig aus, im umgekehrten Fall beobachtet man abseits der direkten Ausbreitungsrichtung stets Bereiche geringer Intensität.

Interferenz

Um die Interferenzfähigkeit von Schallwellen zu demonstrieren, kann man zwei identische Stimmgabeln mit einem gegenseitigen Abstand $d > \lambda/2$ anstoßen. Auch hier kann man mit einem Messmikrofon oder auch dem Ohr Bereiche geringerer und solche größerer Intensität registrieren. Da die Phasenlage der Stimmgabeln stets unterschiedlich ist, variiert auch die Position der Orte mit maximal destruktiver Interferenz. Bei einem Mindestabstand von halber Wellenlänge ist jedoch die Existenz von Interferenzminima gewährleistet.

Die Experimente zeigen, dass Schall sich offenbar wellenartig ausbreitet. Schallwellen sind der Idealtypus mechanischer Longitudinalwellen. Bei mechanischen Longitudinalwellen schwingen die Teilchen (Luft oder Flüssigkeitsmoleküle) in Ausbreitungsrichtung. Im Fall periodischer Schwingungen, auf die wir uns beschränken, führen die Teilchen eine gedämpfte harmonische Schwingung in Ausbreitungsrichtung der Welle aus. Dabei entstehen Zonen unterschiedlichen Drucks, die sich mit einer charakteristischen Geschwindigkeit in Luft ausbreiten: Dies ist die Schallgeschwindigkeit $c = 343 \text{ m s}^{-1}$ (bei Normaldruck $p_n = 1013 \text{ hPa}$ und einer Temperatur von 20°C). Eine Longitudinalwelle lässt sich sehr gut mithilfe eines weichen Federwurms veranschaulichen, auch gibt es viele geeignete Simulationen. Der bereits aus der Jahrgangsstufe 10 bekannte Zusammenhang zwischen Ausbreitungsgeschwindigkeit, Wellenlänge und Frequenz lautet:

$$c = \lambda f \quad (1.6)$$

Die Schallortung erfolgt beim Menschen und vielen Säugetieren u. a. durch den Vergleich von akustischem Reiz im linken und im rechten Ohr. Zum einen ist bei ungleichem Schallpegel in den Ohren die betreffende Schallquelle näher an dem Ohr, auf dem lauter gehört wird. Dazu kommt aber noch ein zweiter Effekt: Die Ohren können minimale Laufzeitunterschiede wahrnehmen. Demonstrieren lässt sich das mithilfe eines $2 \text{ m} - 3 \text{ m}$ langen Schlauchs, dessen Enden an die beiden Ohren einer Schülerin bzw. eines Schülers gehalten werden (vgl. Abb. 1.41). Nun wird mit einem Hämmerchen auf den Schlauch geklopft. Wird nicht genau die Mitte des Schlauchs getroffen, kann man bereits eine Wegdifferenz von wenigen Zentimetern wahrnehmen, was mittels (1.6) zu einer Laufzeitdifferenz im Bereich einiger hundert μs führt.

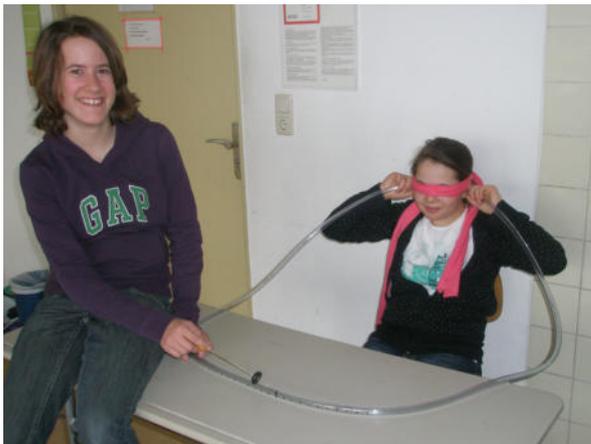


Abb. 1.41 Wahrnehmbarkeit der Laufzeitunterschiede

Um zu zeigen, dass zur Schallübertragung ein geeignetes Medium vonnöten ist, kann man ein einfaches und bekanntes, aber eindrucksvolles Experiment durchführen: Ein Wecker wird unter die Vakuumbglocke gestellt, die Glocke wird evakuiert. Sobald der Druck abnimmt, wird der Klingelton leise und verstummt sogar. Es ist darauf zu achten, den Wecker auf ein stark dämpfendes Material, z. B. einen Schwamm, zu stellen, um Übertragungen des Schalls auf Metall oder Glasteile zu vermeiden.

Ergänzung

Die Schallgeschwindigkeit in Luft kann mit einem einfachen Laufzeitexperiment bestimmt werden (vgl. Abb. 1.42). Mittels einer Glocke wird ein Ton erzeugt, gleichzeitig wird der Kontakt zwischen Schlegel und Glocke geschlossen und die Uhr gestartet. Kommt das Schallsignal bei dem Mikrophon an, wird die Uhr gestoppt und man erhält die Laufzeit. Über $c = s/t$ erhält man den Wert der Schallgeschwindigkeit.

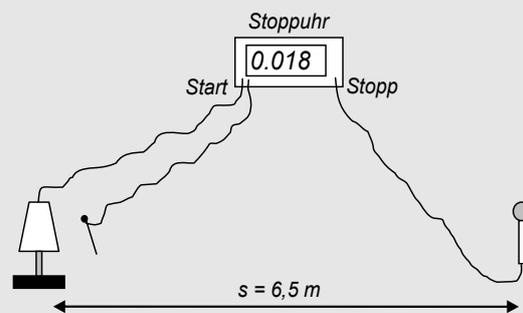


Abb. 1.42 Messung der Schallgeschwindigkeit

In Wasser wird die Schallgeschwindigkeit meist ähnlich gemessen. Man kann aber auch Reflexionen an der Gehäusewand dazu benutzen, um stehende Schallwellen in der Flüssigkeit zu erzeugen. Über den Abstand zweier benachbarter Knoten lässt sich die Wellenlänge und über die Frequenz die Schallgeschwindigkeit in Wasser bestimmen. Man erhält bei 20 °C in destilliertem Wasser die Geschwindigkeit 1484 m s^{-1} . Die Schallgeschwindigkeit und damit die Wellenlängen sind also recht groß, weshalb bei Versuchen meist sehr hochfrequenter oder gar Ultraschall zum Einsatz kommt. Während die Schallgeschwindigkeit in Gasen stark druck- und temperaturabhängig ist, ist diese Abhängigkeit in Flüssigkeiten nur schwach ausgeprägt.

Schallwellen in Gasen und Flüssigkeiten sind, außer an der Oberfläche einer Flüssigkeit, stets Longitudinalwellen, da die Moleküle senkrecht zu ihrer Ausbreitungsrichtung keine Kräfte auf benachbarte Moleküle ausüben. Die Teilchenschwingungen parallel zur Ausbreitungsrichtung der Welle werden durch Stöße weitergeleitet, woraus Druckschwankungen resultieren. Im Gegensatz zu elektromagnetischen Wellen sind Schallwellen demnach auch nicht polarisierbar. In Festkörpern hingegen existieren bereits nach dem einfachen Federmodell Scherkräfte, sodass Schallwellen dort eine Transversalkomponente besitzen.

Eine Druckwelle breitet sich in einem elastischen Medium umso schneller aus, je steifer das Medium, d. h. je geringer die Kompressibilität κ und je geringer die mittlere Dichte ρ sind.

Es gilt der Zusammenhang:

$$c = \frac{1}{\sqrt{\kappa\rho}} \quad \text{mit} \quad \kappa = -\frac{1}{V} \frac{\partial V}{\partial p} \quad (1.7)$$

Die Kompressibilität κ gibt an, wie groß die Volumenänderung im Bezug zum Gesamtvolumen bei Druckerhöhung ist; sie stellt innerhalb bestimmter Grenzen eine Materialkonstante dar. Bei idealen Gasen erhält man unter der Annahme isothermer Kompression:

$$\kappa = -\frac{1}{V} \frac{\partial \left(\frac{NkT}{p} \right)}{\partial p} = -\frac{1}{V} \left(-\frac{NkT}{p^2} \right) = \frac{1}{p}$$

Die Kompressibilität ist demnach einfach der Kehrwert des Drucks. In Luft kann für p der als konstant angenommene Normaldruck p_n eingesetzt werden. Die Druckschwankungen von Schallwellen „normaler“ Lautstärke haben mit Maximalwerten von 60 Pa einen vernachlässigbaren Einfluss auf die Schallgeschwindigkeit. Setzt man dieses Ergebnis in (1.7) ein, erhält man den Zusammenhang

$$c_{\text{isoth}} = \sqrt{\frac{p_n}{\rho}}$$

Bei $p_n = 1013 \text{ hPa}$ und $\rho = 1,29 \text{ kg m}^{-3}$ erhält man damit für die Schallgeschwindigkeit in Luft allerdings nur einen Wert von 280 m s^{-1} . Dies liegt daran, dass die isotherme Kompression eine recht ungenaue Beschreibung liefert. Tatsächlich verläuft die Kompression bei der Schallausbreitung so schnell ab, dass eine annähernd adiabatische Zustandsänderung vorliegt. Berücksichtigt man dieses, ergibt sich mit dem Adiabatenexponenten $\gamma = 7/5$ für zweiatomige Moleküle

$$c_{\text{adia}} = \sqrt{\frac{7}{5}} c_{\text{isoth}} = 343 \frac{\text{m}}{\text{s}},$$

was sehr gut mit den Messdaten übereinstimmt. Prinzipiell lassen sich diese Zusammenhänge auch direkt für die adiabatische Kompression herleiten, doch sind die zugrunde liegenden Gleichungen etwas unanschaulicher als die Grundgleichung für ideale Gase.

Quellen:

Vogel, „Gerthsen Physik“, 20. Auflage, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg 1999, S. 160 ff.

Gobrecht, „Bergmann Schäfer – Lehrbuch der Experimentalphysik“, de Gruyter, Berlin 1975, S. 441 ff.

<http://www.schulphysik.de/java/physlet/applets/welle01.html>

Die Hörkurve des Menschen

Mithilfe eines Sinusgenerators kann die Empfindlichkeit des menschlichen Gehörs in Abhängigkeit von der Frequenz deutlich gemacht werden. Allerdings ist die Erzeugung sehr tiefer Töne unterhalb von etwa 50 Hz und sehr hoher Töne über 10 kHz etwas problematisch, da die meisten Lautsprecher dazu nicht geeignet sind.

Schall ist wie oben dargelegt eine Ausbreitung von Druckschwankungen. Der **Schall-druck** p ist demnach eine Größe, die in der Druckeinheit Pa gemessen wird. Da sich Töne nach Fourier in harmonische Wellen bzw. Schwingungen zerlegen lassen, ist klar, dass es sich beim Schalldruck nicht um eine statische Größe, sondern um eine Wechselgröße handelt. Als Schalldruck p an einem festen Ort wird die Amplitude der Druckschwankungen gegenüber Normaldruck p_n definiert. Bei einer sinusförmigen Schwingung wird der Druck an einem festen Ort in Abhängigkeit von der Zeit durch folgenden Zusammenhang beschrieben:

$$p_{ges} = p_n + p \sin \omega t$$

dabei ist $f = \omega/2\pi$ die Frequenz des Sinustons. Da die menschliche Hörempfindung keineswegs proportional zum Schalldruck ist, wurde die Größe **Schalldruckpegel** L_p eingeführt. Sie ist wie folgt definiert:

$$L_p = 20 \log \left(\frac{p}{p_0} \right) \quad (1.8)$$

Der Schalldruckpegel wird in dB (Dezibel) gemessen. Das dB ist keine echte Einheit, sondern das logarithmierte Verhältnis des Schalldrucks p zu der willkürlich festgelegten Bezugsgröße $p_0 = 20 \mu Pa$. Das ist der Schalldruck, der geringfügig über der Hörschwelle bei 1 kHz eines gesunden Menschen mit durchschnittlichem Gehör liegt. Die logarithmierte Skala ist dem Hörempfinden des Menschen deutlich besser angeglichen als eine lineare. Ein Ton mit dem Schalldruckpegel 60 dB bei 1 kHz wird also in etwa doppelt so laut empfunden wie einer mit 30 dB bei gleicher Frequenz, der Schalldruck ist jedoch in etwa dreißig Mal so hoch. Eine Verdoppelung des Schalldrucks entspricht einem „gefühlten Lautstärkezuwachs“, d. h. einer Schalldruckpegelzunahme, von 6 dB.

In der Tabelle sind unterschiedliche Situationen mit typischen Schalldrücken und Schalldruckpegeln aufgelistet. Es handelt sich dabei um Richtwerte:

Situation und Schallquelle	Schalldruck in Pa	Schalldruckpegel in dB
Düsenflugzeug in 30 m Entfernung	$2 \cdot 10^2$	140
Gehörschaden bei kurzer Einwirkung, Schmerzschwelle	60	130
lautes Rockkonzert	20	120
Gehörschaden bei dauerhafter Einwirkung	0,6	90
starker Straßenverkehr	0,2	80
normales Gespräch	$6 \cdot 10^{-3}$	50
Flüstern	$6 \cdot 10^{-4}$	30
ruhiges Atmen in unmittelbarer Nähe des Ohrs	$6 \cdot 10^{-5}$	10
Hörschwelle	$2 \cdot 10^{-5}$	0

Die Schmerzgrenze liegt durchschnittlich bei etwa 130 dB , was einem Schalldruck von 60 Pa entspricht. Das menschliche Gehör ist demnach ein „Messinstrument“, das für Schallwellen geeignet ist, deren Schalldruck über sechs bis sieben Zehnerpotenzen variieren kann.

Frequenzabhängigkeit

Der Schalldruckpegel ist zwar frequenzunabhängig definiert, jedoch auf die Wahrnehmbarkeitsschwelle bei 1 kHz bezogen. Bei sehr hohen und sehr tiefen Frequenzen liegt die Wahrnehmbarkeitsschwelle bei erheblich höheren Schalldrücken. Dies hat zur Folge, dass beispielweise ein Ton von 60 dB bei 1 kHz als deutlich lauter empfunden wird als ein Ton von 60 dB bei 50 Hz . Die Tatsache, dass der Mensch Töne gleichen Schalldrucks, aber unterschiedlicher Frequenz unterschiedlich laut wahrnimmt, findet beim Schalldruckpegel also noch keine Berücksichtigung.

Ergänzung

Die Einheit **Phon** bezieht die Frequenzabhängigkeit der Hörempfindung ein. So wird ein Ton von 30 dB bei 1 kHz etwa gleichlaut empfunden wie ein Ton von 65 dB bei 50 Hz . Diese beiden Töne liegen auf einer **Isophonen**. Das sind Kurven, die nach Befragung vieler Probanden einen empirischen ermittelten Durchschnittswert ausdrücken. Die beiden o. g. Töne erzeugen in etwa die gleiche psychoakustische Lautstärkeempfindung von 30 Phon . Bei 1 kHz stimmen die Zahlenwerte in dB und Phon überein.

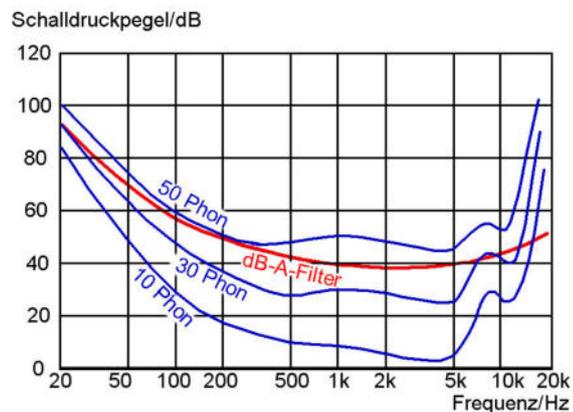


Abb. 1.43 Isophonen und dB-A-Filter

Um die frequenzunabhängige dB -Skala den Gegebenheiten des menschlichen Ohrs besser anzupassen, kann diese mit einem zusätzlichen Korrekturfaktor versehen werden. Überwiegend wird dafür das sog. dB-A-Filter verwendet. Die Kurve des dB-A-Filters (rote Linie) ist grob den Isophonen zwischen 20 dB und 40 dB angepasst, bei 1 kHz stimmt der dB-A-Wert eines Tons mit dem dB-Wert überein. Um auch messtechnisch die physiologische Lautstärkeempfindung erfassen zu können, ist eine Frequenzanalyse nötig, wobei die einzelnen Frequenzen gemäß der dB-A-Skala zu gewichten sind. In der Praxis ist die Angabe von ungewichteten dB-Angaben jedoch oft ausreichend, zumal das Frequenzspektrum meist nicht bekannt ist.

Eine sog. **Hörkurve** entsteht, wenn man Tonsignale unterschiedlicher Frequenz, die von 0 dB beginnend lauter werden, einem Probanden über Kopfhörer vorgibt und der Proband per Knopfdruck zu erkennen gibt, ab welcher Lautstärke er den Ton hören kann. Abb. 1.44 kann man entnehmen, dass sehr hohe und sehr tiefe Töne bis zu 60 dB lauter sein müssen, um überhaupt wahrgenommen zu werden, als solche im Bereich zwischen 200 Hz und 4 kHz . In diesem Bereich, dem **Bereich des besten Hörens**, ist die Empfindlichkeit des menschlichen Ohrs besonders groß; er fällt genau

mit dem Frequenzbereich zusammen, in dem die menschliche Sprache ihre größte Relevanz hat, Stimme und Ohr sind also bestens aufeinander abgestimmt.

Eine exakte Hörkurve kann mit schulischen Mitteln zwar nicht aufgenommen werden, aber es ist recht eindrucksvoll mitzuerleben, dass bei Tönen oberhalb von etwa 10 kHz immer weniger Schülerinnen und Schüler überhaupt noch eine Hörwahrnehmung haben. Im Internet gibt es einige sehr ansprechende Seiten, mithilfe derer einfache Hörtests durchgeführt werden können (siehe Quellenangaben).

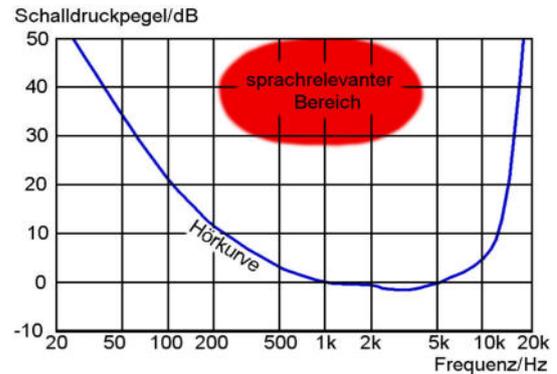


Abb. 1.44 Hörkurve

Die Aufgabe des Ohrs ist es, die in einem akustischen Signal befindlichen Informationen herauszufiltern. Dazu muss es ein akustisches Signal, ähnlich wie ein Spektralanalysator, lautstärke- und frequenzselektiv verarbeiten. Von besonderem Interesse ist es demnach, zu verstehen, auf welche Weise Sinustöne verschiedener Frequenz und Amplitude Nervenimpulse verursachen, die unser Gehirn unterscheiden kann. Aus diesem Grund wollen wir uns im folgenden Abschnitt auf die Verarbeitung einzelner Sinustöne im Ohr beschränken, wohl wissend, dass sich Klänge stets aus einer Vielzahl von sinusförmigen Signalen unterschiedlicher Frequenz, Amplitude und Phase zusammensetzen.

Quellen:

Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie Band 1“, Springer Verlag, Berlin Heidelberg 2003, S. 234

<http://de.wikipedia.org>

Hörtests:

<http://www.auricilla.de/hoertest.htm>

<http://www.earaction.de>

www.digitalefolien.de/biologie/mensch/sinne/schall.html

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Physikalische Grundlagen der Hörempfindung“ (ca. 4 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- gewinnen durch Klangexperimente die Erkenntnis, dass ein Klang durch eine Vielzahl sinusartiger Schwingungen unterschiedlicher Frequenz, Amplitude und Phase charakterisiert werden kann,
- kennen die grundlegenden Eigenschaften von Schallwellen und können die allgemein geltenden Gesetze der Wellenlehre auf einfache Fragestellungen der Akustik anwenden,
- sind mit den Begriffen Druck und Dichte vertraut,
- sind in der Lage, diese Begriffe bei der Definition und Berechnung von Schalldruck und Schalldruckpegel richtig anzuwenden,
- erfahren möglichst in Experimenten die Eigenschaften des menschlichen Gehörs bezüglich Frequenzumfang, frequenzabhängiger Empfindlichkeit und Schallortung,
- wissen, dass häufiges Hören lauter Musik das Gehör nachhaltig schädigen kann.

Als Einstieg kann mithilfe des Programms „audacity“ (Download unter <http://audacity.sourceforge.net/> oder auf der Begleit-CD) der Klang von Musikinstrumenten und gesprochenen Vokalen untersucht werden. Durch die Analyse wird den Schülerinnen und Schülern klar, dass Klänge durch eine Grundschiwingung und ihr Obertonspektrum charakterisiert sind und dass hohe Töne eine höhere Frequenz haben als tiefe. Anschließend wird der Ton einer Stimmgabel untersucht, deren Oszilloskopbild eine Sinuskurve ist. Die Schülerinnen und Schüler erkennen, dass dieser keine Obertöne besitzt. Sog. Sinustöne sind demnach Klänge von genau einer Frequenz. Die Gestalt diskreter Klangspektren legt nahe, dass sich Klänge stets aus vielen Sinustönen unterschiedlicher Amplitude zusammensetzen. Diese Vermutung untermauern die Schülerinnen und Schüler experimentell, indem z. B. gleichzeitig drei Schülerinnen und Schüler unterschiedliche Töne pfeifen, die annähernd sinusförmig sind. Das zugehörige Klangspektrum enthält ausschließlich drei scharfe Peaks. Mithilfe des Programms „overtone“ (Download unter <http://www.clab.unibe.ch/overtone/> oder auf der Begleit-CD) kann man zusätzlich künstliche Klangspektren zusammenmischen.

Im weiteren Unterrichtsverlauf werden die typischen Eigenschaften wie Beugung und Interferenz bei Schallwellen durch einfache Experimente nachgewiesen, sodass der Wellencharakter von Schall nachvollzogen werden kann. Ein besonders einfaches Interferenzexperiment ist die Überlagerung von Schall aus zwei baugleichen Stimmgabeln, die den Mindestabstand einer halben Wellenlänge haben. Halten sich die Schülerinnen und Schüler ein Ohr zu, finden sie durch Umhergehen immer wieder Orte, wo sich die Schallanteile fast vollständig auslöschen. An diesen Stellen ist auch mit dem geöffneten Ohr praktisch nichts zu hören. Auch mithilfe eines Messmikrophons sind solche Stellen auszumachen. Weitere Experimente zu Beugung und zur Messung der Schallgeschwindigkeit sind zwar ansprechend, doch ist es aus Gründen der Zeiterparnis evtl. ratsam, auf diese zu verzichten.

Auf keinen Fall sollte man jedoch auf ein einfaches Experiment zur Schallortung verzichten: Eine Schülerin oder ein Schüler muss mit geschlossenen Augen angeben, aus welcher Richtung ein Klatschgeräusch kommt, was mit erstaunlicher Genauigkeit gelingt. Der Grund hierfür liegt in der Fähigkeit unseres Gehörs, geringe Laufzeitunter-

schiede von einer Schallquelle zum linken bzw. zum rechten Ohr wahrzunehmen. Wie gut diese Fähigkeit ausgeprägt ist, kann über Schallereignisse mit definiertem Laufzeitunterschied bestimmt werden: Einem Schüler / einer Schülerin werden zunächst die Augen verbunden. Im Anschluss hält sich die Versuchsperson jeweils die Enden eines Schlauchs einer Länge von 2,5 m bis 3 m an die Ohren, die Mitte des Schlauches wird markiert. Klopft nun eine weitere Person mit einem Hämmerchen auf den Schlauch, gibt die Versuchsperson an, ob rechts oder links von der Markierung geklopft wurde. Noch ein Abstand von einigen Zentimetern von der Mitte kann wahrgenommen werden, was über $c = x/t$ zu Laufzeitunterschieden im Bereich einiger hundert μs führt.

Druck und Dichte sind wichtige physikalische Größen bei der Beschreibung von Schall, sodass diese definiert werden müssen. Während die Definitionsgleichungen unserer Alltagsvorstellung von Druck und Dichte durchaus entsprechen, wirkt die Tatsache, dass Druck im Gegensatz zur Kraft keine Richtung hat, etwas befremdlich. Um diesen physikalischen Sachverhalt zu untermauern, bietet sich ein geeignetes Demonstrationsexperiment (z. B. die drehbare Druckdose unter Wasser) an. Der hydrostatische Druck sollte an dieser Stelle aber nicht tiefer thematisiert werden.

Da Schallwellen Druckschwankungen sind, die sich im Raum bei Umgebungsdruck ausbreiten, liegt die Vermutung nahe, dass die Druckverhältnisse an einem festen Ort, an dem ein sinusförmiger Ton zu hören ist, durch $p_{ges} = p_n + p \sin \omega t$ beschrieben werden, wobei p die Amplitude der Druckschwankung, der Schalldruck, ist und $f = \omega/2\pi$ die Frequenz des Tons.

Für die Schülerinnen und Schüler ist zwar unmittelbar einsichtig, dass die Lautstärke eines Tons mit dem Schalldruck wächst, doch dass der logarithmisch skalierte Schalldruckpegel $L_p = 20 \lg p/p_0$, unserem Gehör deutlich besser angepasst ist als eine lineare Schalldruckskala, muss ihnen mitgeteilt werden. Ein sicherer Umgang mit Schalldruck und Schalldruckpegel ist anzustreben, da im Weiteren darauf stets Bezug genommen wird. Zur Vertiefung des bisher Erlernten und zur Motivation können die Schülerinnen und Schüler Hörtests durchführen und das Zustandekommen von Hörkurven verstehen. Im Internet werden hierzu viele Online-Hörtests angeboten (Suchbegriffe: *Online, Hörtest*). Besonders empfehlenswert ist der Hörtest unter <http://www.auricilla.de/hoertest.htm>.

In diesem Zusammenhang ist ein Eingehen auf Gehörschädigungen durch gesundheitsgefährdenden Musikkonsum dringend anzuraten.

1.4 Das Ohr

Das menschliche Ohr lässt sich grob in drei Teile untergliedern: Außen-, Mittel- und Innenohr:

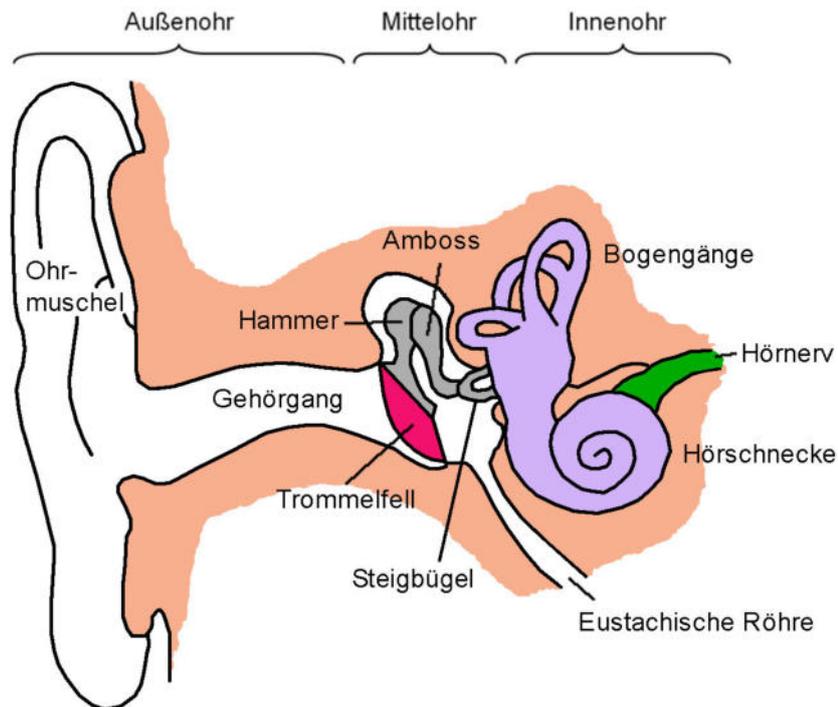


Abb. 1.45 Ohr (Quelle: Wikipedia)

Das Außenohr

Eine Öffnung im Schädelknochen bildet den äußeren Gehörgang, der sich nach außen über die Ohrmuschel öffnet und der auf der Innenseite durch das Trommelfell abgeschlossen wird, das Trommelfell markiert die Grenze zwischen Außen- und Mittelohr.

Eine Schallwelle wird durch den äußeren Gehörgang an das Trommelfell geleitet. Die Formgebung von Ohrmuschel und Gehörgang ist so gestaltet, dass sie einerseits die Lokalisierung von Schallquellen unterstützt und andererseits bestimmte Frequenzen durch Resonanz verstärkt. Während die Bedeutsamkeit des Außenohrs beim Menschen unter Fachleuten kontrovers eingeschätzt wird, ist seine außerordentlich wichtige Rolle beim Ohr der Fledermaus unumstritten. In Abb. 1.46 ist die Verstärkung durch die Ohrmuschel bei der Fledermaus *Macroderma gigas* (Australische Gespenstfledermaus) aufgezeichnet.

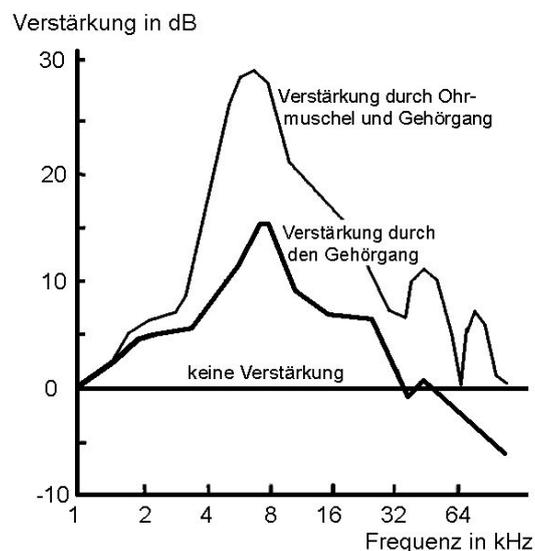


Abb. 1.46 Verstärkung durch Ohrmuschel und Hörgang (Quelle: Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie, Bd. 1“, Springer, Berlin 2003, S. 254)

Während die untere Kurve die frequenzabhängige Verstärkung durch den Gehörgang ohne äußere Ohrmuschel wiedergibt, ist aus der oberen Kurve die außerordentlich große Verstärkung im Bereich zwischen 4 kHz und etwa 30 kHz durch die Ohrmuschel gut erkennbar. Die Form der Ohrmuschel ist hier den Lebensumständen der Gespenstfledermaus angepasst, da der Frequenzbereich, der hier durch die Ohrmuschel eine besonders große Verstärkung erfährt, relevant ist, um feine Raschelgeräusche wahrnehmen zu können. Potentielle Beutetiere der Gespenstfledermaus verursachen typischerweise genau solche.

Die Verstärkungseffekte sind auf Beugung und Interferenz zurückzuführen. Die Form der Ohrmuschel kann deswegen erst in einem Frequenzbereich effektiv sein, dessen Wellenlängen in der Größenordnung der Abmessungen der Ohrmuschel liegen, beim Menschen also erst im kHz-Bereich. Aus diesem Grund lassen sich niederfrequente Töne, also solche mit Wellenlängen, die deutlich größer sind als die Abmessungen in der Ohrmuschel, nur mithilfe von Laufzeit- und Lautstärkeunterschieden zwischen beiden Ohren orten.

Experimente zur Wirkung des Außenohrs

Der Einfluss eines Trichters bzw. einer sonstigen trichterartigen Form kann mithilfe des Programms „Audacity“ recht leicht demonstriert werden: Mit einem Mikrophon nimmt man den Klang eines Instruments oder einer Stimme einmal mit und einmal ohne vorgesetzten Trichter auf. Der Trichter wird direkt vor das Mikrophon gesetzt, wobei der Trichterhals den Gehörgang simuliert und der Trichter selbst die Hörmuschel. Schallanteile, die nicht durch den Trichterhals treten, müssen dabei durch geeignete Maßnahmen (im einfachsten Fall durch Umschließen des Trichterhalses durch die Hand bei gleichzeitiger Abdeckung der restlichen Mikrophonkapsel durch Textilien, kleine Kissen etc.) gedämpft werden. Der Einfluss des Trichters auf das Frequenzspektrum ist unmittelbar ersichtlich.

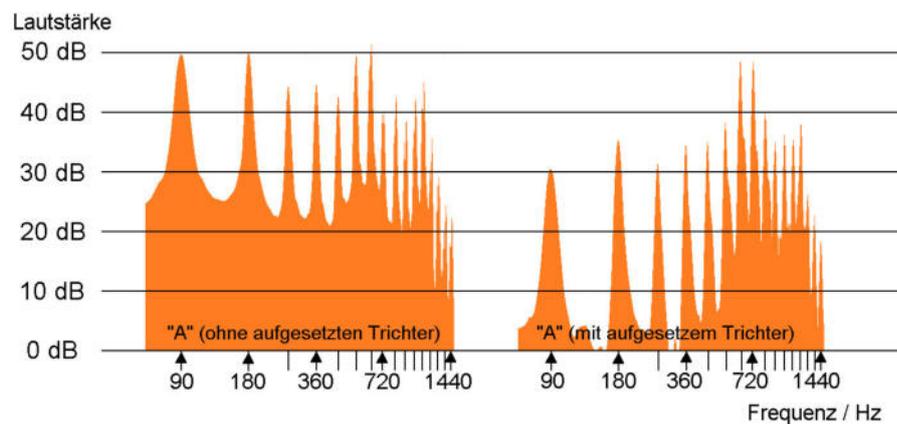


Abb. 1.47 Frequenzanalyse ohne und mit Trichter

In Abb. 1.47 sind jeweils die Spektren des gesprochenen Buchstabens „A“, einmal ohne und einmal mit vorgesetztem Trichter, aufgezeichnet. Während die Grund- und die ersten Oberschwingungen durch Aufsetzen des Trichters erheblich schwächer ausgeprägt sind (ein großer Schallanteil dringt ja nun nicht mehr bis zur Mikrophonmembran durch), ist dies ab der sechsten Oberschwingung keineswegs mehr der Fall. Die Form des hier benutzten Trichters ist demnach geeignet, Frequenzen um 800 Hz gegenüber anderen Frequenzen verstärkt zu transmittieren; Grund dafür können Resonanzen im Trichterhals sein. Im Gehörgang des Menschen wird eine schwache Resonanz bei etwa 2,5 kHz und in der Muschel bei 5,5 kHz angeregt.

Beim Experiment ist es auch möglich, einen Sinusgenerator und einen Lautsprecher als Schallquelle heranzuziehen. In diesem Fall lassen sich die verstärkten bzw. die unterdrückten Frequenzen besonders gut ausmachen.

Tritt ein akustisches Signal an die Hörmuschel, wird durch die komplizierte Formgebung der Ohrmuschel ein richtungsabhängiges Interferenzmuster erzeugt. D. h. bestimmte Frequenzen eines Geräuschs oder Klangs werden je nach Auftreffwinkel unterschiedlich stark ans Mittel- und Innenohr weitergeleitet. Grund hierfür ist, dass sich der direkt an das Trommelfell gelangende Schall und der von der Ohrmuschel reflektierte Schall überlagern. Ist ein Geräusch bekannt, kann durch die richtungsabhängige Unterdrückung bzw. Verstärkung bestimmter Frequenzen die Richtung des Geräuschs ausfindig gemacht werden. Da jede Ohrform individuelle Eigenheiten aufweist, muss diese Fähigkeit erlernt werden.

Quellen:

Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie Band 1“, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg 2003, S. 252 ff.

<http://audacity.sourceforge.net/>

Das Mittelohr

Landsäugetiere und Menschen leben in Luft, einem gasförmigen Medium der Dichte $\rho_L = 1,29 \text{ kg m}^{-3}$ mit der Schallgeschwindigkeit $c_L = 343 \text{ m s}^{-1}$. Die in den Druckschwankungen der Luft kodierten Signale müssen an das Innenohr übertragen werden, wo die Sinneszellen liegen. Diese sind von Lösungen umgeben, die, ähnlich wie das sie umgebende Körpergewebe, im Wesentlichen die gleichen akustischen Eigenschaften wie Wasser besitzen ($\rho_W = 1000 \text{ kg m}^{-3}$, $c_W = 1484 \text{ m s}^{-1}$). Befände sich die Flüssigkeit des Innenohrs unmittelbar hinter dem Trommelfell, entstünde eine Grenzfläche zwischen zwei akustischen Medien mit sehr unterschiedlichen **Schallimpedanzen**. Die Schallimpedanz Z ist das Produkt aus Dichte ρ und Schallgeschwindigkeit c . Man kann zeigen, dass die Schallimpedanz in akustischen Medien ohne nennenswerte Verluste auch gleich dem Quotienten aus der Schalldruckamplitude p und der Amplitude der Teilchengeschwindigkeit v ist (siehe Ergänzungen).

$$Z = \rho c \quad \text{bzw.} \quad Z = \frac{p}{v} \quad (1.9)$$

Mit den gängigen Daten für Luft und Wasser erhält man: $Z_L = 442 \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $Z_W = 1,48 \cdot 10^6 \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Trifft Schall auf eine Grenzfläche zweier akustisch unterschiedlicher Medien, wird ein Teil der auf das Trommelfell fallenden Schallenergie transmittiert, der andere wird reflektiert. Das Phänomen der Schallreflexion kann leicht demonstriert werden und ist aus dem Alltag bekannt: Taucht ein Mensch mit dem Kopf unter Wasser, sind für ihn die Geräusche über der Wasseroberfläche kaum wahrnehmbar, ebenso sind die von einem Taucher abgegebenen Laute über der Wasseroberfläche nur in geringem Maß zu registrieren. Der Grund ist der große Unterschied der Schallimpedanzen der beteiligten Medien. Um zu verhindern, dass genau dieser Effekt am Trommelfell auftritt und der allergrößte Teil der Schallintensität reflektiert wird, ist zwischen das Innenohr mit den Sinneszellen und das Außenohr das Mittelohr als sog. **Impedanzwandler** geschaltet.

Ergänzungen

In der Darstellung $Z = p/v$ wird die Bedeutung der Schallimpedanz als eine Art „Widerstand“ in Analogie zur Elektrizitätslehre deutlich: In der Elektrizitätslehre hängen Widerstand R , Spannung U und Stromstärke I über die bekannte Beziehung $R = U/I$ zusammen. Der elektrische Widerstand eines Bauteils ist demnach groß, wenn bei einer bestimmten Spannung nur ein geringer Stromfluss ermöglicht wird. Anschaulich kann die elektrische Spannung mit einem Druckunterschied zwischen zwei Punkten identifiziert werden, während der Stromfluss I freier Ladungen Q durch die Beziehung $I = A n Q v$ bei konstanter Ladungsträgerdichte n und konstanter Querschnittsfläche A proportional zur Teilchengeschwindigkeit v ist. So wie der Wert der Schallimpedanz Z groß ist bei großem Druckunterschied p und kleiner Teilchengeschwindigkeit v , ist dies genauso der Fall beim elektrischen Widerstand R . Allerdings wird beim Durchgang einer Welle durch ein Medium mit vernachlässigbarer innerer Reibung, anders als beim elektrischen Widerstand, keine Energie an die Umgebung abgegeben. Der ebenfalls gebräuchliche Begriff „Wellenwiderstand“ ist also etwas irreführend.

Das Innenohr ist entstellungsgeschichtlich betrachtet der älteste Teil unseres Gehörs und liegt von Knochen umgeben im Felsenbein, einem der härtesten Knochengebilde des menschlichen Körpers. Mit der differenzierten Tonerzeugung durch den Stimmapparat der Säugetiere musste auf kleinstem Raum ein Empfangsorgan entstehen, welches ein großes Frequenzspektrum auflösen und in Nervensignale umwandeln konnte: die Hörschnecke. An der Basis der Bogengänge entstand zunächst eine Aussackung mit Haarzellen, welche, wie jene in den Bogengängen, auf Scherkräfte (z. B. durch Erschütterung hervorgerufen) reagieren und die Funktion als Schallrezeptoren übernahmen. Mit dem Auswachsen der Hörschnecke zu einem langen Gang, in dessen Mitte sich die Sinneszellen befinden, wurde eine räumliche Abbildung der unterschiedlichen Frequenzen möglich. Um dieses Gebilde Platz sparend unterzubringen, bildete sich bei den Säugetieren die Hörschnecke heraus. Bei ausgestorbenen Reptilien, die bereits z. T. Merkmale von Säugetieren aufwiesen, dienten die Kieferknochen u. a. dazu, mechanische Schwingungen des Untergrundes aufzunehmen, wobei der Unterkiefer den Boden berührte. Derartige Schwingungen werden z. B. durch größere Beutetiere oder Räuber verursacht. Bei der Aufnahme von Schwingungen direkt über die Knochen ist der transmittierte Intensitätsanteil recht groß, denn Knochensubstanz besitzt die Schallimpedanz $Z_K = 4,6 \cdot 10^6 \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, ein Wert von gleicher Größenordnung wie der Impedanzwert von Wasser. Aus diesem Grund war für das primitive Hören kein Impedanzwandler nötig. Die Gehörknöchelchen höher entwickelter Tiere haben sich aus den Kieferknochen dieser einfachen Reptilien entwickelt. Im Lauf der Evolution trennten sich diese Knochen vollständig vom Kiefer ab und spezialisierten sich auf die effektive Übertragung von Luftschwingungen an eine Flüssigkeit. Im Tierreich sind Hebelsysteme mit drei, zwei und auch nur einem Gehörknöchelchen anzutreffen. Bei den Säugetieren haben sich drei Knöchelchen herausgebildet.

Auch für uns spielt die Schalleitung über den Schädelknochen nach wie vor eine wichtige Rolle. Beispielsweise kann durch direkten Kontakt des Schädelknochens mit einer Eisenbahnschiene ein noch weit entfernter Zug wahrgenommen werden – das weiß man z. B. aus alten Westernfilmen. Ein ähnlicher Effekt, allerdings bei erheblich geringerem Risiko, tritt ein, wenn man den Kopf seitlich auf eine Tischplatte legt und dabei noch erstaunlich schwache Klopfgeräusche gut wahrnehmen kann. Überdies ist die Knochenschalleitung u. a. dafür verantwortlich, dass sich unsere eigene Stimme bei der Wiedergabe durch einen Lautsprecher so ungewohnt anhört.

Die Notwendigkeit eines Impedanzwandlers

Durch eine Schallwelle wird Energie transportiert. Je mehr Energie in einem bestimmten Zeitintervall auf eine bestimmte Fläche, z. B. die des Trommelfells, trifft, desto höher ist die Intensität einer Schallwelle, d. h. desto lauter werden wir einen Ton empfinden. Die Intensität ist deshalb durch folgenden Ausdruck definiert:

$$I = \frac{\Delta E}{A \Delta t}$$

Die Einheit der Intensität ist $J m^{-2} s^{-1} = W m^{-2}$, ΔE ist die in der Zeit Δt auf die Fläche A treffende Energie. Die im Volumen $V = A \cdot \Delta x$ befindlichen Teilchen haben die Gesamtmasse m , die darin befindliche Gesamtenergie ΔE ist die Schwingungsenergie aller Teilchen im Volumen. Die Gesamtenergie ist gegeben durch die Summe der Maximalwerte der kinetischen Energie aller Teilchen, also

$$\Delta E = \frac{m v^2}{2}$$

Dabei ist v die Geschwindigkeitsamplitude der Teilchenschwingung, die nicht identisch mit der Ausbreitungsgeschwindigkeit c der Schallwelle ist (in der Literatur wird v auch als **Teilchenschnelle** bezeichnet). Die Intensität ist deshalb

$$I = \frac{\frac{1}{2} m v^2}{A \Delta t}$$

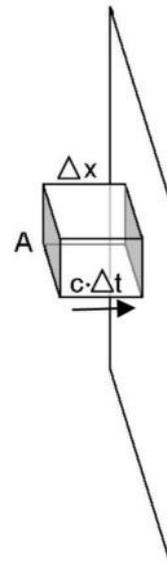


Abb. 1.48

Im Zeitintervall Δt legt das Volumen die Strecke Δx mit der Schallgeschwindigkeit c zurück. Erweitert man diesen Bruch mit Δx , erhält man unter Verwendung von

$$c = \frac{\Delta x}{\Delta t}, \quad \rho = \frac{m}{V} \quad \text{und} \quad V = A \cdot \Delta x$$

die folgende Formel für die Intensität der Welle

$$I = \frac{\frac{1}{2} m v^2 \Delta x}{A \Delta x \Delta t} = \frac{\rho v^2 c}{2} \quad (1.10)$$

wobei ρ die (Massen-)Dichte des Mediums ist.

Ergänzung

Genauso wie mit der kinetischen kann man mit der potentiellen Energie argumentieren, wobei p wieder den Schalldruck bezeichnet, also die maximale Abweichung vom Umgebungsdruck p_n . Dazu betrachten wir die Luft, die in einen Zylinder mit Volumen V und Querschnittsfläche A eingeschlossen ist. Bei Kompression um das Volumen $A \cdot s$ wird dem Volumen V die

Arbeit $W = \bar{F} \cdot s$ zugeführt. Dabei ist \bar{F} die durchschnittliche Kraft, mit der das Volumen komprimiert wird. Der Druck und damit die Kraft wachsen während der Kompression an, sodass zur Bestimmung der Arbeit der Durchschnittswert \bar{F} zugrunde gelegt werden muss.

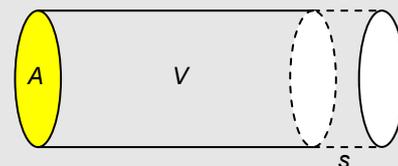


Abb. 1.49

In linearer Näherung unter der Annahme isothermer Kompression gilt für die Druckänderung $p(s)$ eines idealen Gases

$$p_n + p(s) = \frac{NkT}{V - As} \approx \frac{NkT}{V} \left(1 + \frac{A}{V} s \right) = p_n + \frac{p_n A}{V} s \quad \text{mit} \quad p_n = \frac{NkT}{V}$$

Also gilt:

$$p(s) = \frac{p_n A}{V} s$$

Der während der Kompression durchschnittliche Druck \bar{p} ist nur halb so groß wie $p(s)$, da er von 0 auf seinen Maximalwert linear ansteigt. Für die durchschnittliche Kraft gilt demnach

$$\bar{F} = \bar{p} A = \frac{1}{2} \frac{p_n A^2 s}{V} \quad \text{bzw. für die zugeführte Arbeit} \quad W = \frac{1}{2} \frac{p_n A^2 s^2}{V}$$

Die nun im Volumen V vorhandene Erhöhung potentieller Energie ΔE ist identisch mit der zugeführten Arbeit. Im Moment maximaler Kompression um s_{\max} berechnet sich die Intensität analog zur Vorgehensweise wie bei der kinetischen Energie durch

$$I = \frac{\Delta E}{A \Delta t} = \frac{\frac{1}{2} \frac{p_n A^2 s_{\max}^2}{V}}{A \Delta t} = \frac{1}{2} \frac{p(s_{\max})^2 V}{p_n A \Delta t}$$

Der bei maximaler Kompression auftretende Druck $p(s_{\max})$ ist identisch mit dem Schalldruck p . Ist zudem das Volumen V wie bei der vorangegangenen Betrachtung $A \cdot \Delta x$, wobei sich dieses im Zeitintervall Δt um mit der Geschwindigkeit c um Δx vorwärts bewegt, gilt:

$$I = \frac{1}{2} \frac{p^2 V}{p_n A \Delta t} = \frac{1}{2} \frac{p^2 A \Delta x}{p_n A \Delta t} = \frac{1}{2} \frac{p^2 c}{p_n}$$

Wie bereits gezeigt, gilt im Spezialfall isothermer Kompression idealer Gase die Beziehung

$$c = \sqrt{\frac{p_n}{\rho}} \quad \text{bzw.} \quad p_n = \rho c^2$$

Damit kann die Intensität auch folgendermaßen ausgedrückt werden:

$$I = \frac{1}{2} \frac{p^2 c}{p_n} = \frac{1}{2} \frac{p^2}{\rho c}$$

Die Energie im Volumen V liegt bei Erreichen maximaler Kompression ausschließlich in Form potentieller Energie vor und ist demnach genauso groß wie der Wert der maximalen kinetischen Energie. Durch Gleichsetzen der Intensitäten, einmal ausgedrückt durch die Geschwindigkeitsamplitude v der Schwingung und einmal durch den Schalldruck p , ergibt sich die unterschiedliche Darstellung der Impedanz

$$\frac{1}{2} \frac{p^2}{\rho c} = \frac{1}{2} \rho v^2 c \quad \text{bzw.} \quad \rho c = \frac{p}{v}$$

Auch der Schalldruckpegel kann damit über die Intensität ausgedrückt werden:

$$L_p = 20 \lg \frac{p}{p_0} = 10 \lg \frac{\frac{p^2}{2\rho c}}{\frac{p_0^2}{2\rho c}} = 10 \lg \frac{I}{I_0}$$

Da wir bei 1 kHz Töne eines Schalldrucks von 20 μPa gerade noch wahrnehmen können, liegt die Wahrnehmbarkeitsgrenze bei einer Intensität von $4,5 \cdot 10^{-13} \text{ W m}^{-2}$. Zum Vergleich:

Die durch eine 60-W-Glühlampe verursachte Lichtintensität (Wirkungsgrad 5 %) hat in einer Entfernung von etwa 730 km einen Wert von $4,5 \cdot 10^{-13} \text{ W m}^{-2}$!

Alle angegebenen Beziehungen lassen in analoger Weise für den realistischeren, adiabatischen Fall herleiten, wobei statt des Drucks die unanschauliche Größe κ^{-1} zu verwenden ist; der Faktor 7/5 kürzt sich bei der Herleitung heraus, sodass die Beziehungen für die Intensitäten und die Impedanzen in gleicher Weise gelten.

Betrachtet man den Fall einer senkrecht auf die Grenzschicht Luft/Wasser auftreffende Schallwelle, so gilt nach dem Energieerhaltungssatz

$$I_{\text{ein}} = I_{\text{trans}} + I_{\text{refl}}$$

bzw. nach Gleichung (1.10)

$$\frac{1}{2} \rho_L v_{\text{ein}}^2 c_L = \frac{1}{2} \rho_W v_{\text{trans}}^2 c_W + \frac{1}{2} \rho_L v_{\text{refl}}^2 c_L$$

Die nun folgende Rechnung gilt für jede Grenzfläche zwischen zwei akustischen Medien, weshalb wir an dieser Stelle die allgemeinen Indizes 1 und 2 statt W und L verwenden. Unter Einbeziehung der Impedanzdefinition (1.9), erhält man dann:

$$\frac{1}{2} Z_1 v_{\text{ein}}^2 = \frac{1}{2} Z_2 v_{\text{trans}}^2 + \frac{1}{2} Z_1 v_{\text{refl}}^2 \quad \text{bzw.} \quad Z_1 (v_{\text{ein}}^2 - v_{\text{refl}}^2) = Z_2 v_{\text{trans}}^2$$

Damit an der Grenzfläche kein Riss zwischen den Medien entsteht, müssen die Teilchengeschwindigkeiten an der Grenzfläche in jedem Moment auf beiden Seiten gleich sein. Die Teilchen an der einen Seite der Grenzfläche sind Teil einer einfallenden und einer reflektierten Welle. Ihre Gesamtgeschwindigkeit $v_{\text{ein}} + v_{\text{refl}}$ ist demnach gleich der Teilchengeschwindigkeit auf der anderen Seite v_{trans} . Zerlegt man $v_{\text{ein}}^2 - v_{\text{refl}}^2$ mithilfe einer binomischen Formel und ersetzt v_{trans} durch $v_{\text{ein}} + v_{\text{refl}}$, vereinfacht sich obiger Ausdruck zu

$$Z_1 (v_{\text{ein}} - v_{\text{refl}}) = Z_2 (v_{\text{ein}} + v_{\text{refl}}) \quad \text{bzw.} \quad v_{\text{refl}} = v_{\text{ein}} \frac{Z_1 - Z_2}{Z_1 + Z_2}$$

Setzt man dieses wiederum in die Definitionsgleichung der Intensität der reflektierten Welle ein, bekommt man für die reflektierte bzw. transmittierte Intensität

$$I_{\text{refl}} = \frac{1}{2} Z_1 v_{\text{refl}}^2 = \frac{1}{2} Z_1 \left(v_{\text{ein}} \frac{Z_1 - Z_2}{Z_1 + Z_2} \right)^2 = I_{\text{ein}} \left(\frac{Z_1 - Z_2}{Z_1 + Z_2} \right)^2 \quad \text{bzw.} \quad I_{\text{trans}} = I_{\text{ein}} - I_{\text{refl}} = I_{\text{ein}} \frac{4 Z_1 Z_2}{(Z_1 + Z_2)^2}$$

Mithilfe des Impedanzverhältnisses $k = Z_2/Z_1$ der beteiligten Medien lassen sich die Anteile der transmittierten bzw. reflektierten Intensität leicht ausdrücken:

$$\frac{I_{\text{refl}}}{I_{\text{ein}}} = \left(\frac{k-1}{k+1} \right)^2 \quad \text{bzw.} \quad \frac{I_{\text{trans}}}{I_{\text{ein}}} = \frac{4k}{(k+1)^2} \quad (1.11)$$

Setzt man für die beiden Medien die Impedanzwerte für Luft $Z_1 = Z_L = 442 \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bzw. Wasser $Z_2 = Z_W = 1,48 \cdot 10^6 \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ein, erhält man als Impedanzverhältnis $k = Z_2/Z_1 = 2,99 \cdot 10^4$, und als Folge das Intensitätsverhältnis $I_{\text{trans}}/I_{\text{ein}} = 0,0012$. Wäre die Flüssigkeit des Innenohrs direkt hinter dem Trommelfell, würden demnach 99,88 % der einfallenden Intensität schlicht reflektiert. Der Schalldruckpegel wäre dramatisch abgesenkt.

Beispielsweise erzeugt ein Geräusch der Intensität $4,5 \cdot 10^{-7} \text{ W m}^{-2}$ einen Schalldruckpegel von 60 dB . Trifft dieses Geräusch auf eine Luft-Wasser-Grenzschicht, verringert sich die Intensität bei der Transmission auf $5,4 \cdot 10^{-10} \text{ W m}^{-2}$, was einer Absenkung des Schalldruckpegels um mehr als 30 dB entspricht. Mithilfe der Logarithmengesetze kann man zeigen, dass die Pegelabsenkung um 30 dB unabhängig vom Schalldruckpegel des Geräuschs ist.

In Abb. 1.50 ist der relative Anteil der reflektierten relativen Intensität angetragen. Dabei wurde für das Verhältnis der Impedanzen eine logarithmische Skala gewählt. Demnach wird die gesamte Intensität transmittiert, falls die Medien die gleiche Impedanz besitzen. Bei stark unterschiedlichen Medien wird der Großteil reflektiert. Die roten Markierungen zeigen den reflektierten Intensitätsanteil bei der Grenzfläche Luft-Wasser, bzw. symmetrisch dazu für Wasser-Luft. Gut zu erkennen, ist, dass der

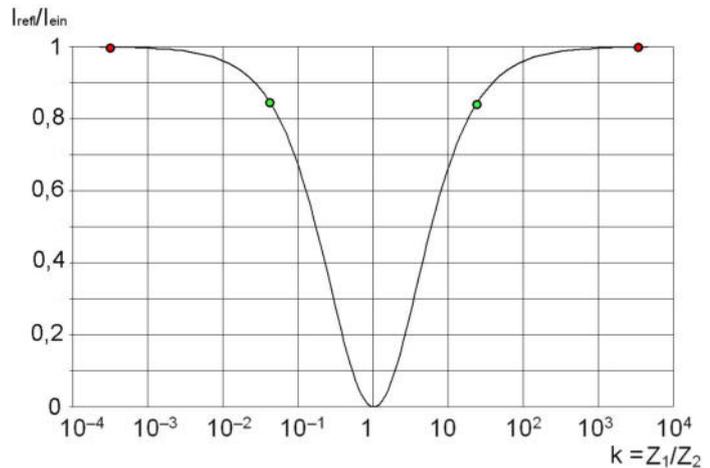


Abb. 1.50 Anteil der reflektierten Intensität
Rote Punkte: ohne Impedanzanpassung durch das Mittelohr
Grüne Punkte: mit Impedanzanpassung durch das Mittelohr

Anteil der transmittierten Intensität unabhängig davon ist, ob sich die Schallquelle im akustischen Medium mit der höheren oder der niedrigeren Impedanz befindet.

Aufgrund der stark unterschiedlichen Impedanzen von Luft und Wasser muss die an das Innenohr weitergereichte Intensität dringend erhöht werden – es muss eine sog. **Impedanzanpassung** stattfinden. Dies wurde durch die „Erfindung“ des Mittelohres bewerkstelligt. Aus Abb. 1.50 ist ersichtlich, dass durch Zwischenschaltung des Mittelohrs der transmittierte Intensitätsanteil von $1,2 \text{ ‰}$ auf etwa 13 ‰ ansteigt.

Aufbau des Mittelohrs

Das Mittelohr stellt die Schnittstelle zwischen Trommelfell und Innenohr dar. Im Innenohr befinden sich drei Gehörknöchelchen, die die kleinsten Knochen des Menschen sind: Hammer, Amboss und Steigbügel. Sie sind in Art eines Hebelsystems drehbar gelagert, greifen ineinander und übertragen die Bewegung des Trommelfells auf das Innenohr. Der Hammer ist fest mit dem Trommelfell verbunden, wodurch dessen Schwingungen direkt auf ihn übertragen werden. Die Bewegungen des Hammers werden über den Amboss an den Steigbügel weitergeleitet, dessen Fußplatte auf dem **ovalen Fenster** sitzt.

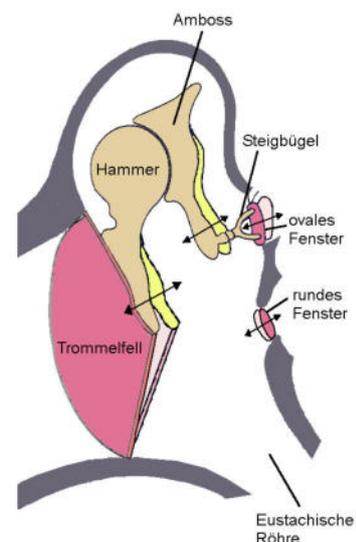


Abb. 1.51 Mittelohr

Die Eustachische Röhre, eine Verbindung zum Nasen-Rachenraum, ist notwendig, um auf beiden Seiten des Trommelfells gleiche Druckverhältnisse einzustellen. Sie ist normalerweise geschlossen, öffnet sich jedoch beim Schlucken und Gähnen kurzzeitig, sodass äußere Luftdruckschwankungen praktisch dauernd ausgeglichen werden. Ohne die eustachische Röhre wäre das Luftvolumen im Mittelohr konstant. Äußere Luftdruckschwankungen, z. B. durch unterschiedliche Meereshöhe und unterschiedliches Wetter, denen wir ständig ausgesetzt sind, hätten zur Folge, dass das Trommelfell praktisch immer unterschiedlich vorgespannt wäre, wir würden stets „dumpf“ hören, so als ob wir mit verschnupfter Nase auf einer Passstraße fahren würden.

Impedanzanpassung durch das Mittelohr

Wie bereits dargestellt, würde der außerordentlich große Impedanzunterschied zwischen der Luft und der wässrigen Lösung im Innenohr dazu führen, dass praktisch die gesamte Schalleistung an der Grenzfläche Luft-Wasser reflektiert würde. Eine geringere Reflexion wird erreicht, wenn die Impedanz durch das Mittelohr vergrößert wird. Wie man an der Formel für die Impedanz (1.9) erkennt, muss durch den Mechanismus im Mittelohr die Druckschwankung p erhöht und die maximale Teilchengeschwindigkeit v reduziert werden. Diesen Vorgang nennt man Impedanzanpassung. Im folgenden Abschnitt schätzen wir ab, um welchen Faktor die Impedanz durch das Mittelohr angehoben wird, wobei wir einen verlustfreien Bewegungsablauf annehmen. Zur Impedanzanpassung tragen drei Mechanismen bei:

1. Am Trommelfell herrscht die Druckschwankung p_{Tr} , seine Fläche beträgt A_{Tr} . Es erfährt demnach die Kraft $F_{Tr} = p_{Tr} \cdot A_{Tr}$, wenn man annimmt, dass das Trommelfell eine nahezu kolbenförmige Bewegung ausführt. Die Druckschwankungen werden an das ovale Fenster mit der Fläche A_{OF} weitergegeben, wobei wir die Hebelwirkung der Gehörknöchelchen an dieser Stelle noch nicht mit einbeziehen. Nehmen wir zunächst an, die Gehörknöchelchen verhielten sich wie ein steifes Gestänge, so sind die Auslenkungen des Trommelfells und des ovalen Fensters identisch. Aufgrund der Energieerhaltung ist die am Trommelfell verrichtete Arbeit gleich der zum ovalen Fenster übertragenen Arbeit, weshalb wegen gleicher Auslenkung auch die jeweils wirkenden Kräfte gleich sind

$$F_{Tr} = F_{OF} \rightarrow p_{Tr} A_{Tr} = p_{OF} A_{OF} \text{ bzw. } p_{OF} = p_{Tr} \frac{A_{Tr}}{A_{OF}}$$

Dieses Flächenverhältnis beträgt beim Menschen etwa 17, d. h. durch diese Maßnahme allein ist der Druck am ovalen Fenster etwa 17 Mal so groß wie am Trommelfell, sodass die Impedanz um den Faktor 17 vergrößert wird. Bei Fledermäusen kann dieses Verhältnis einen Wert von bis zu 56 annehmen.

2. Tatsächlich ist das System der Knöchelchen keineswegs steif, sondern es gibt zwei Gelenke und unterschiedliche Hebellängen. An der dem Trommelfell zugewandten Seite des Mittelohrs herrscht die Kraft F_{Tr} mit dem He-

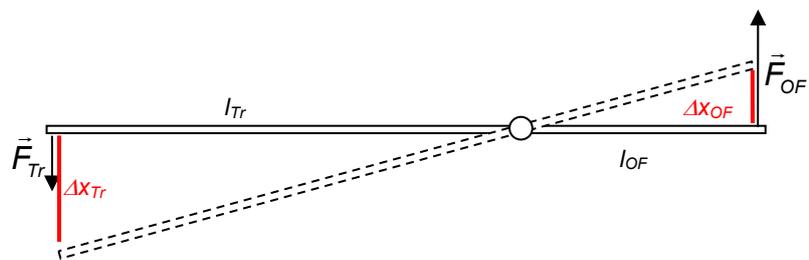


Abb. 1.52

belarm l_{Tr} , am ovalen Fenster die Kraft F_{OF} mit dem Hebelarm l_{OF} . In einem stark reduzierten Hebelmodell kann die Hebelwirkung der Gehörknöchelchen wie in Abb. 1.52 dargestellt werden. Nach dem Hebelgesetz gilt

$$F_{Tr} l_{Tr} = F_{OF} l_{OF} \quad \text{bzw.} \quad F_{OF} = F_{Tr} \frac{l_{Tr}}{l_{OF}}$$

Die Kraft auf das ovale Fenster erhöht sich durch diesen Umstand etwa um den Faktor 1,3. Dies ist das Verhältnis der Hebelarme. Im gleichen Maß wie die Kraft erhöht sich über $p_{OF} = F_{OF}/A_{OF}$ auch der Druck, da dieser proportional zur Kraft ist. Gleichzeitig gilt für die Teilchengeschwindigkeit am Trommelfell bzw. am ovalen Fenster

$$v_{Tr} = \frac{\Delta x_{Tr}}{\Delta t} \quad \text{bzw.} \quad v_{OF} = \frac{\Delta x_{OF}}{\Delta t}$$

Nach dem Strahlensatz ist also die Geschwindigkeitsamplitude (Teilchenschnelle) am ovalen Fenster um den Faktor 1,3 reduziert, sodass sich eine weitere Impedanzerhöhung um den Faktor 1,3 ergibt.

- Das Trommelfell ist kein flaches Gebilde, sondern konisch geformt, was nicht etwa zu einer kolbenförmigen, sondern zu einer recht komplizierten Kipp- bzw. Biegeschwingung führt. Ursache dafür ist der asymmetrische Aufbau des Trommelfells sowie die Tatsache, dass der Hammer als Knochen fest mit dem Trommelfell verwachsen ist. Eine Folge dieser physiologischen Besonderheiten, die physikalisch nur schwer zu modellieren sind, ist eine weitere Impedanzerhöhung, die experimentell ermittelt wurde und bei ca. 4 liegt. Allerdings ist dies nur ein Richtwert, weil der Faktor stark frequenzabhängig ist.

Insgesamt erhält man eine Impedanzerhöhung von etwa $17 \cdot 1,3^2 \cdot 4 = 115$, das Impedanzverhältnis ändert sich um den gleichen Faktor; es steigt von $2,99 \cdot 10^{-4}$ auf $3,44 \cdot 10^{-2}$. Das Verhältnis von transmittierter zu eingehender Intensität nimmt nach (1.11) auf 0,129 zu. Der Schalldruckpegel wird nicht mehr um 30 dB, sondern nur noch um 9 dB abgesenkt.

Mittelohrmuskeln

Im Mittelohr befinden sich neben den Knöchelchen zwei kleine Muskeln: der Trommelfellspanner und der Steigbügelmuskel (sie sind in Abb. 1.51 nicht zu sehen, da sie verdeckt sind). Beide dienen dazu, die Schwingungseigenschaften des Mittelohrs der momentanen Hörsituation anzupassen. Durch die Muskeln kann die Steifigkeit des Trommelfells und der Gehörknöchelchenmechanik verändert werden, wodurch sich die Eigenfrequenz des Mittelohrs verschiebt. Im entspannten Zustand liegt die Eigenfrequenz des Mittelohrs zwischen 800 Hz und 1,5 kHz, also im Bereich optimalen Hörens. Die schwingungsmechanischen Eigenschaften des Mittelohrapparats durch Muskeltätigkeit zu verändern, bezeichnet man auch als „Anpassung der Übertragungsfunktion“.

Da die Trommelfellmasse bei kleineren Säugern naturgemäß geringer ist als bei größeren, ist der Bereich optimalen Hörens i. d. R. umso tiefer, je größer die Tiere sind. Elefanten hören noch sehr tiefe Frequenzen bis unter 20 Hz, Fledermäuse hinauf bis 200 kHz.

Eine weitere, äußerst wichtige Aufgabe der Mittelohrmuskeln besteht in ihrer Schutzfunktion: Bei sehr lauten Geräuschen wird ein allzu heftiges Schwingen des Mittelohrs durch die Muskulatur unterdrückt, sodass Schaden vom Innenohr abgewendet wird.

Quellen:

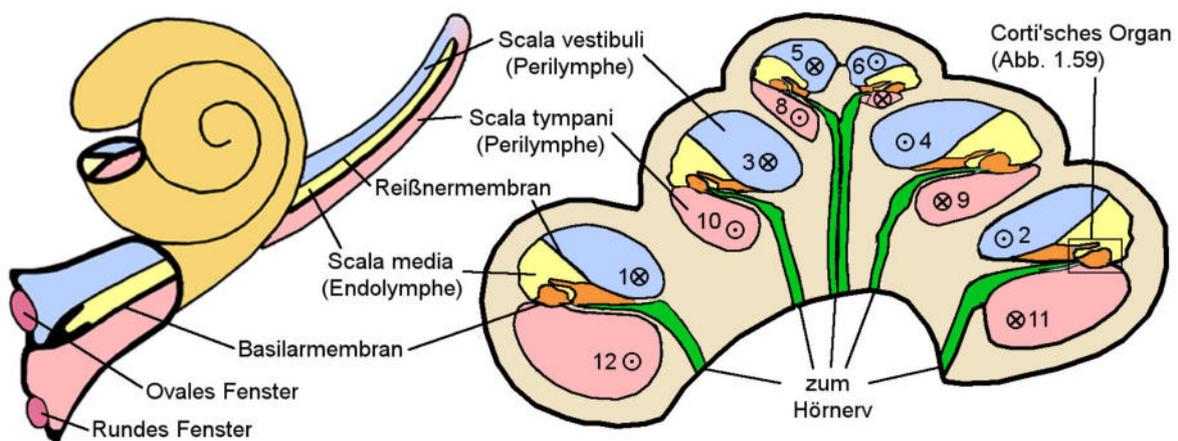
Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie Band 1“, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg 2003, S. 250 ff.

Vogel, „Gerthsen Physik“, 20. Auflage, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg 1999, S. 169 ff., S. 194 ff.

<http://www.cochlee.org/> (Seite der medizinischen Fakultät der Universität Montpellier)

Das Innenohr

Aufbau des Innenohrs



a) Hörschnecke „ausgerollt“
Abb. 1.53 Hörschnecke

b) Hörschnecke im Querschnitt

Das Innenohr besteht aus den Bogengängen, in denen das Gleichgewichtsorgan untergebracht ist, sowie der charakteristisch geformten Hörschnecke (lat. Cochlea), auch kurz *Schnecke*. Da die Bogengänge nach derzeitigem Kenntnisstand für das Hören nicht von Relevanz sind, betrachten wir sie an dieser Stelle nicht weiter.

Die Aufgabe des Innenohrs ist es, die an die Flüssigkeit in der Schnecke übertragenen Druckschwankungen frequenz- und amplitudenselektiv in Nervenimpulse zu verwandeln. Durch den Hörnerv, der aus vielen Nervenfasern besteht, werden die Impulse ans zentrale Nervensystem (ZNS) weitergeleitet. Allerdings ist der Hörnerv keine Einbahnstraße; es werden durch ihn auch Informationen vom Gehirn ans Ohr geleitet, sodass sich dieses auf die jeweilige Hörsituation einstellen und sogar selbst als Schallquelle dienen kann. Der durch das Ohr erzeugte Schall kann gehört (z. B. als Pfeifen im Ohr) oder durch geeignete Messinstrumente außerhalb des Ohrs registriert werden.

Betrachtet man die Schnecke im „ausgerollten und aufgeschnittenen“ Zustand (Abb. 1.53 a) oder im Querschnitt (Abb. 1.53 b), erkennt man, dass sich durch sie ein spiralförmiger Gang zieht, der im Wesentlichen dreigeteilt ist. Aus der Mitte jedes Gangs kommen Nervenfasern, die in der Mitte der Schnecke den Hörnerv bilden, der zum ZNS führt. Die Schnecke selbst ist ein weichhäutiges Gebilde, das fest mit dem sie umgebenden Knochen verwachsen ist.

Der Gang der Schnecke ist in drei schlauchartige Strukturen unterteilt, wobei der obere Schlauch (**Scala vestibuli**, blau) und der untere Schlauch (**Scala tympani**, rot) mit einer Na^+ -reichen Flüssigkeit, der **Perilymphe**, gefüllt sind. Im mittleren Schlauch (**Scala media**, gelb) befindet sich eine Flüssigkeit mit hoher K^+ -Konzentration: die **Endolymphe**.

Die Scala media ist gegenüber den beiden anderen Gängen durch Membranen abgegrenzt, gegen die Scala vestibuli mit der **Reißnermembran**, gegen die Scala tympani mit der **Basilarmembran**. Die Haarzellen, die mechanische Reize in elektrochemische verwandelt, sitzen im sog. **Corti'schen Organ** (benannt nach dem italienischen Anatomen Alfonso Corti, 1822 – 1876) auf der Basilarmembran.

In der „ausgerollten“ Darstellung der Schnecke erkennt man, dass die Scala vestibuli und die Scala tympani an der Spitze der Schnecke ineinander übergehen; es handelt sich also beim oberen und unteren Schlauch eigentlich nur um ein einziges Gefäß, das am ovalen Fenster beginnt, sich zu seiner Mitte hin verjüngt, dort scharf abknickt und dann zurück zum runden Fenster führt. So erklärt sich auch der etwas komplizierte Bewegungsverlauf, der in Abb. 1.53 b angedeutet ist: Wird das ovale Fenster durch den Steigbügel nach innen gedrückt, erfährt die Perilymphe der Scala vestibuli eine Bewegung in die Zeichenebene hinein (1 ⊗). Nach Durchlaufen eines halben Gangs ist ihre Bewegungsrichtung aus der Zeichenebene heraus gerichtet (2 ⊙), dann wieder nach innen usw., bis die Perilymphe an der Spitze von der Scala vestibuli um die Scala media herum in die Scala tympani hinein gedrückt wird. Im Anschluss verläuft die Bewegung der Perilymphe die Schnecke abwärts, bis sie schließlich das runde Fenster nach außen drückt. Das runde Fenster bildet den Abschluss des Innenohrs zum Mittelohr. Es wird mit der Flüssigkeitssäule in der Scala vestibuli bzw. Scala tympani nach außen und innen gedrückt und dämpft die Schwingung in der Flüssigkeitssäule, sodass Reflexionen dort weitgehend vermieden werden.

Funktionsweise des Innenohrs – Wanderwellentheorie

Drückt die Steigbügelplatte periodisch gegen das ovale Fenster, läuft nach dem oben beschriebenen Ablauf eine Druckwelle durch die Perilymphe. Allein dieses System ist bereits strömungs- und schwingungsmechanisch keineswegs trivial, da die Perilymphe eine gewisse Viskosität aufweist und der Kanal sich zur Spitze hin verjüngt.

Hinzu kommt jedoch eine weitere, sehr wichtige Eigenschaft des Innenohrs: Die Scala media ist zusammen mit ihren beiden Membranen ein elastisches und damit schwingungsfähiges Gebilde. Da wir uns insbesondere für die Schwingungen der Basilarmembran interessieren, wird im Weiteren von den Eigenschaften und den Schwingungen der Basilarmembran die Rede sein, obwohl eigentlich das gesamte o. g. Gebilde gemeint ist.

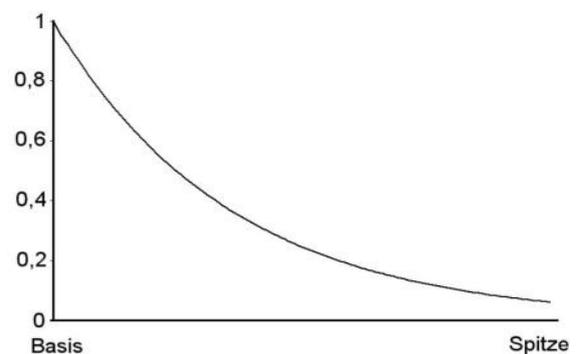


Abb. 1.54 relative Steifigkeit der Basilarmembran

Die Basilarmembran ist nahe am ovalen Fenster (**Basis**) relativ schmal und leicht, zur Spitze der Hörschnecke hin wird sie breiter und schwerer. Überdies besitzt sie nahe der Basis eine hohe Steifigkeit, nahe der Spitze eine geringe. In Abb. 1.54 ist die relative Steifigkeit in Abhängigkeit von der Entfernung vom ovalen Fenster aufgetragen.

Schwingungsfähige Systeme sind, wie wir bereits am Mittelohr gesehen haben, durch ihre Masse und ihre Steifigkeit charakterisiert. Im einfachen Fall des Federpendels lautet der Zusammenhang:

$$f = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{D}{m}}$$

Dabei ist f die Eigenfrequenz des Pendels, D die Härte der Feder und m die schwingende Masse. An der Formel erkennt man leicht, dass die Eigenfrequenz eines Systems umso größer ist, je steifer das Material und je kleiner die Masse ist. Durch die oben beschriebenen Eigenschaften besitzt die Basilarmembran Bereiche unterschiedlicher Eigenfrequenz: je näher der Basis, desto höher die Eigenfrequenz.

Wird ein schwingungsfähiges System von außen periodisch angeregt, so nimmt es besonders viel Energie auf, wenn die anregende Frequenz in der Nähe der Eigenfrequenz des Systems liegt. Zur Demonstration bietet sich hierzu ein einfaches

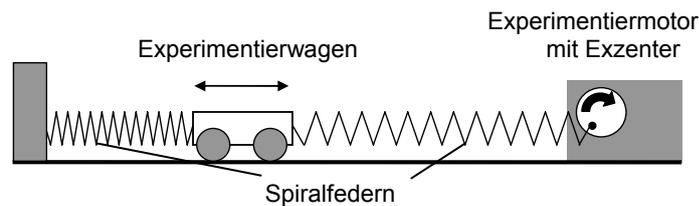


Abb. 1.55 periodische Anregung

Analogie-Experiment an: Ein Experimentierwagen wird an zwei Spiralfedern befestigt. Während eine Feder fixiert ist, ist die andere mit einem Exzenter verbunden, der auf einem Experimentiermotor sitzt; dessen Geschwindigkeit ist regulierbar. Liegt die anregende Frequenz weit oberhalb oder weit unterhalb der Eigenfrequenz, bleibt die Amplitude des Wagens gering. Liegt die Anregungsfrequenz hingegen in der Nähe der Eigenfrequenz des Feder-Wagen-Systems, wächst die Amplitude rasch an.

Wird die Basilarmembran zum Schwingen angeregt, schwingt sie besonders heftig in den Bereichen mit, deren Eigenfrequenz in der Nähe der Anregungsfrequenz liegt.

Entwicklung der Wanderwellentheorie

Sobald der Steigbügel am ovalen Fenster schwingt, entsteht auf der Basilarmembran eine sog. **Wanderwelle**. Der Entstehungsort jeder Wanderwelle ist stets die Basis, unabhängig von der Anregungsfrequenz. Die Wanderwelle einer bestimmten Frequenz läuft zunächst mit sehr geringer Amplitude auf der Basilarmembran in Richtung Spitze, bis sie sich einer Stelle nähert, an der ihre Amplitude rapide ansteigt. An der Stelle maximaler Amplitude ist die Frequenz der Welle praktisch identisch mit der Eigenfrequenz des entsprechenden Bereichs der Basilarmembran. Gleichzeitig wird die Welle in diesem Bereich „zusammengeschoben“, d. h. ihre Wellenlänge wird bei gleichbleibender Frequenz deutlich geringer (dieses Phänomen kennt man auch von Wasserwellen, deren Ausbreitungsgeschwindigkeit von der Wassertiefe abhängt, sodass Wellenberge in Ufernähe massiv anwachsen). Hinter dem Bereich maximaler Amplitude verebbt die Welle auf der Basilarmembran rasch. Die komplexe Schwingung hat folgende Ursachen:

- Die Druckverhältnisse in der Scala vestibuli bzw. der Scala tympani erzeugen an jeder Stelle der Basilarmembran Kräfte, die in Betrag und Richtung zeitabhängig sind.

- Die Basilarmembran reagiert in bestimmter Weise auf diese Kräfte, wobei die Reaktion an jedem Ort von den mechanischen und geometrischen Eigenschaften des betroffenen Bereichs abhängt; es kommt zu Bewegungen der Basilarmembran. In Bereichen größerer Amplituden wirken diese wiederum zurück auf die Geschwindigkeits- und Druckverhältnisse in der Scala vestibuli und der Scala tympani.

In Abb. 1.56 ist eine Momentaufnahme der Geschwindigkeits- und Druckverhältnisse in der „ausgerollten“ Hörschnecke bei mittlerer Anregungsfrequenz (um 1 kHz) stark vereinfacht dargestellt. Aufgrund der Verjüngung der Hörschnecke und

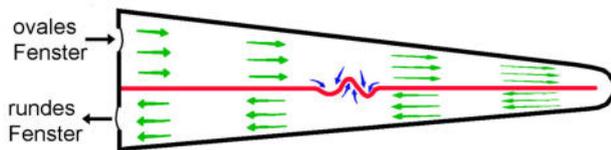


Abb. 1.56
Geschwindigkeitsfeld und Kräfte in der Hörschnecke

der Inkompressibilität der Flüssigkeit nimmt die Teilchengeschwindigkeit in Richtung der Spitze zu (grüne Pfeile). Die Wellenlänge liegt bei der angegebenen Anregungsfrequenz aufgrund der hohen Schallgeschwindigkeit in Wasser ($c_w = 1484 \text{ m s}^{-1}$) in der Größenordnung von Metern, sodass sich alle Teilchen praktisch in eine Richtung bewegen. Die durch das Zusammenspiel von Basilarmembran und Flüssigkeit hervorgerufenen Druckschwankungen verursachen Kräfte, die durch blaue Pfeile dargestellt sind.

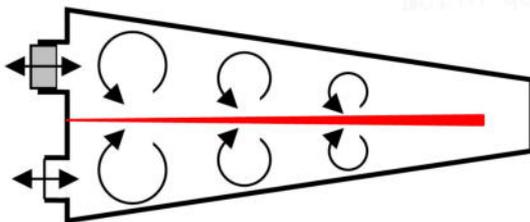


Abb. 1.57 Nachbildung der Hörschnecke

Den Begriff der Wanderwelle prägte Georg von Békésy, ein ungarisch-US-amerikanischer Physiker und Physiologe, der praktisch sein gesamtes wissenschaftliches Interesse dem menschlichen Ohr widmete. Für diese Leistung erhielt er im Jahr 1961 den Nobelpreis für Medizin. Békésy machte ab 1928 Versuche, die mit Apparaturen ausgeführt wurden, die der in Abb. 1.57 ge-

zeigten ähnlich waren. Es handelte sich dabei um einfache mechanische Modelle des Innenohrs, mit deren Hilfe er die Wanderwellentheorie entwickelte.

Die Apparatur besteht aus einem keilförmigen Metallbehälter mit durchsichtigen Seitenwänden, in dem eine Membran (rot), die zur Spitze hin dicker wird, eingespannt ist. Den Abschluss des Behälters bilden an der Stirnseite zwei Öffnungen, eine oberhalb, eine unterhalb der Membran. Die obere kann über einen Stempel zu periodischen Schwingungen angeregt werden; sie stellt das Modell des ovalen Fensters mit dem Steigbügel dar. Die untere Öffnung ist elastisch abgeschlossen; sie ist ein Modell für das runde Fenster. Im Behälter befindet sich eine Flüssigkeit, in der kleine Schwebeteilchen sind, die man beobachten kann. Wird nun der Stempel periodisch hin- und herbewegt, können bei hohen Frequenzen gegenläufige Wirbel nahe dem Stempel beobachtet werden. Werden die Frequenzen niedriger, wandern die Wirbel in Richtung der Spitze der Apparatur. Diese Beobachtungen führten zur oben beschriebenen Wanderwellentheorie.

Ergänzungen

Seit den neunziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts bestehen komplexe mathematische Modelle, die sehr viele mechanische und hydrodynamische Parameter des menschl-

chen Ohrs einbeziehen. Unter <http://147.162.36.50/cochlea/index.htm> sind die Ergebnisse der wichtigen Arbeiten von Mammano und Nobili zusammengefasst, einen Einblick gibt auch die Antrittsvorlesung von Prof. Groote (Uni Mainz) unter <http://www.thep.physik.uni-mainz.de/~groote/ps/schnecke.pdf> oder auf der Begleit-CD. Die sich hier ergebenden Gleichungen sind zwar nicht geschlossen lösbar, doch wurde durch die Nutzbarkeit von Computern die Möglichkeit geschaffen, zu berechnen, wie das Innenohr auf mechanische Reize reagiert. Ein typischer derartiger Reiz ist die periodische Bewegung des Steigbügels. Die berechneten Bewegungen stimmen sehr gut mit den durch die Wanderwellentheorie vorhergesagten Bewegungsabläufen überein.

Die Wanderwellen messtechnisch am realen Ohr zu erfassen und zu überprüfen ist extrem schwierig, wofür folgende Gründe verantwortlich sind:

- Die Hörschnecke ist von außen sehr schwer zugänglich.
- Die Schwingungsamplituden der Basilarmembran, die bereits im Bereich einiger Ångström hörbare Reize verursachen, sind extrem gering.
- Messungen an isolierten Organen toter Säugetiere liefern unter Umständen andere Ergebnisse, als dies bei lebenden Tieren der Fall wäre.
- Im Ohr lebender Säugetiere wird die Bewegung der Basilarmembran durch die Verstärkungsmechanismen der äußeren Haarzellen überlagert (siehe Abschnitt „Die Rolle der äußeren Haarzellen“).

Gemäß der Wanderwellentheorie regt ein Klang, der sich beispielsweise aus drei sinusartigen Tönen der Frequenzen 80 Hz, 600 Hz und 5 kHz zusammensetzt, die Flüssigkeitssäule bzw. die Basilarmembran zu Schwingungen an. Es entstehen gleichzeitig an drei verschiedenen Stellen in einem relativ schmal begrenzten Bereich ausgeprägte Amplituden auf der Basilarmembran. Deren Höhe ist annähernd gleich, wenn die anregenden Amplituden gleich sind. Die gestrichelt gezeichneten Einhüllenden in Abb. 1.58 deuten dies an, allerdings haben diese in Wirklichkeit eine deutlich größere Flankensteilheit als in der Zeichnung. In unserem Beispiel ist der Ton bei 600 Hz etwas leiser als die beiden anderen. Anschaulich und stark vereinfacht könnte man die Basilarmembran mit einer Harfe vergleichen, bei der zwei benachbarte Saiten nur geringfügig unterschiedliche Eigenfrequenzen haben, die aber das gesamte hörbare Frequenzspektrum abdeckt. Die Saiten entsprechen Zonen von der Breite einer Sinneszelle auf der Basilarmembran, die typischerweise eine Ausdehnung von etwa 10 μm haben.

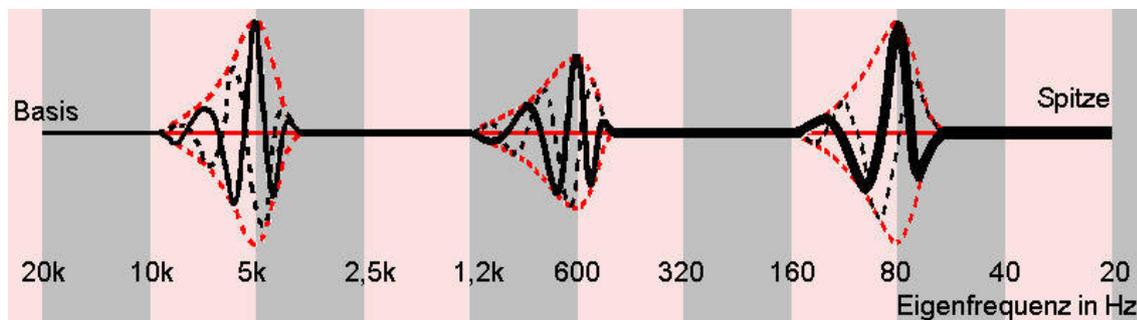


Abb. 1.58 Resonanzfrequenz des Membranelements

Eine Arbeitsgruppe der Universität Bochum, die sich intensiv mit der Dynamik des Innenohrs auseinandersetzt, erstellte mithilfe der Methode der finiten Elemente animierte Graphiken, die die Bewegung der Basilarmembran bei verschiedenen Frequenzen zeigt. Zu finden sind die Graphiken unter www.uni-bochum.de oder auf der Begleit-CD.

Bei tieferen Frequenzen findet das Anwachsen der Amplitude näher an der Spitze statt, bei höheren näher an der Basis. Für jede der etwa zehn vom Menschen wahrnehmbaren Oktaven ist auf der Membran ein etwa gleich langer Bereich für die Resonanz bereitgestellt, d. h. Töne zwischen 20 Hz und 40 Hz werden auf dem hintersten Zehntel (ca. 3,5 mm) der Membran wahrgenommen, Töne zwischen 40 Hz und 80 Hz im vorletzten Zehntel usw.

Quellen:

Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie, Bd 1“, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg 2003, S. 255 ff

Keidel (Hrsg.), „Physiologie des Gehörs“, Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1975, S. 6 ff

Gobrecht, „Bergmann Schäfer, Lehrbuch der Experimentalphysik, Bd. 1“, de Gruyter, Berlin 1975, S. 558 ff

<http://147.162.36.50/cochlea/index.htm>

<http://www.thep.physik.uni-mainz.de/~groote/ps/schnecke.pdf> (Theorie der Dynamik der Basilarmembran)

<http://www.cochlee.org/> (Seite der medizinischen Fakultät der Universität Montpellier)

Verarbeitung der Schwingungen und Erzeugung von Nervenimpulsen

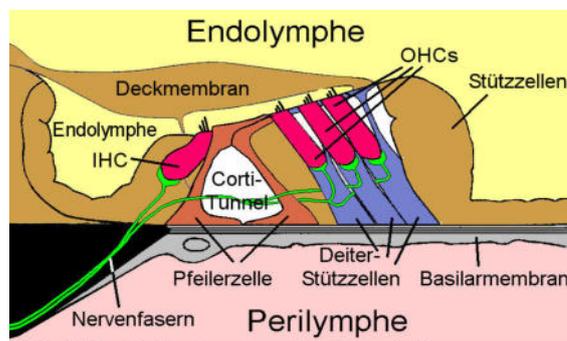


Abb. 1.59 a Corti'sches Organ im Querschnitt

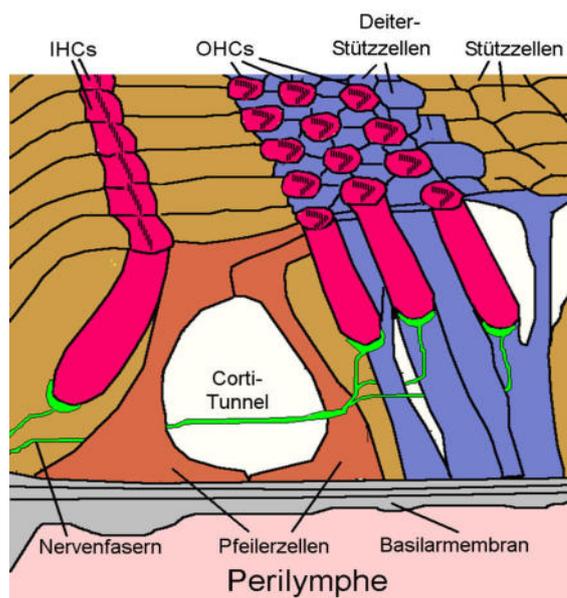


Abb. 1.59 b Corti'sches Organ ohne Deckmembran

Bisher hatten wir die Scala media mit ihren beiden begrenzenden Membranen als ein einziges, schwingungsfähiges Objekt betrachtet. Trotzdem war immer nur die Rede von den Schwingungen der Basilarmembran. Der Grund hierfür liegt darin, dass für das Funktionieren des Ohrs die Schwingungen der Basilarmembran und die dabei erfolgende Verschiebung der Deckmembran relativ zur Basilarmembran entscheidend sind. Die Sinneszellen unseres Gehörs, die inneren Haarzellen („inner hair cells“ IHCs) und äußeren Haarzellen („outer hair cells“ OHCs), sind auf der Basilarmembran untergebracht. Von der Basis bis zur Spitze reihen sich etwa 3500 innere und 12000 äußere Haarzellen aneinander. Da die Basilarmembran etwa eine Länge von 35 mm hat, steht für jede IHC etwa eine Breite von 10 μm zur Verfügung. Das von den Haarzellen bedeckte Gebiet und seine nähere Umgebung bezeichnet man zusammen mit der Deckmembran als Corti'sches Organ. Abb. 1.59 a zeigt das Corti'sche Organ im Querschnitt, Abb. 1.59 b ohne Deckmembran schräg von oben.

Die IHCs liegen, wie der Name schon sagt, weiter innen, also näher am Hörnerv als die Dreierreihe von OHCs. Ihre in geschwungenen Linien angeordneten Härchen ragen in den Raum unter der Deckmembran hinein, der mit Endolymphe gefüllt ist. Die Dreierreihe der OHCs liegt etwas weiter vom Hörnerv entfernt. Diese Sinneszellen sind über die sog. Deiter-Stützzellen fest mit der Basilarmembran verbunden. Ihre Härchen sind

V-förmig angeordnet und ragen nicht nur in den mit Endolymphe gefüllten Bereich hinein, sondern berühren teilweise auch die Deckmembran. Die beiden Sinneszellentypen sind durch Pfeilerzellen und den sog. Corti-Tunnel voneinander getrennt.

Die Oberflächen der OHCs und IHCs bilden zusammen mit den Pfeiler- und Stützzellen eine plane und ionendichte Oberfläche, die im Ruhezustand durch die Deckmembran überdeckt wird. Während die Härchen der IHCs und OHCs in die an K^+ -Ionen reiche Endolymphe hineinragen, wird der untere Teil der Haarzellen von der Na^+ -haltigen Perilymphe der Scala tympani umspült.

Ergänzung

Die Zellkörper der äußersten OHCs sind etwas länger als die inneren OHCs, sodass vor allem sie mit ihren Härchen die Deckmembran berühren; die Härchen der IHCs berühren die Deckmembran nicht. Überdies sind die Haarzellen an der Basis der Basilarmembran deutlich kürzer als an der Spitze, ansonsten in ihrem Aufbau aber gleich: Die annähernd zylindrisch geformten OHCs sind an der Basis etwa $20 \mu m$ lang, an der Spitze der Hörschnecke dagegen etwa $100 \mu m$. Für die insgesamt etwas kürzer und bauchiger gebauten IHCs gilt Vergleichbares. Messungen an isolierten Haarzellen, IHCs wie OHCs, haben ergeben, dass sie entsprechend ihrer Lage auf der Basilarmembran in „ihrem“ Frequenzfenster besonders empfindlich sind.

Die Frequenzintervalle auf der Basilarmembran sind nicht linear verteilt, sondern logarithmisch. Nach einem einfachen mathematischen Modell, das die unterschiedlichen Empfindlichkeiten des Ohrs für bestimmte Frequenzen nicht berücksichtigt, ist jede IHC für ein Frequenzintervall zuständig, dessen Breite sich gemäß einer geometrischen Reihe berechnet. In jeder Oktave teilen sich etwa 350 IHCs die Arbeit, sodass die erste IHC eines Intervalls ihre Arbeitsfrequenz bei f_0 hat, die zweite bei $a \cdot f_0$, die dritte bei $a^2 \cdot f_0$ usw., wobei a ein bestimmter Zahlenfaktor ist. Die 351-ste IHC ist nach unserem Modell die erste der folgenden Oktave und hat demnach ihre Arbeitsfrequenz bei $a^{350} f_0 = 2 f_0$, sodass sich für $a = \sqrt[350]{2} \approx 1,002$ ergibt. Die Arbeitsfrequenzen benachbarter IHCs haben also etwa einen relativen Abstand von 2 ‰.

Die Rolle der äußeren Haarzellen

Mehr als 90 % der über den Hörnerv in Richtung Gehirn abgegebenen Signale stammen von den IHCs, womit sich die Frage aufdrängt, wozu wir überhaupt OHCs brauchen und warum sie auch noch in dieser großen Anzahl vorhanden sind, wenn praktisch die gesamte Information zum Gehirn durch die IHCs erfolgt. Man begann dieses Phänomen zu verstehen, als durch sehr empfindliche Messungen festgestellt werden konnte, dass das beschallte Innenohr nicht nur Töne aufnimmt, sondern auch aktiv solche erzeugt.

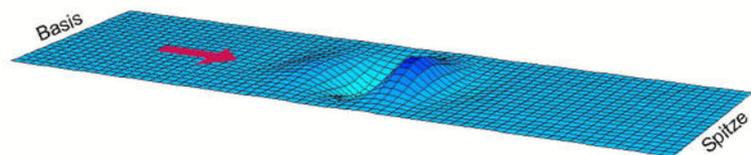


Abb. 1.60 a Wanderwelle auf der Basilarmembran ohne OHC-Verstärkung

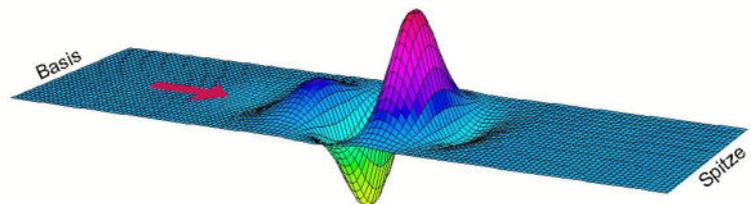


Abb. 1.60 b Wanderwelle auf der Basilarmembran mit OHC-Verstärkung

Die OHCs haben eine erstaunliche und für die Hörempfindung unerlässliche Eigenschaft: Werden ihre Härchen durch die mit kleiner Amplitude (Å-Bereich genügt bereits!) schwingende Basilarmembran geschert, beginnen sie sich im Takt der Scherung zusammenzuziehen und wieder auszudehnen, ganz ähnlich wie Muskelfasern dies tun. Experimente an isolierten OHCs belegen dies eindrucksvoll.

Ein schönes Beispiel dafür lieferte das University College London (UCL), auf dessen Internetseite eine OHC zu sehen ist, die im Takt von „Rock around the clock“ gereizt wird und „tanzt“ (<http://www.ucl.ac.uk/ear/training/undergraduate/undergraduate/hair-cell> oder Begleit-CD). Da die OHCs fest mit der Basilarmembran verbunden sind, schwingt nun auch diese bedeutend stärker, sodass die Endolymphe zwischen Deck- und Basilarmembran hin und her zu strömen beginnt. Dies führt zu einer Scherung der Härchen der IHCs, sodass letztendlich auch dort Nervensignale erzeugt werden, die an das ZNS weitergegeben werden.

Bei einem reinen Sinuston von 1 kHz sorgt die Wanderwelle dafür, dass die Basilarmembran in einem recht schmalen Bereich nennenswert zu schwingen beginnt. Dort nehmen dann etwa 200 OHCs ihre Arbeit auf. Dabei wird zum einen die Amplitude der Welle an manchen Stellen bis zu einem Faktor 100 vergrößert, zum anderen werden aber auch Teile der Wanderwelle stark gedämpft, sodass die Flankensteilheit der Schwingung auf der Basilarmembran massiv vergrößert wird. Die Funktionsweise und Verschaltung der IHCs und OHCs sorgen dann zusammen mit der erhöhten Flankensteilheit der Wanderwelle dafür, dass beispielsweise bei einem akustischen Reiz von exakt 1000 Hz die benachbarte Haarzelle, die für etwa 1002 Hz „zuständig“ ist, eine registrierbar schwächere Reizung erfährt und ein entsprechendes Signal ans ZNS weiterleitet. Dies konnte durch Messungen bestätigt werden, bei denen Probanden Töne mit einer relativen Frequenzabweichung von etwa 3 ‰ noch unterscheiden konnten.

Die Rolle der OHCs ist also hauptsächlich die eines Verstärkers, der insbesondere bei sehr leisen Tönen aktiv ist, also keineswegs linear arbeitet. Überdies ist man heute der Ansicht, dass über den Hörnerv eine Rückkopplung mit dem ZNS stattfindet und Informationen vom Gehirn zu den OHCs gelangen. Diese werden genutzt, um die mechanischen Eigenschaften des Innenohrs über die OHC-Motoren der jeweiligen Hörsituation optimal anzupassen. Das kann z. B. bei der Spracherkennung trotz Hintergrundgeräuschen oder ähnlich komplexen Hörsituationen eine Rolle spielen.

Die Rolle der IHCs

Keine Nervenfasern des Hörnervs, die Information zum ZNS trägt, ist mit mehreren IHCs in Kontakt. Umgekehrt ist jede IHC mit mindestens 10, im Bereich des besten Hörens sogar mit bis zu 30 Nervenfasern verbunden. Jede dieser Nervenfasern lässt sich demnach eindeutig mit einer bestimmten IHC und somit mit einer ganz bestimmten Stelle des Corti'schen Organs in Verbindung bringen. Je nachdem, welche Nervenfasern Information ans ZNS liefern, kann dieses ermitteln, welche Frequenzen im Spektrum des akustischen Signals vorhanden sind. Damit ist aber noch nichts über deren Intensität ausgesagt. Den IHCs kommt also noch die Aufgabe zu, die Lautstärke eines Tons zu kodieren.

Die Scherung der Härchen der IHCs führt zu einer Öffnung von Ionenkanälen und in der Folge zu einem Einströmen von K^+ -Ionen der Endolymphe in den Zellkörper der IHCs, sodass die Ladung innerhalb einer gereizten IHC „positiver“ wird. Je stärker die Scherung, desto mehr K^+ -Ionen strömen innerhalb eines Zeitintervalls ein, sodass der Grad der Ladungsänderung in der Zelle mit der Lautstärke eines Tons korreliert. Die Weiterleitung der Information über nachgeschaltete Nervenfasern erfolgt allerdings durch Nervenimpulse, die stets die gleiche Signalhöhe besitzen, weshalb die

Information über die Lautstärke nicht mehr durch den Grad der Ladungsumkehr übertragen werden kann. Es handelt sich dabei um sog. **Aktionspotentiale**. Dies sind lokale Spannungsänderungen zwischen Membraninnen- und -außenseite, die sich entlang einer Nervenleitung ausbreiten (siehe Kapitel „Neuronale Signalleitung“). Eine starke Ladungsänderung (lauter Ton) in einer IHC führt in den nachgeschalteten Nervenfasern zu einer großen Anzahl von Aktionspotentialen innerhalb eines Zeitintervalls, eine schwache Ladungsänderung (leiser Ton) hingegen nur zu einer geringen.

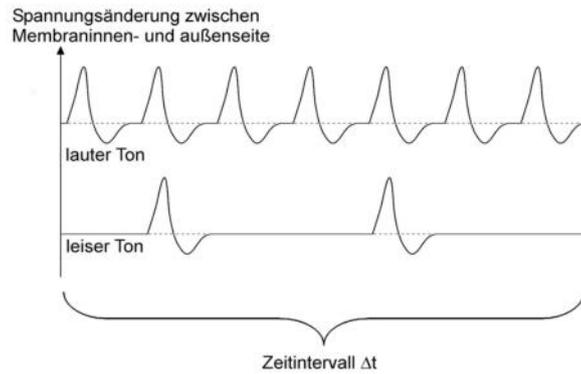


Abb. 1.61

Somit ist das Innenohr nicht nur in der Lage, ein Signal frequenz- und amplitudenselektiv aufzunehmen und zu verarbeiten, sondern auch, die darin enthaltenen Informationen ans ZNS weiterzugeben. Genau diese Forderung hatten wir zu Beginn gestellt.

Quellen:

<http://www.medizin.uni-koeln.de/kliniken/hno/> → Ohr → Anatomie und Physiologie

<http://www.sinnesphysiologie.de/hvsinne/hoeren/audioin.htm> (Universität Heidelberg)

<http://www.cochlee.org/> (Seite der medizinischen Fakultät der Universität Montpellier)

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Das Ohr“ (ca. 6 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- kennen den Aufbau des menschlichen Ohrs und können die Funktionen der einzelnen Bereiche beschreiben,
- wissen, dass das Frequenzspektrum durch Ohrmuschel und Gehörgang beeinflusst wird,
- kennen den Begriff der akustischen Impedanz und können einen Zusammenhang zwischen Schallreflexion an einer Grenzfläche und den Impedanzen der beteiligten Medien herstellen,
- verstehen die Mechanismen der Impedanzanpassung im Mittelohr und dass das Mittelohr eine physiologische Notwendigkeit zur Schallübertragung ans Innenohr darstellt,
- können die Vorgänge im Innenohr mithilfe der Wanderwellentheorie qualitativ beschreiben,
- verstehen, wie mit der Wanderwellentheorie amplituden- und frequenzselektives Hören erklärt werden kann,
- kennen den Aufbau des Corti'schen Organs und die Aufgabenbereiche der inneren und äußeren Haarzellen.

Die Schülerinnen und Schüler lernen anhand von Anschauungsmodellen der Biologie und Bildern zunächst den Aufbau des Ohrs kennen. Dass bereits die Gestalt des Außenohrs einen Einfluss auf unser Hörempfinden hat, können die Schülerinnen und Schüler durch ein einfaches Experiment nachvollziehen: Der Klang eines Musikinstruments oder eines gesprochenen Vokals wird mittels „audacity“ analysiert, wobei der Klang zunächst in gewohnter Weise aufgezeichnet wird. In einem zweiten Versuch wird bei gleichem Klang dem Mikrophon ein Trichter oder eine trichterähnliche Form vorgeschaltet. Durch diese Maßnahme werden die einzelnen Obertöne im Vergleich zur Grundschwingung sehr unterschiedlich geschwächt. Es ist zu erkennen, dass durch den Trichter manche Frequenzen gegenüber anderen verstärkt wiedergegeben werden. Man erhält zudem unterschiedliche Spektren, wenn ein asymmetrischer Trichter aus unterschiedlichen Richtungen und Winkeln beschallt wird; dies ist neben den oben erwähnten Laufzeitunterschieden für das Richtungshören von Bedeutung, v. a. bei höheren Frequenzen.

Aus dem Alltag wissen die Schülerinnen und Schüler, dass akustische Signale, die unter Wasser erzeugt wurden, oberhalb der Wasseroberfläche kaum wahrnehmbar sind. Ggf. kann diese Tatsache auch im Unterricht experimentell durch einen **freiwilligen** Probanden nachvollzogen werden. Da sich andererseits Schallwellen unter Wasser sehr gut fortpflanzen, drängt sich die Frage auf, was an der Grenzfläche zwischen Wasser und Luft geschieht. Die Erklärung kann im Rahmen eines mathematisch-theoretisch orientierten Unterrichtsabschnitts gegeben werden, es ist jedoch auch möglich, den Zusammenhang zwischen Impedanzverhältnis und reflektierter Schallintensität anhand einer Graphik zu erläutern. Die Notwendigkeit, die Impedanz von Luft, in der sich die für uns relevanten Schallwellen ausbreiten, der von Wasser anzupassen, wird in jedem Fall deutlich, denn die reizaufnehmende Struktur unseres Hörorgans befindet sich in wässriger Umgebung.

Der Gegenstand der darauf folgenden Unterrichtssequenz sind die Mechanismen der Impedanzanpassung im Mittelohr, die allesamt auf vergleichsweise einfachen physikalischen Gesetzen beruhen. Hierbei kommt den Gesetzen des Drucks, dem Hebelgesetz sowie dem Gesetz der Energieerhaltung besondere Bedeutung zu. Falls den Schülerinnen und Schülern das Hebelgesetz nicht geläufig ist, muss dieses eigens kurz thematisiert werden. Analogieexperimente zu Druck und Hebel unterstützen in jedem Fall die theoretischen Betrachtungen.

Im Weiteren lernen die Schülerinnen und Schüler den komplizierten Aufbau des Innenohrs anhand geeigneter Modelle oder Abbildungen kennen. Da selbst stark vereinfachende mathematische Modelle der Dynamik des Innenohrs weit über die Möglichkeiten der Schulmathematik hinausgehen, wird diese Dynamik weitestgehend qualitativ behandelt. Durch Resonanz-Experimente mit unterschiedlichen Masse-Feder-Systemen oder Saiten unterschiedlicher Länge und Dicke, sowie durch Diagramme, Schaubilder und Animationen erarbeiten sich die Schülerinnen und Schüler eine Vorstellung der Wanderwellentheorie, die alle wesentlichen Aussagen beinhaltet. So verstehen sie, dass die außerordentlich fein abgestimmte Mechanik im Innenohr dazu führt, dass Töne frequenz- und amplitudenselektiv aufbereitet werden können.

Nachdem die Schülerinnen und Schüler die mechanischen Eigenschaften des Innenohrs kennengelernt haben, beschäftigen sie sich abschließend mit dem Aufbau des Corti'schen Organs sowie den unterschiedlichen Aufgabenbereichen der inneren und der äußeren Haarzellen beim Hörprozess. Dabei verstehen sie, dass die Hauptaufgabe der äußeren Haarzellen darin besteht, die Bewegung der Basilarmembran so zu verstärken, dass die inneren Haarzellen Nervensignale erzeugen können, die im Gehirn als akustische Information aufbereitet werden. Die Änderung von Membranpotentialen sowie die Entstehung von Aktionspotentialen werden an dieser Stelle nur am Rande erwähnt.

2. Typische Untersuchungsmethoden der Biophysik



Auge in Auge stehen sich zwei Fruchtfliegen der Art *Drosophila melanogaster* gegenüber. Die kolorierte Aufnahme zeigt rechts eine normale Fliege und links eine Mutante. Im Erbgut der Mutante ist ein einziges Gen defekt, das bei der Bildung der Sehorgane eine wichtige Rolle spielt – deshalb fehlen der Mutante die Augen. Dieses Gen (*pax6*) ist bei vielen Arten – auch beim Menschen – wichtig für die Entstehung der Augen.

Credit: MPI für Entwicklungsbiologie – Jürgen Berger, Stefan Luschig

Mit freundlicher Genehmigung der Max Planck Gesellschaft

2.1 Das Lichtmikroskop

Vergrößertes Sehen

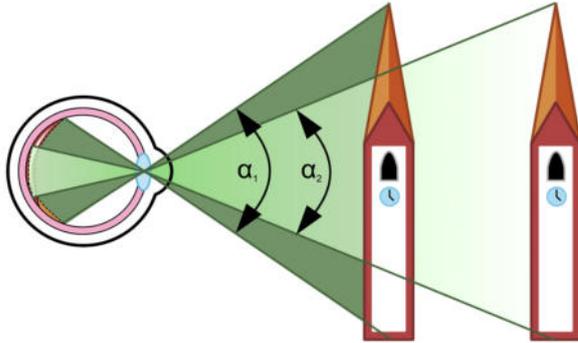


Abb. 2.1 Vergrößerung des Seh winkels durch Annäherung

Weit entfernte Objekte erzeugen kleinere Bilder auf der Netzhaut als nahe. Entscheidend dafür ist der **Sehwinkel**, dessen Größe von der Entfernung und der Größe des Gegenstands abhängt. Sehwinkeländerungen kann man durch die Änderung der Entfernung zu den Gegenständen oder – bei konstantem Abstand – durch optische Geräte erreichen.

Die Vergrößerung V eines optischen Instruments ist folgendermaßen definiert:

$$V = \frac{\tan \alpha_{mit}}{\tan \alpha_{ohne}}$$

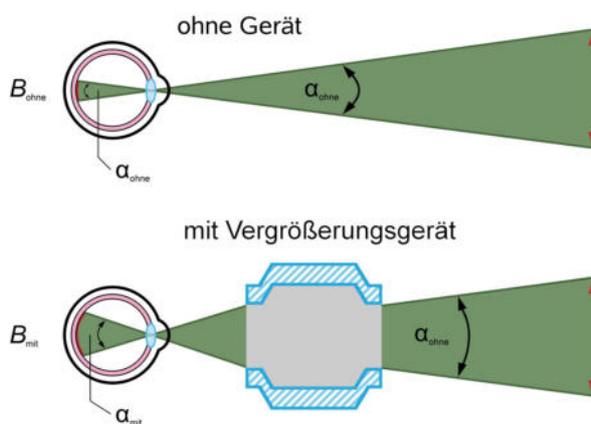


Abb. 2.2 Vergrößerung durch ein optisches Gerät

α_{mit} bzw. α_{ohne} sind die Seh winkel mit und ohne Instrument. Da das Bild auf der Netzhaut gekrümmt ist, die Strahlensätze aber für gerade Strecken definiert sind, beschränken wir uns im Weiteren auf den Fall kleiner Winkel, bei denen die Bildkrümmung vernachlässigbar ist. Man erhält dann in guter Näherung:

$$V = \frac{\tan \alpha_{mit}}{\tan \alpha_{ohne}} \approx \frac{\alpha_{mit}}{\alpha_{ohne}} \approx \frac{B_{mit}}{B_{ohne}} \quad (2.1)$$

Sehwinkelvergrößerungen durch Verringern des Abstands Gegenstand – Auge haben eine natürliche Grenze bei etwa 25 cm (**deutliche Sehweite s**). Verringert man diesen Abstand, ist das Auge nicht mehr in der Lage, ein scharfes Bild auf der Netzhaut zu erzeugen. Eine Sammellinse vor dem Auge (Lupe) erlaubt jedoch eine zusätzliche Vergrößerung des Seh winkels, unter dem man das virtuelle Bild sieht.

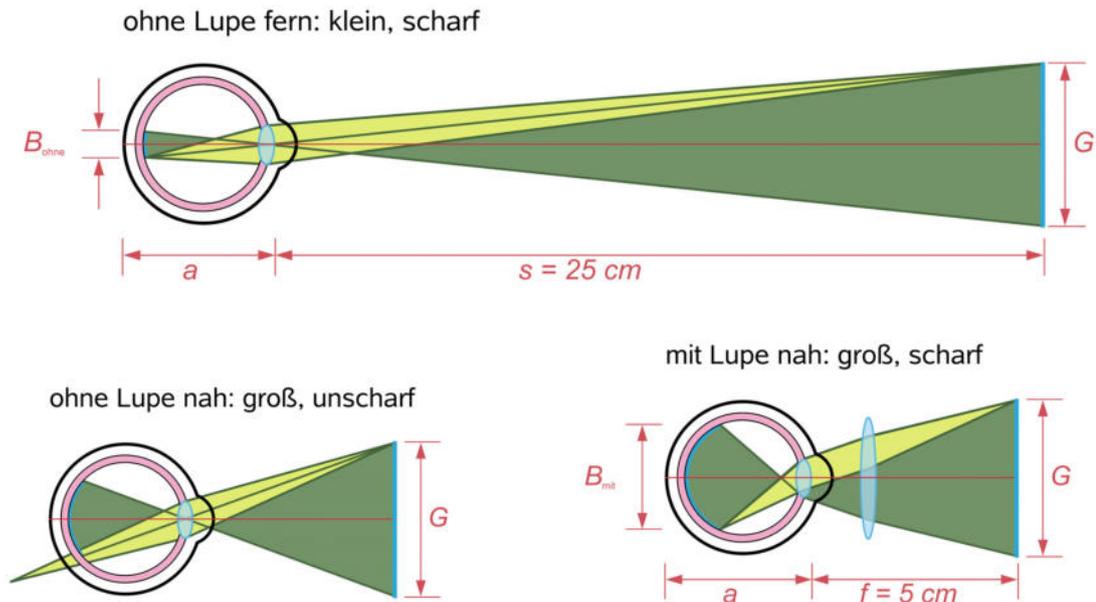


Abb. 2.3 Vergrößerung mit einer Lupe

Bringt man einen Gegenstand in den Bereich der deutlichen Sehweite s , gilt für die Größe des Netzhautbildes ohne Lupe:

$$\frac{B_{\text{ohne}}}{a} = \frac{G}{s} \quad \text{bzw.} \quad B_{\text{ohne}} = \frac{G \cdot a}{s}$$

Bringt man eine Sammellinse in den Strahlenverlauf ein und setzt den Gegenstand zwischen Brennebene und Linse, fungiert diese als Lupe. Geht man davon aus, dass sich der Gegenstand fast im Brennpunkt der Linse befindet, sodass man das Bild mit entspanntem Auge betrachten kann, ergibt sich für die Bildgröße mit Lupe:

$$\frac{B_{\text{mit}}}{a} = \frac{G}{f} \quad \text{bzw.} \quad B_{\text{mit}} = \frac{G \cdot a}{f}$$

Damit erhält man die Vergrößerung einer Lupe:

$$V_{\text{Lupe}} = \frac{B_{\text{mit}}}{B_{\text{ohne}}} = \frac{s}{f} = \frac{25 \text{ cm}}{f} \quad (2.2)$$

Der Strahlengang

Beim Mikroskop vergrößert man den Sehwinkel durch zwei Sammellinsen. Die beim Gegenstand (Objekt) befindliche Linse heißt **Objektiv**, die dem Auge zugewandte Linse ist das **Okular**.

Den Aufbau eines Modellversuchs zum Lichtmikroskop zeigt Abb. 2.4. Auf den Fuß eines Stativständers wird ein Stück Millimeterpapier gelegt, das von schräg oben beleuchtet wird. Zwischen den Linsen (Objektiv $f_1 = 5 \text{ cm}$, Okular $f_2 = 10 \text{ cm}$) befindet sich eine Mattscheibe, die so lange verschoben wird, bis auf ihr ein scharfes Bild entsteht. Dieses Bild wird durch das Okular wie durch eine Lupe betrachtet. Nun verschiebt man

das Okular so lange, bis das beobachtete Zwischenbild scharf erscheint. Jetzt kann die Mattscheibe entfernt werden, das Bild erscheint dadurch nochmals sehr viel heller.

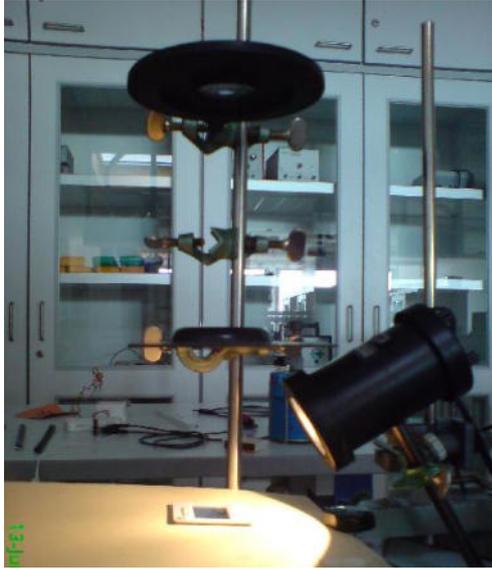


Abb. 2.4 Modellversuch zum Mikroskop

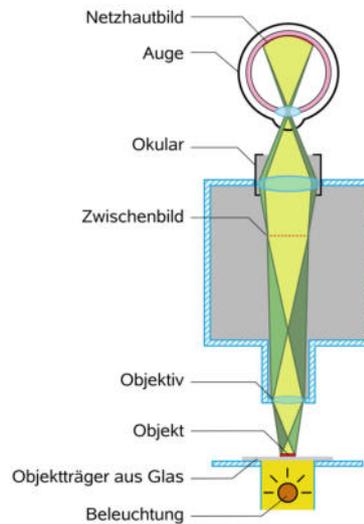


Abb. 2.5 Schematischer Aufbau des Lichtmikroskops

Abb. 2.5 zeigt den schematischen Aufbau eines Mikroskops. Die Vergrößerung im Mikroskop erfolgt dabei in zwei Stufen:

- Erzeugung eines vergrößerten Zwischenbildes durch das Objektiv
- Betrachtung des reellen Zwischenbildes durch das Okular

Den Abstand zwischen dem Brennpunkt des Okulars und dem Brennpunkt des Objektivs im Mikroskop bezeichnet man als Tubuslänge t . Das zu betrachtende Objekt wird etwas außerhalb der Brennweite des Objektivs positioniert, wodurch ein vergrößertes, reelles Bild im Abstand $f_{ob} + t$ vom Objektiv entsteht.

Abb. 2.6 entnimmt man:

$$\tan \alpha = \frac{B}{t} \approx \frac{G}{f_{ob}}$$

Da sowohl der Gegenstand als auch dessen reelles Bild in die deutliche Sehweite gebracht werden können, erhält man für die Vergrößerung des Objektivs unter Verwendung von (2.1):

$$V_{ob} = \frac{B}{G} \approx \frac{t}{f_{ob}}$$

Für die Vergrößerung durch das Okular gilt nach (2.2):

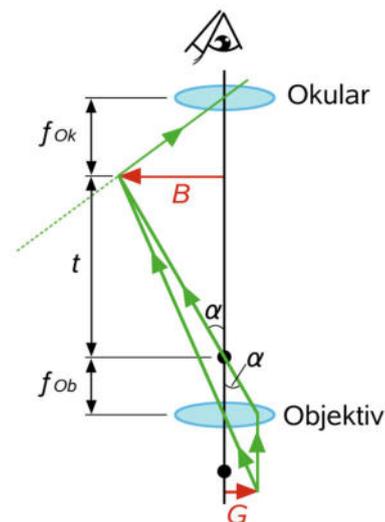


Abb. 2.6 Vergrößerung des Mikroskops

$$V_{ok} = \frac{s}{f_{ok}}$$

Als Gesamtvergrößerung V_{Ges} ergibt sich:

$$V_{Ges} = V_{ob} \cdot V_{ok} = \frac{t \cdot s}{f_{ob} \cdot f_{ok}} \quad (2.3)$$

Angaben über die Vergrößerungen findet man auf den Linsenfassungen:

Zum Beispiel: Objektiv: 1 : 25
 Okular: 6 x
 Gesamtvergrößerung $V_{ges} = 6 \cdot 25 = 150$

Theoretisch kann die Vergrößerung des Mikroskops damit beliebig groß gemacht werden. In der Praxis erreicht man mit Lichtmikroskopen allerdings nur Vergrößerungen bis ca. 1500, da sich bei noch stärkeren Vergrößerungen keine scharfen Bilder mehr ergeben.

Das Auflösungsvermögen

Beugungserscheinungen sind eine Ursache für die begrenzte Leistungsfähigkeit optischer Instrumente, da in den meisten Geräten Blenden vorhanden sind. Selbst die unvermeidlichen Linsenfassungen sind als Blenden zu betrachten, deshalb entstehen – wie bereits am Auge demonstriert – selbst bei der Abbildung von Punkten keine punktförmigen Bilder, sondern Beugungsscheibchen.

Für den Mindestabstand D zweier gerade noch voneinander getrennt wahrnehmbarer Gegenstandspunkte ergibt sich für eine Linse mit Durchmesser d und Brennweite f nach den im Kapitel 1 durchgeführten Betrachtungen:

$$D = \frac{1,22 f \lambda}{d} \quad (2.4)$$

Den nur durch die Linse bestimmten Quotienten d/f bezeichnet man dabei als **Öffnungsverhältnis** der Linse.

Bei großem Öffnungsverhältnis lassen sich sehr nahe beieinander liegende Gegenstandspunkte auflösen. Um das Öffnungsverhältnis möglichst groß zu machen, benötigt man Linsen mit möglichst großen Durchmessern. In der Praxis erreicht man wegen unvermeidlicher Linsenfehler allerdings nur Öffnungsverhältnisse kleiner als 2.

Ergänzung

Die Brennweite einer Linse ist umso kleiner, je kleiner die Krümmungsradien der Oberflächen und je größer die Brechzahl des Glases sind. Für eine symmetrisch-bikonvexe Linse mit Krümmungsradius R , Durchmesser d und Brechzahl n gilt:

$$f = \frac{R^2}{2(n-1)R + (n-1)^2 d}$$

Um die sphärische Aberration in einem erträglichen Rahmen zu halten, muss der Linsendurchmesser erheblich kleiner sein als der doppelte Krümmungsradius der Linse. Für stark brechende Glassorten ($n = 2,0$) erhält man mit $d = 0,7 R$ das Öffnungsverhältnis 1,9.

Betrachtet man ein Objekt im Mikroskop mit Licht der Wellenlänge 500 nm , lassen sich bei einem Öffnungsverhältnis des Objektivs von 2 folglich noch Punkte im Bereich von 310 nm Abstand auflösen.

Das menschliche Auge kann normalerweise zwei Striche, die einen Abstand von $0,3 \text{ mm}$ besitzen, noch gut voneinander unterscheiden. Zusammen mit dem Okular müssen die beiden Gegenstandspunkte auf diesen Abstand vergrößert werden. Es ergibt sich:

$$V = \frac{3 \cdot 10^{-4} \text{ m}}{310 \cdot 10^{-9} \text{ m}} \approx 1000$$

Bei dieser Vergrößerung wird das Bild vom Beobachter gerade noch scharf gesehen. Jede weitere Vergrößerung über dieses Maß hinaus ist nutzlos.

Ergänzung

Eine Möglichkeit, das Auflösungsvermögen zu steigern, besteht darin, eine Flüssigkeit (Immersionsflüssigkeit, z. B. das Öl Monobromnaphthalin) zwischen Objekt und Objektiv einzubringen. Durch die veränderte Brechzahl ist eine Steigerung des Auflösungsvermögens um ca. 60 % möglich.

Die wichtigste Möglichkeit zur Erhöhung des Auflösungsvermögens ergibt sich durch eine Verringerung der Wellenlänge der verwendeten Strahlung. In der Ultraviolett-mikroskopie wird mit Wellenlängen von ca. $0,2 \mu\text{m}$ gearbeitet. Damit erhält man bei zusätzlicher Verwendung von Immersionsflüssigkeiten für den auflösbaren Mindestabstand ungefähr $0,1 \mu\text{m}$ und eine Vergrößerung von $V \approx 3000$.

Allerdings lassen sich mit UV-Licht keine Beobachtungen mit dem Auge mehr durchführen, sondern man ist auf die Photographie angewiesen. Da normales Glas für UV-Licht undurchlässig ist, müssen die Linsen aus UV-durchlässigem Material (z. B. Quarz) hergestellt werden. Generell wird es für kleinere Wellenlängen zunehmend schwieriger, funktionsfähige Linsensysteme zu entwickeln.

Quellen:

Bergmann Schäfer, „Lehrbuch der Experimentalphysik, Band III Optik“, Walter de Gruyter, Berlin 1978, S. 102 – 159

Gerthsen, Kneser, Vogel, „Physik“, Springer Verlag, Berlin 1982, S. 438 – 440, 472 – 475

Alfred Recknagel, „Physik Optik“, VEB Verlag Technik, Berlin 1980, S. 84 – 87

<http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d03/03.htm>

http://www.matter.org.uk/tem/diffraction_at_aperture.htm

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Das Lichtmikroskop“ (ca. 3 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- verstehen das Prinzip der Bildvergrößerung in der Strahlenoptik und können es bei der Lupe und beim Mikroskop anwenden,
- können den grundlegenden Aufbau eines Lichtmikroskops beschreiben,
- können das Prinzip, das beim Auge das Auflösungsvermögen aufgrund von Beugung begrenzt, auf das Mikroskop übertragen und so folgern, dass das Auflösungsvermögen eines Mikroskops beschränkt ist,
- sind in der Lage, Möglichkeiten anzugeben, die das Auflösungsvermögen des Mikroskops verbessern, und können diese Maßnahmen auch begründen.

Ausgehend von der Fragestellung, warum man einen Gegenstand in großer Entfernung als kleiner wahrnimmt als aus der Nähe, wird herausgearbeitet, was man unter dem Begriff Vergrößerung im eigentlichen Sinne versteht. Die so gewonnene Definition wird auf die Lupe angewandt. Bei der Bildkonstruktion vertiefen die Schülerinnen und Schüler die im Abschnitt „1.1 Das Auge“ erarbeiteten Grundkenntnisse der Strahlenoptik.

Im Anschluss wird der Aufbau und das Prinzip eines Lichtmikroskops besprochen und die Formel für die Vergrößerung eines Mikroskops hergeleitet. Es ist möglich, die Schülerinnen und Schüler in Form einer Schülerübung selbst ein Mikroskop (siehe Abb. 2.4) aufbauen zu lassen, um das Grundprinzip des Mikroskops besser verstehen zu können. Hier bietet sich ein aufrechter Aufbau des Mikroskops an, weil man damit in der Regel die gängigen Lichtmikroskope besser modelliert. Sollte Zeit und eine ausreichende Anzahl von Mikroskopen zur Verfügung stehen, kann auch eine Übung zum Mikroskopieren durchgeführt werden. Eine Anleitung zu einer solchen Übung mit entsprechenden Arbeitsblättern findet man auf dem Bildungsserver Baden-Württemberg unter

<http://www.schule-bw.de/unterricht/faecher/biologie/medik/mikro/html/unterrichtsgang.html>.

Das Thema „Auflösungsvermögen des Lichtmikroskops“ schließt sich eng an die Ausführungen über das Auge an und man kann vergleichsweise schnell zu den entscheidenden Gesetzen überleiten, die das Auflösungsvermögen bestimmen und die wesentlichen Einflussgrößen festlegen. Eine für das Verständnis sehr hilfreiche Animation zum Auflösungsvermögen findet man auf der folgenden Internetseite:

http://www.matter.org.uk/tem/diffraction_at_aperture.htm.

Im Hinblick auf das Elektronenmikroskop sollte an dieser Stelle nicht versäumt werden, zu diskutieren, wie sich das Auflösungsvermögen eines Mikroskops verbessern ließe. Die beim Auge besprochenen Mechanismen können hier wieder aufgegriffen und ihre Relevanz für das Mikroskop diskutiert werden. Anders als beim Auge hat man hier die Möglichkeit, die Wellenlänge des Lichts zu variieren.

2.2 Das Elektronenmikroskop

Die de-Broglie-Wellenlänge

Ein entscheidender Durchbruch bei der Steigerung des Auflösungsvermögens ergab sich durch die Konstruktion des Elektronenmikroskops durch Ernst Ruska. Er griff die 1924 von Louis de Broglie in seiner Dissertation aufgestellte Vermutung auf, dass Elektronen auch Welleneigenschaften besitzen. Für die Wellenlänge λ des Elektrons postulierte de Broglie in Anlehnung an die von Einstein für Photonen angegebenen Gleichungen:

$$\lambda = \frac{h}{p} \quad (2.5)$$

Dabei ist p der Impuls der Elektronen und $h = 6,63 \cdot 10^{-34} \text{ Js}$ das Planck'sche Wirkungsquantum. Für nichtrelativistische Elektronen mit der kinetischen Energie E und dem Impuls p gilt der Zusammenhang:

$$E = \frac{p^2}{2m} \quad \text{bzw.} \quad p = \sqrt{2mE} \quad (2.6)$$

Mit (2.5) und (2.6) erhält man für die Materiewellenlänge freier Elektronen in Abhängigkeit von der Energie:

$$\lambda = \frac{h}{\sqrt{2mE}}$$

Besitzen die Elektronen eine kinetische Energie von 10 eV, erhält man für sie eine Wellenlänge von $\lambda = 3,9 \cdot 10^{-10} \text{ m}$. Dies entspricht ungefähr dem Gitterabstand von Atomen in Kristallen. Elektronen müssten also, wenn diese Überlegungen richtig sein sollten, bei der Streuung an Kristallen Interferenzeffekte zeigen.



Abb. 2.7 Elektronenbeugung an Graphit

Diese Vermutungen wurden 1927 in den Versuchen von Davisson und Germer und G. P. Thomson experimentell bestätigt. Schon kurz darauf kam die Idee auf, dass man statt Licht auch Elektronen zur Abbildung von Objekten benutzen kann. Bereits für die recht kleine Elektronenenergie von 10 eV erhält man nach (2.4) für den gerade noch aufzulösenden Mindestabstand zweier Punkte $D = 2,4 \cdot 10^{-10} \text{ m}$. Hierbei ist das gleiche maximale Öffnungsverhältnis vorausgesetzt wie bei optischen Linsen.

Der Wellencharakter der Elektronen lässt sich im Experiment mit der Elektronenbeugungsröhre auch im Schulversuch schön zeigen.

Die relativistische Massenzunahme

Um 1900 untersuchten die Physiker Bucherer und Kaufmann unabhängig voneinander die spezifische Ladung von Elektronen, die sehr hohe Geschwindigkeiten besitzen. Sie stellten fest, dass mit zunehmender Geschwindigkeit der Elektronen der Wert der spezifischen Ladung abnahm. Die Erklärung dieses Effekts lieferte im Jahr 1905 Albert Einstein. Für die Geschwindigkeitsabhängigkeit der Masse gab er die folgende Formel an:

$$m(v) = \frac{m_0}{\sqrt{1 - \left(\frac{v}{c}\right)^2}}$$

Merkliche Abweichungen von der Ruhemasse ergeben sich bei Geschwindigkeiten über 10 % der Lichtgeschwindigkeit. Dies ist bei Elektronen bereits bei Beschleunigungsspannungen von wenigen *kV* der Fall. Spannungen im *kV*-Bereich werden bei Elektronenmikroskopen verwendet.

Für die Berechnung der de-Broglie-Wellenlänge muss dann der Impuls mithilfe der relativistischen Masse mit der Formel $p = m(v)v$ berechnet werden.

Die Zunahme der Masse bei hohen Geschwindigkeiten hat zur Folge, dass auch für die kinetische Energie eine andere Formel verwendet werden muss. Hierfür gab Einstein ebenfalls 1905 den folgenden Zusammenhang zwischen der Gesamtenergie mc^2 , der Ruheenergie m_0c^2 und der kinetischen Energie E_{kin} an:

$$E = (m - m_0)c^2$$

Der Aufbau des Elektronenmikroskops

Mit den im vorherigen Abschnitt erarbeiteten physikalischen Grundlagen, lässt sich der prinzipielle Aufbau eines Transmissionselektronenmikroskops (TEM) verstehen. Der Aufbau erfolgt dabei in weitgehender Analogie zum Lichtmikroskop, lediglich im später noch zu besprechenden Aufbau der Linsen unterscheiden sich beide.

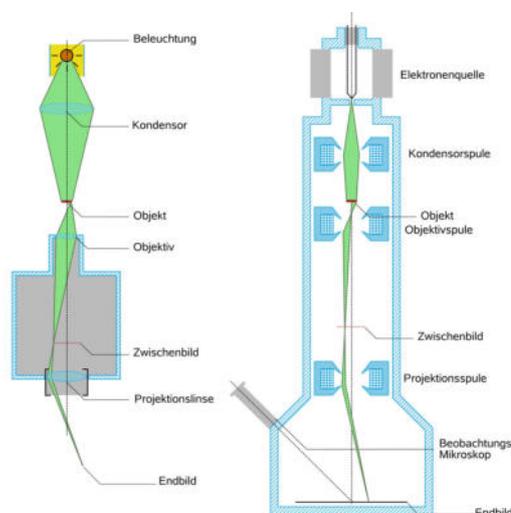


Abb. 2.8 Strahlengang im Elektronen- und Lichtmikroskop

Der Lichtquelle entspricht die Elektronenquelle, die aus einer Glühkathode besteht, welche am negativen Pol einer Hochspannungsquelle (Spannung ca. 100 *kV* bis 300 *kV*, für hoch auflösende Aufnahmen bis zu 3 *MV*) liegt. Der positive Pol ist mit dem geerdeten Mikroskopgehäuse verbunden. Die Elektronenquelle ist von einem sog. Wehnelt-Zylinder umgeben, mit dessen negativer Vorspannung gegen die Kathode die Elektronen zu einem Strahl gebündelt werden können. Aufgrund der hohen Beschleunigungsspannungen besitzen die Elektronen eine sehr hohe kinetische Energie und damit eine kleine de-Broglie-Wellenlänge.

Die bei beiden Mikroskopen eingebaute Kondensorlinse hat die Aufgabe, die Probe gleichmäßig auszuleuchten und die Bildhelligkeit zu steuern. Auch beim Elektronenmikroskop befindet sich das zu untersuchende Objekt knapp außerhalb der Brennweite des Objektivs. Durch dieses wird ein reelles Zwischenbild erzeugt, das außerhalb der Brennweite der Projektionslinse des Elektronenmikroskops liegt. Im Gegensatz zum herkömmlichen Lichtmikroskop, bei dem die Okularlinse als Lupe fungiert, erzeugt die Projektionslinse des Elektronenmikroskops ein reelles Bild, das wiederum durch ein Beobachtungsmikroskop betrachtet wird.

Leider ist die Abbildungsqualität der Elektronenlinsen nicht besonders gut. Daher kann man den Vorteil der im Vergleich zu Licht ca. 10 000 Mal kleineren Wellenlänge nur teilweise für das Auflösungsvermögen ausnutzen. Bei einer Auflösung von $0,1\text{ nm} - 0,3\text{ nm}$, bei biologischen Systemen 1 nm , können feine Strukturen sichtbar gemacht werden. Außerdem sind durch die Bestrahlung mit den Elektronen Strahlenschäden unvermeidbar, was sehr spezielle und komplizierte Präparationsverfahren für die Proben erfordert.

Für die Linsensysteme in der Elektronenoptik muss man allerdings völlig neue Wege beschreiten. Da die Glaslinsen der Lichtoptik nicht zu gebrauchen sind und sich Elektronen nur durch elektrische und magnetische Felder kontrolliert ablenken lassen, ist es für das Verständnis des Elektronenmikroskops unerlässlich, sich mit der Bewegung geladener Teilchen in diesen Feldern genauer zu beschäftigen.

Quellen:

Gerthsen, Kneser, Vogel, „Physik“, Springer Verlag, Berlin 1982, S. 444 – 452

Bergmann Schäfer, „Lehrbuch der Experimentalphysik, Band III Optik“, Walter de Gruyter, Berlin 1978, S. 352 – 371

Höfling, „Physik, Band II“, Dümmers Verlag, Bonn 1983, S. 659 – 663

<http://www.uni-mainz.de/FB/Medizin/Anatomie/workshop/EM/EMAlles.html>

<http://www.smt.zeiss.com/C1256E4600305472?Open>

Geladene Teilchen in elektrischen Feldern

Die elektrische Feldstärke

In der Nähe elektrisch geladener Körper wirken auf andere geladene Körper Kräfte. Sind in einem bestimmten Raumbereich derartige Kraftwirkungen nachweisbar, ist er von einem **elektrischen Feld** durchsetzt.

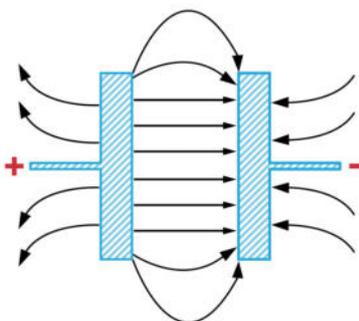


Abb. 2.9 Feld zwischen zwei parallelen, geladenen Metallplatten (Plattenkondensator)

Da elektrische Felder mit den menschlichen Sinnen nicht wahrnehmbar sind, muss man jeweils die Kraftwirkung auf geladene Körper („Probeladungen“) betrachten, bzw. elektrische Felder durch Feldlinien veranschaulichen. Annähernd homogene elektrische Felder, auf die wir uns beschränken, erreicht man im Plattenkondensator. Da sowohl ein tiefgehendes Verständnis des Elektronenmikroskops als auch der Signalleitung in Nervenzellen angestrebt wird, müssen die Schülerinnen und Schüler das Feld des Plattenkondensators auch quantitativ verstehen.

Der Zusammenhang zwischen der Kraft und der Probeladung in einem homogenen elektrischen Feld lässt sich mit einer „Spannungswaage“ untersuchen. Das elektrische Feld wird dabei von einer Hochspannungsquelle erzeugt.

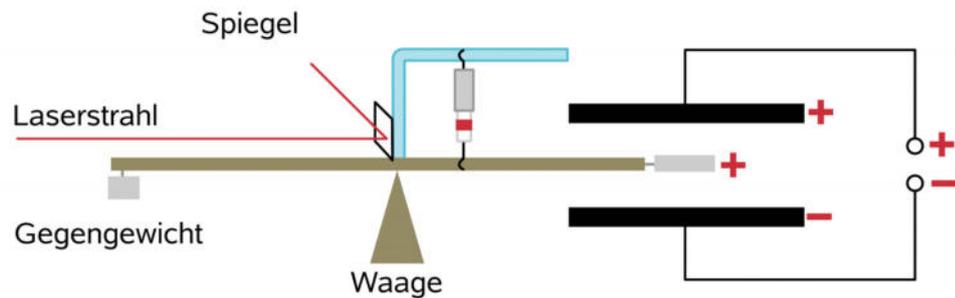


Abb. 2.10 Versuchsaufbau zur Bestimmung der Kraft auf eine Probeladung im elektrischen Feld

Ergänzung

Der Ladungslöffel wird mit der Ladung Q aufgeladen. Nach jeder Messung wird jeweils die Hälfte der Ladung mit einem identischen zweiten, ungeladenen Löffel durch Berührung abgenommen. Während des „Löffelns“ muss die Hochspannungsquelle abgeschaltet sein und der Kondensator entladen werden, um störende Einflüsse durch Influenz zu unterbinden. Leider ist auch eine Entladung des Löffels über die Umgebungsluft nicht auszuschließen, weshalb der Versuch bei ungünstiger Wetterlage keine idealen Ergebnisse liefert. Alternativ kann statt der Waage auch ein empfindlicher Kraftsensor verwendet werden.

Für verschiedene Werte der Ladung auf dem Ladungslöffel im Kondensator ergibt sich, dass die Größe der Kraft F im vorgegebenen Feld direkt proportional zur Probeladung Q ist. Man definiert die elektrische Feldstärke

$$\vec{E} = \frac{\vec{F}}{Q} \quad (2.7)$$

Das elektrische Potential

Bewegt man einen positiv geladenen Körper in einem elektrischen Feld nicht ausschließlich senkrecht zu den Feldlinien, so wird mechanische Arbeit verrichtet. Die potentielle Energie des Körpers im Feld vergrößert sich um genau diesen Wert. Es gilt:

$$\Delta E_{pot} = W = Q E s$$

Wobei s die parallel zu den Feldlinien verlaufende Wegstrecke ist, entlang derer die Probeladung verschoben wird. Bei einer Bewegung in Feldlinienrichtung nimmt seine potentielle Energie ab und wird in kinetische Energie umgewandelt.

Jeder positiven Ladung Q kann im elektrischen Feld eine potentielle Energie E_{pot} zugeordnet werden, die davon abhängt, wie weit die Ladung von der negativ geladenen Platte entfernt ist. Man wählt dazu einen Punkt P_0 der negativ geladenen Kondensatorplatte als Bezugspunkt mit $E_{pot} = 0$ und gibt als potentielle Energie der Ladung Q im Punkt P des Feldes die Arbeit EQs an, die für die Verschiebung der Ladung von P nach P_0 nötig ist. Damit ist jeder Punkt P des Feldes durch die Arbeit $W_{P_0 \rightarrow P}$ gekennzeichnet, die aufgebracht werden muss, um die Ladung Q von P_0 nach P zu transportieren.

Teilt man E_{pot} durch die Ladung Q , erhält man eine von der Probeladung unabhängige Größe: das elektrische Potential ϕ .

$$\phi = \frac{E_{pot}}{Q} \quad \text{mit der Einheit} \quad [\phi] = 1 \frac{J}{As} = 1V.$$

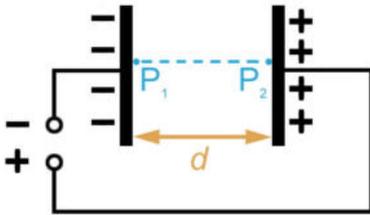


Abb. 2.11 Überführungsarbeit der positiven Ladung Q

Der Absolutwert des Potentials ist von der Wahl des Bezugspunkts abhängig, doch für die Berechnung der Arbeit bzw. der potentiellen Energie ist nur die **Potentialdifferenz** zwischen zwei Punkten des elektrischen Feldes interessant. Üblicherweise weist man der Erde das Potential 0 zu. Die Potentialdifferenz $\Delta\phi$ zwischen zwei Punkten ist die **Spannung U** .

$$U = \Delta\phi = \phi_2 - \phi_1$$

Mithilfe des neu eingeführten Begriffs der Spannung erhält man für die Arbeit $W_{1 \rightarrow 2}$, die aufgebracht werden muss, um eine Probeladung vom Ort P_1 an den Ort P_2 zu bringen:

$$W_{1 \rightarrow 2} = \Delta E_{pot} = E_{pot2} - E_{pot1} = Q\phi_2 - Q\phi_1 = Q\Delta\phi = QU$$

Um die positive Probeladung Q von der negativ geladenen Platte zur positiv geladenen Platte (Plattenabstand d) zu transportieren, bringt man die Arbeit

$$W_{1 \rightarrow 2} = QEd = QU$$

auf. Daraus folgt für die Feldstärke im Inneren eines Plattenkondensators:

$$Ed = U \quad \text{bzw.} \quad E = \frac{U}{d}$$

Messungen des Potentials

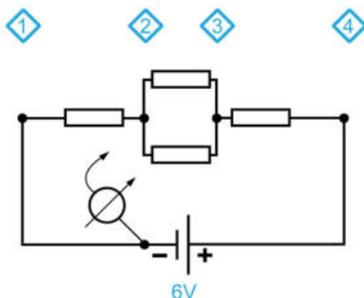


Abb. 2.12 Messung des Potentials bei Verwendung verschiedener Bezugspunkte

Zur Vertiefung des Potentialbegriffs kann man beispielsweise auch Messungen an einer Schaltung mit vier gleich großen Widerständen vornehmen.

Bei Berührung der Punkte 1 bis 4 zeigt das Spannungsmessgerät jeweils vier verschiedene Werte an. Verändert man nun den Bezugspunkt des Potentials, indem man statt des Minuspols den Pluspol als Bezugspunkt verwendet, so verringert man zwar alle Potentialwerte um 6 V, aber die gemessenen Potentialdifferenzen bleiben gleich.

Ergänzung

In biologischen Systemen erfolgt der Stromfluss nicht durch Elektronen in Drähten wie im obigen Versuch, sondern fast immer durch Ionenwanderung in Elektrolyten. Orte mit veränderlichem elektrischen Potential (z. B. der Sinusknoten, ein weitgehend autark arbeitender Nervenknoten, der den Herzschlag steuert) lassen sich eher mit einem Pol einer Batterie vergleichen, der sich in einem mit Salzwasser gefüllten Gefäß befindet.

Als extrem vereinfachtes Modell für ein solch kompliziertes System kann der elektrolytische Trog dienen. Die elektrische Energiequelle baut zwischen den Metallplatten ein elektrisches Feld auf. Mithilfe eines hochohmigen Spannungsmessers und einer Potentialsonde lassen sich die Potentialdifferenzen zwischen der geerdeten Elektrode und jedem Punkt im Trog messen. Verbindet man Punkte gleichen Potentials miteinander, erhält man die sog. Äquipotentialflächen.

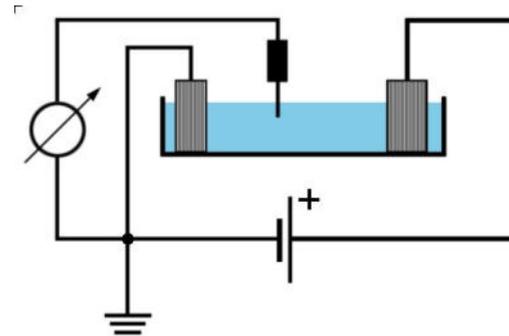


Abb. 2.13 Elektrolytischer Trog

In der Medizin besitzt die Messung von Potentialdifferenzen große Bedeutung: Ein **Elektrokardiogramm (EKG)** zeigt den Herzzyklus mithilfe des vom Herzen erzeugten elektrischen Feldes. Beim EKG wird das vom Herz erzeugte elektrische Feld an der Körperoberfläche vermessen – genauer gesagt misst man die durch das elektrische Herzfeld erzeugte Potentialdifferenz zwischen zwei „Ableitungspunkten“ an der Hautoberfläche.

Im Detail sind die Vorgänge sehr kompliziert. Das elektrische Feld des Herzens entsteht durch eine Überlagerung vieler Dipolfelder, die von den einzelnen Herzmuskelzellen herrühren. Jede solche wirkt beim Übergang vom Ruhezustand zur Vollerregung und umgekehrt als Dipol, weil eine erregte Stelle der Membranaußenseite negativ gegenüber einer unerregten Stelle geladen ist. Während der Erregung des Herzens bilden mehrere Milliarden von Einzelfasern entsprechend viele elementare Dipole, die ein dreidimensionales elektrisches Feld erzeugen. Dieses verändert entsprechend dem Erregungszustand des Herzens periodisch seine Stärke und seine Ausrichtung. Stark vereinfachend kann man das EKG-Signal als eine Projektion des dreidimensionalen Feldes auf die Verbindungslinie der beiden Ableitungselektroden auffassen. Durch eine Messung von Potentialdifferenzen zwischen mehreren, geschickt gewählten Stellen des Körpers, kann man das dreidimensionale elektrische Feld in seiner momentanen Lage und Stärke rekonstruieren. Im einfachsten Fall wird dafür das **EKG-Dreieck nach Einthoven** benutzt (Ableitung I zwischen rechtem und linkem Arm, Ableitung II zwischen rechtem Arm und linkem Bein, Ableitung III zwischen linkem Arm und linkem Bein).

Der Plattenkondensator

In biologischen Systemen, wie z. B. Zellmembranen, begegnet man sehr häufig Anordnungen, bei denen Ladungen voneinander getrennt angeordnet sind. Ähnlich wie beim sehr viel einfacher gebauten Plattenkondensator erzeugen diese Ladungsanordnungen elektrische Felder und Kraftwirkungen auf andere Ladungen. Um diese komplizierten Anordnungen besser verstehen zu können, werden im Folgenden die Eigenschaften des Plattenkondensators genauer untersucht. Im ersten Versuchsteil wird der Zusammenhang zwischen der am Plattenkondensator anliegenden Spannung U und der auf den Platten befindlichen Ladung Q untersucht.

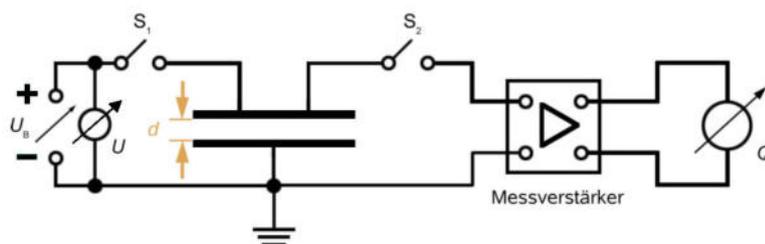


Abb. 2.14 Versuchsaufbau zum Plattenkondensator

Als Versuchsergebnis erhält man:

$$\frac{Q}{U} = \text{konst.}$$

Dieser Quotient ist die **Kapazität C** mit der Einheit **Farad** $1 \frac{As}{V} = 1F$

Die Kapazität des Kondensators hängt von seinem Aufbau (Plattenfläche A , Plattenabstand d) ab. Mit dem vorher verwendeten Versuchsaufbau lassen sich auch diese Abhängigkeiten untersuchen, wobei sich Folgendes ergibt:

- $C \sim A$ bei $d = \text{const.}$
- $C \sim d^{-1}$ bei $A = \text{const.}$

Für die Kapazität gilt damit:

$$C = \varepsilon_0 \frac{A}{d} \quad \text{mit} \quad \varepsilon_0 = 8,85 \cdot 10^{-12} \frac{As}{Vm}$$

In biologischen Systemen, die durch Kondensatoren beschrieben werden können, ist der Raum zwischen den getrennt angeordneten Ladungen i. d. R. nicht luftgefüllt, sondern wird von isolierenden Schichten gebildet. Bringt man beim Versuchsaufbau aus Abb. 2.14 zwischen die Kondensatorplatten verschiedene Isolatoren (wie zum Beispiel Glas, Kunststoff,...) ein, beobachtet man eine z. T. erhebliche Zunahme der Kapazität. Die Kapazität eines Kondensators mit Isolator (Dielektrikum) erhöht sich also um einen Zahlenfaktor ε_r , den man **Permittivität** nennt. Die Kapazität eines Kondensators mit Dielektrikum berechnet sich damit durch:

$$C = \varepsilon_r \varepsilon_0 \frac{A}{d}$$

Die Bewegung im elektrischen Längsfeld

Bei Verwendung kleiner Wellenlängen ergibt sich bei Mikroskopen ein hohes Auflösungsvermögen. Da die de-Broglie-Wellenlänge des Elektrons durch Erhöhung der Beschleunigungsspannung beliebig klein gemacht werden kann, ist das Auflösungsvermögen keinen prinzipiellen Grenzen unterworfen. Durchläuft das Elektron die Spannung U , erhält man im nichtrelativistischen Fall für die Geschwindigkeit bzw. für die de-Broglie-Wellenlänge:

$$v = \sqrt{\frac{2eU}{m}} \quad \text{bzw.} \quad \lambda = \frac{h}{\sqrt{2emU}}$$

Um Linsensysteme für das Elektronenmikroskop zu entwickeln, könnte man die Ablenkung der Elektronen in elektrischen Längs- und Querfeldern benützen. Bei der technischen Entwicklung des Elektronenmikroskops hat sich aber herausgestellt, dass Ablenkensysteme, die mit Magnetfeldern arbeiten, technisch einfacher und zuverlässiger zu realisieren sind.

Quellen:

Metzler, „Physik“, Metzlersche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart 1991, S. 179 – 200

Kuhn, „Physik“, Westermann Schulbuch Verlag GmbH, Braunschweig 1993, S. 200 – 228

Harten, „Physik für Mediziner“, Springer Verlag, Berlin 1974, S. 160 – 170

Geladene Teilchen im magnetischen Feld

Die magnetische Flussdichte

Um die Bewegung geladener Teilchen im Magnetfeld quantitativ untersuchen zu können, wird eine Größe benötigt, mit deren Hilfe man die Stärke eines Magnetfeldes angeben kann. Zur Ermittlung einer geeigneten Größe verwendet man einen stromdurchflossenen Leiter definierter Länge, der sich im Magnetfeld senkrecht zu den Feldlinien befindet. Wird der Leiter von einem Strom der Stärke I durchflossen, wirkt auf ihn bei geeigneter gewählter Strom- und Magnetfeldrichtung eine Kraft F , die z. B. von einem Kraftsensor registriert und angezeigt wird. Es werden zwei verschiedene Messreihen durchgeführt. Zuerst wird der Zusammenhang zwischen Kraft F und Stromstärke I bei konstanter Leiterlänge l untersucht, anschließend der Zusammenhang zwischen F und I bei konstantem Strom I . Die Auswertung der Zusammenhänge im homogenen Feld ergibt:

- Bei konstanter Leiterlänge l gilt: $F \sim I$
- Bei konstanter Stromstärke I gilt: $F \sim l$

Fasst man beide Teilergebnisse zusammen, erhält man:

$$\frac{F}{Il} = \text{const.}$$

Dieser Quotient ist die magnetische Flussdichte B (Einheit **Tesla**): $1 \frac{N}{Am} = 1 \frac{Vs}{m^2} = 1T$

Die Lorentzkraft

Bewegen sich Ladungen senkrecht zum Magnetfeld, so erfahren sie die Lorentzkraft F_L , die senkrecht zur Bewegungsrichtung und senkrecht zur Magnetfeldrichtung wirkt. Die Richtung der Lorentzkraft lässt sich mit der **Drei-Finger-Regel** der rechten Hand leicht bestimmen.

Um die Lorentzkraft F_L auf einen Ladungsträger quantitativ zu erfassen, geht man von der Kraft auf einen stromdurchflossenen Leiter im Magnetfeld aus. Diese magnetische Kraft F_m wird durch die Summe aller Lorentzkräfte auf die im Leiter bewegten Ladungen erzeugt. Bewegen sich N Elektronen in der Zeit t mit konstanter Geschwindigkeit v senkrecht zu den magnetischen Feldlinien durch den Leiter der Länge l , ergibt sich:

$$F_m = IlB = NF_L \quad (2.8)$$

Mit der Definition der konstanten Stromstärke $I = Q/t$ folgt

$$F_m = \frac{NeBl}{t} = NeBv \quad (2.9)$$

Durch Vergleich von (2.8) und (2.9) erhält man den Betrag der Lorentzkraft auf ein bewegtes Elektron im Magnetfeld

$$F_L = evB, \text{ falls } \vec{v} \perp \vec{B}$$

Da die Lorentzkraft stets senkrecht auf der Bewegungsrichtung der Elektronen steht, wird an ihnen keine Arbeit verrichtet. Die Lorentzkraft bewirkt also keine Änderung des Betrags der Geschwindigkeit, sondern ändert nur die momentane Bewegungsrichtung. Da dies zu jedem Zeitpunkt der Bewegung der Fall ist, ergibt sich eine Kreisbahn, wie sich durch den Versuch mit dem Fadenstrahlrohr zeigen lässt.

Um die Umlaufdauer T der Elektronen mit der Geschwindigkeit v auf einer Kreisbahn mit Radius r zu berechnen, benutzt man den Umstand, dass die Lorentzkraft in diesem Fall die Zentripetalkraft darstellt. Es gilt :

$$F_L = F_Z \text{ bzw. } evB = \frac{mv^2}{r} \rightarrow v = \frac{eBr}{m}$$

Die Geschwindigkeit der Elektronen kann aber auch folgendermaßen ausgedrückt werden:

$$v = \frac{2\pi r}{T}$$

Durch Gleichsetzen erhält man nach kurzer Umformung für die Umlaufdauer

$$T = \frac{2\pi m}{eB} \quad (2.10)$$

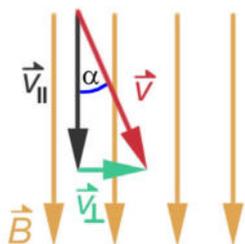


Abb. 2.15
Zerlegung der Geschwindigkeit zur Berechnung der Lorentzkraft

T ist weder von der Bahngeschwindigkeit noch vom Radius der Kreisbahn abhängig. Diese Eigenschaft macht man sich beim Bau magnetischer Linsensysteme zunutze. Treten die Elektronen nicht senkrecht, sondern unter einem Winkel α in ein Magnetfeld ein, so ist nur die Geschwindigkeitskomponente senkrecht zu den Feldlinien für die Kraftwirkung verantwortlich.

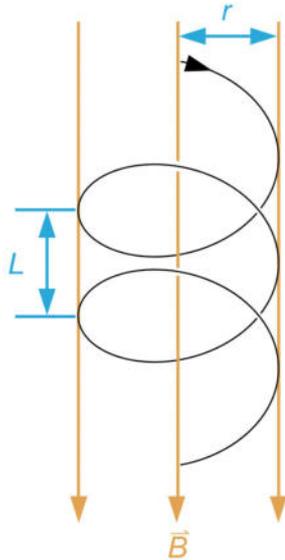


Abb. 2.16
Schraubenbahn der Elektronen

Das Elektron bewegt sich in Feldrichtung mit konstanter Geschwindigkeit $v_{\parallel} = v \cos \alpha$ weiter, die senkrechte Komponente ist $v_{\perp} = v \sin \alpha$. Die Lorentzkraft wird nur über die senkrechte Komponente $F_L = e B v_{\perp} = e B v \sin \alpha$ bestimmt.

Ist die Ausdehnung des Magnetfelds groß genug, beschreiben die Elektronen Schraubenbahnen, die auf dem Mantel eines Kreiszyinders verlaufen. In der Projektion ergibt sich also eine Kreisbewegung.

Wie bei der Kreisbewegung ergibt sich für die Umlaufdauer:

$$T = \frac{2\pi m}{eB}$$

Magnetische Linsen

Elektronen eines Bündels, die sich mit der Geschwindigkeit v unter kleinen Winkeln α (d. h. $\cos \alpha \approx 1$, was bei $\alpha < 5^\circ$ zu Fehlern kleiner als 0,5 % führt) gegen die Feldlinienrichtung von einem Punkt P der Objektebene bewegen, haben wegen $v_{\parallel} = v \cos \alpha \approx v$ in guter Näherung die gleiche Geschwindigkeitskomponente parallel zum Feld, d. h. sie legen in der Zeit T praktisch die gleiche Strecke $L = vT$ zurück. Gleichzeitig vollziehen sie alle gemäß den vorigen Betrachtungen genau einen Umlauf auf unterschiedlichen Zylindermänteln. In der senkrechten Projektion liegen sie deshalb wieder auf ihrem Startpunkt. Da sie alle die Strecke L in Feldrichtung zurückgelegt haben, werden sie wieder in einem Punkt P' gebündelt. Jeder Punkt P der Ebene wird so eindeutig auf einen Punkt P' einer Bildebene abgebildet. Ein ausgedehntes, homogenes magnetisches Feld verhält sich damit wie eine Linse mit dem Abbildungsmaßstab 1:1.

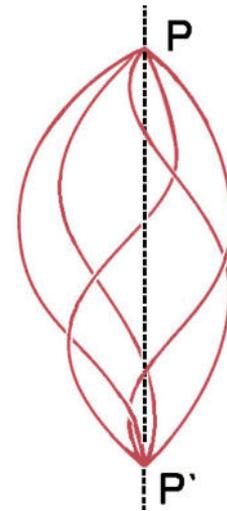


Abb. 2.17

Das vom Punkt P ausgehende Elektronenbündel wird durch das homogene Magnetfeld im Punkt P' fokussiert. Jede der Bahnen stellt die Projektion einer Spiralbahn mit gemeinsamem Start- und Endpunkt dar. Die Achsen der Spiralbahnen sind dabei jedoch nicht identisch.

Ergänzung

Dieses Abbildungsverfahren mithilfe eines homogenen Magnetfelds wurde 1926 von H. Busch verwirklicht, der damit die erste magnetische Linse der Elektronenoptik schuf.

Der Vergleich mit einer optischen Sammellinse, die dieses Abbildungsverhalten zeigt, liefert für die Brennweite f einer langen magnetischen Linse

$$f = \frac{L}{4} = \frac{vT}{4} \quad \text{bzw. mit (2.10)} \quad f = \frac{\pi m v}{2eB}$$

Je stärker das Magnetfeld gewählt wird, desto kleiner ist demnach auch die Brennweite der Linse.

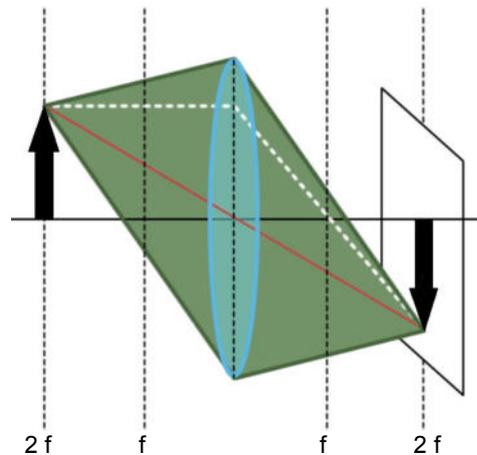


Abb. 2.18 Sammellinse bei $g = 2f$ und $b = 2f$

Da das Magnetfeld bei dieser Abbildung eine so große Ausdehnung besitzen muss, dass mindestens ein Umlauf auf der Schraubenbahn stattfinden kann, spricht man von einer **langen magnetischen Linse**. Da der Abbildungsmaßstab stets 1:1 ist, kann mit dieser Art magnetischer Linsen keine Vergrößerung erzielt werden.

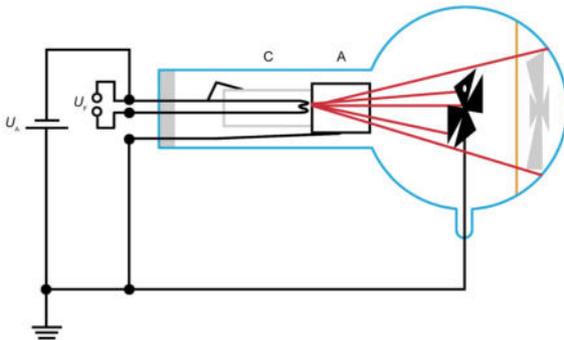
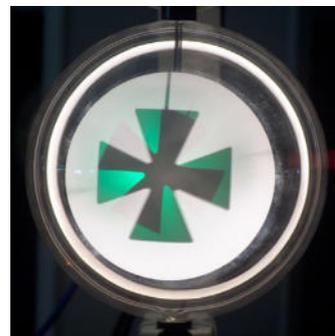


Abb. 2.19 a) Beschaltung der Schattenkreuzröhre



2.19 b) „gedrehter Schatten“ im magnetischen Längsfeld

Die bündelnde Wirkung magnetischer Felder lässt sich mit einer Schattenkreuzröhre veranschaulichen. Das aus der Elektronenkanone austretende divergente Elektronenbündel verursacht auf dem Schirm ein Leuchten. Liegen das undurchdringliche Hindernis („Malteserkreuz“) und die Anode auf gleichem Potential, so ist der Raum im Inneren der Röhre feldfrei und die Elektronen breiten sich geradlinig aus. Der Elektronenschatten des Malteserkreuzes fällt dann mit dem Lichtschatten, der auf das durch die Glühkathode emittierte Licht zurückzuführen ist, zusammen. Bei einer Störung der geradlinigen Ausbreitung der Elektronen durch elektrische oder magnetische Felder bleibt der Lichtschatten an der gleichen Stelle, während sich die Lage des Elektronenschattens verändert. Bringt man die Schattenkreuzröhre so in ein Helmholtzspulenpaar, dass die Magnetfeldlinien parallel zur Achse der Röhre verlaufen, werden die Elektronen aufgrund der senkrechten Geschwindigkeitskomponente auf Spiralbahnen abgelenkt. Dabei hängt die Größe der ablenkenden Lorentzkraft zum einen von der Geschwindigkeit

der Elektronen und damit von der an der Anode anliegenden Hochspannung, zum anderen vom Magnetfeld und damit von der Stromstärke durch das Helmholtzspulenpaar ab. Erhöht man bei konstanter Beschleunigungsspannung den Spulenstrom, so kann man eine Drehung und Verkleinerung des Kreuzes beobachten, bis das Kreuz beinahe punktförmig fokussiert ist. Eine weitere Stromerhöhung vergrößert das Kreuz wieder. Das homogene rotationssymmetrische Magnetfeld wirkt als lange magnetische Linse, welche die annähernd punktförmige Elektronenquelle im Extremfall auf einen Punkt auf dem Schirm fokussiert.

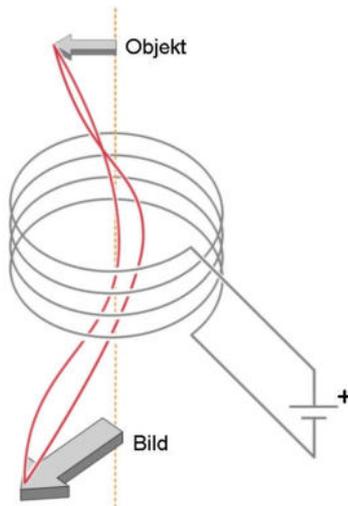


Abb. 2.20 Einfache kurze magnetische Linse

Um vergrößerte Abbildungen zu erhalten, werden rotationssymmetrische inhomogene Felder verwendet. Im einfachsten Fall kann dazu das Feld einer Leiterschleife oder einer flachen Spule verwendet werden. Für die Anwendung magnetischer Linsen im Elektronenmikroskop benötigt man Linsen mit sehr kurzen Brennweiten. Um dies zu erreichen, müssen die räumliche Ausdehnung des inhomogenen Feldes möglichst klein und die Magnetfeldstärke möglichst groß sein. Man spricht deshalb von **kurzen magnetischen Linsen**. Die mathematische Beschreibung für diese Linsen ist aufwändig und übersteigt die Möglichkeiten der Schulmathematik bei weitem.

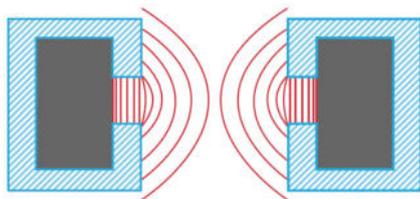


Abb. 2.21
Eisengepanzerte kurze magnetische Linse im Querschnitt für kleine Brennweiten. Die Magnetfeldlinien sind rot eingezeichnet.

Kurze magnetische Linsen werden mit Eisenkernen aufgebaut, weil damit die Stärke des Magnetfeldes um mehr als eine Größenordnung gesteigert werden kann und somit Linsen mit extrem kurzen Brennweiten entstehen.

Wie bereits erwähnt, lässt sich bei magnetischen Linsen die Brennweite im Gegensatz zu optischen Linsen durch Veränderung des Magnetfeldes kontinuierlich ändern. Dies wird sowohl zur Scharfeinstellung des Bildes als auch für einen Wechsel der Vergrößerung benützt.

Quellen:

Metzler, „Physik“, Metzlersche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart 1991, S. 222 –238

Kuhn, „Physik“, Westermann Schulbuch Verlag GmbH, Braunschweig 1993, S. 237 – 255

Gerthsen, Kneser, Vogel, „Physik“, Springer Verlag, Berlin 1982, S. 444 - 452

Bergmann Schäfer, „Lehrbuch der Experimentalphysik, Band III Optik“, Walter de Gruyter, Berlin 1978, S. 352 – 371

http://wwwex.physik.uni-ulm.de/lehre/physikalischeelektronik/phys_elektr/node265.html

http://www.matter.org.uk/tem/lenses/electromagnetic_lenses.htm

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Das Elektronenmikroskop“ (ca. 15 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- können mithilfe der de-Broglie-Beziehung die Wellenlänge von Elektronen berechnen,
- verstehen den prinzipiellen Aufbau des Transmissionselektronenmikroskops und sind in der Lage eine Analogie zum Lichtmikroskop herzustellen,
- erhalten Einblick in die relativistische Massenzunahme und können bei Berechnungen in einfachen Fällen relativistische Effekte berücksichtigen,
- kennen die Definitionen der elektrischen Feldstärke und des elektrischen Potentials und können diese insbesondere auf den Fall homogener Felder anwenden,
- lernen die magnetische Flussdichte als Maß für die Stärke des Magnetfeldes kennen,
- können einfache Berechnungen zur Bewegung geladener Teilchen in homogenen magnetischen und elektrischen Feldern durchführen,
- erhalten Einblick in das Grundprinzip magnetischer Linsen.

Ausgehend von der Erkenntnis, dass die Wellenlänge des Lichts das Auflösungsvermögen eines Mikroskops begrenzt, wird der Wellencharakter von Elektronen angesprochen. Da den Schülerinnen und Schülern die Welleneigenschaften der Elektronen und die Elektronenbeugungsröhre aus Jahrgangsstufe 10 bekannt sind, ist es möglich, den von de Broglie postulierten Zusammenhang direkt anzugeben und ihn für Berechnungen der Wellenlänge und des damit verbundenen Auflösungsvermögens zu verwenden. Die Schülerinnen und Schüler verstehen dadurch, warum sich mithilfe von Elektronenstrahlen das Auflösungsvermögen eines Mikroskops nochmals verbessern lässt. Es ist sinnvoll, bereits an dieser Stelle die relativistische Massenzunahme und ihre Auswirkungen auf Energie und Impuls zu thematisieren, da die typischen Beschleunigungsspannungen bei Elektronenmikroskopen im *kV*-Bereich liegen.

Im Anschluss wird diskutiert, wie der Aufbau eines Lichtmikroskops abzuändern ist, um ein Transmissionselektronenmikroskop zu erhalten. Die Schülerinnen und Schüler sollen an dieser Stelle erkennen, dass man für den Bau von Elektronenlinsen Kenntnisse über elektrische und magnetische Felder benötigt. Daraus ergibt sich in den folgenden Kapiteln der daran anschließende Unterrichtsverlauf, der die dazugehörige Physik für die notwendigen Veränderungen bereitstellen soll. Der Aufbau und der Strahlengang im Elektronenmikroskop lässt sich mit der Animation anschaulich nachvollziehen, die auf der Webseite <http://www.smt.zeiss.com/C1256E4600305472?Open> zu finden ist. Auf die Problematik der Probenpräparation kann kurz eingegangen werden. Viele elektronenmikroskopische Aufnahmen von Zellstrukturen findet man auf der folgenden Webseite: <http://www.uni-mainz.de/FB/Medizin/Anatomie/workshop/EM/EMAlles.html>. Auch vergleichende Bilder zwischen Elektronen- und Lichtmikroskopaufnahmen bieten sich an, um die Unterschiede im Auflösungsvermögen deutlich zu machen. Auf der Seite <http://micro.magnet.fsu.edu/primer/java/electronmicroscopy/magnify1/index.html> ist eine Möglichkeit bereitgestellt, mit verschiedenen Einstellungen eines Elektronenmikroskops Bilder von biologischen Objekten bei unterschiedlichen Vergrößerungen und Einstellungen zu betrachten.

Um in einem Elektronenmikroskop die Elektronen auf hohe Geschwindigkeiten beschleunigen zu können, benötigt man elektrische Felder. Den Schülerinnen und Schü-

lern sind aus dem Unterricht der Mittelstufe grundlegende Eigenschaften des elektrischen Feldes bereits bekannt. Daher kann der Begriff des elektrischen Feldes unter diesen Voraussetzungen recht zügig eingeführt und unter Zuhilfenahme von Feldlinienbildern erläutert werden. Aufgrund seiner großen Bedeutung ist es ratsam, ein Experiment zur elektrischen Feldstärke durchzuführen, das die Proportionalität zwischen der Kraft auf einen Probekörper und seiner Ladung zeigt, zumal die elektrische Feldstärke die grundlegende Größe für die nachfolgenden, quantitativen Überlegungen ist.

Auf eine sorgfältige Einführung des Potentialbegriffs sollte im Hinblick auf Kapitel 3 Wert gelegt werden. Allerdings genügt es, wenn man sich bei den Betrachtungen wieder auf homogene Felder beschränkt. In jedem Fall sollten die Schülerinnen und Schüler den Spannungsbegriff als Potentialunterschied verstanden haben. Falls Zeit zur Verfügung steht, können zu diesem Zwecke auch Potentialmessungen durchgeführt werden. Dabei ist die Potentialmessung an der in Abb. 2.12 vorgestellten Schaltung auch in Form einer Schülerübung möglich.

Da Kondensatoren auch in Kapitel 3 eine große Rolle spielen, kann auf die grundlegenden Gesetze nicht verzichtet werden. Nicht vorgesehen ist es aber, auf gewohnte Problemstellungen wie das Verhalten bei abgetrennter Stromquelle, Schaltungen von Kondensatoren oder die Vorgänge im Inneren des Dielektrikums einzugehen. Dies spielt für die später erörterten Sachverhalte keine Rolle.

Die Beschleunigung der Elektronen in einem Elektronenmikroskop lässt sich nun einfach als Bewegung im Längsfeld eines Kondensators beschreiben. Die Bewegung der Elektronen im elektrischen Quersfeld ist für diese Überlegung nicht notwendig. Daher sollte man im Hinblick auf die für diesen Abschnitt vorgeschlagene Unterrichtszeit auf jeden Fall darauf verzichten. Auch für die im Rahmen des Biophysiklehrplans auftretenden Problemstellungen reicht die Berechnung der Elektronengeschwindigkeit bei der Beschleunigung im Längsfeld völlig aus. Die grundlegenden Ansätze und Rechenprinzipien sollten nur an einfachen Beispielen dargelegt werden.

Den Schülerinnen und Schülern sind aus dem Physikunterricht der Jahrgangsstufe 9 bereits die grundlegenden Begriffe Magnetfeld und Lorentzkraft bekannt. Sie können mithilfe der Drei-Finger-Regel die Richtung der Kraft auf bewegte Ladungsträger ermitteln. In diesem Abschnitt lernen Sie nun, wie sich die Bewegung geladener Teilchen in magnetischen Feldern quantitativ beschreiben lässt. In Analogie zur Vorgehensweise beim elektrischen Feld, beginnt man mit dem Grundexperiment zur Einführung der magnetischen Flussdichte, das man mithilfe eines Kraftsensors oder der Stromwaage durchführen kann. Hierbei sollte man den erhaltenen Zusammenhang nicht dazu nutzen, um umfangreichere Berechnungen über die Kraft auf stromdurchflossene Leiterstücke im Magnetfeld durchzuführen, sondern sich auf die Bestimmung der magnetischen Flussdichte als Maß für die Stärke des Magnetfelds beschränken.

Im folgenden Abschnitt sollte das erhaltene Ergebnis dazu genutzt werden, die Formel für den Betrag der Lorentzkraft für den Fall herzuleiten, dass die Bewegungsrichtung der Elektronen senkrecht zur Magnetfeldrichtung ist. In Verbindung damit wird der für das Verständnis der magnetischen Linsen wichtige Zusammenhang gezeigt, dass die Umlaufdauer der Elektronen auf der Kreisbahn unabhängig von ihrer Geschwindigkeit ist. Auf die Entstehung der Schraubenbahn bei schrägem Einschuss in ein homogenes Magnetfeld sollte im Hinblick auf die Diskussion bei der langen magnetischen Linse ebenfalls schon an dieser Stelle eingegangen werden. Als Anwendung der erhaltenen Ergebnisse kann in diesem Abschnitt die e/m -Bestimmung des Elektrons am Fadenstrahlrohr zwar durchgeführt werden, doch wird sie für die folgenden Abschnitte nicht benötigt.

Die bisher erhaltenen Gesetze über die Bewegung von Ladungen in magnetischen Feldern legen die Grundlagen dafür, ein einfaches Verständnis für die Bildentstehung bei magnetischen Linsen zu entwickeln. Falls eine Schattenkreuzröhre zur Verfügung steht, kann das im fachlichen Teil beschriebene Experiment zur Demonstration der bündelnden Wirkung magnetischer Felder durchgeführt werden. Auf eine genauere Erklärung der Funktionsweise kurzer magnetischer Linsen kann aufgrund ihrer Komplexität nicht eingegangen werden. Hierfür wären tiefere Kenntnisse auf dem Gebiet der Vektoranalysis vonnöten.

Da im Lehrplan Biophysik für die Themenbereiche elektrische und magnetische Felder deutlich weniger Zeit zur Verfügung steht als im regulären Physiklehrplan, ist es notwendig, sich auf homogene Felder zu beschränken und nicht alle möglichen Messreihen im Detail durchzuführen. Eine vollständige Untermauerung aller benötigten Ergebnisse durch Experimente ist im vorgegebenen Zeitrahmen kaum möglich. Um genügend Raum für die Behandlung biologischer Systeme zur Verfügung zu haben, ist es nicht zielführend, sämtliche in diesem Zusammenhang relevanten, physikalischen Sachverhalte deduktiv oder induktiv herzuleiten.

2.3 Spektroskopische Methoden

Absorptionsspektroskopie

Atome und Moleküle absorbieren in charakteristischer Weise elektromagnetische Strahlung verschiedener Wellenlängen. Dies lässt sich dazu nutzen, vielfältige Informationen über Moleküle zu erhalten. Die einfachste Art Spektren aufzunehmen besteht darin, das durch eine Probe transmittierte Licht zu untersuchen. Die folgende Abbildung zeigt den prinzipiellen Aufbau eines Spektrometers. Auf der Hochwertachse des Spektrums wird häufig nicht der Absolutwert der Intensität aufgetragen, den man meistens nicht kennt, sondern der Relativwert, der auch als **Durchlässigkeit** τ bezeichnet wird.

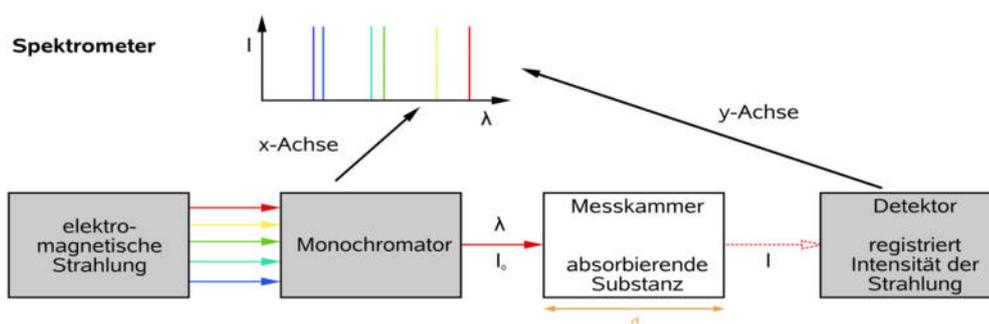


Abb. 2.22 Prinzip der Absorptionsspektroskopie

Mit dem Monochromator können aus der Strahlung Wellen einer bestimmten Wellenlänge herausgefiltert werden. Am Beispiel des sichtbaren Lichts kann man die Funktionsweise eines Monochromators erklären. Eine Lichtquelle, z. B. eine Glühlampe, sendet Licht über den gesamten sichtbaren Spektralbereich aus. Mithilfe eines Spalts und eines Prismas oder eines Transmissionsgitters wird ein kontinuierliches Spektrum erzeugt. Aus diesem Spektrum wird der gewünschte Spektralbereich mithilfe einer Lochblende ausgeblendet.

Für spektroskopische Untersuchungen lassen sich alle Wellenlängenbereiche nützen. Je nach Energie der eingestrahlt Strahlung erhält man dabei Informationen über verschiedene Eigenschaften der untersuchten Substanz. In umfangreichen Nachschlagewerken sind die Spektren zahlloser Substanzen gesammelt. Sie stehen als Hilfsmittel für die Identifikation unbekannter Proben zur Verfügung.

Die folgende Tabelle gibt einen Überblick über die unterschiedlichen Wellenlängenbereiche.

Tabelle: Verwendbare Wellenlängen und Anregungsmechanismen

Strahlungsart	Physikalischer Effekt	Wellenlängenbereich
Röntgenstrahlung (X-Ray)	Anregung der inneren Elektronen	$10^{-10} \text{ m} - 10^{-8} \text{ m}$
Ultraviolett (UV) und Sichtbar (vis)	Anregung der Valenzelektronen	$10^{-8} \text{ m} - 10^{-6} \text{ m}$
Infrarot (IR)	Anregungen von Schwingungen des Molekülgerüsts	$10^{-6} \text{ m} - 10^{-4} \text{ m}$
Mikrowellen (MW)	Anregung von Molekülrotationen	$10^{-4} \text{ m} - 10^{-2} \text{ m}$

Man definiert die (wellenlängenabhängige) Absorption α als

$$\alpha = \frac{\text{absorbierte Intensität}}{\text{einfallende Intensität}}$$

und die (wellenlängenabhängige) Durchlässigkeit τ (Transmission) als

$$\tau = \frac{\text{durchgelassene Intensität}}{\text{einfallende Intensität}}$$

Absorptionsgrad und Transmissionsgrad bei gleicher Wellenlänge ergänzen sich immer zu 100 %.

In der Schule verfügt man im Normalfall nicht über Detektoren, die die Intensität der durchgelassenen Strahlung in Abhängigkeit von der Wellenlänge registrieren können. Meist wird das komplette Spektrum auf einen Beobachtungsschirm abgebildet. Abb. 2.23 zeigt den Strahlengang in einem Prismenspektrographen.

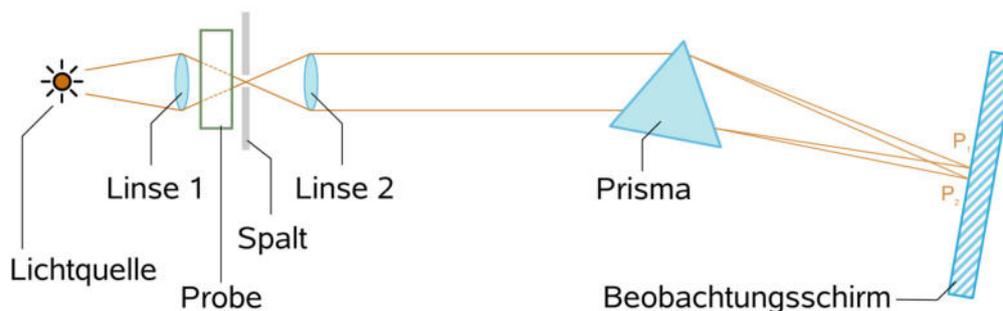


Abb. 2.23 Strahlengang im Prismenspektrographen

Eine Lichtquelle strahlt weißes Licht aus, in den Strahlengang des Spektrographen wird eine Glasküvette eingebracht, welche die zu untersuchende Probe enthält.

Die Absorption durch die Lösung hängt von folgenden Faktoren ab:

- der Art der gelösten Substanz,
- der Art des Lösemittels,
- der Wellenlänge des eingestrahlt Lichts,
- der Anzahl der absorbierenden Teilchen pro Volumen, das heißt von der **Konzentration c** der Lösung,
- der **Weglänge d** des Lichts in der Lösung.

Mit einem solch einfachen Spektrographen kann man optische Spektren biologisch relevanter Moleküle wie β -Carotin oder Chlorophyll untersuchen.

Zur Aufnahme des Spektrums von β -Carotin benötigt man dieses in gelöster Form. Dazu wird eine geschälte Karotte möglichst fein geraspelt. Da β -Carotin fettlöslich ist, gibt man die entstandene Masse zusammen mit etwas Salatöl in einen Mörser und zerquetscht sie möglichst fein. Um daraus das in Öl gelöste β -Carotin zu erhalten, trennt man zuerst mit einem feinen Sieb die groben Reste ab. Die Lösung schüttet man in einen Kaffeefilter, um auch noch die feinen Schwebstoffe zu entfernen. Anschließend füllt man die Lösung so in eine Küvette, dass diese ungefähr zur Hälfte gefüllt ist.

Der optische Aufbau entspricht Abb. 2.23, abgesehen von der Verwendung eines Beugungsgitters anstelle eines Prismas. Vor dem Lampengehäuse befindet sich eine Linse, daran anschließend die Küvette mit Füllung und der Rahmen des Eintrittsspalt. Die Küvette ragt nur halb von unten in den Strahlengang hinein, damit unter dem Spektrum des β -Carotins auch das vollständige Spektrum der Lichtquelle aufgenommen werden kann. Die Linse hat die Aufgabe, das Licht der Lichtquelle auf den Spalt zu fokussieren. Das vom Spalt ausgehende Licht verläuft nach der zweiten Linse annähernd parallel, leuchtet das Gitter aus und bildet das Licht des Spalts auf den Beobachtungsschirm ab, wobei dieses durch das Beugungsgitter in seine Bestandteile zerlegt wurde. In Abb. 2.24 ist der vollständige Aufbau nochmals dargestellt, das Absorptionsspektrum (oben) und das Spektrum der Lichtquelle (unten) sind zu erkennen. β -Carotin absorbiert den blauen Anteil des Lichts, daher erscheint es gelb-rot. Abb. 2.25 zeigt das genaue Absorptionsspektrum von β -Carotin.

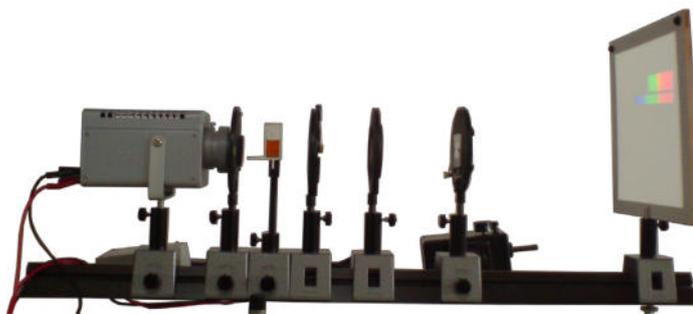


Abb. 2.24 Vollständiger Versuchsaufbau zur Aufnahme des β -Carotin-Spektrums

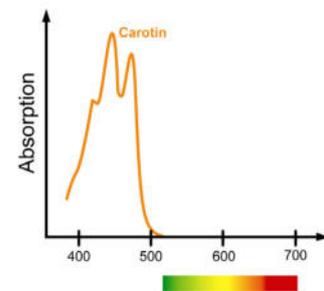


Abb. 2.25 Absorptionsspektrum von β -Carotin

Ein einfacheres Experiment zum Absorptionsverhalten von Farbstofflösungen kann mithilfe eines Overhead-Projektors durchgeführt werden. Soll beispielsweise der Farbstoff Chlorophyll untersucht werden, wird dieses mittels einer Acetonlösung (z. B. aus Spinat) extrahiert und in eine flache Schale gegossen. Am Projektor wird ein rechteckiger Spalt aus Karton aufgelegt. Das Spektrum des die Lösung durchdringenden Lichts wird mit einem Prisma oder Gitter zerlegt und auf einen Schirm oder an die Wand projiziert. Im Spektrum fehlen die blauen und roten Anteile, da diese Wellenlängen vom Molekül absorbiert werden.

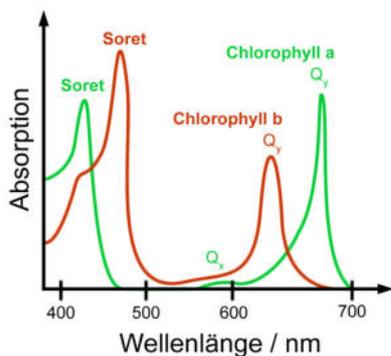


Abb. 2.26
Absorptionsspektrum von Chlorophyll in Lösung

Abb. 2.26 zeigt das Absorptionsspektrum von Chlorophyll. Darin sind die Absorptionsbanden im blauen und roten Bereich des sichtbaren Lichts gut erkennbar. Dies erklärt die grüne Farbe des Blattfarbstoffs, da nur grünes Licht transmittiert und gestreut wird. Im Herbst werden die Blätter rot/orange, weil das Chlorophyll zerstört wird und nur Carotinoide übrig bleiben, welche blaues Licht absorbieren. Eine mögliche Erklärung dafür, warum die Blattfarbstoffe nicht im gesamten Spektralbereich absorbieren, findet sich in Gerthsen, „Physik“ (22. Auflage, S. 594 – 596).

Weitere Erläuterungen zur Bedeutung des Chlorophylls werden im Abschnitt über die Photosynthese gegeben.

Ergänzung

Die meisten organischen Verbindungen besitzen eine höhere Anregungsenergie und absorbieren daher Licht nur im UV-Bereich des Spektrums; sie sind also farblos. Die Energieniveaus von Doppelbindungen in Molekülen (siehe Begleit-CD „Kurzes Kompendium der Biochemie“) liegen etwas näher beieinander, weshalb diese bereits häufig schon Licht im violetten und blauen Spektralbereich absorbieren können. Daher erscheinen solche Verbindungen gelb. Konjugierte Doppelbindungen können noch leichter angeregt werden und zwar umso leichter, je mehr solcher Doppelbindungen vorhanden sind. Je größer also ein solches System wird, desto mehr verschiebt sich die Lichtabsorption vom blauen über den grünen in den roten Bereich des Spektrums. Entsprechend verschiebt sich der Farbeindruck von gelb über purpur hin zu cyan (blau-grün). Ein sog. **Chromophor** ist der farbgebende Teil eines Moleküls und zeichnet sich durch ein Absorptionsspektrum mit einem oder mehreren deutlichen Maxima aus. Etwas genauere Aussagen für langgestreckte Moleküle lassen sich mit dem Potentialtopfmodell treffen, das in Kapitel 4 besprochen wird.

Für die bei Biomolekülen wichtigen Bindungsarten erhält man je nach Bindungsenergie ganz unterschiedliche Wellenlängenbereiche für die absorbierte Strahlung.

Chemische Bindung	Bindungsenergie in eV	Wellenlänge in μm
Van-der-Waals-Bindung	0,04 – 0,08	15 – 30
Wasserstoffbindungen	1 – 3	0,4 – 1
Ionenbindung	2 – 4	0,3 – 0,6
Kovalente Bindung	2 – 8	0,15 – 0,6

Ergänzung

Mithilfe der Absorptionsspektroskopie lassen sich auch Konzentrationsbestimmungen bei löslichen Substanzen durchführen. Für die Transmission gilt das Lambert-Beer'sche Gesetz

$$\tau = \frac{I(d)}{I_0} = 10^{-\varepsilon c d}$$

c ist dabei die Konzentration der Lösung und d die Dicke der Probe; ε ist der **dekadische molare Extinktionskoeffizient**. Sein Zahlenwert ist stoffspezifisch und hängt von der Wellenlänge λ ab. Zur Konzentrationsbestimmung wird am besten bei einer Wellenlänge gemessen, bei der die Substanz eine große Absorption besitzt. Aus der Größe des Intensitätsverhältnisses und den anderen Daten kann auf die Konzentration des Stoffes geschlossen werden. Für die Konzentration c erhält man:

$$c = \frac{1}{\varepsilon d} \cdot \lg \frac{I_0}{I(d)}$$

In der Praxis trifft man jedoch oft auf das Problem, dass die Konzentration einer Substanz ermittelt werden soll, die im sichtbaren Wellenlängenbereich nicht absorbiert. Hier kann man sich mit einem Trick behelfen. Man lässt die gewünschte Substanz vollständig mit einer weiteren Substanz reagieren, sodass ein Produkt entsteht, welches im sichtbaren Bereich absorbiert. Nun kann dieses Produkt, wie oben beschrieben wurde, untersucht werden. Dies sei am Beispiel einer Bestimmung des Blutzuckergehalts erläutert:

Einem Patienten wird Blut abgenommen. Eine genau abgemessene Menge Blut wird mit Reagenzien versetzt, sodass jedes Zuckermolekül ein anderes, an seiner Absorption sicher erkennbares Molekül bildet. Diese Lösung wird in eine genormte Küvette gefüllt und in ein Spektrometer eingesetzt, das auf die Wellenlänge der charakteristischen Absorption der Zuckermoleküle eingestellt ist. Aus den bekannten Größen lässt sich dann die Konzentration des Blutzuckers berechnen.

Quellen:

Gerthsen, Kneser, Vogel, „Physik“, Springer Verlag, Berlin 1982, S. 487 – 488

Gerthsen, Kneser, „Physik“, Springer Verlag, Berlin 2004, S. 594 – 596

Harten, „Physik für Mediziner“, Springer Verlag, Berlin 1974, S. 280 – 283

Kuhn, „Handbuch der experimentellen Physik, Band 8“, Aulis Verlag, Köln 1996, S. 180

Das Massenspektrometer

Eine wichtige Kenngröße zur Identifizierung von Biomolekülen ist deren Masse. Zu ihrer Messung kann das Massenspektrometer verwendet werden.

Abb. 2.27 zeigt das Funktionsprinzip. Zuerst werden die zu untersuchenden Teilchen ionisiert. Anschließend werden die Ionen in einem elektrischen Feld mit der Beschleunigungsspannung U_B beschleunigt, bevor sie in das Geschwindigkeitsfilter eintreten. Dieses lässt nur Teilchen mit einheitlicher Geschwindigkeit durch. Nach Austritt aus dem

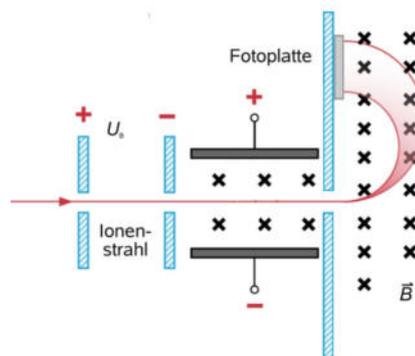


Abb. 2.27 Prinzip des Massenspektrometers

Filter befinden sich die Teilchen in einem Raum, der nur noch von einem Magnetfeld durchsetzt ist. Deshalb beschreiben die Ionen halbkreisförmige Bahnen mit unterschiedlichen Radien, die mittels der Photoplatte bestimmt werden können. Unter Verwendung von

$$QvB = \frac{mv^2}{r} \quad \text{und} \quad v = \frac{E}{B}$$

erhält man:

$$m = \frac{QB^2r}{E}$$

Im klassischen Massenspektrometer wird die Probe als Molekülstrahl in eine evakuierte Ionisierungskammer eingeleitet. Dort wird der Molekülstrahl mit Elektronen (Energien zwischen 10 eV – 70 eV) beschossen. Ein großer Teil der Moleküle wird einfach, ein kleinerer Bruchteil auch mehrfach positiv aufgeladen. Die ionisierten Moleküle werden durch eine negative Spannung in x-Richtung beschleunigt, die neutralen Moleküle werden mittels einer Vakuumpumpe abgesaugt. Die praktische Anwendbarkeit der klassischen Massenspektrometrie ist allerdings auf Moleküle mit Massen bis zu ca. 2000 u beschränkt.

Ergänzungen

Der Einsatz der Massenspektroskopie bei der Messung der Massen großer Biomoleküle war lange Zeit mit den herkömmlichen Ionisationsmethoden sehr schwierig, da bei der Ionisation zu viele unspezifische Molekülbruchstücke gebildet wurden. Erst in den letzten Jahren wurden verschiedene, geeignete Ionisationstechniken entwickelt, mit denen man auch die Massen sehr großer Biomoleküle untersuchen kann. Genauere Informationen und weitgehende Erklärungen zur Technik der Massenspektroskopie findet man unter:

www.chemgapedia.de/vsengine/topics/de/vlu/index.html → Enzyklopädie → Chemie → analytische Chemie → Massenspektroskopie

Mit Massenspektrometern versucht man im Rahmen der „Human Proteom Initiative“, die sich zum Ziel gesetzt hat, einen Gesamtkatalog aller Proteine des menschlichen Körpers (das menschliche „Proteom“) aufzustellen, die Entschlüsselung der Aminosäuresequenzen zu automatisieren. Dabei werden die Proteine durch ein Enzym in viele Bruchstücke zerlegt und in Massenspektrometern nach ihrem Molekülgewicht getrennt. Durch Abgleich mit Datenbanken versucht man unter Zuhilfenahme von Hochleistungsrechnern, die Sequenz der Bruchstücke und daraus die Aminosäureabfolge zu bestimmen.

Quellen:

Gerthsen, Kneser, Vogel, „Physik“, Springer Verlag, Berlin 1982, S. 394 – 404

Helmut Pfützner, „Angewandte Biophysik“, Springer-Verlag, Wien 2003, S. 105 – 109

<http://www.chemgapedia.de/vsengine/topics/de/vlu/index.html> → Enzyklopädie → Chemie → analytische Chemie → Massenspektroskopie

Das Rasterkraftmikroskop

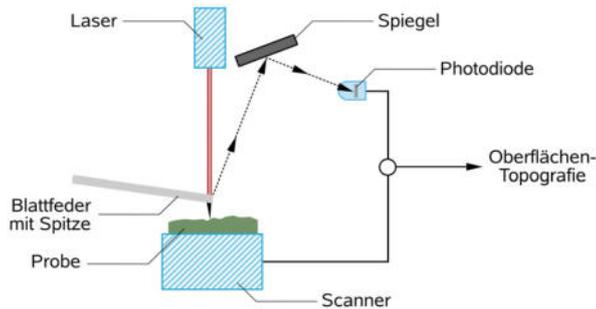


Abb. 2.28 Prinzip des Rasterkraftmikroskops

Das Rasterkraftmikroskop hat sich in den letzten Jahren zu einer wertvollen Untersuchungsmethode mit vielfältigen Einsatzbereichen in der Biologie entwickelt. Da auch in Flüssigkeiten gearbeitet werden kann, ist es möglich, Proteine unter fast physiologischen Bedingungen zu untersuchen. In Abb. 2.28 ist das Prinzip des Rasterkraftmikroskops wiedergegeben. Eine feine Spitze wird an einer Blattfeder mit kleiner Federkonstante befestigt ist. Die Probe sitzt auf einem Piezoelement, das in alle drei Raumrichtungen genau definiert bewegt werden kann. Auf diese Weise kann die Probe in kleinem Abstand unter der Spitze ausgerichtet werden.

Treten Atome der Spitze mit Oberflächenatomen der Probe in Wechselwirkung, so kommt es zu anziehenden oder abstoßenden Kräften, durch die die Blattfeder ausgelenkt wird. Die Auslenkung kann über einen Laser, der auf die Spitze fokussiert ist und auf eine Diode reflektiert wird, bestimmt werden. Da die Kraft zwischen Probe und Spitze direkt proportional zum Abstand zwischen Spitze und Probenoberfläche ist, kann ein Bild der Oberfläche errechnet werden. Beispiele für entsprechende Bilder findet man auf der folgenden Internetseite:

<http://www.chembio.uoguelph.ca/educmat/chm729/afm/firstpag.htm>.

Eine Messung mit dem Kraftmikroskop kann auf unterschiedliche Arten erfolgen: Im Kontaktmodus befindet sich die Spitze während der gesamten Messung in Kontakt mit der Oberfläche. Wenn die Sonde über das Oberflächenrelief einer Probe rastert, werden die winzigen Auslenkungen der Feder mit einem Laserstrahl detektiert. Aus der Auslenkung der Feder werden die mikroskopischen Bilder der Oberfläche rekonstruiert.

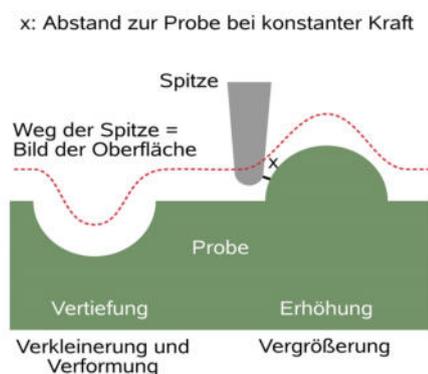


Abb. 2.29
Messung bei konstanter Kraft zwischen Probe und Spitze

Misst man hingegen bei konstanter Kraft, werden die Kräfte zwischen Oberfläche und Spitze, also die Auslenkung der Blattfeder konstant gehalten. Dabei wird der Abstand in der z-Richtung nachreguliert. Man erhält ein Höhenprofil der Probenoberfläche. Abb. 2.29 zeigt die prinzipielle Vorgehensweise und auch, welche Abbildungsfehler durch die Größe der Nadelspitze entstehen.

Mit der Rasterkraftmikroskopie hat man zudem eine Methode zur präzisen Messung extrem kleiner Kräfte zur Verfügung, die in einzelnen Makromolekülen auftreten. Diese Kräfte werden mithilfe der Apparatur durch Bewegungen in z-Richtung bestimmt.

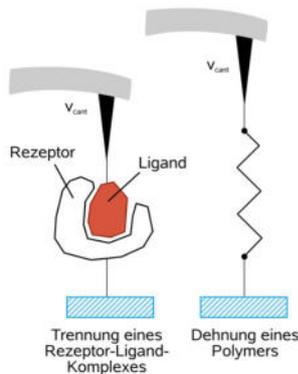


Abb. 2.30
Kraftmikroskopie an Biomolekülen

Auf diese Weise lassen sich Bindungskräfte zwischen biologisch wichtigen Liganden und Rezeptoren, beispielsweise bei Enzym-Substrat-Komplexen, direkt bestimmen. Einzelne Polymerketten lassen sich zwischen der Spitze und der Substratoberfläche einspannen und dehnen. Aus den Kraft-Dehnungskurven lassen sich Informationen zu Elastizität, Bindungsstärke und Konformationsänderung einzelner großer Moleküle ermitteln. So kann beispielsweise mithilfe des Kraftmikroskops die Kraft bestimmt werden, die nötig ist, um ein Molekül zu zerreißen. Vergleichbare Experimente erlauben die Messung der chemischen Bindungsenergie an einem einzelnen Molekül.

Einzelne DNA-Moleküle können auf diese Weise gestreckt werden, sodass sich die Doppelhelix entfaltet, bis sie in zwei einzelne Stränge auseinander bricht.

Quellen:

Helmut Pfützner, „Angewandte Biophysik“, Springer Verlag, Wien 2003, S. 70 – 75

Volker Schünemann, „Biophysik“, Springer Verlag, Berlin 2005, S. 88 - 102

<http://www.chembio.uoguelph.ca/educmat/chm729/afm/firstpag.htm>

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Spektroskopische Methoden“ (ca. 4 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

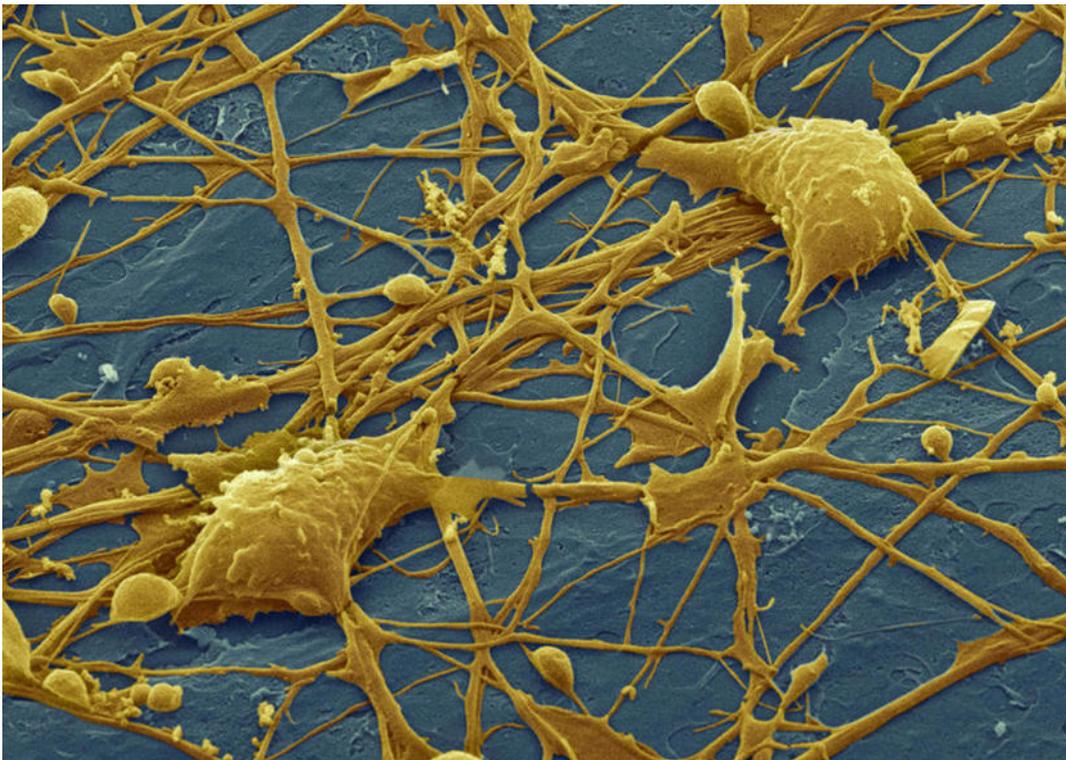
- kennen das Prinzip der Absorptionsspektroskopie,
- können einen Überblick über verwendbare Wellenlängen und Absorptionsmechanismen geben,
- sind in der Lage, einfache optische Spektren zu interpretieren,
- können Aufbau und Funktionsprinzip eines Massenspektrometers erklären,
- verstehen den grundsätzlichen Aufbau und die Funktionsweise des Rasterkraftmikroskops.

In Jahrgangsstufe 9 wurden bereits einige einfache Experimente zur Emission und Absorption bei Atomen und Molekülen durchgeführt. Daran anknüpfend kann als Einstieg das Experiment zur Absorption in einer Na-Flamme gezeigt werden. Da für genauere Untersuchungen der Struktur von Atomen und Molekülen bessere Untersuchungsgeräte nötig sind, kann sich hieran die Grundidee der Absorptionsspektroskopie, die Diskussion der Verwendung verschiedener Wellenlängen und eine Diskussion des grundlegenden Aufbaus und des Strahlengangs im optischen Spektrometer anschließen. Da die theoretischen Grundlagen der Absorption von Strahlung in Materie sehr kompliziert sind, kann auf die zugrunde liegenden physikalischen Prozesse in dieser Unterrichtseinheit kaum eingegangen werden. Ein einfaches Modell, das die Existenz diskreter Energieniveaus in Atomen und Molekülen erklärt, wird in Kapitel 4 vorgestellt. Ein Absorptionsexperiment an einer biologisch interessanten Substanz wie Carotin oder Chlorophyll (Versuchsbeschreibung im fachlichen Teil), sollte auf jeden Fall ausgeführt werden. Die Erläuterung der Absorptionsspektren wichtiger Biomoleküle ist für den Abschnitt über die Photosynthese bedeutsam. Falls Zeit zur Verfügung steht, könnte auch die Konzentrationsbestimmung als wichtiges und häufig eingesetztes Anwendungsgebiet besprochen werden.

Als weiteres Analyseinstrument wird das Massenspektrometer besprochen. Es wird empfohlen, sich auf einen Typ eines Massenspektrometers, wie z. B. den Aufbau nach Bainbridge, zu beschränken. Anhand des Programms „Bucherer“ (unter <http://www.physiksimulation.de>) kann man jedoch bei Bedarf auch die Funktionsweise weiterer Massenspektrometer diskutieren. Nicht fehlen sollte eine Aufgabe zum Massenspektrometer, in der die prinzipielle Auswertung von Messungen genauer diskutiert wird. Weitere Informationen über den Aufbau des Massenspektrometers und verschiedene Ionisationsmethoden für Biomoleküle findet man auf der Internetseite <http://www.chemgapedia.de/vsengine/topics/de/vlu/index.html> → Enzyklopädie → Chemie → analytische Chemie → Massenspektroskopie. Interessantes zur Geschichte der Massenspektrometrie findet sich unter <http://masspec.scripps.edu/index.php>.

In den letzten Jahren wurde in der Biophysik verstärkt auch das Rasterkraftmikroskop eingesetzt. Dabei haben sich viele interessante Anwendungsmöglichkeiten zur Untersuchung von Biomolekülen ergeben, von denen nur zwei im Text beschrieben werden. Der für die Funktionsweise des Rasterkraftmikroskops unverzichtbare Piezoeffekt sollte kurz erläutert werden. Da den Schulen ein Rasterkraftmikroskop nicht zur Verfügung steht, kann man nur die grundsätzliche Funktionsweise am Beispiel des Kontaktmodus demonstrieren.

3. Neuronale Signalleitung



Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Netzwerks von Nervenzellen.
Credit: MPI für Entwicklungsbiologie – Jürgen Berger
Mit freundlicher Genehmigung der Max Planck Gesellschaft

3.1 Zelluläre Grundlagen

Aufbau von Nervenzellen

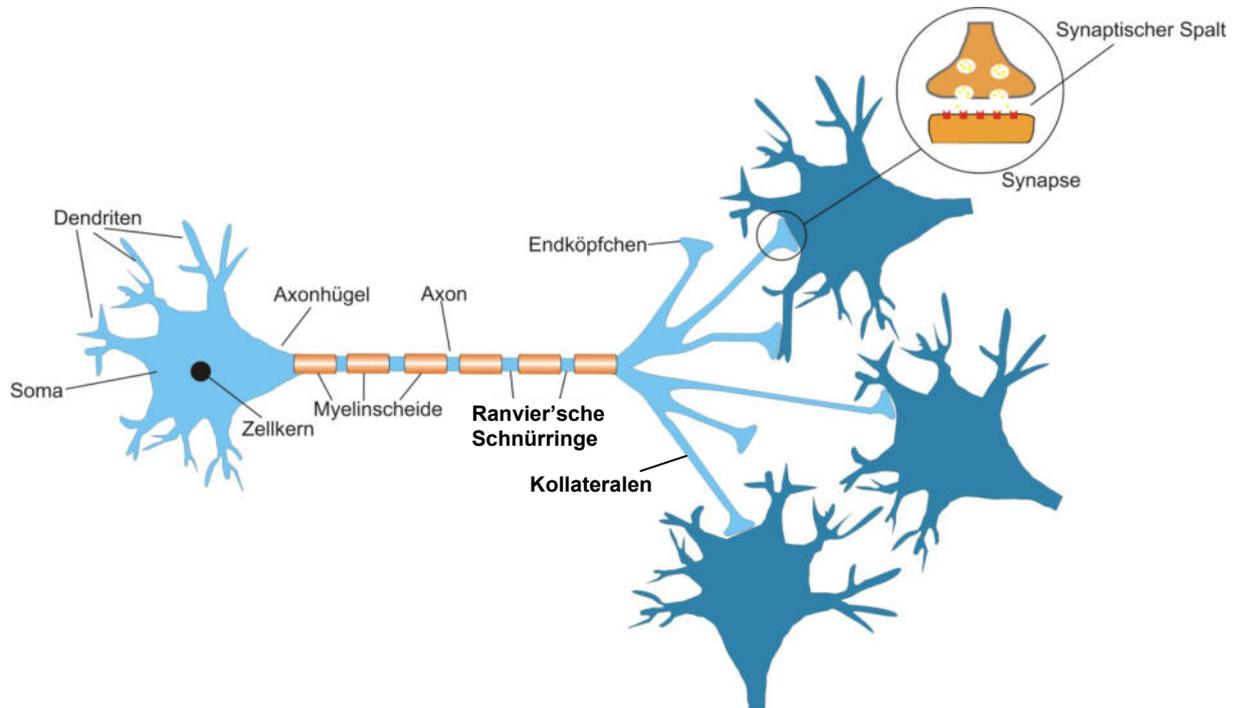


Abb. 3.1 Vereinfachter Aufbau einer Nervenzelle

Eine Nervenzelle (**Neuron**) ist eine auf elektrische Erregungsleitung spezialisierte Zelle. Die Gesamtheit aller Nervenzellen eines Organismus bildet das Nervensystem. Eine typische Säugetier-Nervenzelle hat folgende Bestandteile:

- Dendriten
- Zellkörper (Soma) und dessen Zellorganellen
- Axonhügel
- Axon
- Kollaterale (Abzweigungen) des Axons
- Endköpfchen

Dendriten sind feine Verästelungen des Zellkörpers, die über **Synapsen** den Kontakt zu anderen Nervenzellen herstellen und von diesen Erregungen empfangen. Der Dendritenbaum einer einzigen (menschlichen) Nervenzelle kann mit 100 000 bis 200 000 Fasern anderer Neuronen im Kontakt stehen. Die Dendriten sind damit der Teil der Nervenzelle, mit denen diese Informationen aus ihrer Umwelt aufnimmt. Sie leiten elektrische Erregungen über den Zellkörper zum Axonhügel weiter.

Jede Nervenzelle besitzt einen Zellkörper, der als **Soma** bezeichnet wird. Der Zellkörper enthält neben dem Zellkern verschiedene Zellorganelle. Hierbei sind vor allem die Mitochondrien für die Funktion der Nervenzelle von Bedeutung, da sie für die Herstellung des Energieträgers ATP (siehe Begleit-CD „Kleines Kompendium der Biochemie“ und S. 181 ff.) verantwortlich sind. Der Zellkörper hat in Abhängigkeit vom Nervenzelltypus eine Größe von $5 \mu\text{m}$ bis mehr als $100 \mu\text{m}$.

An das Soma schließt sich der **Axonhügel** an, der die Verrechnungsstelle für eingehende elektrische Signale darstellt. Von hier aus werden elektrische Impulse an das

Axon weitergeleitet. Das **Axon** ist ein langer Zellfortsatz. Es ermöglicht eine elektrische Signalleitung über weite Strecken. Hierfür läuft ein elektrisches Signal über das Axon, welches erzeugt wird, indem bestimmte Ionen gezielt durch die **Zellmembran** geschleust werden. Ein Axon kann je nach Typ der Nervenzelle von $1\ \mu\text{m}$ bis $1\ \text{m}$ und länger sein. Die Axone von Säugetier-Nervenzellen weisen etwa eine Dicke von $0,5\ \mu\text{m}$ bis $10\ \mu\text{m}$ auf. Das Axon ist bei „höheren“ Tieren (Säugetern) in der Regel von mehreren aufeinander folgenden Myelinscheiden umhüllt. Diese Isolationsschicht, die im Wesentlichen aus Phospholipiden, Cholesterin (also Fetten) und Membranproteinen besteht, entsteht dadurch, dass sich spezielle Stützzellen, sog. Gliazellen, um das Axon wickeln. Zwischen diesen Myelinscheiden befinden sich jeweils kleine Lücken (**Ranvier'sche Schnürringe**). Axon und Myelinhülle zusammen bilden die Nervenfasern. Man spricht hier von einer **markhaltigen** Nervenfasern (mit Myelinscheide) im Gegensatz zu den **marklosen** Nervenfasern (vor allem bei wirbellosen Tieren), bei denen die Axone keine Myelinscheide haben.

Ergänzung

Auch Säuglinge und Kleinkinder haben in weiten Bereichen des Gehirns zunächst noch marklose Nervenfasern. Erst im Laufe der Kindheit/Jugend bis ins frühe Erwachsenenalter werden alle Nervenfasern im Gehirn myelinisiert. Die schrittweise Myelinisierung und das damit verbundene Größenwachstum einzelner Hirnregionen (zusammen mit der Ausbildung neuer Synapsen und der Bereinigung bestehender, aber nicht benötigter Synapsen) führt zum Phänomen der Reifung des Gehirns. Diese ist dafür verantwortlich, dass es zum Erlernen bestimmter Fähigkeiten sogenannte sensible Phasen gibt. Vor Erreichen der sensiblen Phase kann die zu erlernende Fähigkeit nicht erworben werden (die dafür benötigte Hirnregion ist noch nicht vollständig myelinisiert), in der sensiblen Phase kann die Fähigkeit leicht erworben werden, nach der sensiblen Phase nur noch mit Mühe oder gar nicht mehr. Als letztes (frühes Erwachsenenalter) werden die Nervenfasern im präfrontalen Kortex, einer Hirnregion, die für moralische Entscheidungen und Zukunftsplanung wichtig ist, myelinisiert. Die schrittweise Gehirnreifung führt dazu, dass das Gehirn automatisch Fähigkeiten in der richtigen Reihenfolge lernt: zunächst einfache Fähigkeiten, später komplexe Fähigkeiten.

Quellen:

Spitzer, „Geist & Gehirn 3“, TRV, 2006, Folge: Gehirnentwicklung
Spitzer, „Geist & Gehirn 3“, TRV, 2006, Folge: Entwicklung und Lernen

Das Axonende steht über viele Verzweigungen (Kollateralen), welche mit einem Endköpfchen enden, mit anderen Nervenzellen in Verbindung. Zwischen dem Endköpfchen und der Zellmembran der Folgezelle befindet sich ein flüssigkeitsgefüllter Spalt, in dem ein elektrisches Signal chemisch oder elektrisch auf eine andere Zelle übertragen werden kann. Diese Verbindung ist die Synapse. Ein Neuron hat bis zu 10 000 Synapsen, das menschliche Gehirn insgesamt etwa sieben Milliarden.

Aufbau von Zellmembranen

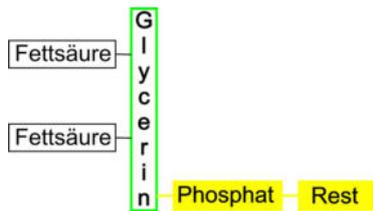


Abb. 3.2 Komponenten eines Phosphoglycerids

Zellmembranen bestehen aus einer **Phospholipid-Doppelschicht**. Wie der Name bereits andeutet, setzen sich Phospholipide aus zwei Bausteinen zusammen. An das Grundmolekül (beim Beispiel Phosphoglycerid das Glycerin) sind zwei Fettsäuren gebunden, welche die unpolare und damit **hydrophobe** (wasserabweisende) „Schwanzgruppe“ bilden. Außerdem ist als „Kopf“ (in den folgenden Abbildungen gelb dargestellt) eine Phosphatgruppe gebunden, die polar und daher **hydrophil** (wasserliebend) ist. Die Phosphatgruppe kann zusätzlich noch kleine geladene Moleküle ankoppeln, weshalb sehr viele unterschiedliche Phospholipide gebildet werden können. Abb. 3.2 zeigt den schematisierten, allgemeinen Aufbau von Phospholipiden (siehe „Kleines Kompendium der Biochemie“ auf der Begleit-CD).

Der gegensätzliche Charakter von Schwanzgruppe und Kopf der Phospholipide führt zur Bildung von Lipid-Doppelschichten, bei denen die hydrophoben Teile der Membranlipide nach innen und der hydrophile Teil nach außen zeigen. Durch diese Anordnung treffen an der Grenzfläche Wasser/Membran somit ausschließlich die hydrophilen Kopfgruppen auf die Wassermoleküle. Dabei darf man sich die Membran nicht als starres Gebilde vorstellen. Biomembranen sind zweidimensionale Lösungen von Phospholipiden und darin eingebetteten Proteinen. Die Phospholipid-

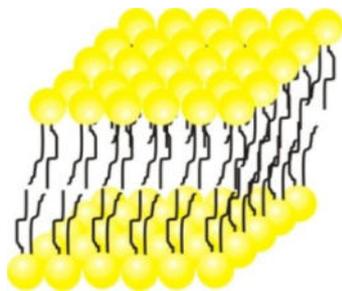


Abb. 3.3 Zellmembran aus Phospholipid-Doppelschicht

Doppelschicht erfüllt dabei zwei Aufgaben: Sie ist so gut wie undurchlässig für alle Ionen (**Permeabilitätsbarriere**). Zusätzlich dient sie als **Lösungsmittel** für Membranproteine, die z. B. Ionenkanäle oder die Natrium-Kalium-Pumpe bilden und die innerhalb der Membran in gewissem Umfang beweglich sind. Die in der Lipid-Doppelschicht befindlichen **Ionenkanäle** (Kanalproteine) ermöglichen einen **selektiven** Ionenaustausch (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} und Cl^-) über die Zellmembran. Dieser Ionenaustausch lässt sich über die tertiäre Proteinstruktur (siehe „Kleines Kompendium der Biochemie“ auf der Begleit-CD) gezielt steuern.

Ergänzung

Die *Gefrierbruch-Elektronenmikroskopie* ist eine wichtige Technik zur Aufklärung der Struktur von Zellmembranen. Zellen oder Membranfragmente werden dazu schnell in flüssigem Stickstoff eingefroren und dann mit dem Messer eines Mikrotoms getrennt. Dabei verläuft die Spaltungsebene meist mitten durch die Lipid-Doppelschicht. In einem Elektronenmikroskop (siehe Kapitel „Typische Untersuchungsmethoden der Biophysik“) können die freigelegten Strukturen dann mit hoher Auflösung untersucht werden.

Die Ionenkanäle besitzen drei Zustände:

- geschlossen und aktivierbar (**geschlossener Zustand**)
- **offen** und aktiv (**offener Zustand**)
- geschlossen und nicht aktivierbar (**inaktivierter Zustand**)

Der Übergang vom geschlossenen in den offenen Zustand oder umgekehrt kann über verschiedene Mechanismen ausgelöst werden. Die beiden Folgenden sind für die Funktionsweise von Nervenzellen am bedeutsamsten:

- Das Kanalprotein ändert seine räumliche Struktur bei Änderung des elektrischen Feldes, welches das Protein umgibt (**spannungsgesteuertes Gating**). Dabei beeinflusst das elektrische Feld die polaren Bindungen sowie die Ionenbindungen, die die Struktur des Kanalproteins stabilisieren. Ändert sich die Spannung, die über einem Kanalprotein abfällt, so wirkt sich dies auf dessen räumliche Struktur aus. Dieser Mechanismus wird vor allem bei der aktiven Signalübertragung (Auslösen eines Aktionspotentials) entlang einem Axon verwendet.
- Das Öffnen bzw. Schließen kann auch über chemische Botenstoffe (**ligandengesteuertes Gating**) ausgelöst werden. Dabei lagert sich der Botenstoff an den Ionenkanal an (Abb. 3.4), was zu einer Veränderung der Tertiärstruktur des Kanalproteins führt. Die Lücke in der Mitte des Kanals verbreitert sich. Dieser Mechanismus wird vor allem bei der chemischen Signalübermittlung zwischen verschiedenen Nervenzellen eingesetzt.

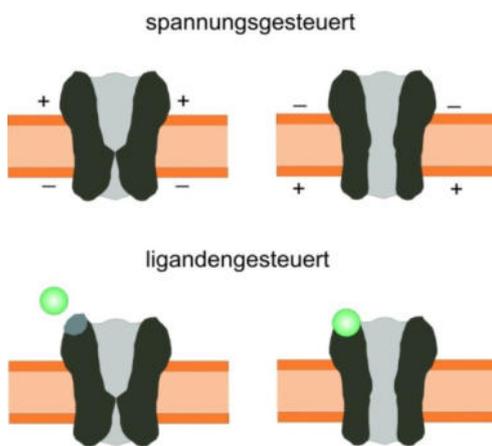


Abb. 3.4 Verschiedene Typen von Ionenkanälen

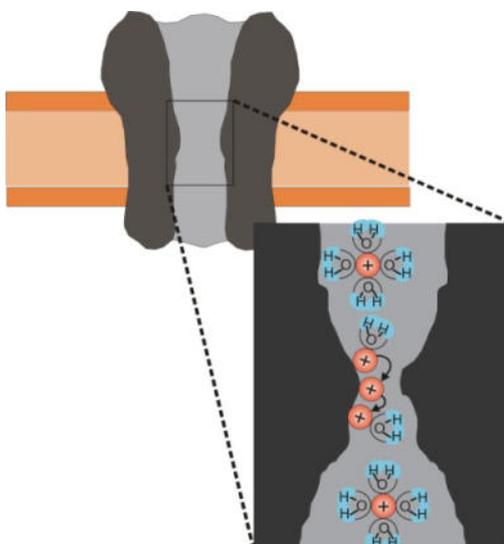


Abb. 3.5 Selektivitätsfilter innerhalb des Ionenkanals

Die chemische Selektivität der Ionenkanäle lässt sich nach einer Theorie von Bertil Hille (US-amerikanischer Biologe, geb. 1940) folgendermaßen erklären: Die Ionenkanäle besitzen jeweils eine Engstelle, die oft nur einen Durchmesser von wenigen Ångström hat. Größere Moleküle und Ionen werden daher an der Diffusion durch den Kanal schon aufgrund ihrer Ausmaße gehindert. Im Bereich der Engstelle weisen die Seitenketten des Kanalproteins elektrisch geladene Bereiche auf, die wie eine elektrostatische Barriere wirken. So können – je nach Ladungsvorzeichen der Seitenketten – positive oder negative Ionen einen Kanal bevorzugt durchqueren. In der Engstelle befindet sich zusätzlich noch ein Selektivitätsfilter, der es i. d. R. nur jeweils einer Art von Ionen ermöglicht, vorübergehend in der Engstelle mit dem Kanalprotein eine Bindung einzugehen. In wässriger Lösung sind Ionen in der Regel von einer Hydrathülle umgeben, die umso größer ist, je kleiner das Ion bei gleicher Ladung ist. Dadurch erhöht sich die effektive Größe des Ions beträchtlich. Bindet das

Ion nun an das Protein, so verliert es kurzfristig seine Hydrathülle. Es ist nun klein genug, um die Engstelle passieren zu können. Auf diese Weise ist es möglich, dass ein Kanal beispielsweise für Kaliumionen durchlässig ist, für die wesentlich kleineren Natriumionen jedoch nicht, weil diese aufgrund ihrer größeren Hydrathülle nicht an die Engstelle gelangen können.

Die Lipid-Doppelschicht enthält außer den Ionenkanälen eine sog. **Natrium-Kalium-Pumpe**. Dies ist eine Eiweißstruktur, welche unter Energieaufwand (ATP) drei Na^+ -Ionen vom Zellinneren nach außen und zwei K^+ -Ionen von außen nach innen pumpt. Die Funktionsfähigkeit einer Nervenzelle beruht darauf, dass zwischen dem Zellinnenraum und dem Zellaußenraum ein Konzentrationsgefälle für K^+ -Ionen und Na^+ -Ionen besteht. Die Natrium-Kalium-Pumpe sorgt dafür, dass dieses Konzentrationsgefälle aufrechterhalten wird. Dies wird im Abschnitt „Membranpotential“ genauer ausgeführt.

Quelle:

Stryer, „Biochemie“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1994

Diffusion

Diffusion ist ein physikalischer Prozess, der zu einer gleichmäßigen Verteilung von Teilchen und somit zur Durchmischung zweier Stoffe führt. Sie beruht auf der thermischen Eigenbewegung von Teilchen. Bei inhomogener Verteilung bewegen sich statistisch mehr Teilchen aus Bereichen hoher in Bereiche geringer Konzentration als umgekehrt. Dadurch wird netto ein makroskopischer Stofftransport bewirkt. Die Bewegungsrichtung eines einzelnen Teilchens ist dabei vollkommen zufällig. Aufgrund der Wechselwirkung mit anderen Teilchen (Stöße) erfolgen ständige Richtungsänderungen. Über einen längeren Zeitraum bzw. über viele Teilchen gemittelt, kann sich dennoch ein Stofftransport in eine bestimmte Richtung ergeben, z. B. wenn es eine – vielleicht nur geringfügig – erhöhte Wahrscheinlichkeit für eine bestimmte „Sprungrichtung“ gibt. Dies ist der Fall, wenn ein Konzentrationsunterschied vorhanden ist. Es entsteht dann ein Nettofluss an Teilchen, bis sich ein Gleichgewichtszustand einstellt. In der Regel ist der Gleichgewichtszustand die Gleichverteilung, bei der die Konzentration aller Teilchen an jedem Punkt im Raum gleich hoch ist.

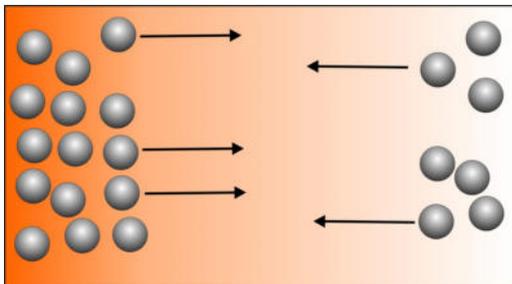


Abb. 3.6 Diffusion von Teilchen in einem Konzentrationsgefälle

In einem abgeschlossenen System bewirkt Diffusion den Abbau von Konzentrationsunterschieden bis zum völligen Konzentrationsgleichgewicht. Die Zeit, die dafür benötigt wird, wächst mit dem Quadrat des Abstands. Diffusion ist daher vor allem auf Nano- bis Millimeter-Skalen wirksam; auf größeren Skalen dominiert in Flüssigkeiten und Gasen in der Regel Stofftransport durch Strömung (Konvektion). Diffusion kann auch durch eine poröse Wand oder semipermeable Membran hindurch erfolgen.

Ergänzung

Der Spezialfall der **Osmose** ist die Diffusion vom Lösungsmittel (i. d. R. Wasser) durch eine für den gelösten Stoff undurchdringbare (semipermeable) Membran. Osmose ist vor allem in biologischen Systemen von Bedeutung.

Membranpotential

Im Sprachgebrauch der Biologie wird zwischen den Begriffen Spannung (Potentialdifferenz) und Potential häufig nicht unterschieden. Wir folgen bei den Fachbegriffen dem historisch bedingten Sprachgebrauch der Biologie. In den Formelsymbolen wird aber konsequent zwischen Spannung (Symbol U) und Potential (Symbol Φ) unterschieden. Ein Membranpotential (eigentlich Membranspannung) U_M ist in der Zellbiologie die elektrische Spannung, die zwischen der Innen- und Außenseite einer Biomembran anliegt

$$U_M = \Phi_i - \Phi_a \quad (3.1)$$

Vereinbarungsgemäß wird das elektrische Potential im Zellaußenraum auf Null festgelegt; es ergeben sich für die Potentialdifferenz über einer Membran und das elektrische Potential im Zellinneren deshalb gleiche Werte. Im Ruhezustand (wenn also keine Signale weitergeleitet werden) hat eine Nervenzelle einen Überschuss an positiven Ladungen an der Membranaußenseite und einen negativen Ladungsüberschuss an der Innenseite. Diese Ladungstrennung wird aufrechterhalten, weil sich die Ionen nicht frei durch die Lipid-Doppelschicht bewegen können. Das Membranpotential einer Zelle im Ruhezustand wird **Ruhepotential** (eigentlich Ruhespannung) genannt. Das Ruhepotential besitzt einen festen Wert U_0 . Es hängt unter anderem von der Durchlässigkeit der Membran für bestimmte Ionen (in der Regel K^+ oder Na^+) ab. Da das Potential auf der Außenseite Φ_a der Zelle zu Null definiert wird, ist das Ruhepotential $U_0 \approx -70 \text{ mV}$ negativ. Ein Membranpotential bildet sich, sobald Innen- und Außenraum der Nervenzelle unterschiedliche Konzentrationen geladener Teilchen aufweisen und über die Ionenkanäle in der Zellmembran ein Konzentrationsausgleich dieser Teilchen erfolgen kann. Liegen verschiedene Ionen in unterschiedlichen Konzentrationen im Zellaußen- und Zellinnenraum vor, ist das Membranpotential ein Mischpotential aus den Potentialen der einzelnen Ionen.

Beim Membranpotential sind insbesondere die folgenden drei Fälle von biologischer Bedeutung:

- Die Nervenzelle überträgt keine Signale. In diesem Fall nimmt das Membranpotential den Wert des Ruhepotentials an.
- Die Nervenzelle überträgt die Signale passiv. Das Membranpotential weicht vom Ruhepotential ab, ohne dass sich die Durchlässigkeit der Membran für die Ionen ändert.
- Die Nervenzelle überträgt die Signale aktiv. Das Membranpotential weicht vom Ruhepotential ab. Der Hauptanteil dieser Potentialänderung beruht auf einer Änderung der Durchlässigkeit der Membran für Na^+ .

Für eine Abweichung des Membranpotentials vom Ruhepotential gibt es zwei Möglichkeiten: Durch das Einströmen positiv geladener Ionen in die Zelle kann die Potentialdifferenz zwischen Zellinnen- und Zellaußenraum abgebaut werden. Strömen sehr viele positive Ionen ein, kann es sogar zu einer Umkehr der Polarität kommen. Eine derartige Abweichung vom Ruhepotential nennt man **Depolarisation**. Das Ausströmen positiv geladener Ionen hat den gegenteiligen Effekt, die Potentialdifferenz zwischen Zellinnen- und Zellaußenraum wird vergrößert.

Entstehung des Membranpotentials

Wir betrachten zunächst ein einfaches Beispiel: Zwei **elektrisch neutrale** KCl-Lösungen **unterschiedlicher Konzentration** werden durch eine Membran getrennt, die für K^+ -Ionen **immer** und für Cl^- -Ionen **nie** durchlässig ist. Aufgrund des Konzentrationsunterschiedes entsteht ein diffusionsbedingter Strom von K^+ -Ionen, der dem Konzentrationsunterschied entgegen gerichtet ist. Da die Cl^- -Ionen nicht durch die Membran hindurch diffundieren können, ist der K^+ -Ionenstrom mit einem Netto-Ladungstransport verbunden. Es baut sich eine elektrische Spannung auf, die dem Diffusionsstrom entgegen wirkt. Die Spannung wird solange zunehmen, bis dem Diffusionsstrom ein gleich großer Strom, bedingt durch die elektrostatische Abstoßung, entgegenwirkt. Ein Gleichgewichtszustand ist erreicht. Die elektrische Spannung, die sich bei diesem Gleichge-

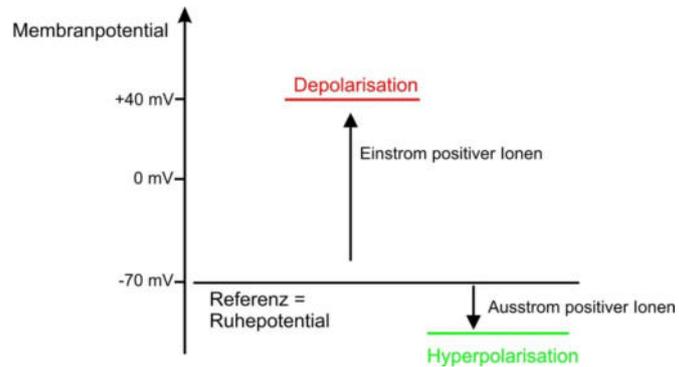
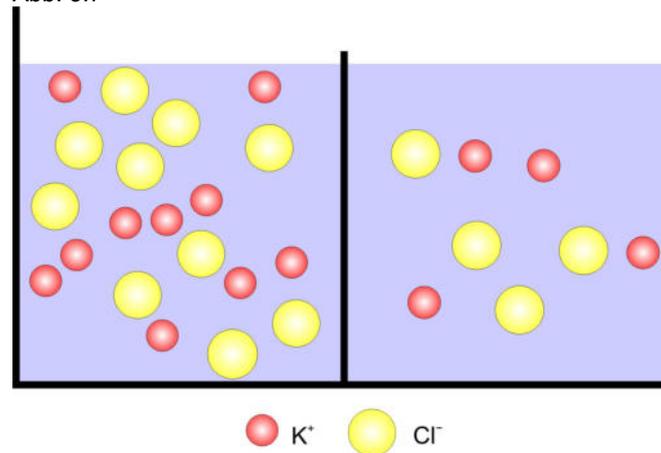
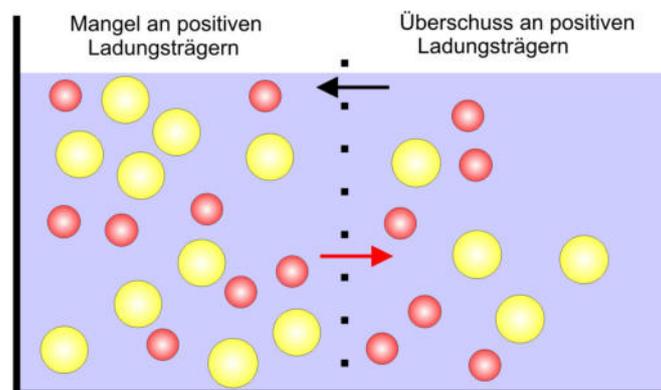
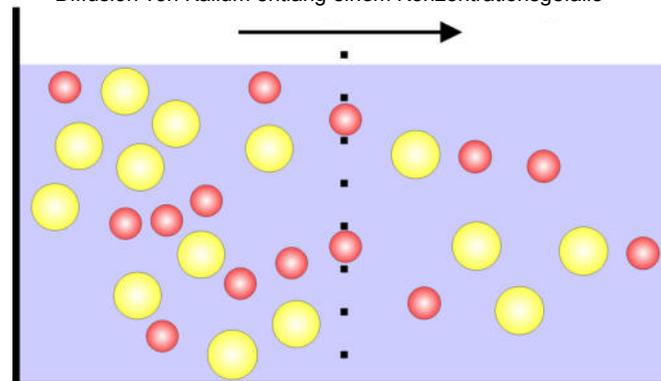


Abb. 3.7



Diffusion von Kalium entlang einem Konzentrationsgefälle



Konzentrationsgefälle

Abb. 3.8 Diffusion von Kaliumionen entlang einem Konzentrationsgefälle

wicht einstellt, wird als **Gleichgewichtspotential** für K^+ -Ionen U_K bezeichnet.

$$U_K = \Phi_i - \Phi_a \quad (3.2)$$

Ergänzung

Das Gleichgewichtspotential lässt sich mithilfe der Nernst-Gleichung berechnen

$$U_K = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[K^+]_a}{[K^+]_i} = \frac{kT}{ze} \ln \frac{[K^+]_a}{[K^+]_i} \approx 2,3 \frac{kT}{ze} \lg \frac{[K^+]_a}{[K^+]_i}$$

Hierbei stehen $[K^+]_a$ und $[K^+]_i$ für die Innen- bzw. Außenkonzentration der K^+ -Ionen, R für die universelle Gaskonstante, F für die Faraday-Konstante und T für die absolute Temperatur. I. A. muss die Faraday-Konstante noch mit der Wertigkeit des Ions (bei Kalium gilt $z = 1$) multipliziert werden. Diese Gleichung kann vereinfacht werden, indem man T auf 298 K festsetzt, RT/F als Konstante in Millivolt darstellt und den natürlichen Logarithmus in den dekadischen Logarithmus umwandelt. Dann ergibt sich

$$U_K = \frac{58 \text{ mV}}{z} \lg \frac{[K^+]_a}{[K^+]_i}$$

Diese Festlegung hat historische Gründe, denn sinnvoller wäre es, mindestens im Zusammenhang mit Lebewesen die Körpertemperatur von $37 \text{ }^\circ\text{C}$ (also $T = 310 \text{ K}$) zugrunde zu legen. Die Nernst-Gleichung stammt jedoch ursprünglich aus der Elektrochemie, wo als Normtemperatur $25 \text{ }^\circ\text{C}$ verwendet wird. Setzt man $T = 310 \text{ K}$ ein, erhält man statt 58 mV $61,5 \text{ mV}$. In einigen Lehrbüchern wird mit diesem Wert gerechnet. Die Nernst-Gleichung beschreibt das Membranpotential U_M einer Zelle, die ausschließlich für K^+ -Ionen durchlässig ist, exakt. Dies ist z. B. bei Gliazellen der Fall (Gliazellen bilden ein Stützgerüst für die Nervenzellen und sorgen für die gegenseitige elektrische Isolation der Nervenzellen). Bei diesen gilt $U_K = U_M$.

Ein Zahlenbeispiel: Wir betrachten zwei elektrisch neutrale KCl-Lösungen unterschiedlicher Konzentration, die durch eine Membran getrennt sind, welche nur K^+ -Ionen durchlässt. Ein K^+ -Konzentrationsverhältnis von 1:10 außen gegen innen führt gemäß der Nernst-Gleichung zu

$$U_K = \frac{58 \text{ mV}}{z} \lg \frac{[K^+]_a}{[K^+]_i} = -58 \text{ mV}$$

Das Membranpotential einer realen Nervenzelle kann jedoch mit der Nernst-Gleichung nur näherungsweise beschrieben werden, da die Zellmembran auch für andere Ionen (Na^+ , Cl^- und Ca^{2+} u. a.) durchlässig ist.

In realen Nervenzellen spielen sowohl das Konzentrationsgefälle der K^+ -Ionen als auch das der Na^+ -Ionen eine Rolle bei der Signalentstehung. Daher betrachten wir nun die für Nervenzellen realistischere Situation mit KCl- und NaCl-Lösungen unterschiedlicher Konzentration, die zunächst elektrisch neutral sind. Auf der Zellinnenseite sei die Konzentration für Kalium höher als im Zellaußenraum, bei Natrium sei die Situation umgekehrt. Zunächst sei die Membran lediglich für K^+ -Ionen durchlässig. Das Membranpotential stellt sich dann auf den Gleichgewichtswert für Kalium ein. Es sei darauf hingewiesen, dass bei realen Zellen die Anionen nicht ausschließlich Cl^- -Ionen sind.

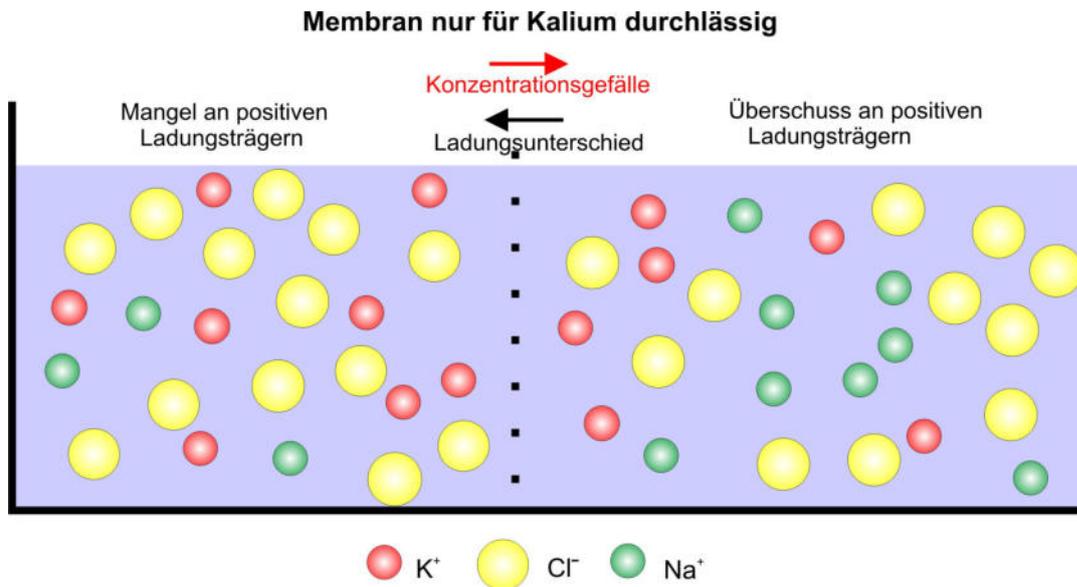


Abb. 3.9

Nun wird die Membran zusätzlich auch für Na⁺-Ionen durchlässig. Es kommt zu einem Einstrom von Natriumionen entlang dem Konzentrationsgefälle. Dieser Einstrom wird bei Natrium, im Gegensatz zum Kalium, durch die Polarität des Membranpotentials unterstützt. Die Nervenzelle depolarisiert, d. h. der Potentialunterschied wird abgebaut.

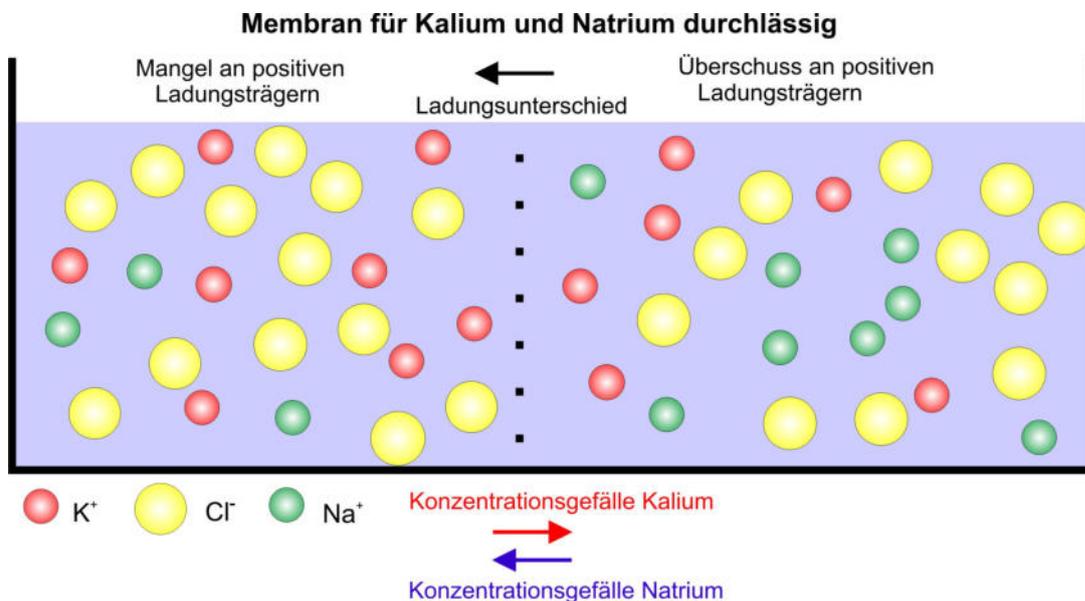


Abb. 3.10

Sobald das Membranpotential jedoch vom K⁺-Gleichgewichtspotential abweicht, beginnt sich ein K⁺-Ionen-Strom aus der Zelle heraus zu bilden, der das Membranpotential repolarisiert. Schließlich bildet sich eine Art Gleichgewichtszustand zwischen Natriumeinstrom und Kaliumausstrom.

Bei der hier beschriebenen Situation handelt es sich um **kein thermodynamisches Gleichgewicht**, weshalb es bei hinreichend langer Wartezeit sowohl bei Kalium als auch bei Natrium zu einem Konzentrationsausgleich kommt. Daher wird das Gleichgewichtspotential für beide Ionen mit der Zeit immer geringer. Im Extremfall kann es sogar zu einem vollständigen Konzentrations- und Ladungsausgleich kommen. Um den

ursprünglichen Konzentrationsunterschied aufrechtzuerhalten, besitzen Nervenzellen die **Natrium-Kalium-Pumpen**. Diese Na/K-Pumpen transportieren Kalium aktiv gegen das Konzentrationsgefälle in die Zelle hinein und Natrium aktiv gegen das Konzentrationsgefälle aus der Zelle heraus. Dadurch bildet sich ein Fließgleichgewicht, wofür die Zelle Energie in Form von ATP aufwenden muss, und es stellt sich ein stabiles Membranpotential ein, das **Ruhepotential** genannt wird. Für die Funktion der Nervenzelle ist von zentraler Bedeutung, dass das Ruhepotential keinen thermodynamischen Gleichgewichtszustand darstellt, sondern sich im Gegenteil sehr weit weg von diesem befindet. Soll zur aktiven Signalleitung nämlich ein Aktionspotential ausgebildet werden, strömen Na^+ -Ionen rasch und in großer Anzahl durch sich öffnende Ionenkanäle ins Zellinnere. Dies kann nur funktionieren, wenn die Zelle quasi „vorgespannt“ ist. Dies ist sie aufgrund der Anionen im Zellinneren, die aufgrund ihrer Größe (z. T. große negativ geladene Proteine) nicht nach außen diffundieren können.

An der Ausbildung des Ruhepotentials sind die folgenden Faktoren beteiligt:

- **Konzentrationsgefälle:** Tendenz der Teilchen zu gleichmäßiger Verteilung
- **Ladungsunterschiede:** Tendenz zum Ladungsausgleich
- **Selektive Durchlässigkeit der Zellmembran**
- **Natrium-Kalium-Pumpe** (ATP-abhängig)

Modellierung des Neurons als elektrischer Ersatzschaltkreis

Mit einem biologischen Modell der Vorgänge in der Nervenzelle kann man die Beobachtungen sehr gut qualitativ beschreiben und verstehen. Doch mit Ausnahme des Ruhepotentials können kaum quantitative Aussagen gemacht werden. Quantitative Aussagen werden jedoch benötigt, wenn man im Detail verstehen möchte, wie Lebewesen im Lauf der Evolution die Signalleitungsgeschwindigkeit in ihrem Nervensystem optimiert haben. Hier kommt die Biophysik ins Spiel. Man kann ein relativ einfaches mathematisches Modell, abgeleitet aus elektrischen Schaltkreisen, verwenden, um die drei grundlegenden Faktoren zu beschreiben, die einer Nervenzelle die Weiterleitung elektrischer Signale ermöglichen: Ionenkanäle, Ionen-Konzentrationsgefälle und die Fähigkeit der Membran, Ladung zu speichern.

Zellmembran

Biologische Membranen trennen Bereiche mit unterschiedlicher Ionenkonzentration voneinander ab. Sie verhalten sich dabei wie ein gut isolierender Plattenkondensator. Zu beiden Seiten der Zellmembran sammeln sich Ladungen (Ionen) an; diese Ladungen können aber nicht durch die Zellmembran gelangen. Es liegt daher nahe, die

ladungstrennenden und ladungsspeichernden Eigenschaften der Zellmembran in einem elektrischen Ersatzschaltkreis durch einen Plattenkondensator mit Kapazität C zu beschreiben (siehe „Typische Untersuchungsmethoden der Biophysik“). Bei einem Plattenkondensator gilt:

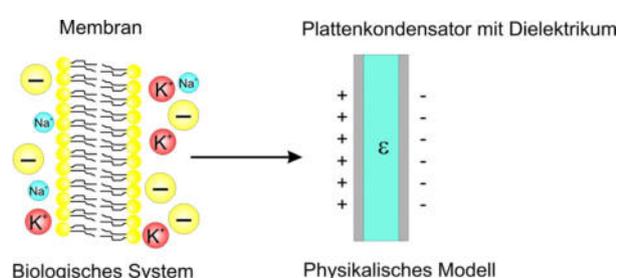


Abb. 3.11 Physikalisches Modell für eine Zellmembran

$$C = \frac{Q}{U} \quad \text{bzw.} \quad C = \varepsilon_0 \varepsilon_r \frac{A}{d} \quad (3.3)$$

Dabei ist ε_0 die Dielektrizitätskonstante des Vakuums und ε_r die Permittivitätszahl. Diese ist charakteristisch für das isolierende Material zwischen den Kondensatorplatten. Betrachtet man 1 cm^2 einer Membran, hat dieses Flächenstück typischerweise eine **Membrankapazität** von $1 \mu\text{F}$.

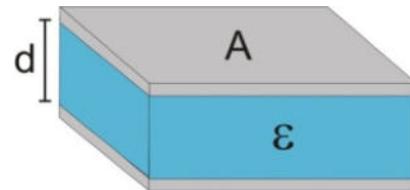


Abb. 3.12 Geometrie eines Plattenkondensators

Ersatzschaltbild einer Zellmembran mit Ionenkanälen und einer Natrium-Kalium-Pumpe

Die reine Phospholipid-Doppelschicht

Eine Axonmembran hat Isolatoreigenschaften. Im Ersatzschaltbild entspricht sie einem Kondensator mit Kapazität C_m . Ohne Ionenkanäle befinden sich auf beiden Seiten der Membran neutrale Lösungen, sodass die Spannung den Wert 0 annimmt.

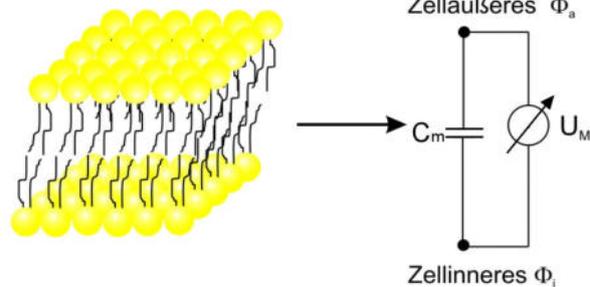


Abb. 3.13 Ersatzschaltbild einer Zellmembran ohne Ionenkanäle

Phospholipid-Doppelschicht mit Ionenkanälen

Geöffnete Ionenkanäle ermöglichen an der Membran an einigen Stellen einen Ladungsaustausch, d. h. einen Ionenaustausch. Im Ersatzschaltbild entspricht daher die **Lipid-Doppelschicht bei geöffneten Ionenkanälen** einer Kombination aus einem Kondensator und einem Widerstand. Ionen können sich entweder an der Membran anlagern (Kondensator) und das Membranpotential erhöhen **oder** durch die Ionenkanäle (Widerstand) fließen.

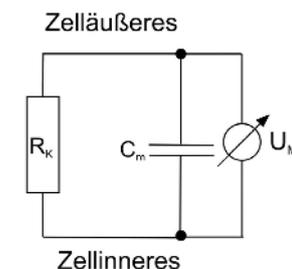


Abb. 3.14

Wir betrachten das Beispiel eines K^+ -Ionenkanals: Die Konzentration von K^+ sei im Zellinneren zehnmal so hoch wie im Zellaußenraum. Zunächst sei der Ionenkanal noch geschlossen (R_K ist also unendlich groß), auf beiden Seiten der Membran werden die K^+ -Ionen durch eine entsprechende Anzahl negativer Ladungen kompensiert, das Membranpotential ist daher Null. Wird nun der Ionenkanal durchlässig für K^+ -Ionen, werden diese solange entlang dem Konzentrationsgefälle durch den Ionenkanal nach außen fließen, bis das Membranpotential (die Kondensatorspannung im Ersatzschaltkreis) das Gleichgewichtspotential U_K der K^+ -Ionen erreicht hat (der Kondensator also voll aufgeladen ist). Da positive Ionen ausströmen, ist nach diesem Vorgang das Zellinnere im Vergleich zum Zelläußeren negativ geladen. Den Antrieb für den K^+ -Ionenstrom durch die Ionenkanäle liefert in einer realen Nervenzelle der Konzentrationsgradient, in unserem Ersatzschaltbild hingegen eine Batterie. Diese Batterie führt in dem Ersatzschaltbild solange zu einem Strom über den Widerstand, bis der Kondensator

vollständig aufgeladen ist und die Spannung U_M das Gleichgewichtspotential U_K annimmt. Da das Gleichgewichtspotential in diesem Beispiel negativ ist, muss die Polung der Batterie entsprechend so gewählt werden, dass der negative Pol mit dem Zellinneren verbunden ist.

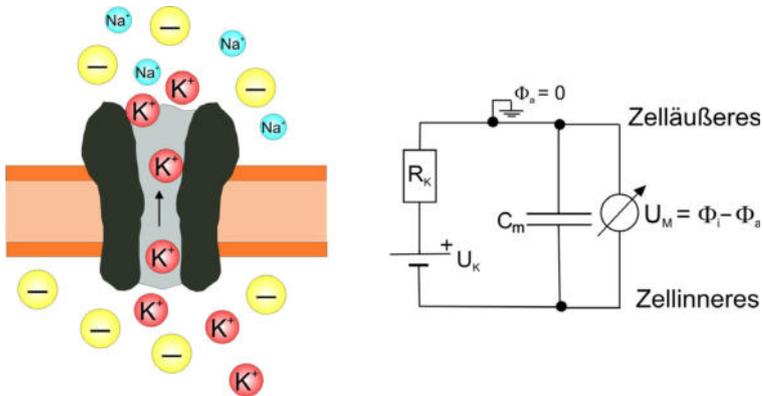


Abb. 3.15 Ersatzschaltbild eines Ionenkanals in einer Neuronmembran mit Kapazität C_m , dessen Ionentransport durch das Gleichgewichtspotential U_K angetrieben wird.

Mehrere Ionenkanäle der gleichen Sorte werden dabei zu einem einzigen Widerstand in der Ersatzschaltung zusammengefasst. Der Kehrwert des Widerstandes (die Leitfähigkeit g) im Ersatzschaltbild ist dabei proportional zur Anzahl der geöffneten Ionenkanäle.

Membran mit Ionenkanälen und Natrium-Kalium-Pumpe

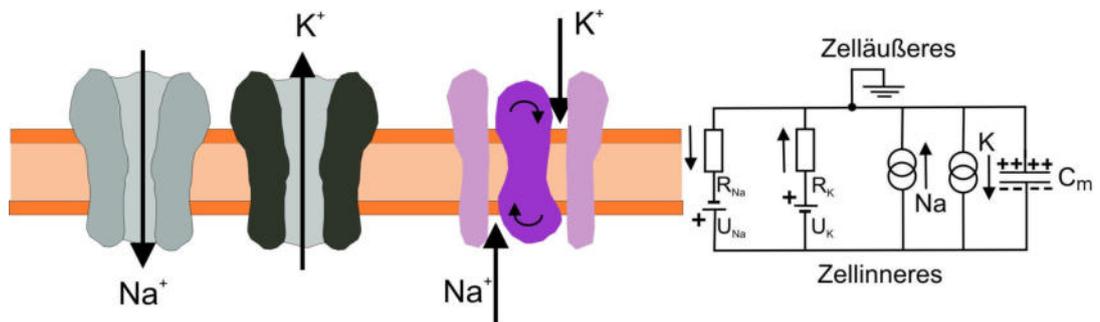


Abb. 3.16 Membran mit Ionenkanälen und Na/K-Pumpe im Ersatzschaltbild

Jede Sorte von Ionenkanälen, selektiv für Na^+ oder K^+ , kann als Batterie (U_X Gleichgewichtspotential, X Ionensorte) in Serie mit einem Widerstand R_X dargestellt werden. Im linken Teil der oberen Abbildung ist die Axonmembran mit Ionenkanälen und Na/K-Pumpe zu sehen. Im Ruhezustand ist das Zellinnere relativ zum Außenraum der Nervenfaser negativ geladen. Das Potential des Zelläußeren ist vereinbarungsgemäß Null, daher ist das Zelläußere mit einer Erdung versehen. Die negativ geladenen Ionen spielen für Vorgänge bei der Signalerzeugung und -weiterleitung nur eine untergeordnete Rolle und werden daher vernachlässigt. Die Ionenpumpe für Na^+ und K^+ wird durch zwei Konstant-Stromquellen (Kaliumionenstrom und Natriumionenstrom, Symbolsymbol: Doppelring) modelliert. Dieses Ersatzschaltbild ist bereits recht kompliziert und eine exakte Analyse ist aufwändig. Glücklicherweise ist es, wie wir in den folgenden Abschnitten sehen werden, nicht nötig, alle Bestandteile der Ersatzschaltung in jedem Arbeitszustand der Nervenzelle zu berücksichtigen.

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Zelluläre Grundlagen“ (ca. 7 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- können den Aufbau und die wesentlichen Bestandteile einer Nervenzelle beschreiben,
- können die prinzipielle Funktionsweise von Ionenkanälen erklären,
- können anschaulich erläutern, wie die chemische Selektivität von Ionenkanälen erzeugt wird,
- lernen die Diffusion als Ursache für ein Membranpotential kennen und sind so in der Lage, seine Entstehung zu erklären,
- können die Eigenschaften der Zellmembran mithilfe eines physikalischen Ersatzschaltkreises beschreiben und verstehen dessen Aufbau und Struktur.

Im ersten Themenblock sollen die biologischen Grundlagen für die Signalleitung im Nervensystem erläutert werden. Die hier eingeführten Begriffe und Mechanismen dienen als Grundwissen, das im gesamten Themenkomplex „Neuronale Signalleitung“ immer wieder aufgegriffen, ergänzt und vertieft wird.

Als möglicher motivierender Einstieg könnten folgende Daten (Durchschnittswerte) zum Nervensystem des Menschen dienen:

Gewicht des Gehirns	1,5 kg
Gewicht des Großhirns	1,25 kg
Zahl der Nervenzellen im Gehirn	14 000 000 000
Zahl der Verknüpfungen untereinander	7 000 000 000 000
Länge der Nervenfasern im Großhirn	500 000 km
Länge der Nervenfasern außerhalb des Gehirns	480 000 km
Täglicher Verlust an Nervenzellen	50 000 – 100 000
Anteil des Gehirns am Gesamtgewicht	2,5 %
Anteil des Gehirns am Gesamtenergieverbrauch des Körpers	Ca. 20 %

Quellen:

Flindt, „Biologie in Zahlen“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2002
 Spitzer, „Lernen“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2007

Eine weitere Möglichkeit für einen Einstieg in das Themengebiet „Neuronale Signalleitung“ bietet die Tatsache, dass das Größenwachstum des Gehirns von der Geburt bis zum Erwachsenenalter nicht auf einer Zunahme der Zahl der Nervenzellen (da ist eine Abnahme zu verzeichnen!) beruht, sondern überraschenderweise überwiegend auf Fetteinlagerung (Myelinscheiden bestehen im Wesentlichen aus Fett).

Wichtig für das weitere Verständnis ist die Einführung der Begriffe der Diffusion und des Membranpotentials. Es bietet sich an, in dieser Unterrichtseinheit über Versuche

einsteigen, da die Unterrichtseinheiten davor und danach eher theorielastig sind. Man füllt z. B. ein Reagenzglas mit Wasser und gibt anschließend ein oder zwei Kristalle Kaliumpermanganat in das Reagenzglas. Da die Kristalle ziemlich schwer sind, sinken sie auf den Reagenzglasboden.

Wartet man einige Zeit, so hat sich der Farbstoff gleichmäßig im Wasser verteilt. Zu Beginn des Versuchs herrschte ein Konzentrationsunterschied im Reagenzglas: unten war die Farbstoffkonzentration wesentlich höher als weiter oben. Am Ende des Versuchs aber haben wir einen Konzentrationsausgleich. Im gesamten Reagenzglas herrscht die gleiche Kaliumpermanganat-Konzentration.

Variante: Wenn man nicht mit Chemikalien arbeiten möchte, funktioniert dieser Versuch auch mit einem Teebeutel, der sich in kaltem, warmem und heißem Wasser befindet und langsam seine Inhaltsstoffe an das Wasser abgibt.

Zur quantitativen Erfassung der Diffusion eignet sich der folgende Modellversuch, der durchgeführt werden kann, wenn noch Zeit zur Verfügung steht: Man stelle sich ein Gefäß vor, das man durch eine dünne Membran in zwei Hälften unterteilt hat. Auf der linken Seite befindet sich eine Zuckerlösung, auf der rechten Seite reines Wasser. Die Membran ist durchlässig für Wassermoleküle und für Zuckermoleküle, sie soll lediglich ein sofortiges Durchmischen der beiden Flüssigkeiten verhindern. Man nimmt an, dass sich am Anfang des Versuchs genau 1000 Zuckerteilchen auf der linken Seite der Membran befinden. Nun bewegen sich alle Zuckerteilchen mit einer sehr großen Geschwindigkeit. Mit der Zeit werden einige Zuckerteilchen per Zufall auf die rechte Seite der Membran gelangen. Die Wahrscheinlichkeit dafür ist umso größer, je mehr Zuckerteilchen sich auf der linken Seite befinden. Wenn links zehnmal mehr Teilchen vorhanden sind, ist auch die Wahrscheinlichkeit zehnmal größer, dass eines dieser Teilchen nach rechts gelangt. In vielen biologisch-chemischen Sammlungen finden sich zu den Themen Diffusion und Osmose geeignete Versuchsaufbauten.

Angenommen, in einer Sekunde gelangen genau 10 % aller Zuckerteilchen auf die rechte Seite. Dann hat man nach einer Sekunde auf der linken Seite nur noch 900 Zuckermoleküle, auf der rechten 100. Die Gesamtzahl ist immer konstant 1000.

In der nächsten Sekunde gelangen weniger Zuckerteilchen nach rechts, denn links befinden sich ja nun weniger Zuckerteilchen als vorher. In der nächsten Sekunde gelangen von den 900 verbliebenen Zuckerteilchen 10 % nach rechts, also 90. Umgekehrt befinden sich nach der ersten Sekunde bereits 100 Teilchen auf der rechten Seite. Und von diesen Teilchen wandern ebenfalls 10% auf die andere Seite, also nach links.

Das Ganze in einer Tabelle dargestellt:

Sekunde 1: Von 1000 Zuckerteilchen links gelangen 10 % (also 100) auf die rechte Seite.

Sekunde 2: Von 900 Zuckerteilchen links gelangen 10 % (also 90) auf die rechte Seite. Von 100 Zuckerteilchen rechts gelangen 10 % (also 10) auf die linke Seite zurück.

Ende von Sekunde 2: 820 Zuckerteilchen ($900 - 90 + 10$) befinden sich links, 180 ($100 + 90 - 10$) dagegen rechts.

Dieses Gedankenexperiment kann auch sehr schön mithilfe einer Tabellenkalkulation durchgeführt werden.

Anzahl der Teilchen	
Links	Rechts
1000	0
900	100
820	180
756	244
704	296
664	336
632	368
606	394
584	416
568	432
554	446
544	456
536	464
528	472
522	478
518	482
514	486
512	488
510	490
508	492

Nachdem grundlegende Begrifflichkeiten bereitgestellt sind und die Schülerinnen und Schüler sich ein biologisches Modell von der Nervenzellmembran erarbeitet haben, wird dieses nun durch ein physikalisches Modell ergänzt. Die verschiedenen Bestandteile einer Zellmembran verhalten sich in weiten Teilen wie elektrische Bauelemente bzw. Schaltungen. An dieser Stelle sollten die bereits bekannten Eigenschaften eines Kondensators bzw. eines Widerstandes ausführlich wiederholt werden, da sie für den weiteren Verlauf wesentlich sind. Die Eigenschaften von Ionenkanälen, Ionenpumpe und Zellmembran sollten genau untersucht und mit den Eigenschaften von Kondensatoren und Widerständen verglichen werden. Dabei sollten sich Parallelen ergeben, die die Modellierung über einen Ersatzschaltkreis nahe legen. Der Antrieb für den real auftretenden Ionenstrom resultiert aus einem Ionenkonzentrationsgefälle. Dies wird im Ersatzschaltkreis durch den typischen Antrieb in einem elektrischen Schaltkreis (die Batterie) ersetzt.

3.2 Erregungsleitung im Nervensystem

Für jeden Organismus ist es überlebenswichtig, dass er sein Verhalten möglichst schnell den aktuellen Umweltbedingungen und den Ereignissen in seiner Umgebung anpassen kann. Daher ist klar, dass eine möglichst schnelle Weiterleitung von Signalen im Nervensystem von zentraler Bedeutung ist. Auf der anderen Seite hat ein Organismus nicht beliebig viel Energie zur Verfügung, um die Signalleitung aufrecht zu erhalten (Das menschliche Gehirn verbraucht ca. 20 % der Energie des ganzen Körpers!). Dies stellt die Organismen vor ein Optimierungsproblem: möglichst schnelle Signalleitung bei möglichst geringem Energieaufwand. Welcher der beiden Punkte die größere Gewichtung erhält, hängt vom jeweiligen Organismus ab. Kleinere Tiere sind nicht so stark auf eine schnelle Signalleitung angewiesen, da die für ein Signal zu überwindenden Strecken kurz sind. Bei größeren Tieren sind die Strecken unter Umständen mehrere Meter lang (man denke z. B. an den Blauwal). Hier spielt die Geschwindigkeit der Signalweiterleitung eine stärkere Rolle für das Überleben.

Die folgende Tabelle bzw. Grafik zeigt typische Werte der Signalleitungsgeschwindigkeit für verschiedene Lebewesen und den dazugehörigen Axonradius. Wie man sieht, haben sich im Laufe der Evolution zwei verschiedene Möglichkeiten zur Steigerung der Signalleitungsgeschwindigkeit herauskristallisiert:

- Die Ausbildung von Axonen mit einem großen Radius (ohne Myelinscheide) hauptsächlich bei wirbellosen Tieren (blau in der Grafik)
- Die Ausbildung einer Isolierschicht (Myelinscheide) um Bereiche des Axons hauptsächlich bei Wirbeltieren (grün in der Grafik).

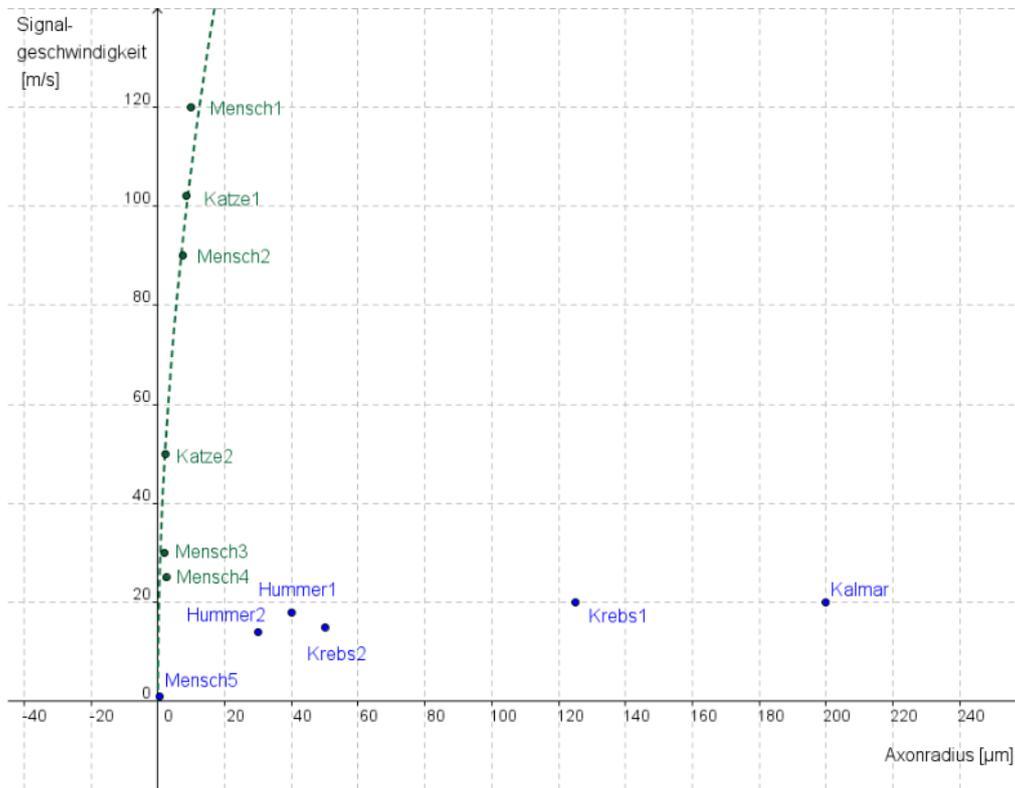


Abb. 3.17 Signalleitungsgeschwindigkeit für verschiedene Lebewesen

Tierart	Nervenfasertyp	Axonradius $a/\mu\text{m}$	Signalgeschwindigkeit v/ms^{-1}
Kalmar	Riesenfaser	200	20
Hummer1/2	Beinnerv	30 – 40	14 – 18
Krebs1/2	Riesenfaser	50 – 125	15 – 20
Katze1	A-Faser (myelinisiert)	6,6 – 8,5	78 – 102
Katze2	Spinalnerv (myelinisiert)	5,5	50
Mensch1	A α -Faser (myelinisiert)	20	120
Mensch2	A β -Faser (myelinisiert)	15	90
Mensch3	A γ -Faser (myelinisiert)	2	30
Mensch4	A δ -Faser (myelinisiert)	2,5	25
Mensch5	marklose Schmerzfasern	0,5	1

Quelle:

Flindt, „Biologie in Zahlen“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2002

Warum führt eine Vergrößerung des Axonradius zu einer Erhöhung der Signalgeschwindigkeit? Wie bewirkt eine Isolierschicht eine Vergrößerung der Signalgeschwindigkeit um etwa einen Faktor 10? Warum sind in diesem Fall nur relativ kleine Axonradien bis $20 \mu\text{m}$ zu finden? Mit diesen Fragen werden wir uns in diesem Kapitel beschäftigen.

Abgrenzung aktiver und passiver Signalleitung

Unter einer **passiven (elektrotonischen) Signalleitung** versteht man die Änderung des Membranpotentials als Antwort auf eine depolarisierende Reizung (Injektion positiver Ladungen in das Zellinnere), die unterhalb eines bestimmten Schwellenwertes bleibt oder auf eine hyperpolarisierende Reizung (Injektion negativer Ladungen in das Zellinnere). Die Signalleitung wird als passiv bezeichnet, da sich der Widerstand der Ionenkanäle bei diesem Vorgang nicht ändert. Messungen am Riesanaxon des Tintenfisches zeigen, dass passive Signale typischerweise den in Abb. 3.19 gezeigten zeitlichen Verlauf aufweisen. Nach einem zunächst steilen Anstieg des Membranpotentials nähert sich das Potential langsam seinem Maximalwert. Nach Ausschalten des Reizes erfolgt ein zunächst steiles Abklingen des Membranpotentials gefolgt von einer langsamen Annäherung an das Ruhepotential.

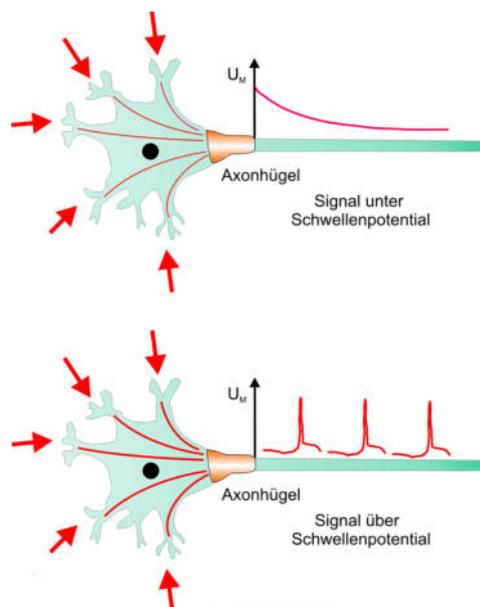


Abb. 3.18 Membranpotential bei aktiver und passiver Signalleitung

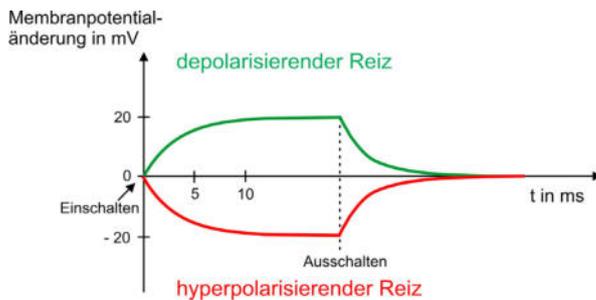


Abb. 3.19 Zeitlicher Verlauf eines passiven Nervensignals

Passive Signale unterliegen (ähnlich wie dies bei einem Kabel der Fall ist) einer Dämpfung, d. h. das Signal wird mit zunehmender Entfernung von seinem Ursprungsort schwächer. Daher ist in biologischen Systemen eine **aktive Signalleitung** zur Übertragung von Information über weite Strecken nötig. Die aktive

Signalleitung ist selbst regenerierend, d. h. ihre Signalamplitude nimmt nicht mit der Entfernung ab. Um eine aktive Signalleitung auszulösen, muss zunächst bei einer **depolarisierenden Reizung** ein Schwellenwert überschritten werden. Dadurch ändert sich der Widerstand der Ionenkanäle und ein sogenanntes Aktionspotential wird ausgelöst (siehe Abschnitt „Aktive Signalleitung“).

Ruhepotential

Bevor wir uns mit der Signalleitung, also der durch eine Strominjektion ausgelösten Abweichung des Membranpotentials vom Ruhepotential, beschäftigen, muss noch genauer untersucht werden, wie das Ruhepotential im Ersatzschaltkreismodell zustande kommt.

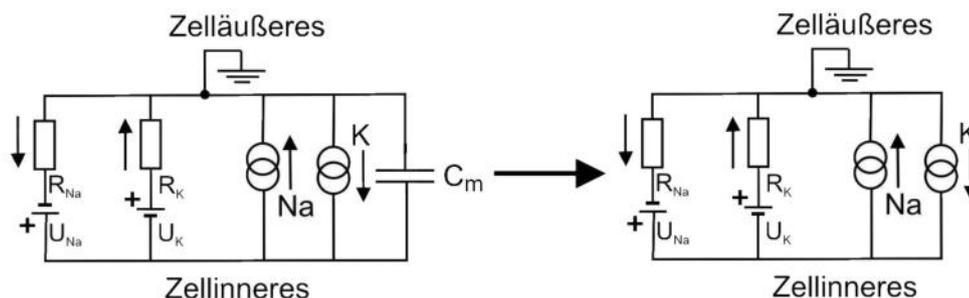


Abb. 3.20

Das Ruhepotential kann mit einem vereinfachten Ersatzschaltbild beschrieben werden. Da es sich bei dem Ruhepotential um einen Gleichgewichtszustand handelt, kann man davon ausgehen, dass der Kondensator im Ersatzschaltbild bereits voll aufgeladen ist. Biologisch gesehen heißt dies, dass sich das Membranpotential stabil auf dem Niveau des Ruhepotentials eingependelt hat. Der voll aufgeladene Kondensator wirkt wie ein unendlich hoher Widerstand. Da über ihn im vollständig geladenen Zustand kein Strom fließt, kann er zunächst weggelassen werden. Somit bleibt das oben gezeigte, vereinfachte Ersatzschaltbild übrig (vgl. Abb. 3.20)

Das Ruhepotential wird durch zwei entgegengerichtete Ionenströme aufrechterhalten. Über die Natriumkanäle erfolgt entlang des Konzentrationsgefälles ein geringer Na^+ -Strom (in Abb. 3.21 grün) in die Zelle hinein. Diese Ionen werden über die Na/K-Pumpe wieder aus der Zelle transportiert. Gleichzeitig werden K^+ -Ionen (orange), die entlang dem Konzentrationsgefälle aus der Zelle hinausströmen, durch die Ionenpumpe wieder nach innen transportiert. Die Polarität der Batterien ergibt sich wie folgt: Im Zellinneren befinden sich mehr K^+ -Ionen als im Zelläußeren, daher bewirkt der Konzentrationsgradient einen Ausstrom positiver K^+ -Ionen, das K-Gleichgewichtspotential ist negativ. Bei Na^+ sind die Verhältnisse genau umgekehrt.

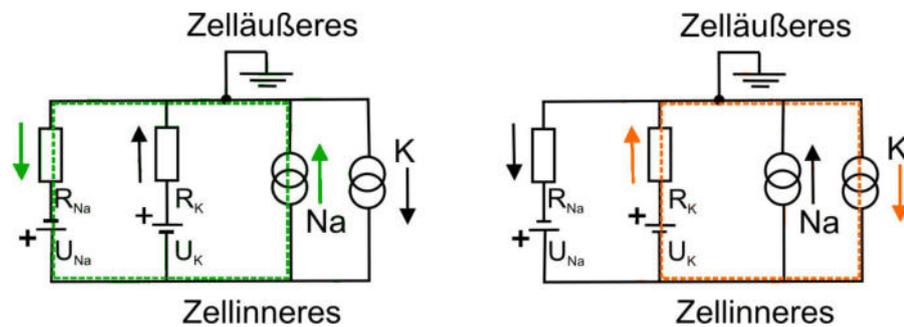


Abb. 3.21

Ergänzung

Das im Ruhezustand der Zelle herrschende Membranpotential U_M berechnet sich wie folgt (siehe Abb. 3.21): Im Ruhezustand gilt für die Membranwiderstände typischerweise ein Widerstand pro Flächeneinheit $r_{Na} = 2 \cdot 10^6 \Omega \text{ cm}^{-2}$ und $r_K = 10^5 \Omega \text{ cm}^{-2}$. Betrachtet man eine Membran der Fläche 1 cm^2 , ergeben sich Werte von $R_{Na} = 2 \cdot 10^6 \Omega$ und $R_K = 10^5 \Omega$. I_K und I_{Na} bezeichnen Ströme von Na^+ - bzw. K^+ -Ionen, die über die Widerstände R_K und R_{Na} fließen. Die Na/K-Pumpe pumpt nun die ständig über den Widerstand einströmenden Na^+ -Ionen wieder aus der Zelle und die aus der Zelle ausströmenden K^+ -Ionen in die Zelle hinein. Dabei werden für jeweils 3 Na^+ -Ionen, die nach außen gepumpt werden, 2 K^+ -Ionen nach innen gepumpt. Da das Membranpotential im Ruhezustand konstant ist, ändert sich die Nettoladung auf der Membraninnen- und -außenseite nicht; deshalb muss der Nettostrom über die Membran Null sein, d. h. alle ausströmenden bzw. einströmenden Ionen müssen in der Bilanz wieder zurückgepumpt werden. Daher gilt:

$$2I_K = -3I_{Na} \quad (3.4)$$

Das negative Vorzeichen ergibt sich dadurch, dass die Ströme **entgegengesetzt** gerichtet sind. I_K und I_{Na} können in zwei Schritten berechnet werden. Die Potentialdifferenz zwischen Zellaußen- und Zellinnenraum ergibt sich als Summe aus Gleichgewichtspotential (Batterie) und Potentialdifferenz, die über dem Widerstand abfällt. Typische Werte für die Gleichgewichtspotentiale sind: $U_{Na} = +55 \text{ mV}$ und $U_K = -75 \text{ mV}$ (U_{Na} und U_K lassen sich beispielsweise über die Nernst-Gleichung berechnen oder experimentell bestimmen). Es folgt:

$$U_M = U_{Na} + R_{Na} I_{Na} \quad \text{bzw.} \quad U_M = U_K + R_K I_K$$

Durch Auflösen nach I_K bzw. I_{Na} und Einsetzen von (3.4) folgt

$$U_M = \frac{3U_{Na}R_K + 2U_KR_{Na}}{R_{Na} + R_K}$$

Damit ergibt sich für das Membranpotential $U_M = -65,8 \text{ mV}$. In vielen Lehrbüchern wird näherungsweise mit einer elektrisch-neutralen Na/K-Pumpe gerechnet, die für jedes Natriumion, das nach außen gepumpt wird, genau ein Kaliumion nach innen pumpt. Dann gilt:

$$I_K = -I_{Na} \quad \text{und} \quad U_M = \frac{U_{Na}R_K + U_KR_{Na}}{R_{Na} + R_K}$$

Einsetzen liefert $U_M = -68,8 \text{ mV}$.

Passive Erregungsleitung

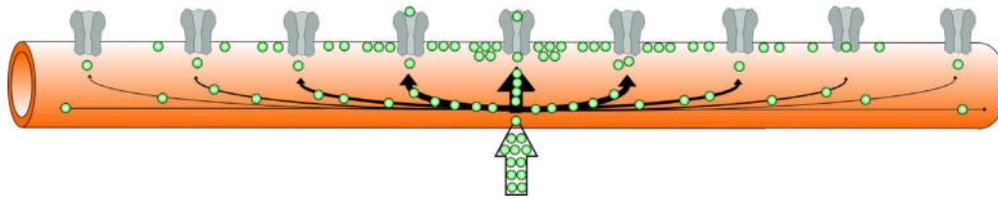


Abb. 3.22 Ladungsträgerverteilung bei einer Injektion von K^+ -Ionen in ein Axon

Ein elektrisches Signal an einem Axon wird durch eine Ladungsträgerinjektion ausgelöst. Diese kann auf verschiedene Arten zustande kommen: Bei der Signalübertragung in Nervenzellen strömen Ionen (Na^+) entweder durch die Ionenkanäle ein oder Ionen fließen über die Zellflüssigkeit aus entfernten Bereichen des Axons zu. Wird die Signalübertragung bei Nervenzellen gemessen, können auch künstlich elektrische Signale erzeugt werden (siehe Abb. 3.22). Dazu werden Glaskapillarelektroden (Reizelektroden), die z. B. mit KCl-Lösung gefüllt sind, in die Nervenfasern gestochen. Bei **passiver Erregungsleitung** entfernen sich die Ladungsträger vom Ort der Ladungsträgerinjektion auf unterschiedlichen Wegen:

- über die Zellflüssigkeit im Axon innerhalb der Zelle
- über im Ruhezustand geöffnete Ionenkanäle in der Zellmembran

Innerhalb des Axons können sich die Ladungsträger entweder in der Nähe der Injektionsstelle an der Membran ansammeln (dies führt zu einer **Änderung des Membranpotentials** an der Injektionsstelle) oder über die Zellflüssigkeit in weiter entfernte Bereiche des Axons abfließen. Dort können sie sich ebenfalls an der Membran ansammeln oder über Ionenkanäle nach außen transportiert werden. Zu beachten ist, dass bei passiver Signalleitung über die Ionenkanäle im Wesentlichen nur K^+ -Ionen fließen, da die Kanäle für Na^+ - und alle weiteren Ionen im Ruhezustand geschlossen sind. Werden andere Ladungsträger injiziert, ergibt sich zwar auch ein entsprechender Ladungstransport durch die Ionenkanäle, doch erfolgt dieser stets über Kaliumionen. Werden also positive Ladungsträger injiziert (Depolarisation), kommt es zu einem Ausstrom von Kalium durch die Ionenkanäle. Werden negative Ladungsträger injiziert (Hyperpolarisation), so kommt es zum Einstrom von Kalium durch die Ionenkanäle.

Da durch Nervenzellen Informationen möglichst schnell und zuverlässig transportiert werden müssen, sind aus biologischer Sicht vor allem die folgenden Fragestellungen relevant:

- Wie **stark** ändert sich das Membranpotential bei einer Ladungsträgerinjektion?
- Wie **weit** reicht der Einfluss der Ladungsträgerinjektion?
- Wie **schnell** erfolgt eine Änderung des Membranpotentials?

Durch geeignete Modellierung der Nervenzelle kann man verstehen, wie einige Organismen durch Optimierung bestimmter Kriterien im Laufe der Evolution eine schnellere Signalausbreitungsgeschwindigkeit erzielen konnten.

Die Amplitude elektrischer Signale: Der Membranwiderstand

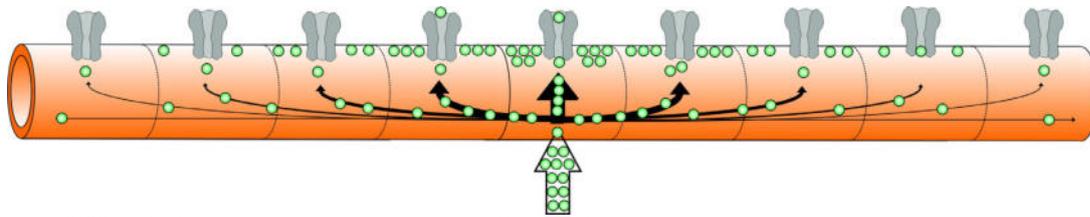


Abb. 3.23 Unterteilung des Axons in einzelne Segmente

Zunächst betrachten wir lediglich einen kleinen Bereich um die Injektionsstelle. Dazu wird das Axon in Segmente der Länge l unterteilt und wir beschränken uns zunächst auf dasjenige Axonsegment, in dem sich die Injektionsstelle befindet. Ein bestimmter, fester Anteil des insgesamt injizierten Stromes führt zum Aufladen des „Membrankondensators“ oder fließt als Leckstrom über die Ionenkanäle **dieses** Segments ab. Dieser Anteil wird im Folgenden mit I_{ges} bezeichnet. Der Rest des injizierten Stromes, der in die benachbarten Axonsegmente abfließt, spielt in unserer Bilanz zunächst keine Rolle; er wird an dieser Stelle nicht weiter betrachtet. Zur Vereinfachung der Ersatzschaltung gehen wir davon aus, dass eine Strominjektion bereits so lange anhält, dass sich ein neues stabiles Membranpotential eingestellt hat. Diese Annahme ist bei Experimenten, die prinzipiell einen unbeschränkten Ioneneinstrom ermöglichen, gerechtfertigt. Daher ist der Kondensator in der Ersatzschaltung bereits voll geladen und bleibt in genau diesem Zustand. Die Ionenpumpe spielt für kurzfristige Membranpotentialänderungen keine Rolle, sie ist lediglich für die langfristige Aufrechterhaltung des Ruhepotentials U_0 zuständig. Des Weiteren wird nur die **Höhe der Änderung** des Membranpotentials betrachtet, die wir im Folgenden mit U bezeichnen. Den absoluten Wert des Membranpotentials U_M erhält man, indem das Ruhepotential nachträglich addiert wird, also $U_M = U_0 + U$. Deswegen können die Batterien (Gleichgewichtsspannungen für Na^+ bzw. K^+) bei unserer vereinfachten Betrachtung ebenfalls vernachlässigt werden, denn sie bestimmen lediglich die Höhe des Ruhepotentials. Der Ionenstrom über die Membran wird ausschließlich von K^+ -Ionen getragen. Daher ist der Widerstand für die Na^+ -Ionen unendlich hoch, sodass die Na-Leitung ebenfalls weggelassen werden kann; der Widerstand R_K wird durch den allgemeinen Membranwiderstand R_m ersetzt. Durch diese Annahmen erreichen wir eine erhebliche Vereinfachung der Verhältnisse. Es ergibt sich die folgende, stark vereinfachte Ersatzschaltung für ein Axonsegment.

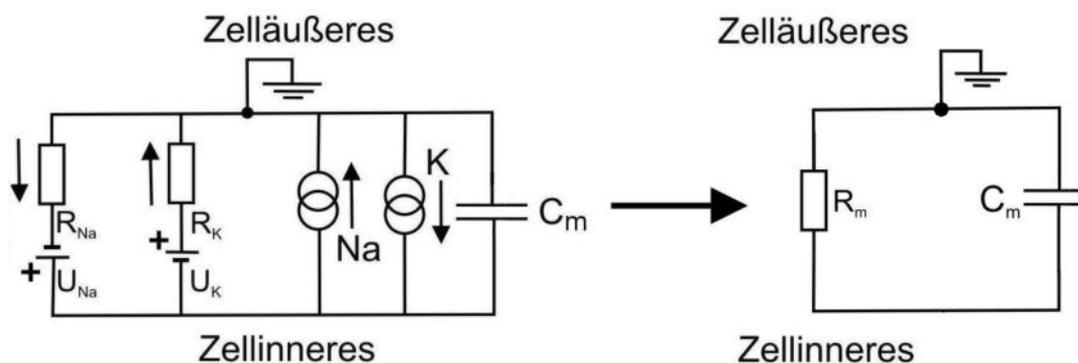


Abb. 3.24

Ergänzung

Die etwas gewöhnungsbedürftige Darstellung mit einer Konstant-Stromquelle anstelle einer Konstant-Spannungsquelle ist nötig, da die Ausbildung eines Signals (Änderung des Membranpotentials) in einer Nervenzelle durch einen nahezu konstanten Zustrom an Ionen hervorgerufen wird. Stromkreise mit Parallelschaltung von Widerstand und Kondensator beschreiben das Verhalten des Membranpotentials nicht korrekt. Gelegentlich wird in der Fachliteratur zur Nervenphysiologie die Parallelschaltung von Widerstand und Kondensator als RC-Glied bezeichnet, ein Ausdruck, der in der Physik üblicherweise für eine Reihenschaltung der entsprechenden Bauteile verwendet wird.

Bei der passiven Signalleitung liefert eine externe Konstant-Stromquelle (Einstrom von Ionen in die Zelle oder Reizelektrode) eine Strominjektion. Wie oben erläutert, können die injizierten Ladungen durch die Ionenkanäle abfließen, was den **Leckstrom** I_R verursacht. Sie können aber auch den „Membrankondensator“ laden, was zum **Kondensatorstrom** I_C führt. Für jeden Zeitpunkt gilt nach der Knotenregel:

$$I_{ges} = I_R + I_C \quad (3.5)$$

Da die Dauer der Strominjektion in der Praxis erheblich größer ist, als die Ladezeit des Kondensators, können wir annehmen, dieser sei vollständig geladen. Es gilt dann $I_C = 0$ und somit $I_{ges} = I_R$. Der Membranwiderstand R_m (Gesamtwiderstand aller Ionenkanäle des Segments) eines Axonabschnittes der Länge l bestimmt über das Ohm'sche Gesetz die Größe der Depolarisation bzw. Hyperpolarisation, die als Reaktion auf eine Strominjektion in dieses Segment entsteht:

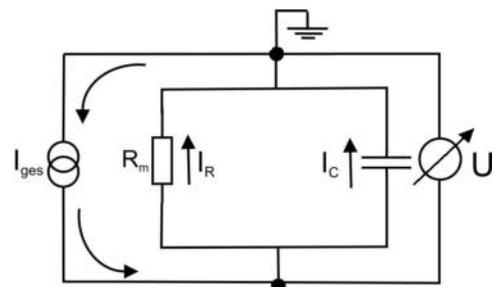


Abb. 3.25

$$U = I_{ges} R_m \quad (3.6)$$

Je größer der Membranwiderstand ist, desto kleiner kann also die Strominjektion in das Axonsegment ausfallen, um ein bestimmtes Membranpotential (Signal) zu erzeugen. Der Membranwiderstand hängt sowohl von der Dichte und der Leitfähigkeit der Ionenkanäle als auch von der Größe der Oberfläche des Neurons ab. Er lässt sich in guter Näherung wie der Widerstand eines Drahtes bestimmen, der durch folgenden Zusammenhang beschrieben wird:

$$R = \frac{\rho l}{A} \quad (3.7)$$

Dabei sind ρ der spezifische Widerstand des Materials, l die Länge und A die Querschnittsfläche des Drahtes. Analog lässt sich der Membranwiderstand eines zylinderförmigen Axonabschnittes der Länge l und des Radius a mit der Mantelfläche (Membranfläche) $2\pi a l$ und der Membrandicke d_m schreiben als:

$$R_m = \frac{\rho_m d_m}{2\pi a l} \quad (3.8)$$

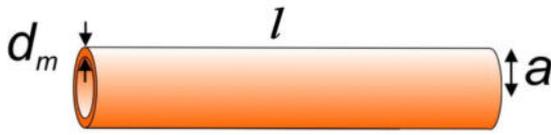


Abb. 3.26

Die Größe ρ_m ist nach unserem Modell indirekt proportional zur Anzahl der Kanäle pro Flächeneinheit, die Membrandicke d_m ist mit etwa 8 nm durch die Länge der Fettsäuremoleküle festgelegt und konstant. Um eine Größe zu erhalten, die von der willkürlichen Wahl eines Wertes von l unabhängig ist, fasst man den Quotienten

$$r_m = \frac{\rho_m d_m}{2\pi a} \quad (3.9)$$

zum **Membranwiderstand einer Längeneinheit** zusammen. Seine Einheit ist $\Omega \cdot \text{mm}$. Der Membranwiderstand R_m ist indirekt proportional zur Länge l eines Axonabschnitts und berechnet sich damit zu

$$R_m = \frac{r_m}{l}$$

Der Kehrwert des Membranwiderstands – die Membranleitfähigkeit – nimmt hingegen proportional zur Länge l eines Axonsegments zu. Aus diesem Grund kann es an dieser Stelle sinnvoll sein die Leitfähigkeit bzw. die Leitfähigkeit pro Längeneinheit zu definieren.

Um Membranwiderstände verschiedener Organismen mit unterschiedlicher Axongeometrie besser vergleichen zu können, werden Membranwiderstände oft auf eine Standardfläche bezogen. Dabei entfällt die Abhängigkeit von der Axongeometrie (Axonradius) und man kann die reinen Materialeigenschaften vergleichen.

	$R_m / \text{k}\Omega \text{ der Fläche } 1 \text{ mm}^2$	Axonradius $a / \mu\text{m}$	$r_m / \text{k}\Omega \text{ mm}$
Tintenfischnerv	70	250	45
Hummernerv	200	38	850
Krabbenerv	500	15	5300

Wie man in der Tabelle sieht, kann der Membranwiderstand bei verschiedenen Tierarten variieren. Dies ist aber nur innerhalb bestimmter Grenzen möglich, da eine Mindestanzahl von Ionenkanälen zur Ausbildung eines aktiven Signals benötigt wird. Eine Erhöhung der Zahl der Ionenkanäle ist stets mit einem erhöhten Energieverbrauch verbunden, da nun auch mehr Na/K-Pumpen benötigt werden. Auch dies setzt dem Membranwiderstand Grenzen.

Die Effizienz der Signalleitung: Das Kabelmodell

Bisher haben wir nur die lokale Spannungsantwort auf einen elektrischen Reiz betrachtet, die in einem Axonsegment erfolgt. Soll das Signal aber weitergeleitet werden, müssen auch Entfernungseffekte berücksichtigt werden. Der Strom kann nun nicht nur über die Membran, sondern auch im Inneren des Zellfortsatzes fließen, bevor er an einer anderen Stelle durch die Membran austritt. Für den Transport im Inneren des Zellfortsatzes ist der **Axialwiderstand R_a** maßgeblich. Um quantitative Aussagen machen zu können, wird der Zellfortsatz wieder in Längseinheiten unterteilt. Jede Längseinheit wird wie oben als Parallelschaltung von Membranwiderstand und Membrankapazität betrachtet, wobei die einzelnen Längseinheiten nun über Axialwiderstände miteinander verbunden sind. Der elektrische Außenwiderstand der Zellfortsätze ist so klein (im Vergleich zum Axoninneren hat die Extrazellulärflüssigkeit ein riesiges Volumen bzw. einen sehr großen „Durchmesser“, der Widerstand ist daher klein), dass er in unserem Modell den Wert 0 hat.

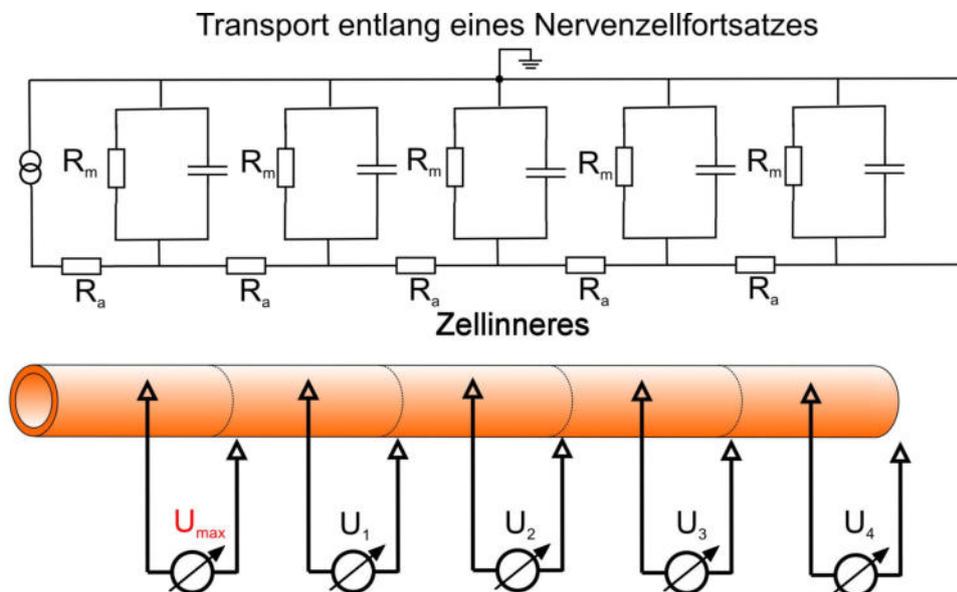


Abb. 3.27 Einteilung von Nervenzellfortsätzen in Längseinheiten.

Ausgehend von Gleichung (3.7) lässt sich der **Axialwiderstand eines Axonabschnitts** der Länge l und der Querschnittsfläche πa^2 schreiben als:

$$R_a = \frac{\rho l}{\pi a^2}$$

wobei ρ der spezifische Widerstand der Zellflüssigkeit ist. Um auch hier eine von der willkürlichen Wahl von l unabhängige Größe zu erhalten, definiert man den Quotienten

$$r_a = \frac{\rho}{\pi a^2} \quad (3.10)$$

als **Axialwiderstand pro Längeneinheit** mit der Einheit $\Omega \text{ mm}^{-1}$. Zur Beschreibung des Spannungsverlaufs entlang des Axons zwischen Außen- und Innenseite (Membranpotential) betrachten wir das System wieder zu einem Zeitpunkt, wo die Kondensatoren vollständig geladen sind, also lange Zeit nach Beginn der Strominjektion. Die Kondensatoren fungieren dann als unendlich hohe Widerstände, sodass sie nicht wei-

ter betrachtet werden müssen. Das Axon kann dann ausschließlich über Widerstände beschrieben werden. In diesem Fall hat sich bereits eine stabile Membranspannung eingestellt. Eine typische Änderung des Membranpotentials gegenüber dem Ruhepotential, z. B. bei der Erzeugung eines Aktionspotentials, beträgt an der Injektionsstelle etwa $U \approx 100 \text{ mV}$, mit größerer Entfernung von der Injektionsstelle nimmt diese Spannung ab.

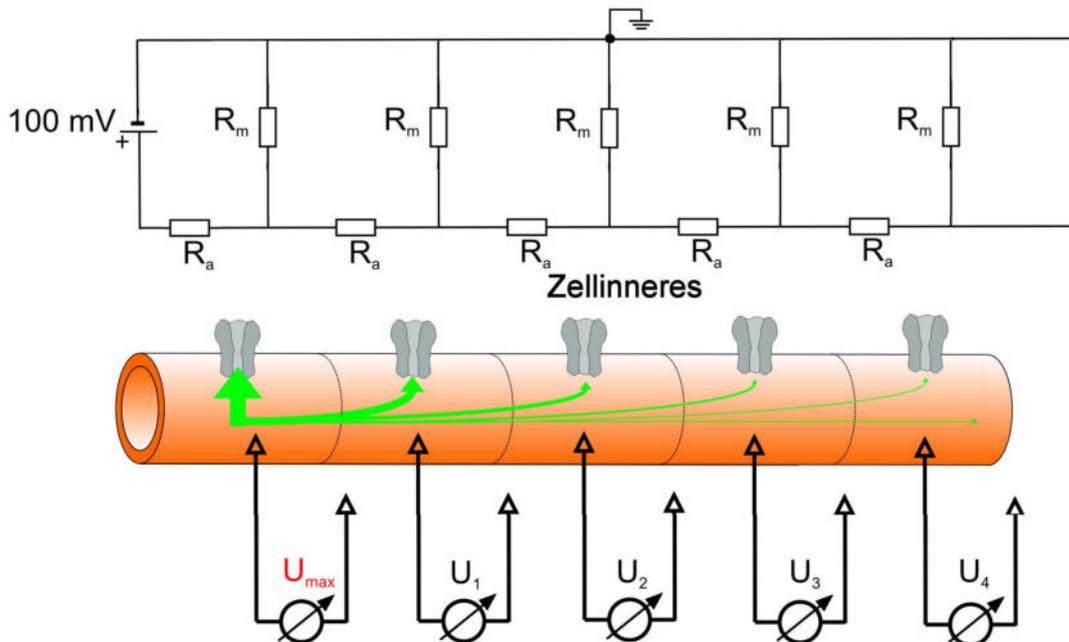


Abb. 3.28 Vereinfachtes Modell eines Zellfortsatzes

Der injizierte Strom fließt in den aufeinanderfolgenden Membranzylindern auf mehreren Wegen durch die Membran nach außen. Im ersten Membranzylinder fließt ein bestimmter Anteil des Stromes, z. B. 50 %, direkt durch die Membran nach außen ab. Der Rest fließt als **Axialstrom** in den benachbarten Membranzylinder. Dort geschieht das Gleiche: 50 % des Stromes fließen durch die Membran nach außen, der Rest fließt in den dritten Membranzylinder usw. In jedem Axonsegment kommt es somit zu einem prozentual gleich hohen Ladungsabfluss. Aus diesen Gründen erwarten wir eine exponentielle Abnahme des innerhalb des Axons fließenden Axialstromes I_a mit der Entfernung von der externen Stromquelle. Da in jedem Segment 50 % dieses Stromes über die Ionenkanäle abfließen, nimmt auch der Leckstrom I_R über die Ionenkanäle mit der Entfernung von der Injektionsstelle ab. Wegen $U = I_R R_m$ gilt dies auch für die Änderung des Membranpotentials.

Den Verlauf des Membranpotentials entlang einem Axon kann man mittels eines Analogieexperimentes gut nachvollziehen. Eine Kette von „Axialwiderständen“ (z. B. je 100Ω) und „Membranwiderständen“ (z. B. je 300Ω) sind gemäß den Experimenten in Abb. 3.28 und 3.29 geschaltet.

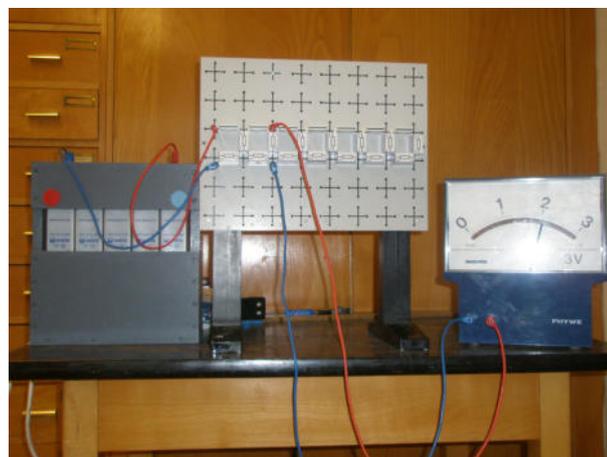


Abb. 3.29 Versuchsaufbau

Liegt eine konstante Gesamtspannung an (In unserem Experiment z. B. $U_0 = 6,3 \text{ V}$), kann man an den „Membranwiderständen“ die Spannungen U_1, U_2, U_3 usw. abgreifen.

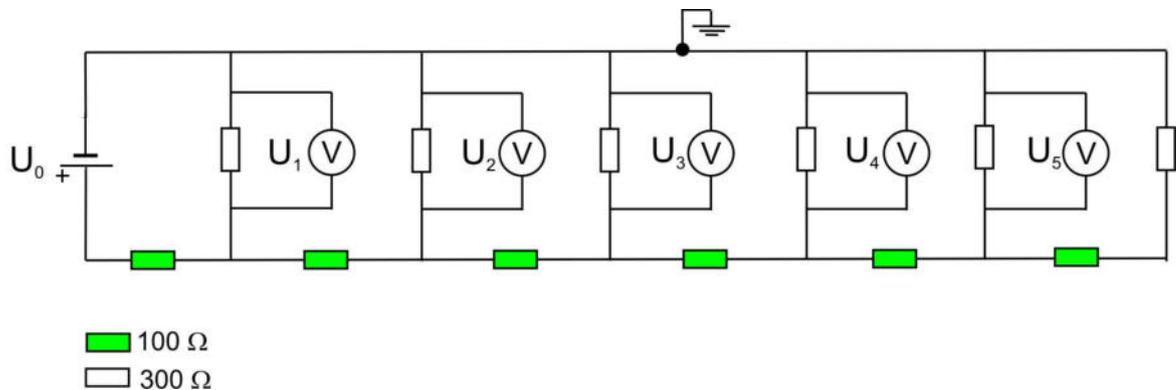


Abb. 3.30 Analogieexperiment zur Signalausbreitung, das „Zelläußere“ ist geerdet.

Die folgende Tabelle zeigt Werte einer Messung:

Messstelle n	0	1	2	3	4	5
U_n/V	6,3	3,55	2,05	1,10	0,66	0,375
U_n/U_{n+1}	1,77	1,73	1,86	1,67	1,76	

Die angegebenen Spannungen sind annähernd unabhängig davon, ob das Axonmodell aus 7, 8 oder auch unendlich vielen Zellen bestehen. Der Grund hierfür liegt darin, dass der Gesamtwiderstand dieser Schaltung ab etwa dem 6. Segment kaum noch abnimmt. Dies belegt die folgende Betrachtung: Erhöht man die Zellenzahl sukzessive, erhält man jeweils einfache Widerstandsaltungen, deren Gesamtwert nach folgendem Schema berechnet:

eine Zelle: $R_1 = 300 \Omega + 100 \Omega = 400 \Omega$

zwei Zellen: $R_2 = \frac{300 \Omega \cdot R_1}{300 \Omega + R_1} + 100 \Omega = 271 \Omega$

drei Zellen: $R_3 = \frac{300 \Omega \cdot R_2}{300 \Omega + R_2} + 100 \Omega = 243 \Omega$ usw.

Dies führt zu folgender Tabelle:

Anzahl der Zellen n	1	2	3	4	5	6	7	8
Gesamtwiderstand R_n/Ω	400	271	243	234	231	231	230	230

Diese Tabellenwerte kann man auch experimentell bestimmen, indem man die Segmente sukzessive aufbaut und aus Spannung und Gesamtstromstärke jeweils der Gesamtwiderstand berechnet wird.

Ergänzung

Führt man das Schema sinngemäß fort, erhält man die Iterationsformel

$$R_{n+1} = \frac{300 \Omega \cdot R_n}{300 \Omega + R_n} + 100 \Omega$$

Da sich R_n und R_{n+1} für große n nicht mehr unterscheiden ist bei unendlicher Zellenzahl $R_n = R_{n+1} = R$, was zu einer quadratischen Gleichung führt:

$$(R - 100 \Omega)(300 \Omega + R) = 300 \Omega R$$

Diese hat die Lösung

$$R = 50(1 + \sqrt{13}) \Omega = 230 \Omega$$

Wie anhand der Messreihe für den Spannungsverlauf zu sehen ist, ist das Verhältnis zweier aufeinander folgender Spannungen annähernd konstant und beträgt im arithmetischen wie im geometrischen Mittel etwa 1,76. Das bedeutet für unser Modell, dass alle 60 mm (die „Segmentlänge“ in unserem Experiment) die Spannung zwischen „Zellinnen- und Zellaußenraum“, also die Membranspannung um einen Faktor 1,76 sinkt. Es gilt also für die n -te Messstelle

$$U(n) = U_0 \cdot 1,76^{-n}$$

Um ein Signal, das durch ein Axon geleitet wird, ohne Verstärkung möglichst weit transportieren zu können, ist entscheidend, dass die Spannung zwischen Zellinnen- und -außenraum mit der Entfernung von der Injektionsstelle möglichst wenig abnimmt, denn sinkt die Spannung unter einen bestimmten Schwellenwert, muss das Signal durch Auslösen eines Aktionspotentials verstärkt werden, was mit Energie- und Zeitaufwand verknüpft ist. Eine entscheidende, für ein Axon charakteristische Größe ist also offensichtlich die Entfernung von einer Injektionsstelle, bei der die ursprüngliche Spannung auf einen bestimmten Anteil, z. B. auf die Hälfte, des Ursprungswerts abgesunken ist. Den Wert, bei dem sich die Spannung halbiert, bezeichnen wir als **Halbwertslänge** $L_{1/2}$.

Um aus unserer diskreten Messung an sechs Stellen einen kontinuierlichen Spannungsverlauf $U(x)$ zu erhalten, machen wir folgenden Ansatz, wobei x den Abstand von der Injektionsstelle bezeichnet:

$$U(x) = U_0 \left(\frac{1}{2} \right)^{\frac{x}{L_{1/2}}}$$

Dieser liefert für $x = L_{1/2}$ offensichtlich genau die halbe Spannung, für $2 L_{1/2}$ ein Viertel der ursprünglichen Spannung usw. Aus dem Experiment wissen wir, dass bei $x = 60 \text{ mm}$ der Wert um einen Faktor 1,76 absinkt, d. h.

$$U(60 \text{ mm}) = \frac{U_0}{1,76} = U_0 \left(\frac{1}{2} \right)^{\frac{60 \text{ mm}}{L_{1/2}}}$$

Durch Logarithmieren erhält man für die Halbwertslänge $L_{1/2} = 74 \text{ mm}$.

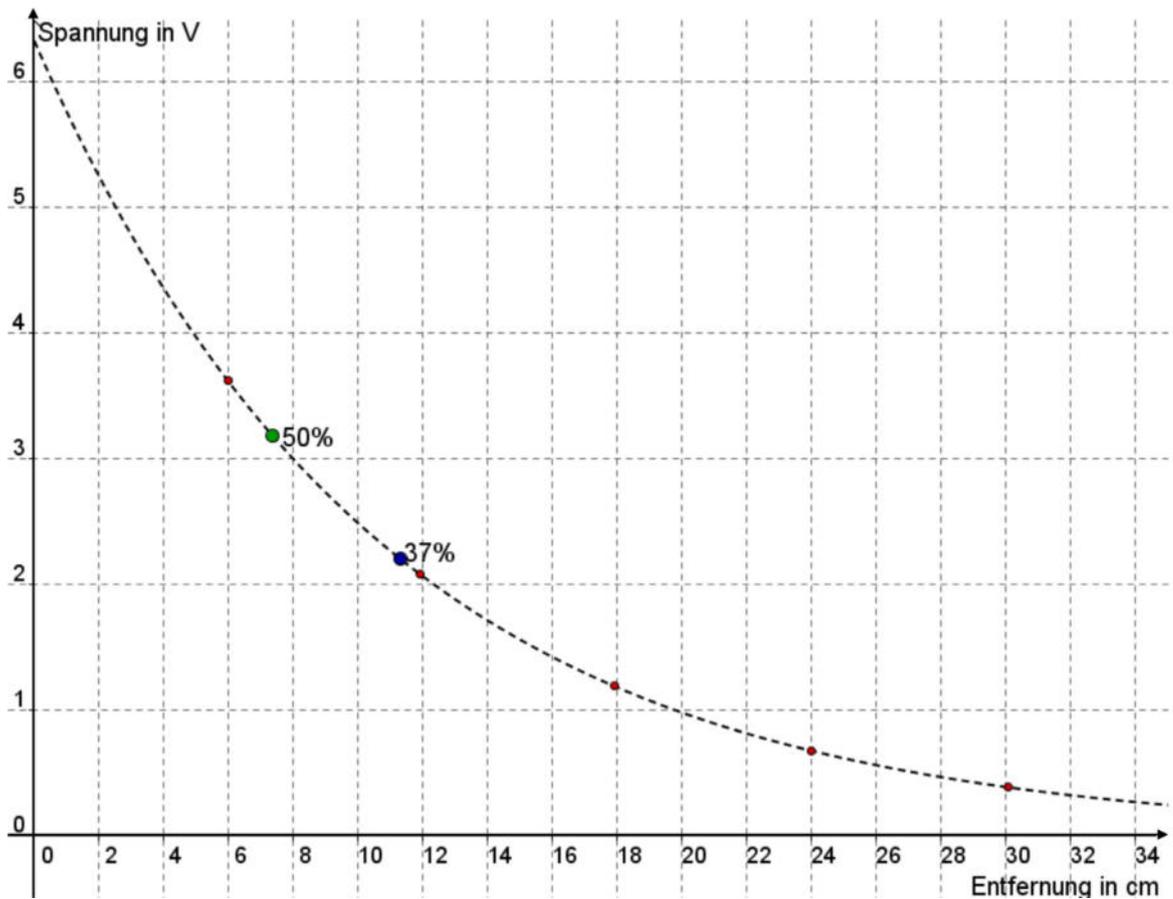


Abb. 3.31

Die Halbwertslänge hängt vom Verhältnis Membranwiderstand zu Axialwiderstand ab, da diese Größen festlegen, welcher Anteil des Stromes über die Membran abfließt und welcher Anteil des Stromes in das nächste Segment weiterfließt. Genauere Betrachtungen, die sich aus der sog. Kabelgleichung ergeben, die wir hier aber nicht genauer erläutern können, führen auf:

$$L_{1/2} = \ln 2 \cdot \sqrt{\frac{r_m}{r_a}} \approx 0,69 \sqrt{\frac{r_m}{r_a}}$$

Nach der vorigen Definition des axialen Widerstands pro Längeneinheit ergibt sich in unserem Modellversuch:

$$r_a = \frac{100 \Omega}{60 \text{ mm}} \quad \text{bzw.} \quad r_m = 300 \Omega \cdot 60 \text{ mm}$$

Berechnet man $L_{1/2}$ nach obiger Formel für die in unserem Experiment verwendeten Widerstände, erhält man:

$$L_{1/2} = 0,69 \sqrt{\frac{300 \Omega \cdot 60 \text{ mm}}{\frac{100 \Omega}{60 \text{ mm}}}} = 72 \text{ mm}$$

Die Übereinstimmung ist im Rahmen einer Abweichung von weniger als 3 % gegeben, sodass unser Axonmodell eine zufriedenstellende experimentelle Bestätigung der Theorie liefert. Damit sind wir bei Kenntnis von Membranwiderständen für eine Längeneinheit und Axialwiderständen pro Längeneinheit in der Lage, die zugehörige Halbwertslänge $L_{1/2}$ eines Axons zu bestimmen.

Zur Beschreibung der Abnahme des Membranpotentials wird in der Biophysik allerdings üblicherweise nicht die recht anschauliche Größe Halbwertslänge verwendet, sondern die sog. **Längskonstante** λ . Die Längskonstante gibt an, bei welchem Abstand von der Injektionsstelle das Membranpotential auf 37% (genauer auf den 1/e-ten Anteil) der ursprünglichen Spannung abgesunken ist. Der Spannungsabfall wird damit durch die folgende Formel beschrieben:

$$U(x) = U_0 e^{-\frac{x}{\lambda}} \quad \text{mit} \quad \lambda = \sqrt{\frac{r_m}{r_a}}$$

Setzen wir die oben hergeleiteten Formeln für den Axialwiderstand pro Länge und den Membranwiderstand für die Länge ein, erhalten wir

$$\lambda = \sqrt{\frac{r_m}{r_a}} = \sqrt{\frac{\frac{\rho_m d_m}{2\pi a}}{\frac{\rho}{\pi a^2}}} = \sqrt{\frac{\rho_m d_m a}{2\rho}} \quad (3.11)$$

Abgesehen von den Materialkonstanten wie spezifischem Membranwiderstand ρ_m , Membrandicke d_m und spezifischem Axialwiderstand ρ nimmt die Längskonstante mit der Wurzel aus dem Axonradius a zu. Das heißt, in dickeren Axonen ist der Spannungsabfall über eine bestimmte Länge geringer als bei dünneren, sodass über weitere Strecken keine Verstärkung stattfinden muss. Dies vermeidet Zeitverzögerungen durch den Aufbau von Aktionspotentialen. Je besser zudem die Isolierung der Membran ist, d. h. je größer ρ_m ist und je besser die Leitungseigenschaften des Zellinneren sind, d. h. je niedriger ρ ist, desto weiter kann sich die Potentialänderung im Axon ohne Verstärkung ausbreiten. Die folgende Tabelle zeigt einige typische Werte für die Längskonstante bei verschiedenen Tierarten:

	Axonradius $a/\mu\text{m}$	$r_m/k\Omega \text{ mm}^*$	$r_a/k\Omega \text{ mm}^{-1*}$	Längskonst. λ/mm
Tintenfischnerv	250	45	1,5	5,0
Hummernerv	38	850	140	2,5
Krabbenerv	15	5300	850	2,5

Quelle:

Cotterill, „Biophysik“, Wiley-VCH, Weinheim 2008, S. 266 (* aus Daten errechnet)

Abb. 3.32 zeigt den Spannungsabfall in Abhängigkeit von der Injektionsstelle für verschiedene typische Längskonstanten. Axone von Krebstieren haben typischerweise eine Längskonstante von etwa $2,5\text{ mm}$.

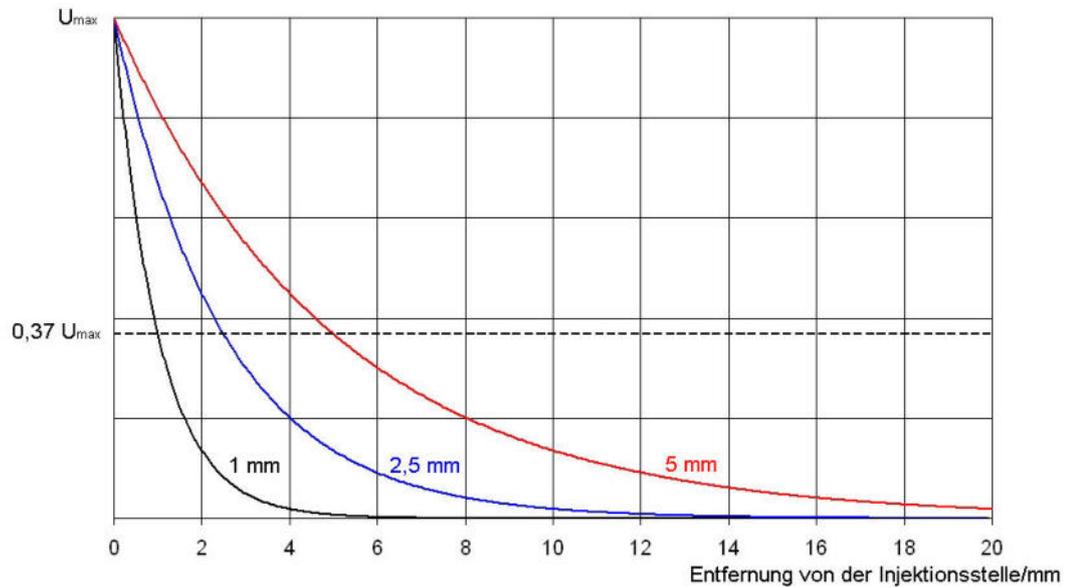


Abb. 3.32

Die überwiegende Zahl der Krebsarten sind klein gewachsene Lebewesen. Daher ist eine Längskonstante von $2,5\text{ mm}$ völlig ausreichend, um in ausreichend geringer Zeit Informationen ans zentrale Nervensystem (ZNS) zu übertragen. Im menschlichen Körper sind die längsten Axone etwa 1 m lang. Um eine Längskonstante in dieser Größenordnung zu bekommen, bräuchte man Axondurchmesser in der Größenordnung von Metern! Daher bildete sich für die Signalübermittlung über weite Strecken im Laufe der Evolution als Alternative die aktive Signalleitung (siehe Abschnitt „Aktive Signalleitung“).

Die Zeitkonstante

Für die Übertragungsgeschwindigkeit eines Nervensignals ist außer der Entfernung, bis zu der sich ein spürbarer Potentialunterschied aufbaut, auch relevant, wieviel Zeit benötigt wird, diesen Potentialunterschied aufzubauen. Für eine schnelle Signalverarbeitung ist bei Injektion von Ladungen eine sich möglichst schnell einstellende Änderung des Membranpotentials erwünscht.

Interessiert man sich für den Zeitverlauf des Membranpotentials als Antwort auf die Strominjektion, so gelten fast alle bei der Betrachtung der Signalamplitude gemachten Vereinfachungen ebenfalls (Vernachlässigung der Na/K-Pumpe, der Batterien und der Na^+ -Ionen). Allerdings betrachten wir nun den zeitlichen Verlauf der Membranpotentialänderung ab Beginn der Strominjektion. Zu diesem Zeitpunkt besteht **noch kein stabiles Membranpotential**.

In unserem Modell fließt ein Teil des injizierten Stromes entweder als Leckstrom I_R durch die Ionenkanäle (Widerstände) nach außen ab oder sorgt als Kondensatorstrom I_C , der in diesem Fall nicht Null ist, für die Anreicherung von Ladungen an der Membran. Da der Axialwiderstand eines Segments viel kleiner ist als der entsprechende Membranwiderstand, verteilen sich die Ladungen entlang dem Axon vergleichsweise schnell, sodass wir in unserem einfachen Modell annehmen, alle „Kondensatoren“ laden sich gleichzeitig auf. Gleichzeitig betrachten wir so viele Axonsegmente, dass der bei Weitem überwiegende Teil der Ladungen über die Mantelfläche des Axons nach außen abfließt; die darüber hinaus axial abfließenden Ladungen vernachlässigen wir. Damit können wir im Ersatzschaltkreis wieder nur ein einziges Segment betrachten, doch muss nun der zeitabhängige Ladevorgang eines Kondensators berücksichtigt werden. Der nach unserem Modell konstante Ladestrom I_{ges} für ein bestimmtes Axonsegment ist dabei umso größer, je näher das betrachtete Segment an der Injektionsstelle liegt.

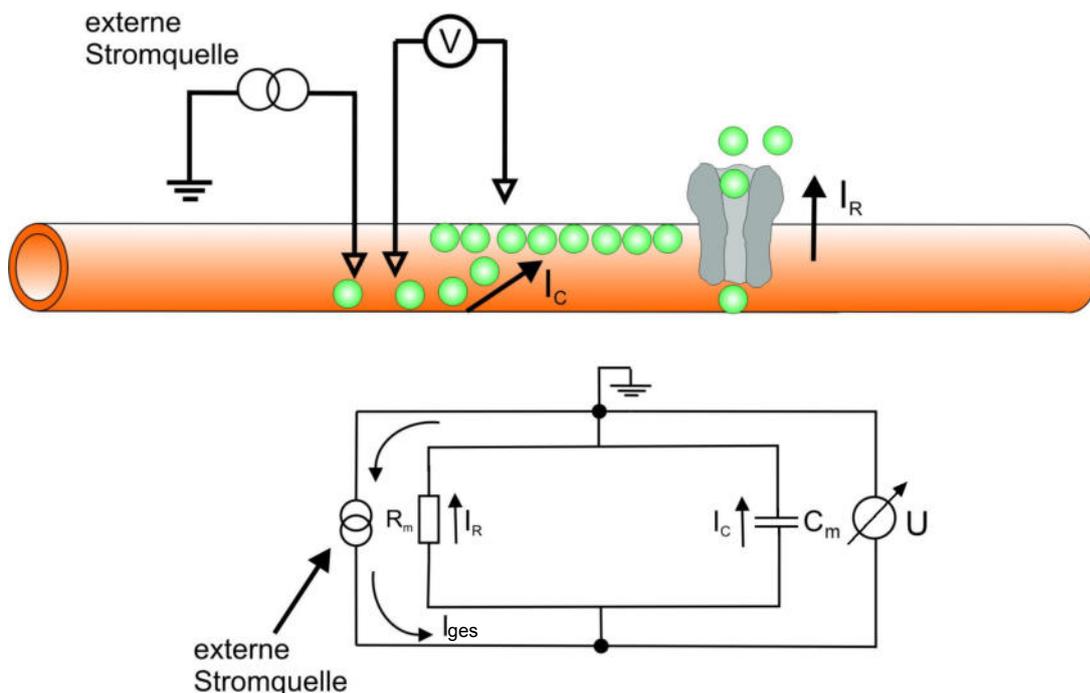


Abb. 3.33

Gemäß unseren Betrachtungen zur Längskonstante können wir annehmen, der Lade-
strom nehme mit dem Abstand von der Injektionsstelle exponentiell ab.

Unterteilt man das Axon z. B. eines Tintenfischnervs in Segmente der Länge $0,5 \text{ mm}$
(etwa 10 % der Längskonstanten), so ergibt sich für den zugehörigen Axialwiderstand
ein Wert von $R_a = 0,75 \text{ k}\Omega$ und für den Membranwiderstand ein Wert von $R_m = 90 \text{ k}\Omega$.
Der Axialwiderstand jedes Segments ist also etwa um zwei Größenordnungen kleiner
als der Membranwiderstand. Daher fließen bereits Ladungen in das benachbarte Seg-
ment, wenn die Ladung auf dem Kondensator des ursprünglichen Segments noch sehr
gering ist. Dieser Prozess setzt sich in den sich anschließenden Segmenten fort, so-
dass sich die injizierten Ladungen bis zu einer Entfernung einer Längskonstanten in
akzeptabler Näherung instantan ausbreiten. Für größere Entfernungen wird unser Mo-
dell zusehends ungenauer.

Beim Laden des „Axonsegmentkondensators“ ist Folgendes zu beachten: Während ein
Widerstand den Stromfluss stets hemmt – er antwortet im Gegensatz zum Kondensa-
tor quasi sofort auf eine plötzliche Stromänderung – stellt ein ungeladener Kondensa-
tor hingegen zunächst gar keinen Widerstand dar, denn die Ladungen können zu Beginn
des Ladeprozesses ungehindert auf die Kondensatorfläche fließen. Lädt sich der Kon-
densator aber nach und nach, stellt sich allmählich eine Gegenspannung ein, die den
Stromfluss auf den Kondensator umso stärker hemmt, je stärker dieser geladen ist.
Dies hat Konsequenzen für den Zeitverlauf des Membranpotentials.

Zeitverlauf der Änderung des Membranpotentials

Der Gesamtstrom über die Membran I_{ges} setzt sich aus dem Kondensatorstrom und
dem Leckstrom I_C durch die Ionenkanäle zusammen:

$$I_{ges} = I_R + I_C \quad (3.12)$$

Da Kondensator und Widerstand parallel geschaltet sind, liegt an ihnen zu jedem Zeit-
punkt die gleiche Spannung U an. Es gilt stets:

$$U = U_C = U_R \quad (3.13)$$

Vor dem Zeitpunkt $t = 0$ befinden wir uns im Ruhezustand der Zelle. Für das Mem-
branpotential gilt also: $U_M = U_0$. Für die Abweichung vom Ruhepotential gilt $U = 0$. Wird
nun bei $t = 0$ der konstante Membranstrom I_{ges} eingeschaltet, lädt sich zunächst nur der
Kondensator auf. Bei $t = 0$ gilt gemäß (3.12) $I_{ges} = I_C$ und $I_R = 0$.

Durch die Ladung auf dem Kondensator stellt sich dort die Spannung $U_C = Q/C_m$ ein.
Als Folge steigt gemäß (3.13) U an, sodass auch am Membranwiderstand R_m eine
Spannung anliegt und der Leckstrom I_R über den Widerstand zu fließen beginnt. In
dem Maße, wie der Leckstrom I_R zunimmt, muss wegen der Konstanz von I_{ges} der
Kondensatorstrom I_C abnehmen. Das Aufladen des Kondensators verlangsamt sich
daher. Schließlich erreicht das Membranpotential einen Wert, bei dem der gesamte
Strom über den Widerstand abfließt. An diesem Punkt gilt: $I_{ges} = U/R_m$. Das Membran-
potential steigt nun nicht mehr, der Kondensator lädt sich nicht weiter auf. Der zeitliche
Verlauf von U zeigt also zunächst einen schnellen Anstieg, der immer langsamer er-
folgt und schließlich den Maximalwert U_{max} annimmt. Analog dazu zeigt I_C zunächst
einen schnellen Abfall, der immer langsamer wird.

Wie wirken sich nun die Größe der Kapazität C_m und des Widerstands R_m auf die Zeitspanne aus, die benötigt wird, um einen bestimmten prozentualen Anteil der maximalen Membranpotentialänderung (z. B. 63 %) zu erzeugen?

Je größer der Widerstand R_m ist, desto höher ist gemäß $U = I \cdot R_m$ die maximal erreichbare Spannung U_{max} .

Da die Spannung mit der Ladung des Kondensators wächst, der Stromfluss aber konstant ist, dauert es also umso länger, je größer der Widerstand R_m ist, um 63 % der Maximalspannung zu erreichen,.

Für den Kondensator gilt: Je größer die Kapazität C_m ist, desto mehr Ladungen werden benötigt, um den Kondensator zu laden. Es dauert also umso länger, einen Kondensator zu laden, je größer seine Kapazität ist. Das Produkt aus Widerstand und Kapazität hat die Einheit einer Zeit (die Kapazität hat die Einheit $As V^{-1}$, der Widerstand $V A^{-1}$): Diese Zeitspanne ist charakteristisch für den Aufbau der Membranpotentialänderung U . Man nennt sie **Zeitkonstante τ** .

$$\tau = R_m C_m \quad (3.14)$$

Die genauere Theorie (Ergänzungen) liefert, dass nach Verstreichen der Zeitkonstanten in unserem Modell die Membranpotentialänderung etwa 63% (genau $1 - e^{-1}$) ihres Maximalwertes erreicht.

In Abb. 3.35 ist der Aufbau der Membranpotentialänderung für vier verschiedene Zeitkonstanten aufgetragen. Um in möglichst kurzer Zeit eine deutliche Membranpotentialänderung zu erhalten, sollten Membranwiderstand und -kapazität also möglichst klein sein.

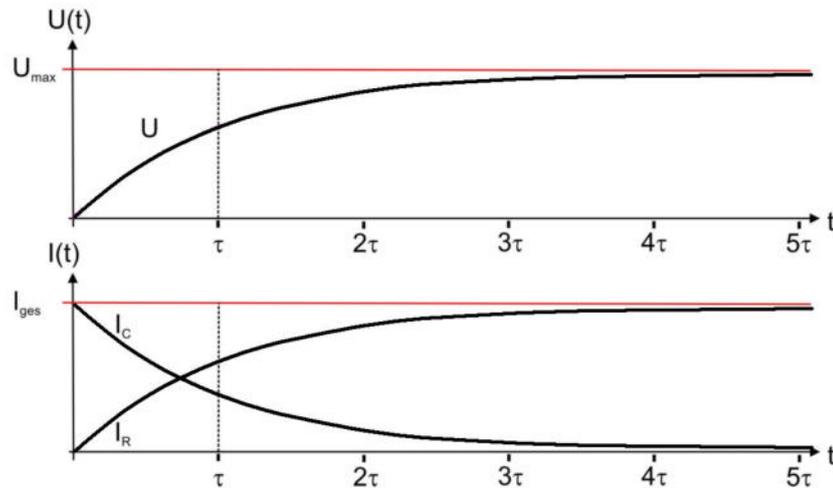


Abb. 3.34 Zeitlicher Verlauf von Membranspannung, Kondensatorstrom und Strom über die Ionenkanäle

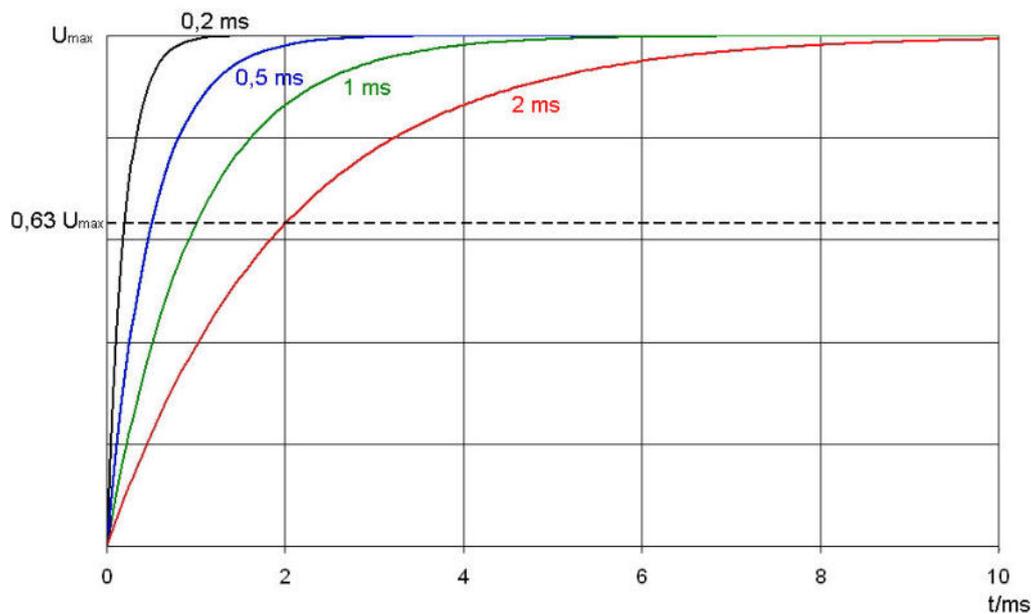


Abb. 3.35
Zusammenhang zwischen Zeitkonstante (jeweils angegeben) und Zeitverlauf der Membranspannung

Die folgende Tabelle zeigt den Membranwiderstand und die Membrankapazität bei einer Fläche von 1 mm^2 :

	$R_m / k\Omega$	C_m / nF	Zeitkonstante τ / ms
Tintenfischnerv	70	10	0,7
Hummernerv	200	10	2
Krabbennerv	500	10	5

Quelle:
Cotterill, „Biophysik“, Wiley-VCH, Weinheim 2008, S. 266

Ergänzung

Für das Laden eines Kondensators bei parallel geschaltetem Widerstand und konstantem Stromfluss gelten die folgenden Gleichungen:

$$U = U_C = \frac{Q}{C_m} \quad \text{bzw. nach Ableiten} \quad \dot{U} = \dot{U}_C = \frac{I_C}{C_m}$$

zudem gilt:

$$I_{ges} = I_R + I_C \quad \text{bzw.} \quad I_C = I_{ges} - I_R \quad \text{mit} \quad I_R = \frac{U}{R_m}$$

Setzt man die Gleichungen ineinander ein, erhält man die Differentialgleichung

$$\dot{U} = \frac{I_{ges} - I_R}{C_m} = \frac{I_{ges} - \frac{U}{R_m}}{C_m} \quad \text{bzw.} \quad \dot{U} + \frac{1}{R_m C_m} U = \frac{I_{ges}}{C_m}$$

Deren Lösung lautet:

$$U = I_{ges} R_m \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau}} \right) \quad \text{mit} \quad \tau = R_m C_m$$

Der Verlauf der Kondensatorstromstärke I_C bzw. der Ionenstromstärke I_R wird durch folgenden Zusammenhang beschrieben:

$$I_C = I_{ges} e^{-\frac{t}{\tau}} \quad \text{bzw.} \quad I_R = I_{ges} \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau}} \right)$$

Da die Schülerinnen und Schüler keine Differentialgleichungen lösen können, bietet es sich hier an, mit der Methode der kleinen Schritte das Verhalten der Kondensatorspannung bei Variation und von R_m und C_m zu studieren. Für genügend kleine Zeitintervalle Δt gilt in guter Näherung:

$$\Delta U = \Delta U_C \approx \frac{\Delta Q}{C_m} = \frac{I_C \Delta t}{C_m} = \frac{(I_{ges} - I_R) \Delta t}{C_m} \quad \text{mit} \quad I_R = \frac{U}{R_m}$$

Definiert man mit den Indizes *alt* bzw. *neu* jeweils die Spannungswerte vor bzw. nach Verstreichen des Zeitintervalls Δt , gilt $\Delta U = U_{neu} - U_{alt}$ und man erhält

$$U_{neu} = U_{alt} + \frac{\left(I_{ges} - \frac{U_{alt}}{R_m} \right) \Delta t}{C_m}$$

Mithilfe eines geeigneten Tabellenkalkulationsprogramms lässt sich so der Einfluss von R_m und C_m auf die Zeitkonstante τ studieren.

Die angegebene Schaltung kann als Analogieexperiment aufgebaut werden. Wird der RC -Parallelschaltung ein RL -Parallelglied mit gleichem Widerstand und der Induktivität L vorgeschaltet, erreicht man bei konstanter Spannung U_0 einen konstanten Strom I_{ges} wenn $L = R^2 C$. Je mehr L von

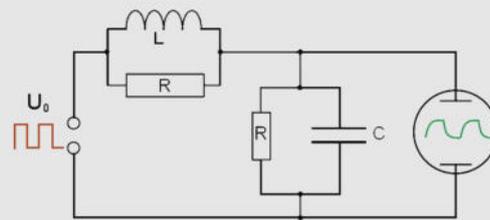


Abb. 3.36 Analogie-Experiment

diesem Wert abweicht, desto größer ist die Welligkeit des Stromverlaufs. Die Variation von R und C (und damit auch des Korrekturglieds mit R und L) führt dann zu verschiedenen, experimentell nachvollziehbaren Zeitkonstanten. Steht eine Konstant-Strom-Quelle zur Verfügung, erübrigt sich die Induktivität.

Bei Verwendung eines aufwändigen, diskreten Kabelmodells (in seiner kontinuierlichen Form eine als *Kabelgleichung* bekannte partielle Differentialgleichung 2. Ordnung), kann der Ladevorgang in den einzelnen Axonsegmenten noch genauer studiert werden. Diesem Modell liegt Abb. 3.27 zugrunde. Das Axon ist in Segmente aufgeteilt, wobei jedes Segment durch einen Axialwiderstand, einen Membranwiderstand und einen Membrankondensator repräsentiert wird. Die konsequente Anwendung der Kirchhoff'schen Gesetze liefert für die Kondensatorströme das folgende Gleichungssystem:

$$\frac{d}{dt} I_n = -\frac{1}{\tau_m} I_n + \frac{1}{\tau_a} (I_{n-1} - 2I_n + I_{n+1}) \quad \text{mit} \quad \tau_m = R_m C_m \quad \text{und} \quad \tau_a = R_a C_m$$

Dabei ist I_n die auf den Membrankondensator des n -ten Axonsegments fließende Stromstärke, R_m und R_a sind der Membran- bzw. der Axialwiderstand eines Segments und C_m die

zugehörige Membrankapazität. Beim ersten bzw. beim letzten Segment sind I_{n-1} bzw. I_{n+1} durch I_n zu ersetzen. Auf der Begleit-CD befindet sich die Excel-Tabelle „Membranmodell“, in der eine Unterteilung in 50 Segmente vorgenommen wurde und das Tintenfischaxon modelliert ist.

In Abb. 3.37 sind die Ladevorgänge im Tintenfischaxon mit $\tau = 0,7 \mu\text{s}$ und $\lambda = 5,0 \text{ mm}$ bei Verwendung der beiden Modelle gegenübergestellt. Die Graphen mit den gestrichelten Linien geben die Sachlage bei Verwendung unseres einfachen Modells wieder, in welchem die Kondensatoren gleichzeitig aufgeladen werden: Unabhängig von der Entfernung von der Injektionsstelle liegt in jedem Axonsegment am jeweils zugehörigen Membrankondensator nach $0,7 \text{ ms}$ 63 % der jeweiligen Maximalspannung an. Die Höhe des Injektionsstroms ist dabei so gewählt, dass an der Injektionsstelle eine Spannung von 100 mV erreicht wird.

Bei Verwendung des aufwändigen Kabelmodells (durchgezogene Linien) ist zu erkennen, dass in unmittelbarer Nähe der Injektionsstelle bereits nach etwa einer halben Zeitkonstanten schon 63 % der Maximalspannung erreicht sind. In der Entfernung 2λ macht sich der Axialwiderstand in der Weise bemerkbar, dass die zum Erreichen von 63 % der Maximalspannung benötigte Zeit nun sogar knapp zwei Zeitkonstanten in Anspruch nimmt.

Erstaunlich ist, dass die Abweichung der Modelle voneinander in der Entfernung λ vergleichsweise klein ist. Lediglich unmittelbar zum Zeitpunkt der Injektion hinkt der reale Spannungsverlauf dem nach dem einfachen Modell berechneten hinterher – bereits zum Zeitpunkt τ stimmen jedoch beide Kurven praktisch wieder überein. Dies rechtfertigt die später gegebene Definition für die Signalleitungsgeschwindigkeit.

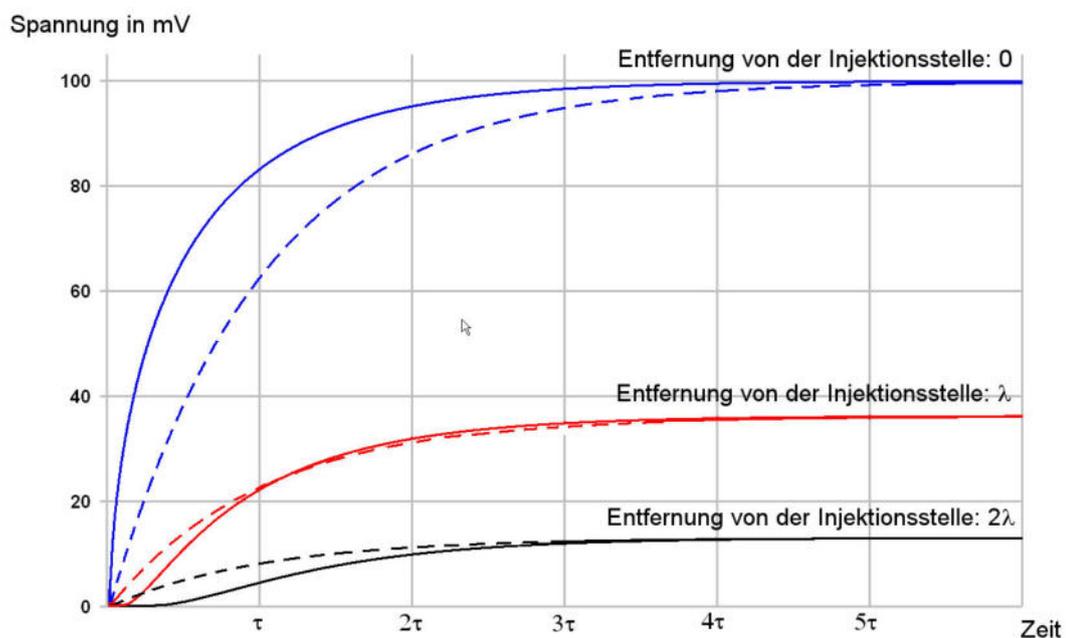


Abb. 3.37 Vergleich der Spannungsverläufe im Kabelmodell (durchgezogene Linien) und im Modell des einfachen exponentiellen Anstiegs (gestrichelt)

Modellierung der Membrankapazität

Um die Kapazität zu beschreiben, modellieren wir die Membran als Plattenkondensator. Die Kapazität eines Kondensators lässt sich allgemein schreiben als:

$$C = \frac{\varepsilon_0 \varepsilon_r A}{d}$$

wobei A die Fläche und d der Abstand der Kondensatorplatten sind. Übertragen wir dieses auf die „Kondensatorplatten“ des Axons, hängt die Kapazität von der Geometrie des Axonabschnitts (Radius a , Länge l , Membrandicke d_m) sowie der Permittivität ε_r der Membran ab. Ähnliche Überlegungen wie beim Membranwiderstand liefern

$$C_m = \frac{\varepsilon_0 \varepsilon_r 2\pi a l}{d_m} \quad (3.15)$$

Aus der bei allen nicht myelinisierten Membranen gleichen Membrankapazität von $10 \text{ nF pro } \text{mm}^2$ ergibt sich ein rechnerischer Wert von $\varepsilon_r = 9$.

Ergänzung

Um auch hier eine Größe zu erhalten, die von der willkürlichen Wahl eines Wertes von l unabhängig ist, kann man den Quotienten

$$c_m = \frac{\varepsilon_0 \varepsilon_r 2\pi a}{d_m} \quad \text{mit } C_m = c_m l$$

als **Membrankapazität pro Längeneinheit** mit der Einheit nF mm^{-1} definieren. Im weiteren Verlauf wird diese Größe jedoch nicht zwingend benötigt.

Um Membrankapazitäten verschiedener Organismen mit unterschiedlicher Axongeometrie besser vergleichen zu können, werden Membrankapazitäten analog zu den Membranwiderständen meist auf eine bestimmte Fläche bezogen (1 mm^2). Bei nicht-myelinisierten Nervenfasern ergibt sich für alle Tierarten der oben angegebene Wert von etwa 10 nF . Der Grund liegt darin, dass sowohl ε_r wie auch d_m nicht variabel sind, denn beide sind durch die Struktur und Material der Doppel-Lipidschicht festgelegt. Für die Zeitkonstante τ , die mit der Zeitkonstanten τ_m des aufwändigen Kabelmodells zusammenfällt, gilt damit bei passiver Signalleitung

$$\tau = R_m C_m = \frac{\rho_m d_m}{2\pi a l} \frac{\varepsilon_0 \varepsilon_r 2\pi a l}{d_m} = \rho_m \varepsilon_0 \varepsilon_r \quad (3.16)$$

Dies ist ein erstaunliches Ergebnis. Nach unserem einfachen Modell ist die Zeitkonstante völlig unabhängig von der Geometrie des Axons. Zwar spielen beim zeitlichen Verlauf des Signals sowohl die Membrankapazität als der Membranwiderstand eine Rolle, doch heben sich die entgegenlaufenden Effekte der Axongeometrie genau auf. Eine Optimierung der Zeitkonstanten im Hinblick auf eine hohe Signalgeschwindigkeit z. B. durch eine Vergrößerung des Axonradius ist daher nicht möglich. Ein möglichst kleiner spezifischer Membranwiderstand ρ_m hingegen führt zwar zu einer kleinen Zeitkonstanten, jedoch gleichzeitig auch zu einer kleinen Längskonstanten, was unerwünscht ist.

Die Signalleitungsgeschwindigkeit

Was kann man sich bei einer Nervenfasern unter einer passiven Signalleitungsgeschwindigkeit vorstellen? Wie kann man sie messen? Naiv könnte man sich vorstellen, dass man an einer bestimmten Stelle des Axons Ladungen injiziert und an einer weiter entfernten Stelle eine Messelektrode plziert. Nun misst man die Zeit bis das Signal an der Messelektrode „ankommt“. Doch wann ist das Signal angekommen?

Hat sich bei der Injektionsstelle eine Membranpotentialänderung von 100 mV (typische Signalamplitude) eingestellt, registriert man im Abstand einer Längskonstanten lange Zeit nach Injektionsbeginn eine Maximalspannung von 37 mV. Demnach kann man die Längskonstante experimentell ermitteln. Doch wie bestimmt man die Zeit, die das Signal braucht, um von der Injektionsstelle die Entfernung λ zurückzulegen? Wann gilt das Signal als „angekommen“? Diese Frage ist nicht eindeutig zu beantworten, da die Signalamplitude ständig ansteigt, aber erst nach unendlich langer Zeit ihren Maximalwert erreicht. Aus diesem Grund muss man sich (willkürlich) auf einen bestimmten Anteil der Maximalamplitude festlegen, nach dessen Erreichen man von einem „angekommenen Signal“ spricht.

Ein ganz pragmatischer Ansatz ist die folgende Festlegung: das Signal gilt in der Entfernung λ als angekommen, wenn dort 63 % (genau $1 - e^{-1}$) der dort erreichbaren maximalen Signalamplitude (also z. B. 63 % von 37 mV = 23 mV) erreicht sind. Dann sollte nach der Theorie genau eine Zeitkonstante τ seit Beginn der Strominjektion vergangen sein (wie oben gezeigt stimmt ja das aufwändige Kabelmodell hier mit unserem einfachen Modell gut überein). Signalamplituden in der Größenordnung von 23 mV liegen gerade am Schwellenwert zum Auslösen eines Aktionspotentials, verursachen in der Zelle also einen merklichen Effekt. Damit kann man die Signalleitungsgeschwindigkeit folgendermaßen sinnvoll festlegen:

$$v = \frac{\lambda}{\tau} \quad (3.17)$$

Einsetzen der Abhängigkeiten von Membranwiderstand, Membrankapazität und Axialwiderstand liefert:

$$v = \frac{\sqrt{\frac{r_m}{r_a}}}{R_m C_m} = \frac{\sqrt{\frac{d_m a}{2\rho_m \rho}}}{\epsilon_0 \epsilon_r} \quad (3.18)$$

Prinzipiell gibt es vier Möglichkeiten, um diese Geschwindigkeit zu optimieren:

- **Verringerung des spezifischen Längswiderstands ρ**

Eine Verringerung des spezifischen Längswiderstandes führt zwar gemäß (3.18) zu einer Erhöhung der Signalleitungsgeschwindigkeit. Der spezifische Längswiderstand ist jedoch eine Materialeigenschaft der Zellflüssigkeit im Inneren des Axons. Die Zusammensetzung dieser Zellflüssigkeit ist nicht variabel, da sie nicht nur für die Signalleitung zuständig ist, sondern auch am Zellstoffwechsel beteiligt ist. Hier besteht also keine echte Optimierungsmöglichkeit.

- **Verringerung des spezifischen Membranwiderstands ρ_m**

Der spezifische Membranwiderstand ist umgekehrt proportional zur Dichte der Ionenkanäle. Um eine kleine Zeitkonstante zu erhalten, sollte der Membranwiderstand bzw. der spezifische Membranwiderstand gemäß (3.16) klein sein, was eine hohe Ionenkanaldichte erfordert. Gleichzeitig sollte für eine schnelle Signalleitung die Längskonstante möglichst groß sein. Die Längskonstante wächst jedoch nach (3.11)

mit dem Membranwiderstand. Um die Längskonstante zu maximieren ist daher eine niedrige Ionenkanaldichte erforderlich. Wie (3.18) zeigt, heben sich diese gegenläufigen Effekte nicht exakt auf. Durch eine Erhöhung der Kanaldichte (kleiner spezifischer Membranwiderstand) kann netto eine Erhöhung der Signalleitungsgeschwindigkeit erzielt werden. Allerdings sind der Erhöhung der Ionenkanaldichte Grenzen gesetzt. Mehr Ionenkanäle erfordern mehr Na/K-Pumpen, um das Ruhepotential aufrecht zu erhalten. Dies erhöht den Energieverbrauch des Organismus, da die Na/K-Pumpen zum Betrieb ATP verbrauchen. Auch bei dieser Möglichkeit sind die Optimierungsmöglichkeiten also eingeschränkt. Vergleicht man die Signalleitungsgeschwindigkeiten bei wirbellosen Tieren (Abb. 3.17 und zugehörige Tabelle), sieht man, dass bei gleichem Axonradius die Werte bei verschiedenen Tierarten stark streuen. Dies ist u. a. auf je nach Tierart unterschiedliche Ionenkanaldichten zurückzuführen.

- **Vergrößerung des Axonradius**

Wie aus Gleichung (3.18) ersichtlich ist, steigt die Geschwindigkeit mit der Wurzel aus dem Radius. Wie wir in den vorangegangenen Abschnitten gesehen haben, ist die Zeitkonstante unabhängig vom Axondurchmesser. Die Erhöhung der Leitungsgeschwindigkeit resultiert also aus einer Erhöhung der Längskonstanten. Durch eine Vergrößerung des Axonradius bleiben die Materialkonstanten der Axonmembran (spezifischer Membranwiderstand, spezifischer Längswiderstand, Permittivität) unbeeinflusst.

- **Myelinisierung des Axons**

Um die Membrankapazität zu reduzieren, wird die Axonmembran mit einer Myelinscheide umgeben. Dadurch nimmt bei Säugetieren die Membrandicke d_m etwa um den Faktor 100 zu, was nach (3.15) die Membrankapazität verringert. Gleichzeitig erhöht dies gemäß (3.9) den Membranwiderstand. Die beiden Effekte heben sich bei der Zeitkonstanten exakt auf. Allerdings nimmt auch die Längskonstante mit der Membrandicke zu, da der Membranwiderstand wächst. Insgesamt führt eine Erhöhung der Membrandicke um den Faktor 100 gemäß (3.18) zu einer Verzehnfachung der Signalleitungsgeschwindigkeit.

Die Myelinscheide besteht im Wesentlichen aus Phospholipiden, Cholesterin und Membranproteinen, also den gleichen Bausteinen wie die Axonmembran selbst. Daher bleibt die Permittivität der Axonmembran unbeeinflusst. Ein zusätzlicher Effekt spielt hier aber eine Rolle: Zwischen den myelinisierten Bereichen der Axonmembran befinden sich myelinfreie Bereiche, die sog. Ranvier'schen Schnürringe. Nur dort werden aufgrund der dort stark erhöhten Ionenkanaldichte (vor allem der Na^+ -Kanäle) Aktionspotentiale ausgelöst. Dies spart Zeit und Energie, denn bei Organismen ohne Myelinscheide werden Aktionspotentiale entlang dem gesamten Axon ausgelöst. Zwischen den Schnürringen erfolgt die schnelle und energiesparende passive Signalleitung.

Aktive Signalleitung

Vorgänge in der Zelle bei Ausbildung eines Aktionspotentials

Ein Aktionspotential wird ausgelöst, wenn an der Axonmembran ein depolarisierendes Signal einen bestimmten Schwellenwert überschreitet („Alles-oder-Nichts“-Reaktion). Bei diesem Schwellenwert werden die **spannungsabhängigen Na⁺-Ionenkanäle** lawinenartig aktiviert und Natriumionen strömen in das Zellinnere. Das Auslösen eines Aktionspotentials ist zeit- und energieaufwändig. Soll ein Signal

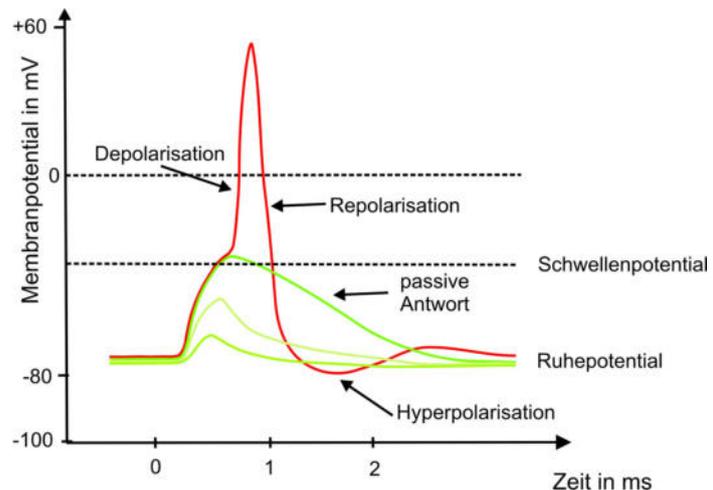


Abb. 3.38 Verlauf eines Aktionspotentials

aber über weite Strecken transportiert werden, ist die passive Signalleitung wegen der unvermeidlichen Signalabschwächung nicht ausreichend. Daher wird dafür die sich selbst regenerierende, aktive Signalleitung über Aktionspotentiale verwendet.

Das wiederholte Auslösen eines Aktionspotentials führt an der Synapse zu einem Vorgang, der mit der Bezeichnung *Feuern* anschaulich beschrieben wird. Erreicht ein Aktionspotential die Synapse, werden Neurotransmitter (chemische Botenstoffe z. B. Acetylcholin, Glutamat, Adrenalin) in den synaptischen Spalt abgegeben. Je mehr Aktionspotentiale hintereinander die Synapse erreichen, desto mehr Neurotransmitterstoffe werden ausgeschüttet. Auf diese Weise wird die Stärke eines Reizes kodiert: eine hohe Frequenz der einlaufenden Aktionspotentiale bedeutet, dass der Reiz stark war. Die Aussage „*Neurone feuern*“ wird sowohl populärwissenschaftlich als auch in wissenschaftlichen Beiträgen benutzt.

Ablauf des Aktionspotentials (Ionentheorie des Aktionspotentials)

Ausgangslage

In der Ausgangslage weist die Zelle ihr Ruhepotential auf. Die Natriumkanäle sind geschlossen, einige Kaliumkanäle sind geöffnet. Die Kaliumionen bestimmen das Ruhepotential.

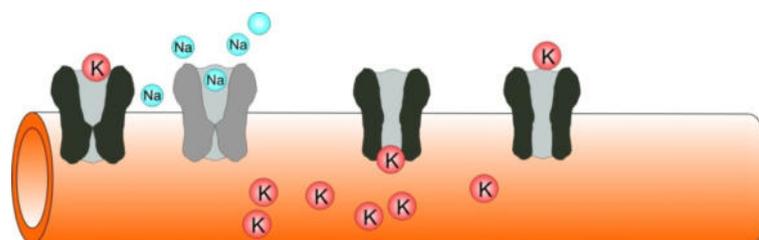


Abb. 3.39 Ruhepotential

Initiationsphase

Während der Initiationsphase muss durch einen Reiz das Membranpotential bis zum Schwellenwert depolarisiert werden. Das kann durch die Öffnung von Ionenkanälen (Na^+) oder durch ein passiv weitergeleitetes Aktionspotential aus einer nahen Membranregion geschehen. Ist das Membranpotential um ca. 20 mV über das Ruhepotential angestiegen, schließen die K^+ -Kanäle (spannungsgesteuert) und wenige Na^+ -Kanäle öffnen. Dies ermöglicht eine nachfolgende sehr schnelle Depolarisation und das Erreichen des Schwellenwerts für die Natriumkanäle.

Aufstieg

Bei ca. -40 mV fangen die spannungsabhängigen Natriumkanäle schlagartig an, in den *offenen* Zustand überzugehen. Natriumionen, deren Konzentration sehr weit von ihrem Gleichgewichtspotential entfernt ist, strömen in die Zelle. Die Zelle depolarisiert. Dadurch werden weitere Natriumkanäle geöffnet, noch mehr Ionen können einströmen.

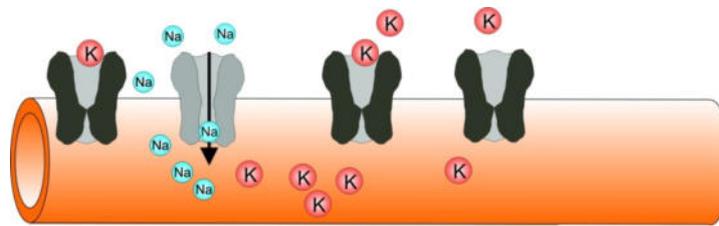


Abb. 3.40 Öffnen spannungsabhängiger Natriumkanäle

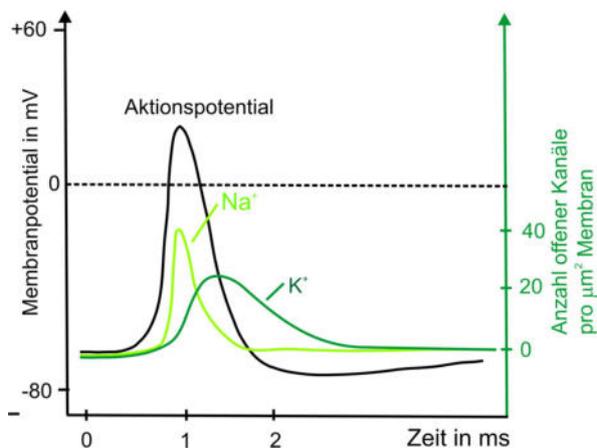


Abb. 3.41 Zeitverzögertes Öffnen von Na^+ - und K^+ -Kanälen.

Beginn der Repolarisation

Kurz bevor das Potentialmaximum erreicht ist, beginnen sich die spannungsabhängigen Natriumkanäle zu schließen. Sie gehen dabei in einen nicht-aktivierbaren Zustand (siehe Abschnitt 3.1) über. Dies kann dadurch erfolgen, dass ein beweglicher Teil des Kanalproteins kurzzeitig den Kanal quasi *verstopft*. Zugleich öffnen die spannungsabhängigen K^+ -Kanäle. K^+ -Ionen strömen aus der Zelle heraus. Die Kaliumkanäle haben für das Wiederöffnen ähnliche

Schwellenwerte wie die Natriumkanäle, aber sie benötigen wesentlich mehr Zeit für das Öffnen. Während des Maximums der Na-Leitfähigkeit sind die Kaliumkanäle daher gerade erst zur Hälfte geöffnet und erreichen ihr Maximum, wenn fast alle Na-Kanäle schon inaktiviert sind. Dadurch liegt das Na-Maximum etwas vor dem Spannungsmaximum, während das K-Maximum in die Phase der steilsten Repolarisation fällt.

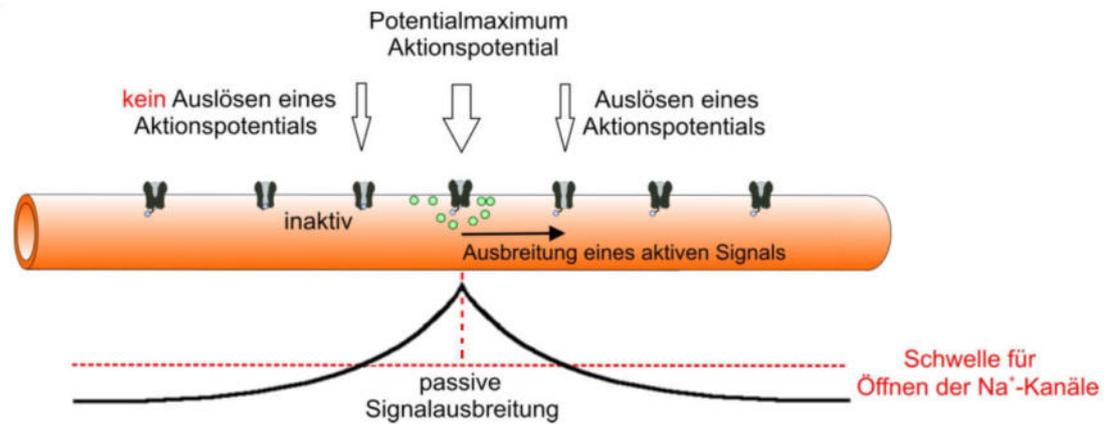


Abb. 3.42 Aktive Signalleitung mit Inaktivierung der Na-Kanäle

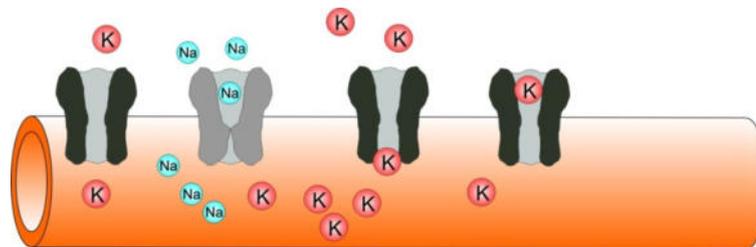


Abb. 3.43 Öffnen spannungsabhängiger Kaliumkanäle

Repolarisation: Während der Repolarisation nähert sich das Potential wieder dem Ruhepotential an. Die spannungsabhängigen Kaliumkanäle beginnen sich zu schließen.

Hyperpolarisation: Bei Neuronen ist noch eine *Hyperpolarisation* zu beobachten. Sie erklärt sich durch eine auch weiterhin noch erhöhte Kaliumleitfähigkeit, da noch nicht alle spannungsabhängigen K^+ -Kanäle geschlossen sind. Dadurch liegt das Potential näher am Kaliumgleichgewichtspotential als im Ruhezustand.

Refraktärzeit: Nach dem Abklingen des Aktionspotentials ist das Axon für eine kurze Zeit nicht mehr erregbar, da sich die Natriumkanäle in einem inaktiven Zustand befinden. Diese sog. Refraktärzeit ist bestimmt durch die Zeit, die die spannungsabhängigen Natriumkanäle zur Wiederaktivierung benötigen.

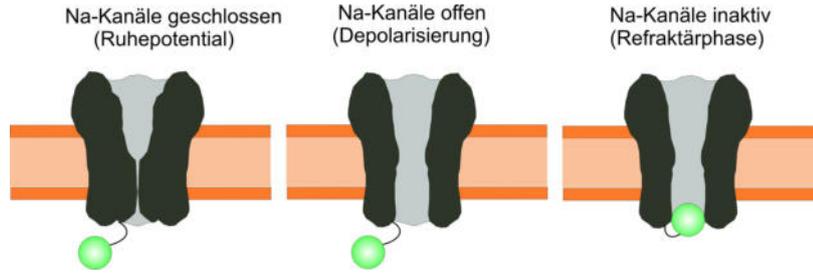


Abb. 3.44 Zustände eines Ionenkanals

Das Auftreten der Refraktärzeit ist notwendig, um zu gewährleisten, dass Aktionspotentiale stets nur in eine Richtung entlang dem Axon laufen. Gäbe es sie nicht, würden über passive Signalleitung, die in beide Richtungen verläuft, Teile des Axons, die bereits erregt waren, erneut über den Schwellenwert depolarisiert. Dies würde nachfolgende Signale erheblich stören.

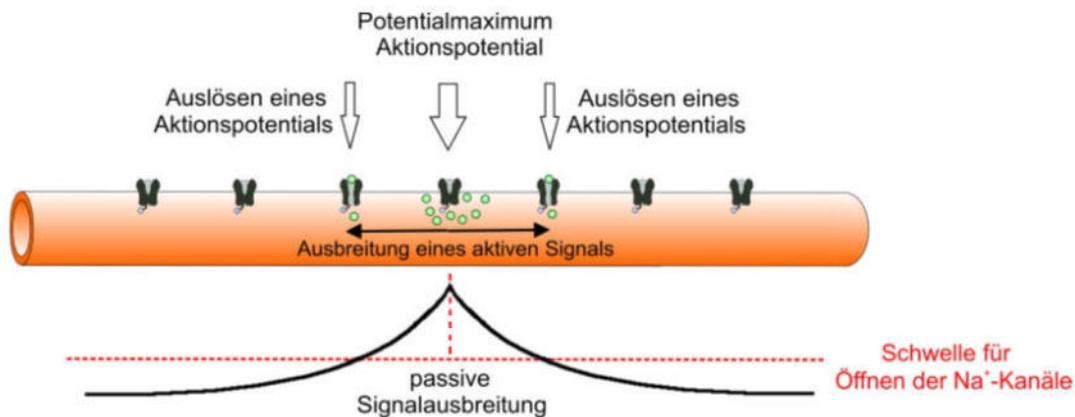


Abb. 3.45 Aktive Signalausbreitung ohne Inaktivierung der Na-Kanäle

Ergänzung: Das Hodgkin-Huxley-Modell

Unser Verständnis der Vorgänge bei der Signalleitung in Nervenzellen beruht auf den Arbeiten von A. L. Hodgkin und A. F. Huxley. Hodgkin und Huxley entdeckten, dass das Verhalten von Neuronen durch Ströme von Ionen durch die Zellmembranen der Neuronen bestimmt ist. Weiterhin fiel ihnen auf, dass diese Ströme durch das Spannungspotential der Zellmembran gesteuert werden. Sie bauten aus diesen Erkenntnissen ein mathematisches Modell, welches das Verhalten der von ihnen beobachteten Riesenaxone von Tintenfischen modellieren sollte. Das Hodgkin-Huxley-Modell beschreibt die elektrischen Eigenschaften der aktiven Signalleitung mittels **veränderbarer elektrischer Widerstände**:

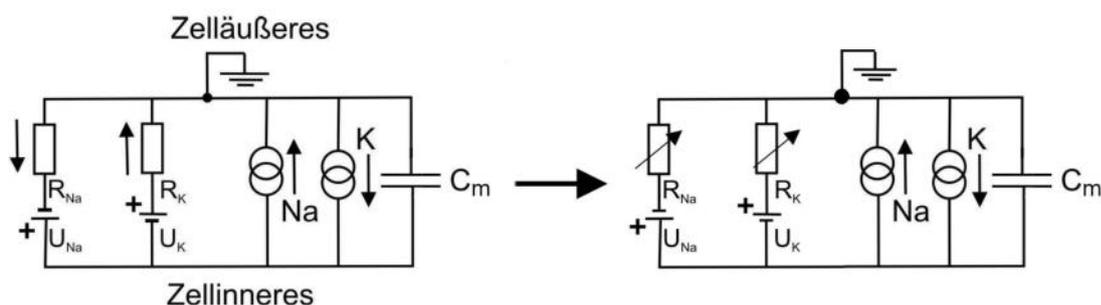


Abb. 3.46 Hodgkin-Huxley-Modell

Im Gegensatz zum **Kabelmodell der elektrotonischen Signalleitung** sind nun die Widerstände R_K und R_{Na} ihrerseits vom Membranpotential anhängig. Dieses physikalische Modell ist analytisch nicht mehr lösbar. Hier kommen Methoden der numerischen Mathematik zum Einsatz.

Saltatorische Signalleitung entlang myelinisierter Axone

Die kontinuierliche Signalleitung über Aktionspotentiale entlang nicht-myelinisierter Axone ist selbstregenerierend, aber im Vergleich zur passiven Signalleitung langsam. Da aber die passive Signalleitung einer Signaldämpfung unterliegt, müssen praktisch alle Lebewesen, die ein Nervensystem besitzen, Signalleitung über längere Strecken durch das Auslösen von Aktionspotentialen bewerkstelligen. Die Geschwindigkeit der kontinuierlichen Signalleitung kann analog zur passiven Signalleitung durch eine große Längskonstante erhöht werden. Dadurch werden Axonbereiche, die relativ weit vom Maximum des Aktionspotentials entfernt sind, über den Schwellenwert zum Auslösen eines Aktionspotentials depolarisiert (Abb. 3.47). Daher kann sich das Signal schneller fortpflanzen.

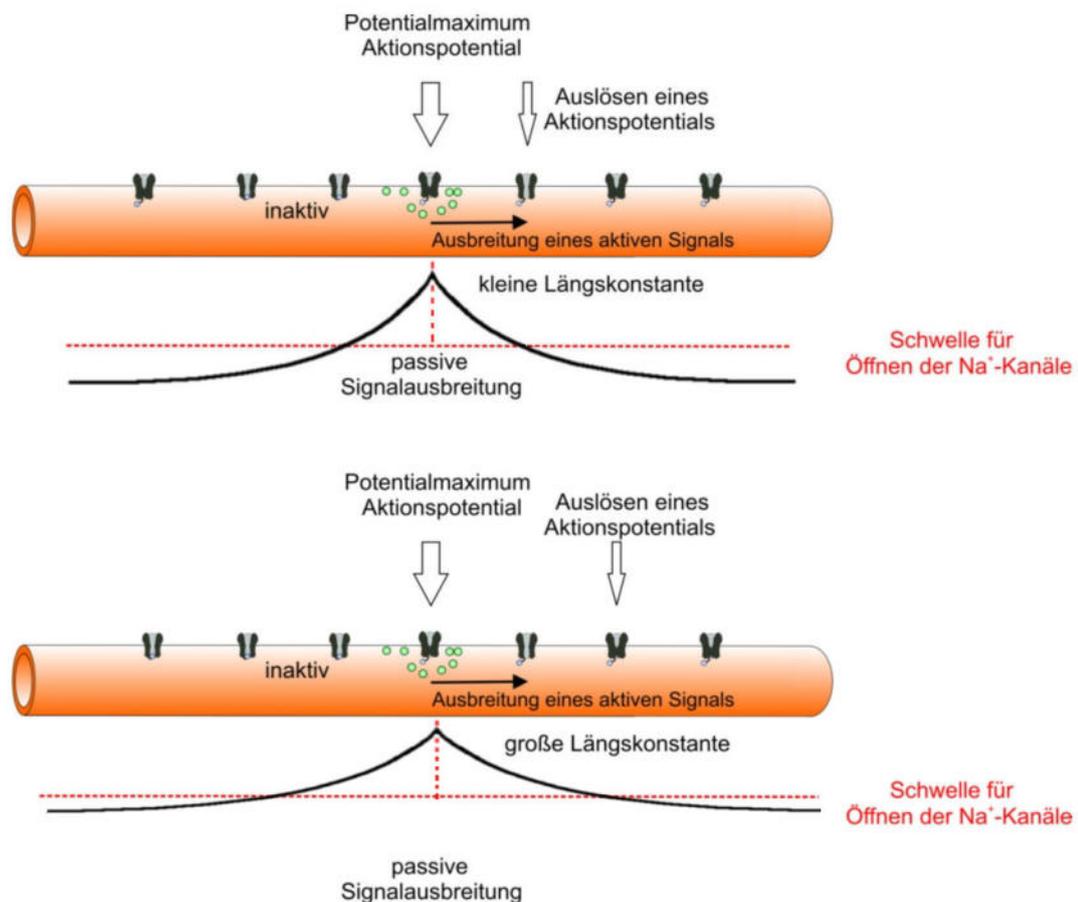


Abb. 3.47

Eine kleine Zeitkonstante sorgt dafür, dass der Schwellenwert zum Auslösen eines Aktionspotentials schnell erreicht wird. Dies führt ebenfalls zu einer Erhöhung der Signalleitungsgeschwindigkeit.

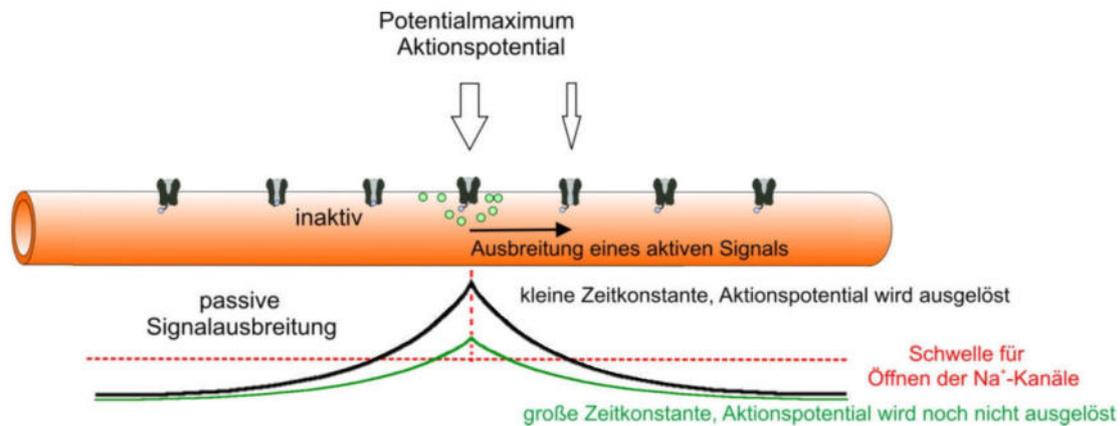


Abb. 3.48

Bei der saltatorischen (sprunghaften) Impulsleitung entlang myelinisierter Axone kann das Aktionspotential nur an den Ranvier'schen Schnürringen entstehen, wo die Dichte der Na-Kanäle hoch ist. Die Myelinscheide umgibt das Axon und isoliert es. In diesem Bereich gibt es kaum Na⁺-Ionenkanäle. Daher kann – selbst bei Überschreitung des Membranpotential-Schwellenwertes für die Entstehung eines Aktionspotentials – kein aktives Signal ausgebildet werden. Im Bereich zwischen den Ranvier'schen Schnürringen wird das Signal daher passiv und damit schnell weitergeleitet. Zudem ist die passive Signalausbreitung bei einem myelinisierten Axon schneller als bei einem nicht-myelinisierten Axon (vgl. passive Signalleitung). Allerdings unterliegt sie einer starken Dämpfung. Daher muss das Signal in regelmäßigen Abständen (an den Ranvier'schen Schnürringen) wieder verstärkt werden.



Abb. 3.49 saltatorische Reizleitung

Bei saltatorischer Signalleitung können Reizleitungsgeschwindigkeiten von bis zu 120 ms^{-1} erreicht werden, und das bei einem kleinen Axonradius von ca. $10 \mu\text{m}$ (zum Vergleich: am Riesenaxon des Tintenfisches können bei kontinuierlicher Reizleitung und einem Axonradius von ca. $200 \mu\text{m}$ Geschwindigkeiten von maximal 20 ms^{-1} erreicht werden).

Die saltatorische Signalleitung hat neben der schnellen Reizweiterleitung aus biologischer Sicht noch einen zweiten Vorteil. Sie reduziert den Energieverbrauch des Organismus. An den Ranvier'schen Schnürringen sitzen viele Natriumkanäle, unter der Myelinscheide gibt es kaum Natriumkanäle. Daher sind nur an den Ranvier'schen Schnürringen Na/K-Pumpen erforderlich. Na/K-Pumpen konsumieren ca. 70 % des Gesamtenergieverbrauchs einer aktiven Nervenzelle. Das Einsparpotential ist daher sehr groß.

Signalübertragung zwischen Nervenzellen

Die Synapse ist der Ort, an dem die Signalübertragung zwischen zwei Nervenzellen stattfindet. Sie besteht aus drei Elementen: der präsynaptischen Endigung, einer Kontaktzone und der postsynaptischen Zelle. Je nach Organisation ihrer Kontaktzonen werden Synapsen in zwei große Gruppen unterteilt: in elektrische und chemische Synapsen.

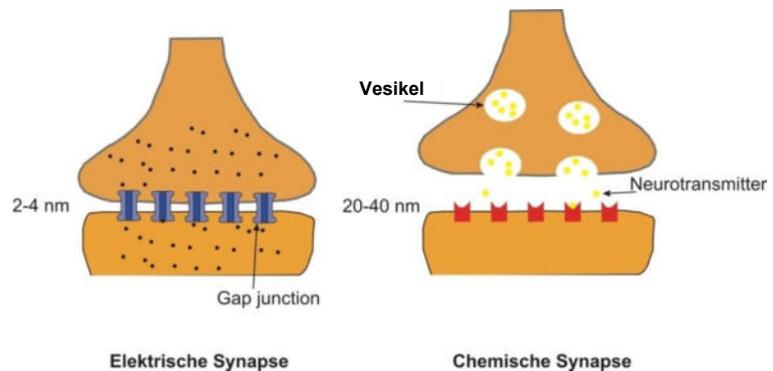


Abb. 3.50 Elektrische und chemische Synapsen

Elektrische Synapsen

Obwohl die Mehrzahl der Synapsen mit einer chemischen Informationsübertragung arbeitet, gibt es in einigen Fällen eine direkte elektrische Weiterleitung. In elektrischen Synapsen wird das Aktionspotential direkt auf die nachfolgende Zelle weitergeleitet. Sie haben Verbindungskanäle, sog. **Gap junctions**, über welche die Zellinnenräume unmittelbar aneinander grenzender Zellen miteinander gekoppelt sind.

Gap junctions sind Poren in der Zellmembran, die durch bestimmte Proteine, die Connexine, gebildet werden. Sechs Connexin-Moleküle kleiden die Poren aus, zusammen bilden sie ein Connexon. Durch den Kontakt zwischen zwei Connexonen benachbarter Zellen entsteht ein Kanal, der beide Membranen durchquert. Bei den elektrischen Synapsen erfolgt eine direkte Ausbreitung von Änderungen des Membranpotentials über einen relativ geringen Ohm'schen Widerstand. Sie ermöglichen eine verzögerungsfreie Signalübertragung, eine Signalverstärkung ist aber nicht möglich.

Chemische Synapsen

Die meisten Synapsen sind chemische Synapsen. In der Regel sind deswegen chemische Synapsen gemeint, wenn die Rede von „Synapsen“ ist. Grundsätzlich durchläuft ein elektrisches Signal die chemische Synapse in einer Richtung und zwar vom prä zum postsynaptischen Teil. An chemischen Synapsen wird ein elektrisches Signal zunächst in ein chemisches Signal umgewandelt. Eine in der signalgebenden Nervenzelle erzeugte elektrische Potentialänderung führt dazu, dass an der präsynaptischen Membran chemische Botenstoffe (Neurotransmitter) ausgeschüttet werden. Die Freisetzung von Neurotransmittern wird dabei durch einen Anstieg der Calciumkonzentration im Zellinneren ausgelöst. Dies geschieht durch die Öffnung spannungsaktivierter Calciumkanäle. Voraussetzung dafür ist ein ankommendes Aktionspotential. Die Neurotransmittermoleküle befinden sich in Bläschen (Vesikeln), die in Gruppen direkt an der präsynaptischen Membran andocken. Diese Vesikel können mit der präsynaptischen Membran verschmelzen. Dabei wird der Inhalt der Vesikel in den synaptischen Spalt freigesetzt. Der synaptische Spalt hat typischerweise eine Breite von $20\text{ nm} - 40\text{ nm}$.

An der postsynaptischen Membran, die auf der anderen Seite des synaptischen Spaltes liegt, werden die freigesetzten Neurotransmitter an Rezeptoren gebunden. Dadurch kann es zu einer Öffnung von ligandenabhängigen Ionenkanälen und damit zu einer Änderung des Membranpotentials der postsynaptischen Nervenzelle kommen. Chemische Synapsen ermöglichen eine Signalverstärkung, sie übertragen die Signale aber nur langsam ($1\text{ ms} - 5\text{ ms}$).

Signalverrechnung

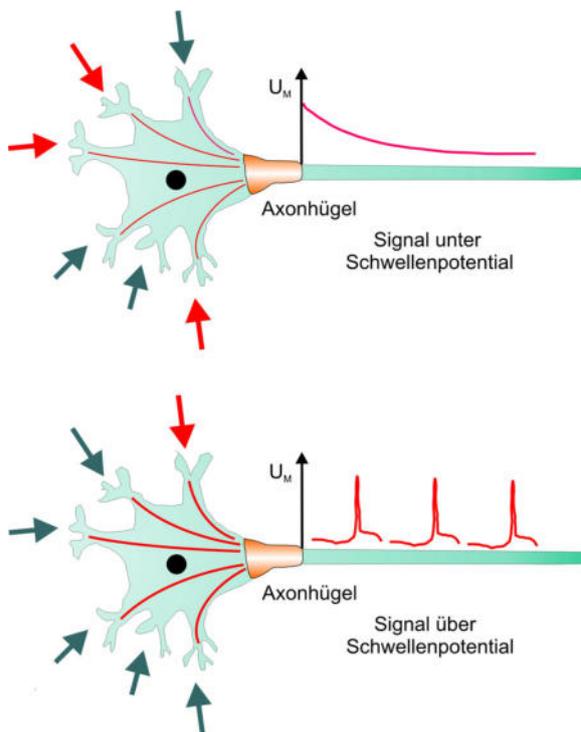


Abb. 3.51 Signalverrechnung am Axonhügel
Rot: hemmende Signale, Grün: erregende Signale

An den Synapsen einer Nervenzelle gehen Signale von verschiedenen benachbarten Nervenzellen ein. Einige Signale sind hemmend (**inhibierendes postsynaptisches Potential, Hyperpolarisation**) andere anregend (**exzitatorisches postsynaptisches Potential, Depolarisation**). Die Erregung, die an einer einzelnen Synapse übertragen wird, ruft Potentialveränderungen im Bereich von typischerweise $1\text{ mV} - 2\text{ mV}$ hervor. Dies kann nicht zum Auslösen eines Aktionspotentials führen. Erst das Zusammenwirken mehrerer Erregungen führt zu einem Aktionspotential. Auf dem Weg zum Axonhügel werden alle über die Synapsen der Dendriten eingehenden Signale **passiv** weitergeleitet und dabei verschiedene eingehende Signale miteinander am Axonhügel „verrechnet“.

Die Signale an den Dendriten können gleichzeitig von zwei oder mehreren verschiedenen Nervenzellen (räumliche Summation) oder nacheinander von ein und derselben Nervenzelle (zeitliche Summation) eintreffen. Die Summe der Signale am Axonhügel entscheidet darüber, ob der Schwellenwert für das Auslösen eines Aktionspotentials überschritten wird. Die zeitliche Summation ist nur möglich, da passive Signale eine Zeitkonstante von einigen Millisekunden aufweisen. Die Zeitkonstante beim Abbau des Signals ist dabei die gleiche wie beim Aufbau. Die Depolarisierung (oder Hyperpolarisierung) wird daher nur langsam abgebaut. Erreicht ein zweites oder drittes Signal den Axonhügel, bevor die Depolarisierung abgebaut ist, so besteht die Möglichkeit, dass die Depolarisierung den Schwellenwert für das Auslösen eines Aktionspotentials überschreitet.

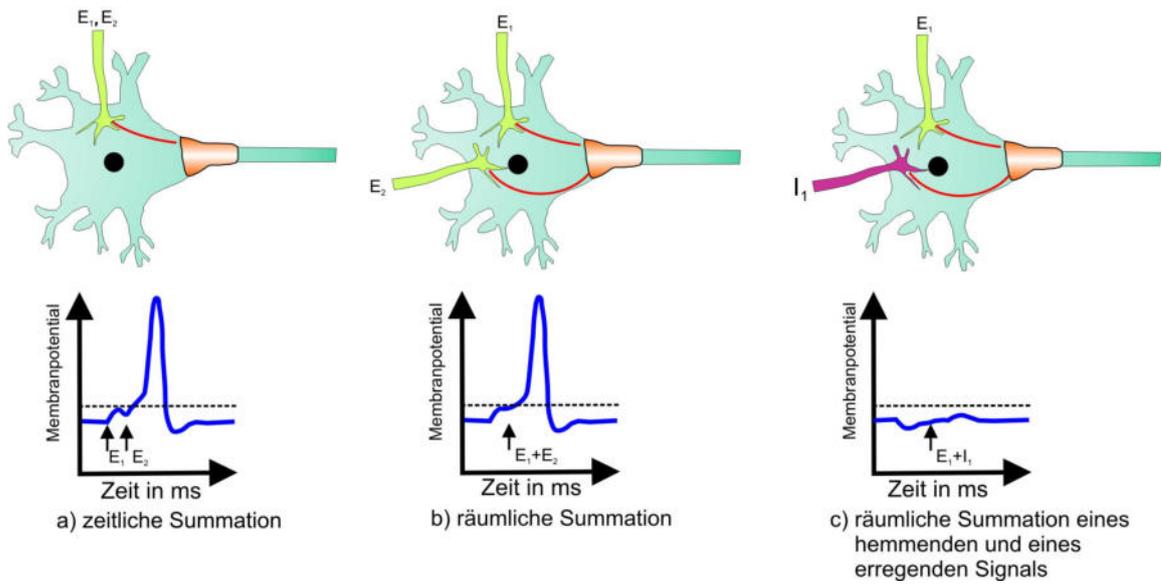


Abb. 3.52 Erregende (E) und inhibitorische (I) Signale werden verrechnet

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Erregungsleitung im Nervensystem“ (ca. 12 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- kennen den Unterschied zwischen passiver und aktiver Signalleitung,
- können die Bedeutung von Längskonstante und Zeitkonstante bei passiver Signalleitung erklären und abschätzen, wie sich eine Änderung dieser Konstanten auf die passive Signalleitung auswirkt,
- wissen, wie man die passive Signalleitung im Ersatzschaltkreismodell darstellt und können daraus folgern, wie sich die Signalleitungsgeschwindigkeit optimieren ließe,
- sind in der Lage, die biologischen Grundlagen der aktiven Signalleitung zu erklären,
- kennen den Unterschied zwischen kontinuierlicher und saltatorischer Signalleitung,
- kennen den Unterschied zwischen chemischen und elektrischen Synapsen und sind damit in der Lage, die Signalübertragung zwischen den Nervenzellen zu beschreiben.

Dieser Themenbereich ist sehr umfangreich und anspruchsvoll. Um mit dem im Lehrplan veranschlagten Stundenbudget auszukommen, ist es unerlässlich, in diesem Kapitel je nach Interessenlage der Schülerinnen und Schüler deutlich Schwerpunkte zu setzen. Die Handreichung stellt das Themengebiet in aller Ausführlichkeit dar, um die Lehrkraft in die Lage zu versetzen, an beliebiger Stelle vertiefen zu können, es ist nicht daran gedacht, alle Inhalte in gleicher Tiefe zu besprechen.

Bei der Besprechung der passiven Signalleitung verstehen die Schülerinnen und Schüler zunächst, dass die Signale im Nervensystem als elektrischer Impuls weitergeleitet werden. Besonders anschaulich kann dies mit einem handelsüblichen Reizstromgerät demonstriert werden. Bei diesem Versuch werden einer Versuchsperson Klebeelektroden an Arm- oder Beinmuskulatur angesetzt. An die Elektroden werden gesundheitlich unbedenkliche Spannungen angelegt. Daraufhin kommt es bei der Versuchsperson zur Muskelkontraktion.

Dies kann als Ausgangspunkt genommen werden, um zu klären, was gemeint ist, wenn man von einem Signal im Nervensystem spricht: eine Abweichung des Membranpotentials vom Ruhepotential. Als Motivation, sich mit der Signalleitung genauer zu beschäftigen, kann die Frage dienen, wie man die Signalleitungsgeschwindigkeit in Organismen vergrößern kann, um die Überlebenschancen eines Organismus zu erhöhen, da er z. B. schneller auf den Angriff eines Raubtiers reagieren kann. Die Signalleitungsgeschwindigkeit kann durch zwei Maßnahmen vergrößert werden: Myelinisierung von Nervenfasern und Ausbildung sog. Riesenfasern. Die Analyse von Ersatzschaltungen zur passiven Signalleitung soll ein Verständnis dafür schaffen, wie diese beiden Maßnahmen wirken.

Dazu werden drei Aspekte der passiven Signalleitung näher beleuchtet:

- Wovon hängt die Signalamplitude ab?
- Wovon hängt es ab, wie weit sich ein Signal passiv ausbreitet? (Längskonstante)
- Wovon hängt die Geschwindigkeit des Signalaufbaus ab? (Zeitkonstante)

Es empfiehlt sich, diese drei Aspekte in der vorgeschlagenen Reihenfolge zu bearbeiten. Für die Signalamplitude und die Längskonstante können Ersatzschaltungen he-

rangezogen werden, die lediglich aus Widerständen bestehen. Eine Analyse der Eigenschaften dieser Ersatzschaltungen kann im Prinzip mit Grundwissen aus der Jahrgangsstufe 8 über Reihen- und Parallelschaltungen erfolgen. Allerdings sind die hier betrachteten Schaltungen komplexer. Daher müssen die Schülerinnen und Schüler sicher in der Anwendung der Kirchhoffschen Regeln und des Ohm'schen Gesetzes sein. Um genau zu verstehen, warum bestimmte Änderungen am Bau einer Nervenzelle zu einer Erhöhung der Signalleitungsgeschwindigkeit führen, ist es nötig, sich an dieser Stelle ausführlich mit dem spezifischen Widerstand eines Drahtes bzw. einer Nervenzellmembran auseinanderzusetzen. Einfache Versuche machen die theoretischen Überlegungen an den Ersatzschaltkreisen anschaulicher.

Die Signalamplitude hängt lediglich vom Membranwiderstand ab. Ein Strompuls führt bei einem Widerstand sofort zu einer Spannungsantwort, deren Höhe bei konstanter Stromstärke proportional zum Widerstand ist. Dieser Aspekt kann mit dem folgenden Versuch gut veranschaulicht werden:

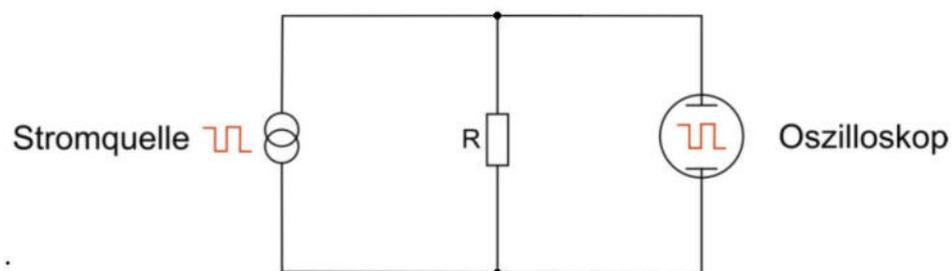


Abb. 3.53 Versuch zum Membranwiderstand

Steht nur eine Konstant-Spannungs-Quelle zur Verfügung, kann bei Variation des Membranwiderstands R eine konstante Stromstärke durch geeignete, in Reihe geschaltete Vorwiderstände R_{vor} konstant gehalten werden. Dabei muss gelten $R + R_{vor} = \text{konstant}$.

Der Membranwiderstand lässt sich über das Modell des spezifischen Widerstandes eines Drahtes gut beschreiben. Dazu kann jeweils der Widerstand von Drähten verschiedener Dicke und Länge gemessen werden. Das Auftragen der Messwerte in einem Längen-Widerstands-Diagramm bzw. einem Querschnitt-Widerstands-Diagramm zeigt, dass der Widerstand proportional zur Länge des Drahtes und indirekt proportional zur Querschnittfläche des Drahtes ist.

Ein geeigneter Versuch zur Einführung der Längskonstanten wird in Kapitel 3.2 (vgl. Abb. 3.29) vorgestellt. An dieser Stelle wird eigentlich die natürliche Exponentialfunktion benötigt. Diese wird gemäß Lehrplan aber erst zu einem späteren Zeitpunkt eingeführt und steht somit nicht zur Verfügung. Daher empfiehlt es sich, mit einer Exponentialfunktion zur Basis $\frac{1}{2}$ zu arbeiten und zunächst die anschaulichere *Halbwertslänge* einzuführen.

Die Geschwindigkeit des Signalaufbaus bei einer Nervenzelle wird über die kapazitiven Eigenschaften der Zellmembran festgelegt, die bis jetzt vernachlässigt wurden. An dieser Stelle sollte die Modellierung der Zellmembran als Plattenkondensator wiederholt werden, da ohne Kenntnisse über Kapazitäten die Strategien der Natur zur Maximierung der Signalleitungsgeschwindigkeit nicht verstanden werden können. Möchte man in der folgenden Unterrichtssequenz über den zeitlichen Aufbau des Membranpotentials sämtliche Argumentationsschritte ausführen, sind hierfür mehrere Unterrichtsstunden anzusetzen; es spricht jedoch nichts dagegen, das Zustandekommen der Signal-

spannungen qualitativ zu diskutieren, auf die Herleitung einiger Formeln zu verzichten und diese stattdessen mitzuteilen und ggf. plausibel zu machen.

Auf der anderen Seite kann den Schülerinnen und Schülern durchaus lediglich mitgeteilt werden, dass das Zeitverhalten der Signale analog zum Abstandsverhalten über eine Zeitkonstante beschrieben werden kann, die vom Membranwiderstand und der Membrankapazität abhängt.

Betrachtet man ein einzelnes Segment des Axons, worauf wir uns im Unterricht beschränken, hängt die Zeit, in der sich ein Signal aufbaut, sowohl von der Membrankapazität als auch vom Membranwiderstand ab. Der Längswiderstand R hat hierauf keinen Einfluss. Die Schaltung zu einem geeigneten Versuch zur Veranschaulichung dieses Sachverhaltes könnte wie folgt aussehen:

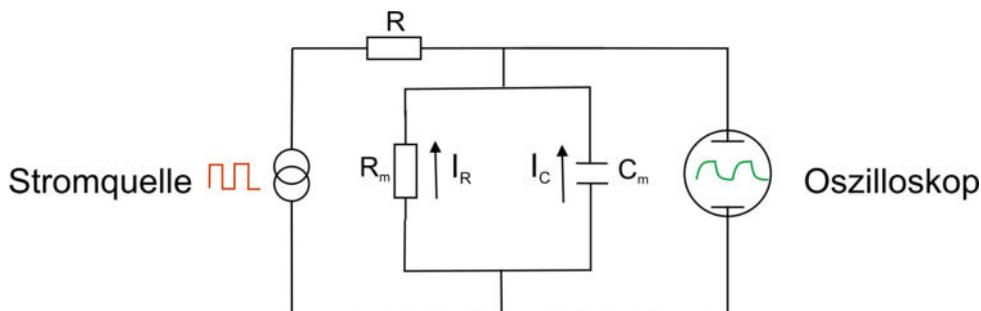


Abb. 3.54 Versuch zur Zeitkonstanten

Falls keine Konstant-Strom-Quelle zur Verfügung steht, kann dem $R_m C_m$ -Parallelglied gemäß Abb. 3.36 ein RL -Parallelglied mit $R = R_m$ und $L = R^2 C$ vorgeschaltet werden, wodurch sich ein konstanter Gesamtstrom ergibt.

In biologischen Systemen liegt der Membranwiderstand in der Größenordnung $700 \Omega - 5000 \Omega$ pro cm^2 Fläche und die Membrankapazität bei $1 \mu F$ pro cm^2 Fläche. Am Experiment zeigt sich, dass die Zeitkonstante $\tau = R_m C_m$ eine geeignete Größe ist, um den zeitlichen Verlauf von Signalen zu charakterisieren.

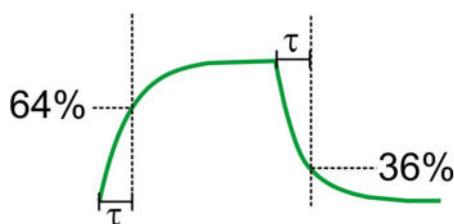


Abb. 3.55 Zeitkonstante

An dieser Stelle sollten die Erkenntnisse zur Signalamplitude, Längskonstante und Zeitkonstante nochmals gegenübergestellt und gebündelt werden. Mit den bisherigen Erkenntnissen ist es nun möglich zu erklären, warum durch Ausbildung von Riesenfaser eine Erhöhung der Signalleitungsgeschwindigkeit erzielt werden kann und welchen Einfluss die Myelinisierung hat.

Die verschiedenen Möglichkeiten zur Erhöhung der Signalleitungsgeschwindigkeit sollten ausführlich besprochen und der Einfluss von Ionenkanaldichte, Membrandicke (Myelinschicht) und Axondurchmesser genau beleuchtet werden. Die gleichen Mechanismen führen auch zu einer Erhöhung der aktiven Signalleitungsgeschwindigkeit.

Zur aktiven Signalleitung und zur saltatorischen Erregungsleitung können mittels eines *Neurosimmers* (im Programm gängiger Lehrmittelfirmen) vielfältige Versuche zum Aktionspotential durchgeführt werden. Die Firma *Lectron* hat einen ganzen Experimentierkasten zur Neurophysiologie entwickelt, mit dem sich bis zu 66 verschiedene Experimente durchführen lassen. Mit diesem Experimentierkasten kann man eindrucksvoll zeigen, dass sich Nervenzellen über elektrische Schaltkreise nachbilden lassen.

Eine exakte mathematische Beschreibung der aktiven Signalleitung auf Basis eines Ersatzschaltkreises ist möglich, erfordert aber Mathematikkenntnisse, die weit über das Schulniveau hinausgehen. Daher ist es ratsam, sich auf die Modellierungen der biologischen Systeme zu konzentrieren und Plausibilitätsargumente anstelle exakter mathematischer Herleitungen in den Vordergrund zu stellen. Dies ist auch vor dem Hintergrund eines beschränkten Zeitbudgets zu betrachten. Die oben erwähnten Versuche können dazu dienen, zu zeigen, dass die aktive Signalleitung prinzipiell durch das Ersatzschaltkreismodell nachgebildet werden kann. Sehr gut lässt sich damit klären, wie die passive Signalleitungsgeschwindigkeit (Längskonstante und Zeitkonstante) Einfluss auf die aktive Signalleitungsgeschwindigkeit nimmt.

Ein Schwerpunkt in diesem Abschnitt sollte die saltatorische Signalleitung sein. Sie ist Ergebnis eines Optimierungsprozesses: sie verbindet die Vorteile der passiven Signalleitung (Schnelligkeit) mit den Vorteilen der aktiven Signalleitung (Verlustfreie Signalleitung) bei gleichzeitig hoher Energieeffizienz, da die Anzahl der Na/K-Pumpen relativ gering gehalten werden kann.

Im Anschluss daran wird die Signalübertragung zwischen den Nervenzellen besprochen. Dies stellt das Bindeglied zwischen dem Kapitel „Erregungsleitung im Nervensystem“ und dem Kapitel „Optische Täuschungen“ dar. Je nach geplantem weiterem Verlauf (das Thema „optische Täuschungen“ ist fakultativ) kann dieses Thema sehr kurz gehalten werden. Wird der Themenkomplex „Optische Täuschungen“ im Wesentlichen ausgelassen, kann man zur Abrundung der Signalübertragung die Signalverschaltung im Nervensystem ansprechen. Die Informationsverarbeitung im Nervensystem dient als Vorlage für die Struktur selbstlernender Computersysteme (sog. **Neuronaler Netze**).

3.3 Optische Täuschungen und deren Ursachen

Die Erzeugung elektrischer Signale durch den Sehprozess

Beim Sehprozess treffen Photonen auf die Netzhaut und erzeugen dabei ein elektrisches Signal. Dieser Prozess wird Phototransduktion genannt. Die Abläufe sind im Detail sehr komplex und können hier nur kurz beschrieben werden.

Signalerzeugung

Sinneszellen arbeiten nach ähnlichen Prinzipien wie Nervenzellen. Der Sinnesreiz führt zu einer Änderung des Membranpotentials (Signal), die sich in den meisten Sinneszellen passiv ausbreitet. Bei Sinneszellen, die über ein langes Axon verfügen, reicht die passive Signalübertragung nicht aus. Das passive Ausgangssignal wird bei diesen Sinneszellen am Axonhügel in Aktionspotentiale umkodiert. Erreicht das Signal (passiv oder aktiv) die Synapse der Sinneszelle,

bewirkt es dort eine Änderung der Transmitterfreisetzung. Dies führt in der benachbarten Nervenzelle zu einer Änderung der postsynaptischen Potentiale. Auf diese Weise wird das Signal an eine sich anschließende Nervenzelle übertragen. Im Gegensatz zu Nervenzellen weisen die Photorezeptoren (Zapfen und Stäbchen) des Auges nicht-gesteuerte K^+ -Kanäle auf, d. h. in den Photorezeptoren sind **alle** K^+ -Kanäle **stets offen**. Bei Abwesenheit des Lichtreizes (Dunkelheit) sind zusätzlich die Na^+ -Kanäle geöffnet. Daher ist das Membranpotential der Photorezeptoren bei Dunkelheit depolarisiert (Membranpotential ca. -40 mV). Durch den Lichtreiz kommt es über mehrere Zwischenschritte, die im Folgenden genauer erläutert werden, zum Schließen der Natriumkanäle. Daher hyperpolarisiert der Photorezeptor auf das Gleichgewichtspotential von K^+ (etwa -70 mV). Diese Potentialänderung wird als **Rezeptorpotential** bezeichnet.

Photorezeptoren, die bei Abwesenheit des Lichtreizes depolarisiert sind, haben den Vorteil, dass sich bereits geringe Änderungen des Membranpotentials auf die Transmitterfreisetzung an der Synapse auswirken und somit im Nervensystem ein Signal auslösen. Die Transmitterfreisetzung an der Synapse weist, wie das Auslösen eines Aktionspotentials, einen Schwellenwert auf. Dieser Schwellenwert ist ähnlich hoch wie der Schwellenwert der Aktionspotentiale. Wären die Photorezeptoren bei Dunkelheit auf dem Gleichgewichtspotential von K^+ (ca. -70 mV), müsste das Rezeptorpotential zum Erzeugen eines Signals erst den Schwellenwert

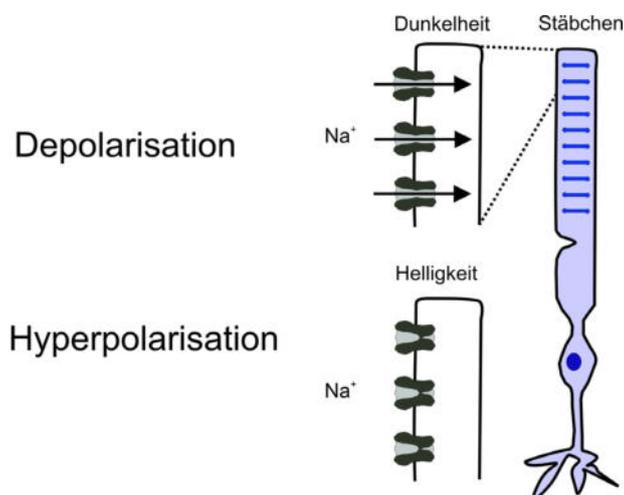


Abb. 3.56 Antwort eines Stäbchens auf einen Lichtreiz

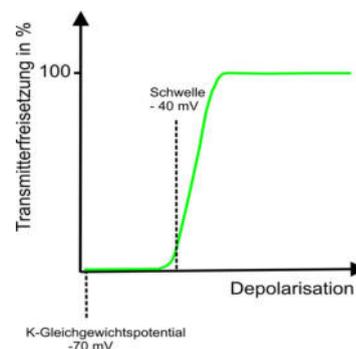


Abb. 3.57 Transmitterfreisetzung abhängig von der Depolarisation des Membranpotentials

von -40 mV erreichen bzw. übersteigen. Geringe Lichtmengen könnten entweder nicht detektiert werden oder das Ausgangssignal müsste erheblich verstärkt werden. Dies würde bei hoher Belichtung aber schnell zur Blendung (Sättigung des Signals) führen. Stattdessen ist das Membranpotential des Photorezeptors auf Werte knapp oberhalb des Schwellenwertes für die Transmitterfreisetzung depolarisiert (Abb. 3.58). In diesem Bereich hängt die Höhe der Transmitterfreisetzung direkt vom Grad der Depolarisation ab, d. h. auch die Stärke des Reizes kann übertragen werden.

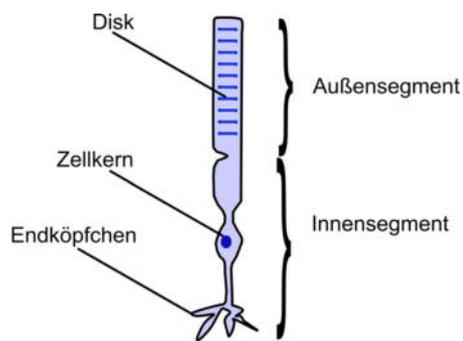


Abb. 3.58 Aufbau eines Stäbchens (vereinfacht)

Das Licht wird in den Stäbchen und Zapfen, den Photorezeptoren des Auges, detektiert. Die folgende Abbildung zeigt den vereinfachten Aufbau eines Stäbchens. Ein Stäbchen besteht aus einem Außen- und einem Innensegment. An den Disks im Außensegment des Stäbchens finden die Prozesse statt, die für die Lichtdetektion relevant sind. In der Zellmembran des Außensegments befinden sich die Ionenkanäle, die für die Erzeugung des Rezeptorpotentials verantwortlich sind. An den Endköpfchen im Innensegment wird das Signal über die Freisetzung von Transmitterstoffen auf eine benachbarte Nervenzelle übertragen.

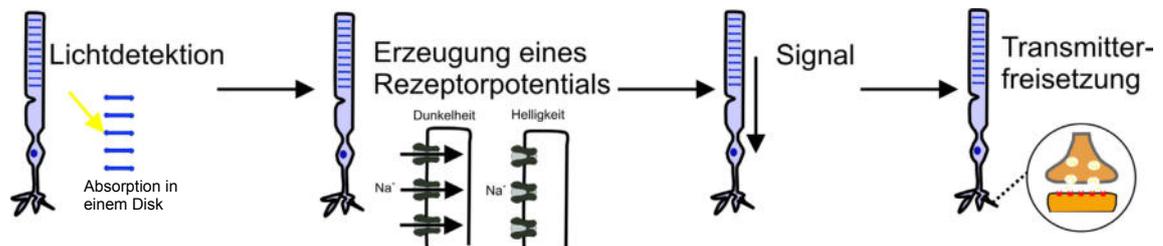


Abb. 3.59 Vereinfachter Ablauf bei der Phototransduktion

Lichtdetektion und Signalverstärkung

Die zentrale Rolle bei diesem Prozess spielt das Molekül Rhodopsin, das sich aus zwei Teilen zusammensetzt: Der Proteinteil, das Opsin (in Abb. 3.60 grau), ist in die Diskmembran eingebettet und absorbiert selbst kein Licht. 11-cis-Retinal (in Abb. 3.60 rot) ist der lichtabsorbierende Teil, der vorliegt, wenn das Molekül keiner Belichtung ausgesetzt ist.

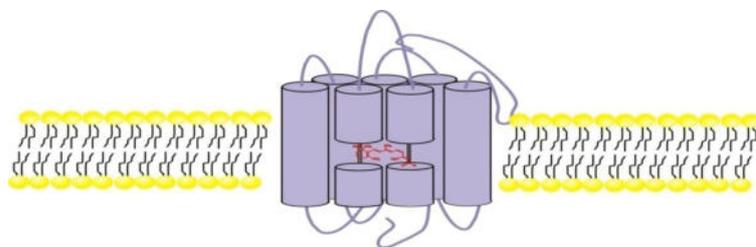


Abb. 3.60 Rhodopsin in der Membran, Rot: Retinal, Blaugrau: Opsin

Durch Absorption nur eines Photons wandelt sich das 11-cis-Retinal im Rhodopsin in ein all-trans-Retinal um. Als Folge dieser Konformationsänderung (Formänderung) passt das Retinal nicht mehr in die Bindungsstelle des Opsins. Das

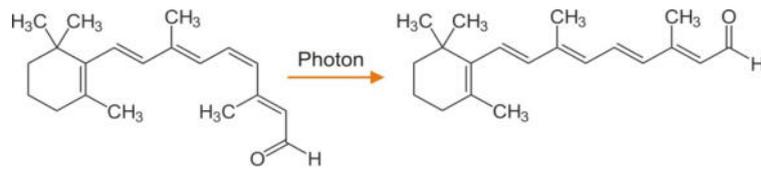


Abb. 3.61 Umwandlung von 11-cis-Retinal in all-trans-Retinal

Rhodopsin zerfällt nun im Folgenden in all-trans-Retinal und Opsin (gebleichtes Rhodopsin). Während des Zerfalls, der über sehr viele Zwischenschritte verläuft und insgesamt etwa eine Minute dauert, entsteht als instabiles Zwischenprodukt das sogenannte photoerregte Rhodopsin Rh* (Metarhodopsin II). Rh* entsteht ganz am Anfang der Zerfallskette (ca. nach 1 ms), seine Lebensdauer beträgt etwa eine Sekunde.

Das Rh* löst eine biochemische Kaskade aus, die die Wirkung des Lichtreizes verstärkt. Würde die Absorption eines Photons zu Strukturänderungen an nur *einem* Botenstoffmolekül führen, könnte damit maximal ein einziger Ionenkanal geschlossen werden, da der Botenstoff dauerhaft an den entsprechenden Ionenkanal ankoppeln muss. Das resultierende Signal bei einem solchen Vorgang wäre zu klein um die Transmitterfreisetzung merklich beeinflussen zu können. Daher wird beim Sehprozess eine biochemische Kaskade zwischen Lichtdetektion und Öffnen des Ionenkanals geschaltet, die ähnlich funktioniert, wie eine Elektronenlawine in einem Geiger-Müller-Zählrohr oder in einem Kanalelektronenvervielfacher: ein Photon kann damit zur Strukturänderung an vielen Botenstoffmolekülen führen und viele Ionenkanäle steuern.

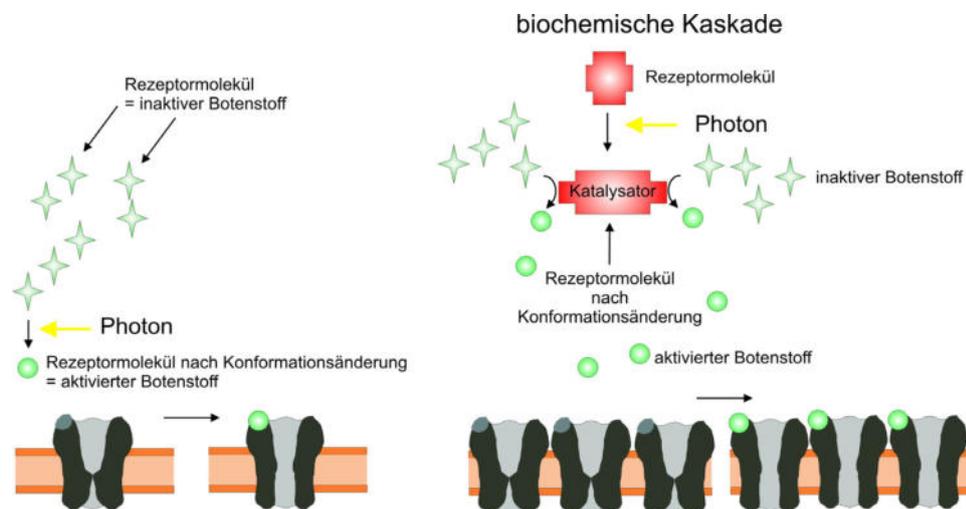


Abb. 3.62

links: Ohne Kaskade führt die Absorption *eines* Photons zur Öffnung *eines* Ionenkanals.

rechts: Prinzip einer biochemischen Kaskade. Die Absorption eines Photons führt zu einer Konformationsänderung eines Rezeptormoleküls, das in seinem veränderten Zustand viele Botenstoffmoleküle aktivieren kann.

Rh* bindet das Molekül Transducin, welches dadurch aktiviert wird. Das aktivierte Transducin trennt sich nun wieder vom Rh*. Dadurch steht das Rh* wieder zur Verfügung, um weitere Transducinmoleküle zu aktivieren (bis zu seinem Zerfall etwa 500 Stück). Das aktivierte Transducin kann nun seinerseits ein Enzym, die sog. cGMP-

Phosphodiesterase aktivieren. Deren Aufgabe ist es, einen Teil des sog. cGMP-Moleküls abzuspalten, wodurch 5'-GMP entsteht. Das Botenstoffmolekül cGMP sorgt dafür, dass die Na⁺-Kanäle offen gehalten werden. Eine Reduzierung der cGMP-Konzentration führt zum Schließen der Na⁺-Kanäle.

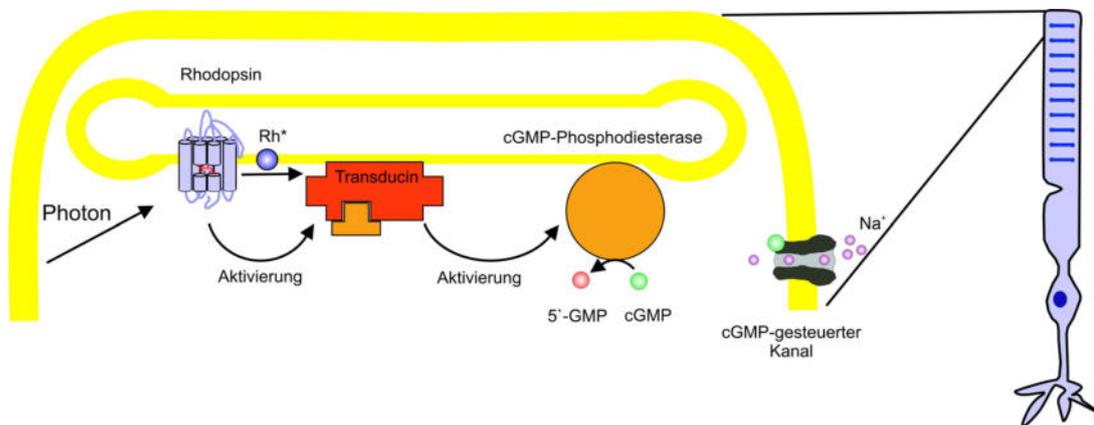


Abb. 3.63 Vereinfachte Enzymkaskade im Außensegment eines Stäbchens

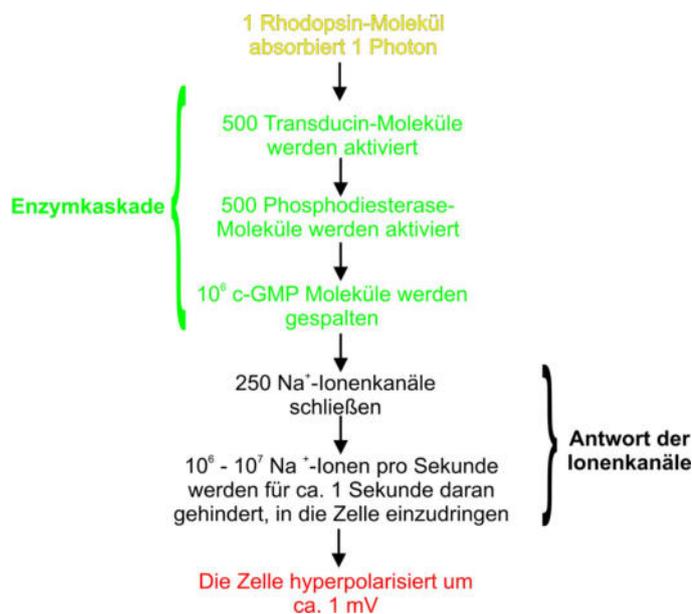


Abb. 3.63 Enzymkaskade im Stäbchen bei Absorption nur eines Photons

Dabei zerlegt ein einziges cGMP-Phosphodiesterase-molekül durchschnittlich etwa 2000 cGMP-Moleküle. Bei dem Prozess wird nun insgesamt eine ca. 10⁶-fache Verstärkung erreicht, d. h. ein Photon führt zur Spaltung von 10⁶ cGMP-Molekülen, was zur Schließung von mehreren hundert Ionenkanälen führt.

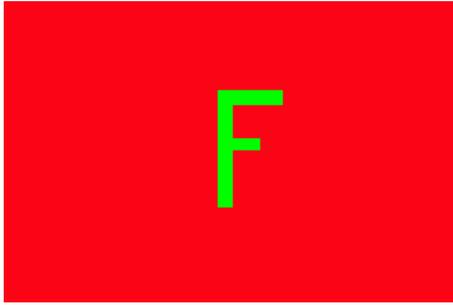
Das zerfallene Rhodopsin durch den **Rhodopsin-zyklus** mithilfe von Vitamin A wieder in den ursprünglichen Zustand (11-cis-Form) zurückverwandelt.

Quellen:

Alberts et al., „Molecular Biology of the Cell“, Garland, New York 1994

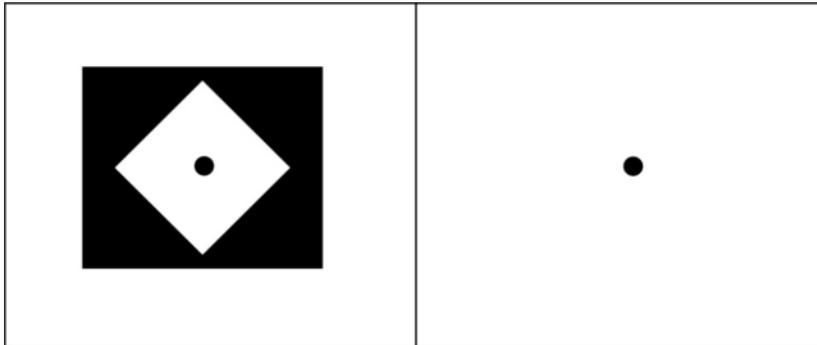
Kandel et al., „Neurowissenschaften“, Spektrum, Heidelberg 1996

Optische Täuschungen I: Nachbilder



Sieht man ca. 30 Sekunden auf das grüne „F“, und schaut anschließend auf eine weiße Fläche, so sieht man ein Nachbild in den Komplementärfarben.

Abb. 3.64 a



Sehen Sie 30 Sekunden auf die linke Hälfte der Abbildung, dann auf den schwarzen Punkt rechts. Sie sollten nun das Foto positiv sehen.

Abb. 3.64 b

Erklärung für Nachbilder

Bei länger andauernden Lichtreizen vermindert sich die Sensitivität der Lichtsinneszellen (**Adaptation**, lat. *adaptare*: anpassen). Die Lichtsinneszellen, die z. B. für Rot zuständig sind, adaptieren durch das Starren auf die rote Fläche. Nun wird auf eine weiße Fläche geschaut. Da bei der additiven Farbmischung alle Farben zusammen Weiß ergeben, hier aber Rot durch die Adaption schwächer erscheint, sieht man Grün (die Komplementärfarbe). Dies gilt natürlich entsprechend auch für alle anderen Farben. Bei dem zweiten Beispiel für Nachbilder werden die Lichtsinneszellen durch das Starren auf die hellen Flächen erschöpft, bei den dunklen Flächen wird kaum adaptiert. Nun wird auf eine weiße Fläche geschaut. Die adaptierten Sinneszellen vermitteln einen im Vergleich dunkleren Seheindruck, obwohl die Helligkeit objektiv gleich ist.

Die Adaptation

Als Adaptation wird die Einstellung des Organismus auf die jeweiligen Umwelt- oder Reizbedingungen bezeichnet. Im engeren Sinn soll im Folgenden unter Adaptation die Anpassung der Sinneszellen an die jeweiligen Reizgrößen verstanden werden. In diese Rubrik gehören u. a.:

- Anpassung des Auges an die Lichtintensität
- Anpassung des Auges an die Lichtfarbe
- Anpassung der Hörempfindlichkeit an das Schallsignal

Nun soll die Adaptation in den Sinneszellen des Auges näher betrachtet werden. Diese Adaptation kann verschiedene Ursachen haben:

- Lichtflussadaptation (Pupillenreflex)
- Pigmentadaptation (Bleichung des Rhodopsins)
- Membranadaptation (Abnahme der Ca^{2+} -Konzentration)

Schnelle Adaptation durch Lichtflussadaptation – der Pupillenreflex

Beim Pupillenreflex wird die Weite der Iris (Regenbogenhaut) verändert, was eine schnelle Anpassung der relativen Lichtmenge bewirkt, die in das Auge eintritt.

Afferenz (lat. *afferre* herbeitragen) bezeichnet die Gesamtheit aller von den Sinnesorganen (Rezeptor) zum Zentralnervensystem laufenden Nervenfasern. Das Gegenstück bildet die **Efferenz** (lat. *efferre* hinausragen): Nervenfasern, die Aktionspotentiale vom Zentralnervensystem zu den Erfolgsorganen (**Effektoren**), also zu einem Muskel, einer Drüse oder zu Pigmentzellen leitet. Das Erfolgsorgan ist das Endziel einer efferenten Erregung. Afferenz und Efferenz sind Bestandteil des **Reflexbogens** eines Reflexes. Monosynaptische Reflexbögen verlaufen über nur eine einzige Synapse direkt vom Rezeptor zum Effektor. Beim polysynaptischen Reflexbogen hingegen sind zwischen Rezeptor und Effektor noch sog. Interneurone geschaltet. In der Regel verläuft ein Reflexbogen über das Rückenmark und es findet keine Verarbeitung des Reizes durch das Gehirn statt.

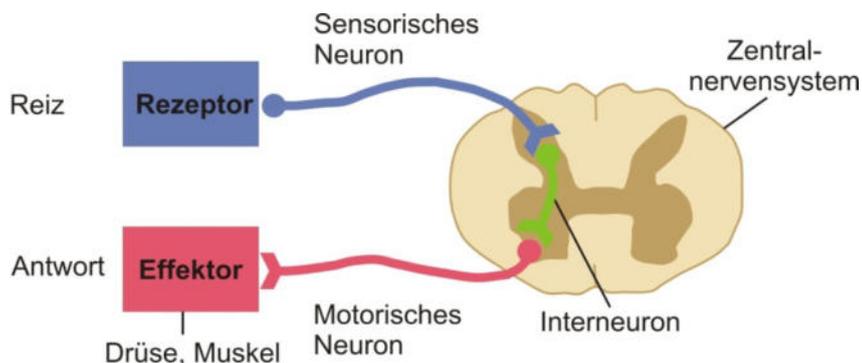


Abb. 3.65 Grundbestandteile eines Reflexbogens

Afferenz: Die Information über den erhöhten Lichteinfall wird von lichtempfindlichen Photorezeptoren in der Netzhaut über den Sehnerv zu den sog. **prätektalen Kernen** geleitet. Diese leiten die Helligkeitsinformation beidseitig in die **Edinger-Westphal-Kerne**.

Efferenz: Dort findet dann eine Verschaltung auf den Augenbewegungsnerv statt. Über das **Ciliarganglion** wird der **Irismuskel** (Pupillenverenger) zur Kontraktion ange-regt und damit die Pupille verengt. Da einerseits beide prätektalen Kerne über eine Querverbindung (**Sehbahn**) verbunden sind und zusätzlich von jedem Auge eine Verknüpfung zu beiden prätektalen Kernen besteht, wird der Reflex von beiden Augen gleichzeitig durchgeführt, auch wenn nur ein Auge plötzlich beleuchtet wird.

Der Pupillenreflex weist ein für Reflexe untypisches Merkmal auf: die Interneurone des Reflexbogens befinden sich, im Gegensatz zur sonst üblichen Verschaltung über das Rückenmark, im Gehirn.

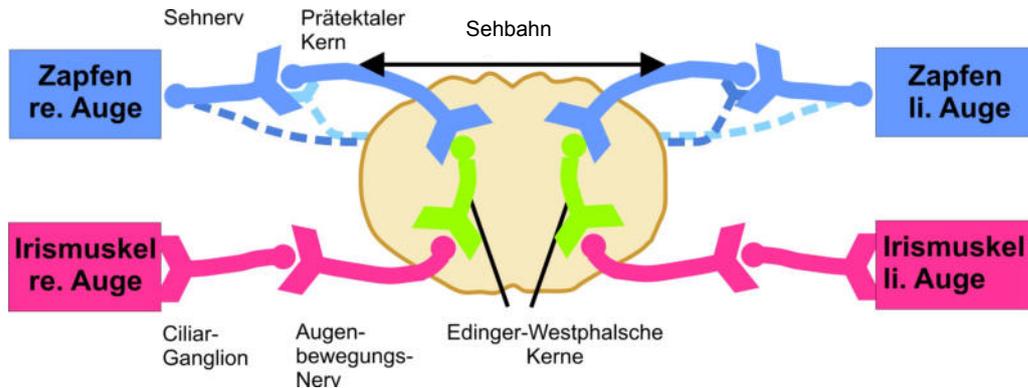


Abb. 3.66 Pupillenverengung

Langsame Adaptation: Vorgänge in der Netzhaut

In einem zweiten Schritt ändern die lichtempfindlichen Photorezeptoren der Netzhaut ihre Empfindlichkeit. Ein sehr offensichtliches Beispiel der Adaptation kann beobachtet werden, wenn eine Person sich aus der vollen Sonne in ein Gebäude hinein bewegt. Die visuelle Umgebung im Gebäude wird zuerst nahezu schwarz erscheinen. Nach einigen Minuten ist die Person dann wieder in der Lage, Details zu erkennen. Allerdings ist der Blick aus dem Fenster dann wieder unangenehm, da die großen Leuchtdichten draußen nun starke Blendung verursachen.

1. Ursache für Nachbilder: Die Pigmentadaptation

Rhodopsin ist das zentrale Molekül der Lichtabsorption in der Rezeptorzelle. Durch Absorption eines Photons geht es in einen angeregten Zustand Rh^* über. Über mehrere Zwischenstufen wird das angeregte Rhodopsin wieder in Rhodopsin umgewandelt. Die Spaltung und Resynthese von Rhodopsin läuft dabei zyklisch ab und verbraucht Energie in Form von ATP. Dies ist der Rhodopsinzyklus. Das Durchlaufen des Rhodopsinzyklus ist zeitaufwändig. Daher kann es bei andauernder hoher Reizintensität zur Anhäufung von Rh^* kommen (Bleichung von Rhodopsin). Auf neue Lichtreize kann nicht mehr reagiert werden, da kurzfristig kein Rhodopsin mehr zur Verfügung steht, um den Lichtreiz zu detektieren.

2. Ursache für Nachbilder: Membranadaptation

Eine länger andauernde Belichtung führt in den Rezeptorzellen zu einer Abnahme der Ca^{2+} -Konzentration. Sehr helles Licht schließt alle cGMP-gesteuerten Na^+ -Kanäle. Bei andauernder Belichtung kommt es zu einer langsamen Abnahme der Ca^{2+} -Konzentration im Außensegment der Zapfen, da normalerweise auch Ca^{2+} durch die cGMP-gesteuerten Na^+ -Kanäle einströmt. Durch die geschlossenen cGMP-gesteuerten Kanäle wird der Einstrom von Ca^{2+} unterbunden, eine in der Zapfenmembran befindliche Ca^{2+} -Pumpe schleust das Ca^{2+} aber weiterhin aus der Zelle aus. Die Ca^{2+} -Konzentration nimmt also ab. Dies hat zwei Konsequenzen:

- Calcium hemmt die Herstellung von cGMP. Eine Abnahme der Calciumkonzentration hebt diesen hemmenden Effekt auf. Als Folge wird mehr cGMP synthetisiert. Hierdurch öffnen sich einige cGMP-gesteuerte Kanäle erneut und der Zapfen depolarisiert langsam. Nach erfolgter Depolarisation können wieder Lichtreize verarbeitet werden. Dieser Effekt steuert einen Regelkreis, der dafür sorgt, dass man während einer andauernden hohen Belichtung relativ schnell wieder neue Lichtreize verarbeiten kann. Dieser Regelkreis benötigt trotzdem eine gewisse Zeit, die Reiz-

empfindlichkeit des Zapfens ist während dieser Zeit vermindert. Der Effekt ist ähnlich wie bei der Bleichung des Rhodopsins.

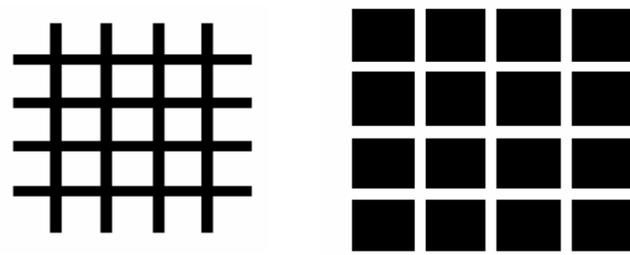
- Calcium wirkt auf mehrere Proteine der Phototransduktion ein. Eine Abnahme der Ca^{2+} -Konzentration beschleunigt die Inaktivierung des Rhodopsins und verringert die Empfindlichkeit der cGMP-gesteuerten Kanäle auf Änderungen der cGMP-Konzentration. Um die gleiche Anzahl cGMP-gesteuerter Kanäle zu schließen, ist nun ein stärkerer Lichtreiz nötig. Bei anhaltender Beleuchtung nimmt daher die kleinste Intensitätserhöhung, die eine messbare Änderung des Rezeptorpotentials bewirkt, ab.

Hell-Dunkel-Adaptation

Photopisches Sehen (**Tagsehen**) bezeichnet das Sehen des Menschen bei ausreichender Helligkeit, wobei Farben wahrgenommen werden. Im Gegensatz dazu steht das skotopische Sehen bei geringer Helligkeit (**Nachtsehen**) das keine Farbwahrnehmung ermöglicht („Nachts sind alle Katzen grau“). Dazwischen gibt es einen Übergangsbereich, das mesopische Sehen (**Dämmerungssehen**). Die Photorezeptoren für das Tagsehen sind die Zapfen der Netzhaut, die wesentlich lichtempfindlicheren Stäbchen sind hingegen für das Nachtsehen zuständig. Im mesopischen Bereich tragen sowohl Zapfen als auch Stäbchen zur Bildwahrnehmung bei.

Da die Stäbchen blauempfindlicher als die Zapfen sind und daher einen anderen Eindruck der Helligkeit verschiedener Farben als die Zapfen vermitteln, kommt es zu einer geänderten Farbwahrnehmung, die vor allem in der Dämmerung merkbar ist, sobald die Dunkeladaptation einsetzt. Vor allem einige Blautöne erscheinen wesentlich leuchtender. Daher wird oft in künstlerischen Darstellungen oder auch bei der Beleuchtung für Film- und Fernsehaufnahmen, die Nachtstimmung hervorrufen sollen, ein hoher Anteil blauer Farbschattierungen verwendet. Dieser Trick wird "amerikanische Nacht" genannt. Aus demselben Grund erscheint Mondlicht "kälter" (bläulicher) als Sonnenlicht, obwohl es eigentlich geringfügig rötlicher ist.

Optische Täuschungen II: Kontrasttäuschungen



Hermann-Gitter

Die Kreuzungspunkte erscheinen grau.

Abb 3.67 a



Grauvergleich

Die grauen Flächen in der Mitte erscheinen unterschiedlich hell, sind aber identisch.

Abb 3.67 b



Mach'sche Bänder

An den Rändern erscheinen die Kanten heller bzw. dunkler. Wenn man alles bis auf eine Fläche abdeckt, sind die Teilflächen homogen.

Abb 3.67 c

Erklärung für die Kontrastverstärkung

Die Überbetonung der Kontraste rührt aus einer speziellen Verschaltung der Rezeptoren im Auge her (laterale Hemmung). Sie bewirkt eine verstärkte Wahrnehmung von Kanten und lässt Bilder schärfer erscheinen.

Signalverschaltung und Laterale Hemmung

Die Signalverarbeitung erfolgt nicht erst im Gehirn, sondern beginnt bereits im Nervensystem. Die Signale der Rezeptorzellen werden auf vielfältige Weise zusammengefasst und verschaltet. Die beiden grundlegendsten Verschaltungsmöglichkeiten sind die **Divergenz** und die **Konvergenz**. Bei konvergenter Verschaltung werden die Signale vieler Rezeptorzellen in einer nachgeschalteten Nervenzelle gebündelt. Bei divergenter Verschaltung sendet eine Rezeptorzelle Signale an viele nachgeschaltete Nervenzellen.

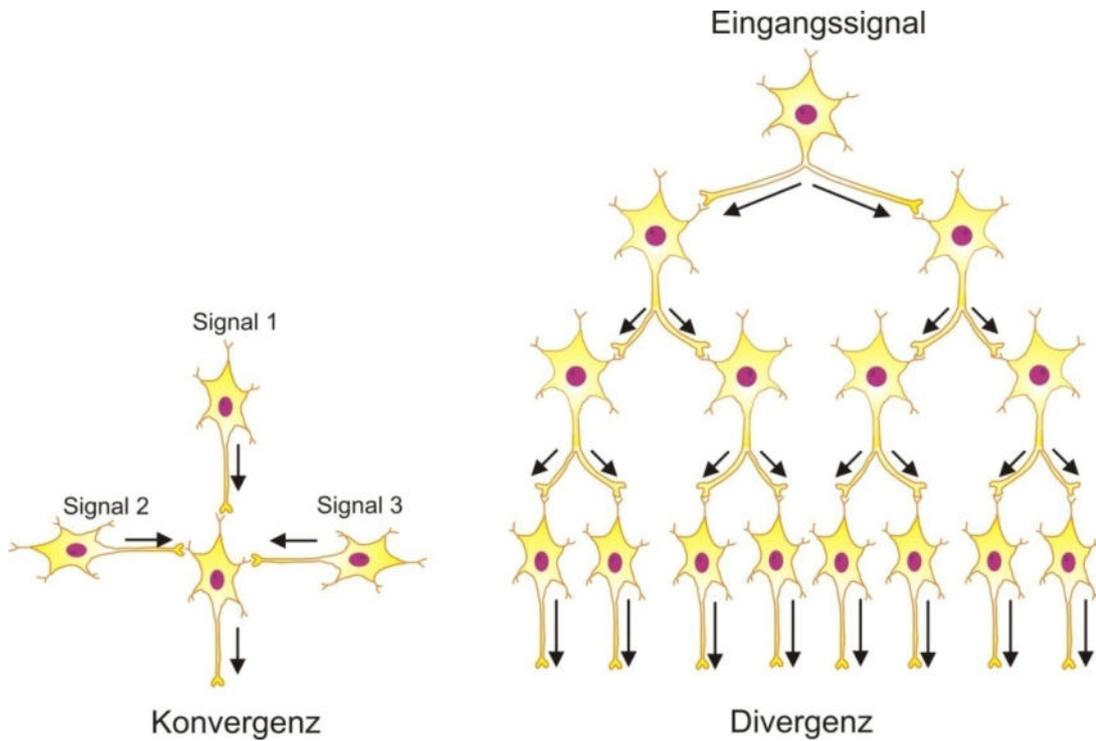


Abb. 3.68

Als **laterale Hemmung** bezeichnet man in der Neurobiologie ein Verschaltungsprinzip von Nervenzellen, das der neurophysiologischen Reizverarbeitung dient. Abb. 3.69 vereinfacht das Verständnis dieses Prinzips. Zu sehen sind drei Rezeptoren beispielsweise auf der Oberfläche der Haut. Die beiden äußeren werden stärker erregt als der innere Rezeptor. Die nebenstehenden Zahlen sind beliebige relative Einheiten, die Auskunft über die Stärke geben sollen. Je größer die Zahl, desto größer die Erregung. Rote Zahlen sind erregend, grüne Zahlen sind hemmend. Die Stärke der Erregung wird nun in der Frequenz der Aktionspotentiale kodiert und weitergeleitet. Das abgebildete Verschaltungsschema zeigt **hemmende Interneurone**, die ein erregendes ankommendes Signal in ein hemmendes fortführendes Signal umwandeln. Die Umwandlung von einer Erregung in eine Hemmung geschieht mittels unterschiedlicher Neurotransmitter. Durch die hemmenden Interneurone wird die Übertragung auf das

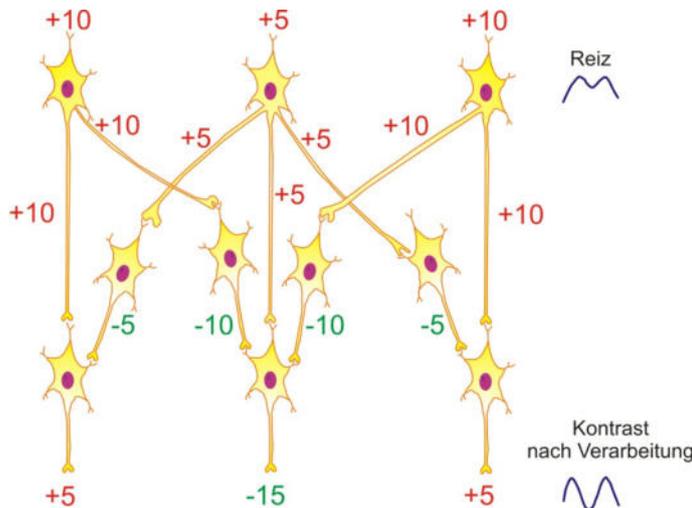


Abb. 3.69

mittlere Neuron abgeschwächt. Diese Abschwächung erfolgt proportional zur Erregung des Interneurons. Durch einfaches Summieren der erregenden und hemmenden Einflüsse auf das zweite Neuron ergibt sich eine als Ergebnis der lateralen Hemmung eine Kontrastverstärkung. Damit werden Gestaltgrenzen herausgebildet, was bedeutsam für die Orientierung sein kann. Eine mögliche Folge ist aber auch die Überbetonung von Kontrasten.

Optische Täuschungen III: Geometrische Täuschungen

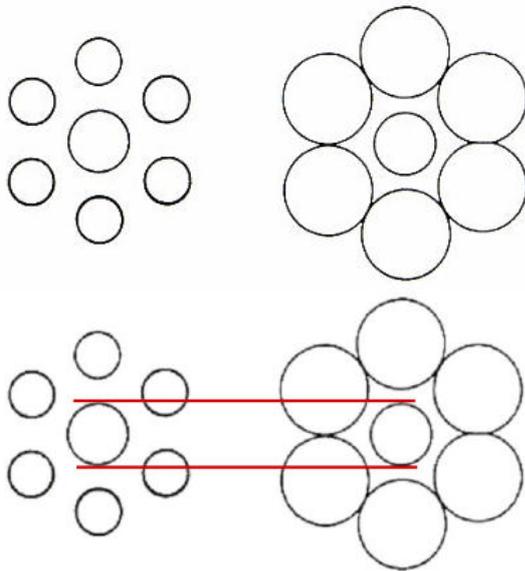


Abb. 3.70 a

Ebbinghaus-Täuschung bzw. Größenkontrast-Täuschungen

Der Eindruck der Größe eines Objekts wird stark durch die Größe benachbarter Objekte beeinflusst. Die zentralen Kreise in beiden Figuren sind gleich groß.

Müller-Lyer-Illusion

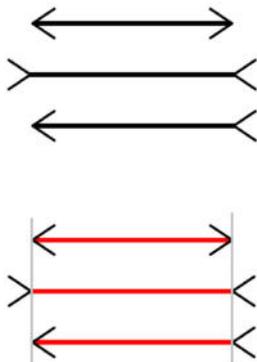


Abb. 3.70 b

Das Phänomen: Eine Linie zwischen zwei spitzen Winkeln erscheint deutlich kürzer als eine gleich lange Linie, bei der die Pfeilspitzen umgekehrt sind.

Eine mögliche Erklärung (nach R. Gregory) ist, dass die Linien unbewusst als räumliche Objekte interpretiert werden, etwa als Innen- und Außenecken einer Wand (Abb. 3.20 c). Ein Indiz hierfür ist, dass Afrikaner, die in runden Hütten aufgewachsen sind, nicht der Müller-Lyer-Täuschung unterliegen.

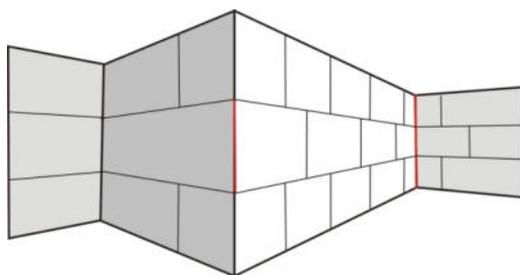


Abb. 3.70 c

Da wir visuelle Reize stets mit uns schon bekannten Dingen vergleichen, kommt es zu solchen Fehlinterpretationen. Täuschungen wie die Müller-Lyer-Illusion sind im Alltag in zweidimensionalen Darstellungen (also auch im Netzhautbild) dreidimensionaler Szenen enthalten. Die Vertreter dieser Theorie vermuten, dass unser Wahrnehmungssystem aus der bekannten Linienkonfiguration auf die Lage der Linie im Raum schließt und die Netzhautbildgröße mit der scheinbaren Entfernung verrechnet. Nach dem **Emmert'schen Gesetz** erscheint darum die Linie mit den zur Geraden hin zeigenden Pfeilspitzen länger als dieselbe Linie mit umgekehrt orientierten Pfeilspitzen.

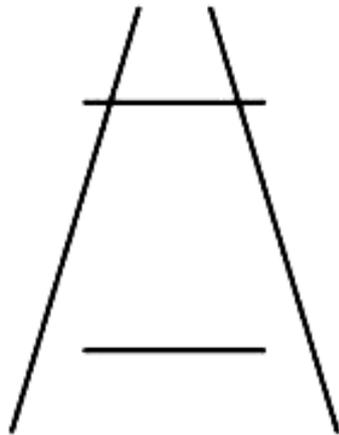


Abb. 3.70 d

Ponzo-Illusion oder Railway-Lines-Illusion

Wie kommt es zu der Täuschung? Unser Gehirn fasst die zusammenlaufenden „Eisenbahnschienen“ als eigentlich parallele Linien auf, die in großer Tiefe ihren Fluchtpunkt haben. So entsteht der Eindruck räumlicher Tiefe. Dadurch ordnet unser Gehirn auch die horizontalen Strecken räumlich an. Aufgrund der Streckenführung erscheint die obere Strecke weiter entfernt, denn sie ist dem Fluchtpunkt näher. Die von uns wahrgenommene Größe eines Gegenstands bezieht die vermeintliche Entfernung und die tatsächliche Größe des Netzhautbilds ein und verrechnet diese. Bei der Railway-Lines-Illusion ist das Netzhautbild der beiden Linien gleich groß, die (vermeintliche) Entfernung aber unterschiedlich, sodass die obere Linie als größer wahrgenommen wird.

Ursachen für geometrische optische Täuschungen

Geometrische Täuschungen resultieren aus einem Interpretationsfehler unseres Gehirns. Sie sind erfahrungsabhängig. Sie entstehen oft (nicht immer) aus einer fehlerhaften Anwendung des **Emmert'schen Gesetzes**. Das Emmert'sche Gesetz beschreibt einen quantitativen Zusammenhang zwischen der Größe eines Objektes auf der Netzhaut G_{ret} , der wahrgenommenen Distanz D_W und der wahrgenommenen Größe G_W . Es gilt

$$G_W = c G_{ret} D_W \quad \text{mit } c \text{ als multiplikativer Konstante}$$

Der „schwächste Faktor“ bei der Berechnung der Größe eines Objektes ist die wahrgenommene Distanz. Mangelnde Tiefen- oder Entfernungsinformation kann zu Größenfehlschätzungen führen. Beispielsweise kann ein weiter entferntes Objekt auf gleicher Höhe eines zweiten Objekts erscheinen und doch aufgrund der falsch wahrgenommenen Entfernung wesentlich kleiner eingeschätzt werden, als es in Wahrheit ist.

Optische Täuschungen IV: Der Stroboskop-Effekt

Als stroboskopischen Effekt bezeichnet man den scheinbar verlangsamten oder umgekehrten Ablauf von periodischen Prozessen, die nur zu bestimmten, regelmäßig aufeinander folgenden Zeitintervallen beobachtet werden, zum Beispiel mittels Lichtblitzen (Stroboskop) oder durch eine rotierende Scheibe mit Fenstern, die den Blick nur zeitweise freigeben. Wenn die Frequenz, mit der die Bilder aufeinanderfolgen etwa 16 Hz oder mehr beträgt, verschmelzen die beobachteten Phasen des Prozesses wegen der Nachbildwirkung zu einem scheinbar kontinuierlichen Ablauf. Wenn der Abstand der Zeitintervalle gleich der Periodendauer des Prozesses (oder ein Vielfaches davon) ist, dann wird der Prozess immer in derselben Phase des periodischen Ablaufs beobachtet, und er scheint still zu stehen. Ist der Abstand der Zeitintervalle ein wenig größer, dann wird der Prozess immer in einer etwas späteren Phase beobachtet als im vorhergehenden Zeitintervall, und der Prozess scheint langsam vorwärts abzulaufen. Ist hingegen der Abstand der Zeitintervalle ein wenig kleiner als die Periodendauer, dann ist die Phase immer etwas früher, und der Prozess läuft scheinbar langsam rückwärts.

Bildverarbeitung im Gehirn

Die Nachbildwirkung beruht auf einem mangelhaften zeitlichen Auflösungsvermögen des menschlichen Auges. Sie wird erzeugt durch das Abklingen des Lichtreizes auf der Netzhaut, der für eine kurze Zeit nach seinem Ende nachwirkt. Bilder, die in genügend schneller Bildfrequenz aufeinanderfolgen, verschmelzen im Gehirn zu einer durchgehenden Bewegung. Der Nachbildeffekt bewirkt jedoch lediglich eine Verschmelzung durch Überlagerung dieser Einzelbilder, was das Filmempfinden – vereinfacht dargestellt – „glättet“. Erst durch die Nachbildwirkung wird Bewegungswahrnehmung im Film möglich. Sie führt dazu, dass eine Reihe von Bildern, die in ihren räumlichen Anordnung wenig voneinander abweichen, vom Gehirn nicht einzeln, sondern als bewegtes Ganzes wahr genommen werden. Diese Bilder müssen in rascher Folge gezeigt werden (etwa 12 Einzelbilder pro Sekunde), damit sie nicht als Reihe verschiedener Bilder identifiziert werden. Im Film wird dieser Effekt durch die Dunkelphasen zwischen zwei Einzelbildern verstärkt.

Darum rollen Räder im Film rückwärts

Der Effekt der Rückwärtsbewegung entsteht durch den Stroboskopeffekt, weil bei einem Film 25 Bilder pro Sekunde aufgenommen werden. Die Kamera belichtet dabei also 25 Einzelbilder, die unser Gehirn zu einer Bewegung zusammensetzt. Dabei geht unser Hirn folgendermaßen vor: Es nimmt quasi ein Vorher- und ein Nachher-Bild und "berechnet" daraus die Bewegung. Das Auge sucht sich aber, wenn es zwei Bilder sieht, immer die Bewegung aus, die am kürzesten ist. Bei einem Speichenrad beispielsweise folgen die Augen nicht Bild für Bild dem Verlauf einer Speiche im Uhrzeigersinn, sondern sie suchen sich die Speiche aus, die am nächsten vom Ausgangspunkt der beobachteten Speiche weg ist. So ergibt sich daraus bei einer gewissen Geschwindigkeit eine Rückwärtsbewegung. Dreht sich ein Rad aber in einer Fünfundzwanzigstelsekunde einmal komplett herum, scheint es uns, als stehe das Rad still. Denn auf den aufgenommenen Einzelbildern ist die Bewegung nicht zu erkennen.

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Optische Täuschungen“ (ca. 4 Std)

Die Schülerinnen und Schüler...

- können nachvollziehen, wie in den Photorezeptoren des Auges Nervensignale erzeugt werden,
- kennen verschiedene Arten optischer Täuschungen und können deren Ursachen benennen,
- sind in der Lage zu beschreiben, wie die Anpassung der Empfindlichkeit von Sinneszellen funktioniert,
- kennen verschiedene Verschaltungsprinzipien bei Nervenzellen und können Auswirkungen auf die Reizverarbeitung beschreiben.

Dieses Kapitel ist im Lehrplan als fakultativ ausgewiesen. Die Inhalte in diesem Kapitel knüpfen an die Kapitel „Erregungsleitung im Nervensystem“ und „Das Auge“ an.

In der ersten Unterrichtseinheit wird auf Vorwissen aus dem Lehrplankapitel 1.1 (Das Auge, Aufbau der Retina, Photorezeptoren, Farbsehen) zurückgegriffen. Nachdem man sich in Kapitel 3.2 mit der Weiterleitung von Nervenimpulsen beschäftigt hat, stellt sich die Frage, wie diese Nervenimpulse überhaupt entstehen. Dies wird am Beispiel des Sinnesorganes Auge erläutert. Dieser Abschnitt ist grundlegend für die Anpassung der Empfindlichkeit der Photorezeptoren.

Im Anschluss daran lernen die Schülerinnen und Schüler verschiedene Arten der optischen Täuschung kennen. Als motivierender Einstieg kann ein Lernzirkel dienen, bei dem sie verschiedene Arten optischer Täuschungen betrachten und klassifizieren. Auf der mitgelieferten CD sind einige Beispiele zu optischen Täuschungen zu finden. Im Internet gibt es weitere Abbildungen sehr vieler optischer Täuschungen, z. B. auf:

http://de.wikipedia.org/wiki/Optische_T%C3%A4uschung

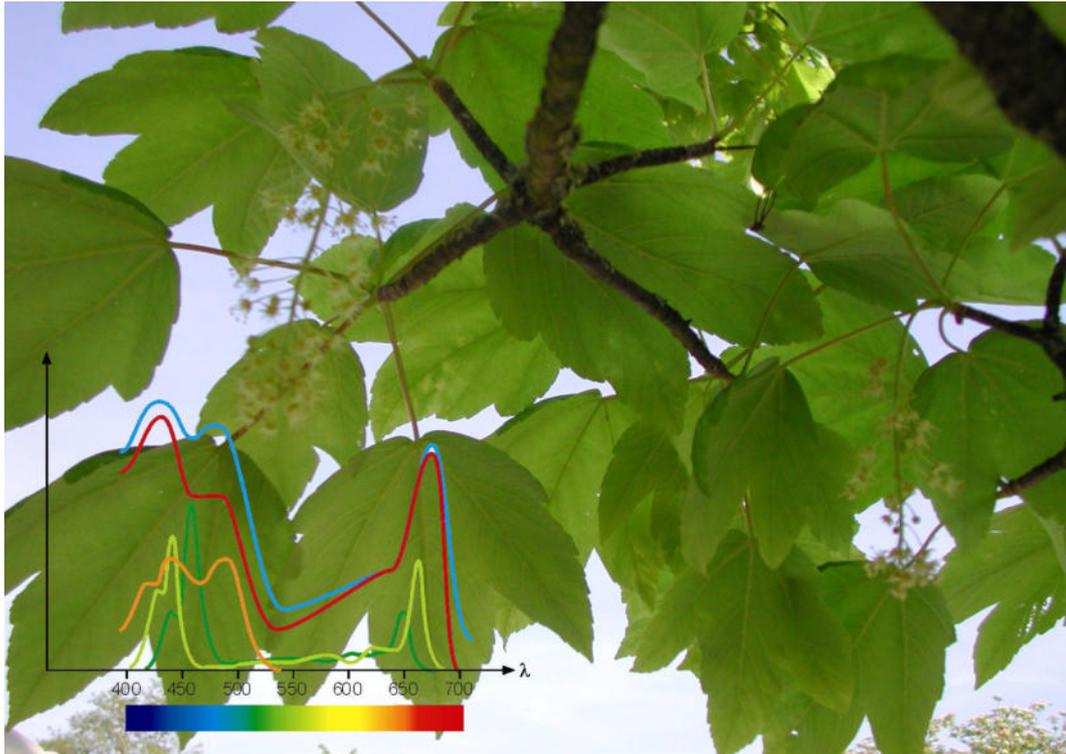
<http://www.michaelbach.de/ot/>

http://www.fh-jena.de/contrib/fb/et/cbt/dbv/opt_t/opt_taeuschung.html

<http://www.biovbk.de/40725.html>

Im weiteren Verlauf können die Ursachen der verschiedenen optischen Täuschungen (Nachbilder, Kontrasttäuschungen) auf Basis des bereits Gelernten über Entstehung, Weiterleitung und Verrechnung von Nervenimpulsen geklärt werden. Es besteht hier die Möglichkeit, nur eine dieser optischen Täuschungen vertieft zu behandeln. Die geometrischen Täuschungen fallen aus dem Rahmen, denn ihre Ursache liegt in der erfahrungsabhängigen Signalverarbeitung.

4. Photosynthese



4.1 Ort und Ablauf der Photosynthese

Alles Leben auf der Erde wird direkt oder indirekt durch die Photosynthese ermöglicht. In der Photosynthese wird die Energie des Sonnenlichts in biologisch nutzbare Energie umgewandelt. Auch bestimmte Bakterien betreiben Photosynthese, doch vor allem die Photosynthese der grünen Pflanzen liefert den Sauerstoff, ohne den tierisches Leben und auch unsere Existenz nicht möglich wäre. Photosynthetische Organismen müssen keine organischen Stoffe als Nahrung aufnehmen, sie bauen diese aus anorganischen Stoffen mithilfe von Licht auf und bilden damit die Basis der Nahrungspyramide. Somit beziehen alle Tiere, die diese Organismen fressen und auch allen weiteren Glieder der Nahrungskette, bis hin zum Menschen, ihre Lebensenergie aus dem Sonnenlicht.

Die Leistungsfähigkeit der Photosynthese ist gewaltig: Eine hundertjährige Buche, mit ca. 200 g Chlorophyll in ihren Blättern, assimiliert an einem Sonnentag ca. 19 kg Kohlendioxid. Dabei werden 12 kg Kohlehydrate und rund 14 kg Sauerstoff gebildet. Die jährliche Produktion an Biomasse durch die Photosynthese der grünen Pflanzen, Algen und Bakterien beträgt derzeit etwa $2 \cdot 10^{14}$ kg; in dieser Biomasse ist eine Energie von etwa $13 \cdot 10^{20}$ J. gespeichert. Im Vergleich dazu wird der Energiebedarf der Weltbevölkerung im Jahre 2030 nach seriösen Hochrechnungen bei ca. $7 \cdot 10^{20}$ J liegen. Allerdings kann man Biomasse nicht beliebig in Energie umwandeln, ohne unsere Lebensgrundlage zu vernichten. Doch könnten wir von der Natur lernen, wie die Energie des Sonnenlichts noch besser zur Energiegewinnung genutzt werden kann.

1886 hatte Ludwig Boltzmann, der Begründer der atomistischen Interpretation der Thermodynamik, geschrieben: „Der allgemeine Daseinskampf der Lebewesen ist daher nicht ein Kampf um die Grundstoffe [...], sondern ein Kampf um die Entropie, welche durch den Übergang der Energie von der heißen Sonne zur kalten Erde disponibel wird. Diesen Übergang möglichst auszunutzen, breiten die Pflanzen die unermessliche Fläche ihrer Blätter aus und zwingen die Sonnenenergie in noch unerforschter Weise, ehe sie auf das Temperaturniveau der Erdoberfläche herabsinkt, chemische Synthesen auszuführen, von denen man in unseren Laboratorien noch keine Ahnung hat.“

Die durch Photosynthese produzierte Biomasse der Pflanzen und Wälder hat sich im Laufe der Jahrtausende als Kohle, Erdöl und Erdgas abgelagert. Sie stellt somit eine gespeicherte Form der Sonnenenergie dar, welche die Grundlage unseres zivilisatorischen Energiebedarfs bildet. Die „regenerativen“ Energieformen, wie z. B. Photovoltaik und Solarthermie, vermeiden den Umweg über die photosynthetische Erzeugung von Biomasse und sind unter dem Aspekt der Nutzung der Solarenergie zu einem aktuellen Gegenstand von Forschung und Entwicklung geworden. Dass wir bei der Optimierung der Photovoltaik, d. h. bei der direkten Umwandlung der Energie des Lichts in elektrische Energie, von der im Laufe der Evolution optimierten Photosynthese lernen können, liegt nahe. So ist es inzwischen nicht länger nur ein Ziel der Biologie und Chemie, die Photosynthese vollständig zu verstehen, auch in der Physik und der Technik befasst man sich inzwischen ebenfalls sehr intensiv damit.

Quellen:

Pfaffenberger, „Anforderungen an den Energieträgermix der Zukunft“, International University, Bremen 2006 (folgender Link ist auf der CD z. B. über strg + Linksklick zu nutzen: (http://www.um.baden-wuerttemberg.de/servlet/is/31291/3_Prof_Pfaffenberger.pdf?command=downloadContent&filename=3_Prof_Pfaffenberger.pdf))

Möbius, „Licht und Photosynthese“, Wissenschaft fundiert, Freie Universität Berlin, 2008 (www.fu-berlin.de/presse/publikationen/fundiert/ → Licht und Finsternis → Leben → Licht und Photosynthese)

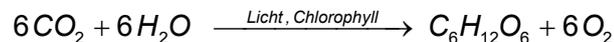
Boltzmann, „Populäre Schriften“, Barth-Verlag, Leipzig 1905, S. 40

www.stmwivt.bayern.de/energie-und-rohstoffe/energiespartipps/frames/02ener.html#04)

Definition und Überblick

Mit Photosynthese bezeichnet man allgemein jene Vorgänge, bei denen aus energiearmen, anorganischen Stoffen energiereiche, organische Verbindungen aufgebaut werden, wobei der Energiezuwachs letztendlich daraus resultiert, dass geeignete Farbstoffe (Pigmente) Lichtquanten absorbieren. Organische Verbindungen bestehen im Wesentlichen aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, wobei noch weitere Elemente wie Stickstoff, Schwefel oder Phosphor enthalten sein können (siehe auch „Kleines Kompendium der Biochemie“ auf der Begleit-CD).

Bei den grünen Pflanzen, die den Hauptanteil der Produzenten energiereicher organischer Substanz darstellen, sind die energiearmen, anorganischen Ausgangsstoffe Kohlenstoffdioxid (CO_2) und Wasser (H_2O), das energiereiche, organische Endprodukt ist Traubenzucker ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). Der absorbierende Farbstoff ist in erster Linie das grüne Chlorophyll. Außerdem entsteht bei der Photosynthese Sauerstoff, der zum großen Teil an die Umgebung abgegeben wird. Man fasst diese Vorgänge in der Summengleichung der Photosynthese zusammen



So einfach diese Gleichung aussieht, so komplex sind die Vorgänge, welche sich dahinter verbergen. Im 20. Jahrhundert lernte man, dass sich die Photosynthese in zwei Reaktionen aufteilen lässt: In eine von Absorptionsprozessen abhängige Primärreaktion (**Lichtreaktion**) und eine weitgehend lichtunabhängige Sekundärreaktion (**Dunkelreaktion**).

Ergänzung

Bei Pflanzen gibt es mehrere Stoffwechselforgänge, die durch Licht gesteuert werden. So sind auch an der Dunkelreaktion Enzyme beteiligt, welche durch Lichteinwirkung aktiviert bzw. deaktiviert werden können. Die Bezeichnung „Dunkelreaktion“ ist daher nicht ganz exakt, jedoch gebräuchlich. Überdies muss die Pflanze für ihre lebenswichtigen Stoffwechselforgänge die gebildete Glukose auch wieder abbauen, wozu Sauerstoff nötig ist; insgesamt produziert die Pflanze jedoch mehr Sauerstoff als sie verbraucht.

Der Ablauf der Dunkelreaktion konnte zuerst entschlüsselt werden und ist als **Calvin-Zyklus** bekannt geworden. Melvin Calvin erhielt dafür 1961 den Nobelpreis für Chemie. In der Dunkelreaktion wird aus CO_2 Zucker aufgebaut. Dazu werden zwei chemische Stoffe gebraucht, die in der Lichtreaktion gebildet werden: die Biomoleküle *ATP* und *NADPH*. *ATP* kann in Zellen Energie chemisch speichern und übertragen, *NADPH* kann Elektronen übertragen, es stellt damit ein Reduktionsmittel dar. Im Folgenden soll

nur die Lichtreaktion genauer betrachtet werden, der Prozess also, bei dem die Energie des Sonnenlichts in chemisch verwertbare Energie umgewandelt wird.

Chloroplasten als Ort der Photosynthese

Die Photosynthese findet in den sog. **Chloroplasten** statt. Betrachtet man ein grünes Laubblatt unter dem Lichtmikroskop, so erkennt man in den Zellen kleine, grüne, meist linsenförmige Gebilde, dies sind die Chloroplasten (Abb. 4.1). Im Unterricht eignen sich hierfür Blätter der leicht verfügbaren Aquariumpflanze „Wasserpest“ oder größere Blätter von Moospflänzchen sehr gut, weil sie sehr dünn sind und als Ganzes unter dem Mikroskop (ca. 100-fache Vergrößerung) betrachtet werden können.

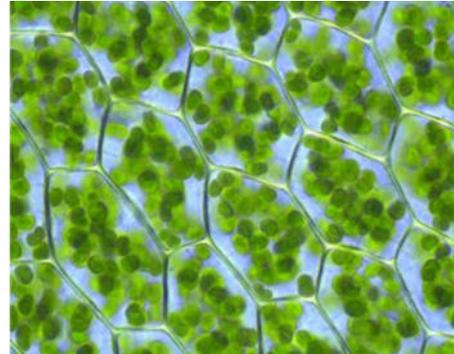


Abb. 4.1 Chloroplasten in einem Blättchen des Laubmosses *Plagiomnium affine* (Quelle: wikipedia)

Ein Chloroplast ist eine abgeschlossene Funktionseinheit mit der Aufgabe, organisches Material als Nahrung für die Pflanze zu produzieren. Während in unserem Körper Organe bestimmte Funktionen übernehmen, tun dies im Körper der Zelle die sog. **Zellorganelle**; ein Chloroplast ist ein solches. Abb. 4.2 zeigt das Modell eines Chloroplasten.

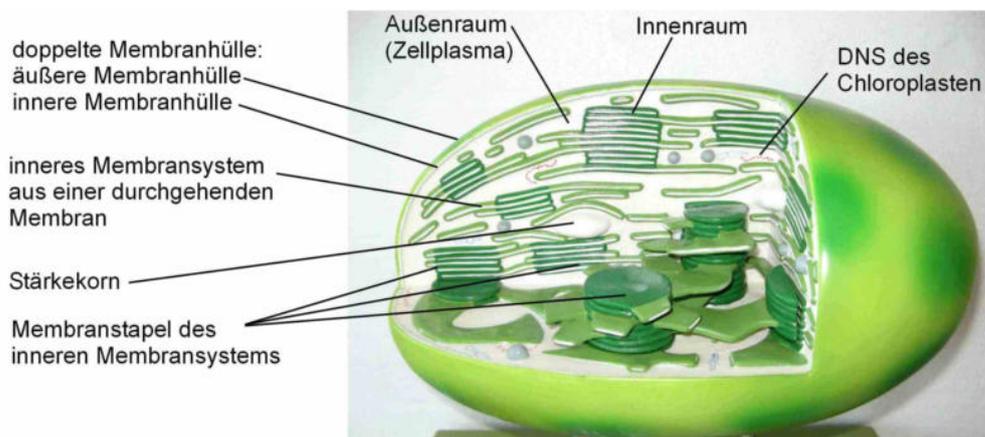


Abb. 4.2 Modell eines Chloroplasten

In Wirklichkeit sind die beiden Membranen eines Chloroplasten nicht grün sondern farblos, er erscheint jedoch grün, weil in seinem inneren Membransystem grüner Blattfarbstoff (Chlorophyll) eingelagert ist. Die dunkelgrünen Flecken auf der Hülle des Modells deuten an, dass sich an dieser Stelle Membranstapel unter der Hüllmembran befinden. Da hier der Blattfarbstoff in höherer Konzentration vorliegt, erscheinen diese Stellen auch in der Realität dunkler als die Umgebung.

Ein elektronenmikroskopisches Bild von einem nahezu vollständigen Schnitt durch einen Chloroplasten zeigt Abb. 4.3 (leichte Deformationen, v. a. der äußeren Membranen, sind Folge des Ultradünnschnitts). Deutlich ist zu erkennen, dass ein Chloroplast zwei äußere Membranhüllen besitzt.

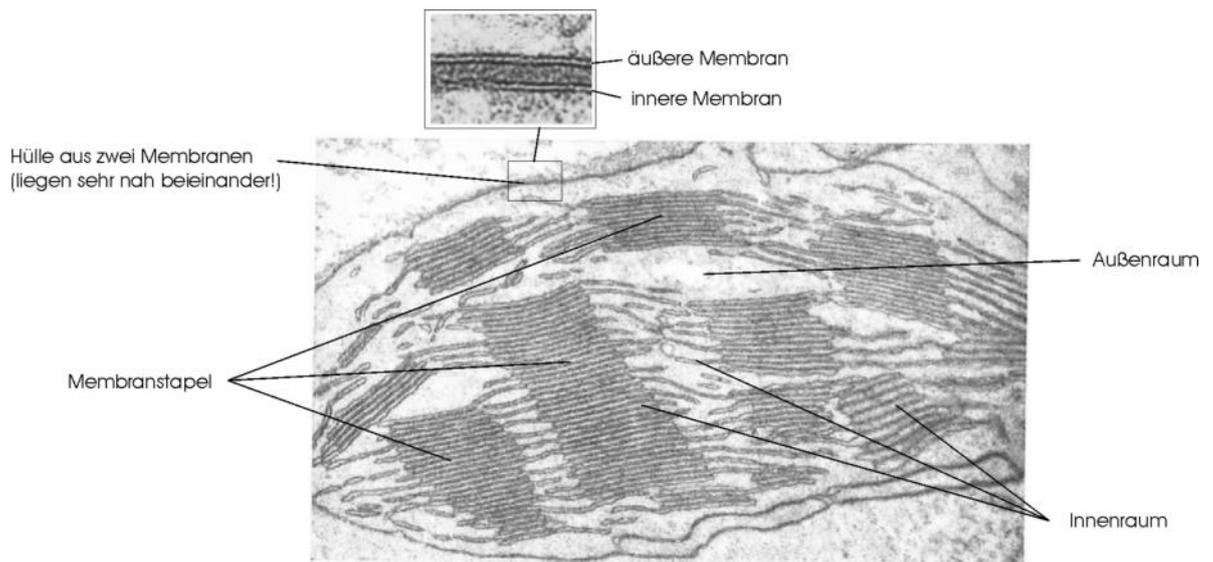


Abb. 4.3 Schnitt durch einen ausgewachsenen Chloroplasten, 40 000-fach, nach Menke, Strasburger, „Lehrbuch der Botanik“, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1978, S. 62 (mit freundlicher Genehmigung)

Wie sich ein Chloroplast entwickelt, zeigt Abb. 4.4:

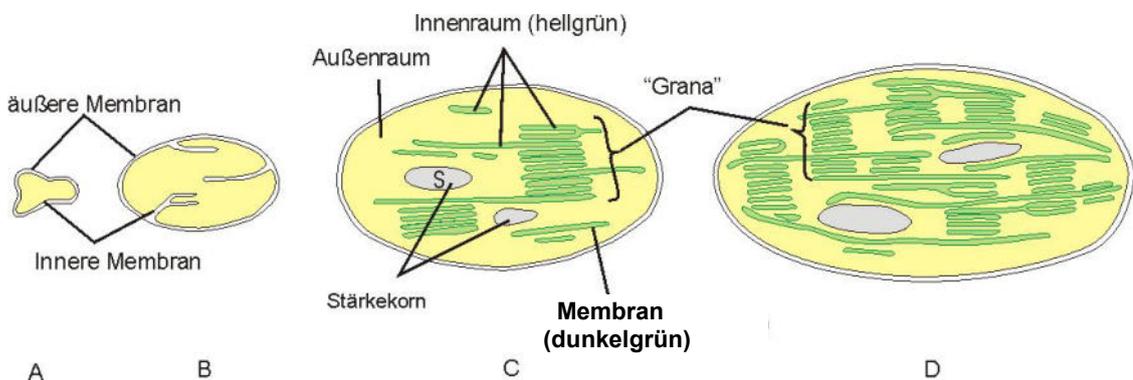


Abb. 4.4 Entwicklung eines Chloroplasten aus einer unregelmäßigen, farblosen Vorstufe bis zum ausgewachsenen, ergrüneten Chloroplasten.

Die innere Membranhülle bildet Einstülpungen, aus denen sich ein geschlossenes, inneres Membransystem entwickelt, das sich später ablöst. An vielen Stellen bildet das Membransystem dabei flache, scheibenförmige Gebilde aus, die sich in Stapeln übereinander lagern (Membranstapel), sie sind der Hauptort der Lichtreaktion.

Ergänzung

Chloroplasten enthalten eigene DNS und alle Zellstrukturen, die zu einer eigenen Vermehrung notwendig sind. Diese eigenständige Vermehrung und ihre doppelte Membranhülle führten zu der Ansicht, dass es sich bei diesen Zellorganellen um ehemals frei lebende Bakterien handelte, die von der Pflanzenzelle aufgenommen wurden und dann mit ihr eine Symbiose, also eine Lebensgemeinschaft zum gegenseitigen Nutzen, eingegangen sind.

Das innere Membransystem der Chloroplasten

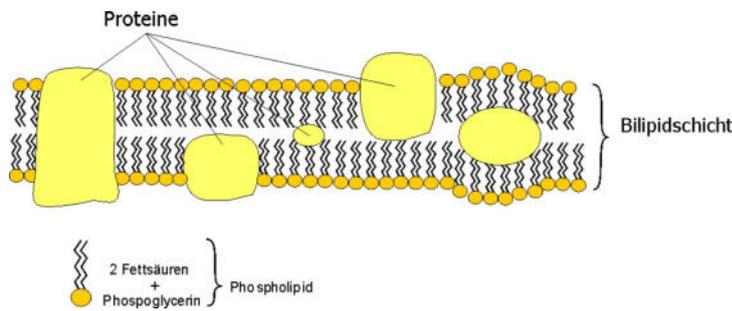


Abb. 4.5 Zellmembran (Bilipidschicht) mit inneren, eintauchenden und durchsetzenden Proteinmolekülen.

In Kapitel 3 wurde im Zusammenhang mit den Nervenzellen der prinzipielle Aufbau einer Zellmembran dargestellt. Die Zellmembranen aller Lebewesen haben den gleichen Aufbau, daher besteht auch die Membran einer Pflanzenzelle aus einer doppelten Schicht von Phospholipiden, die für Wasser und Ionen undurchlässig ist.

Wie bei den Nervenzellen bilden bestimmte Proteine Ionenkanäle aus. Es gibt aber noch weitere große Proteine, die ebenfalls in der Membran „schwimmen“, d. h. sie sind nicht starr eingebaut, sondern können sich darin bewegen. Dabei bleiben sie jedoch immer in ihrer ursprünglichen Ebene, wobei sie in die obere oder untere Schicht eintauchen, dazwischen liegen oder beide Schichten durchdringen können (Abb. 4.5).

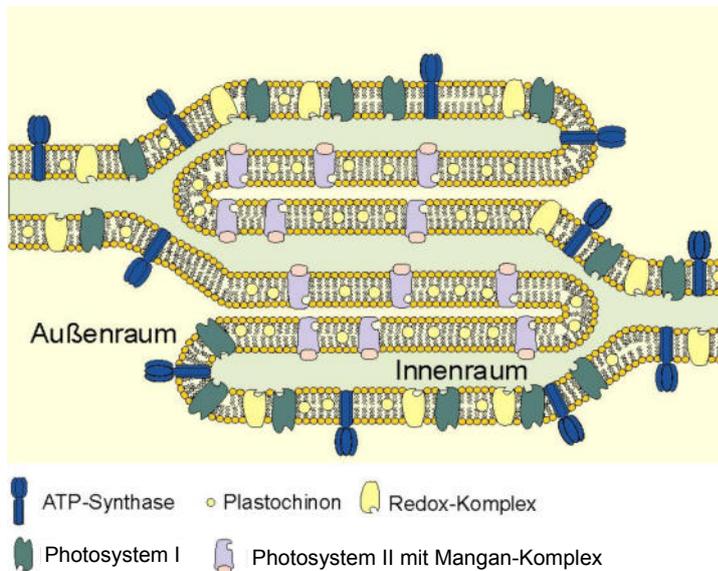


Abb. 4.6 Vereinfachtes Modell zur Verteilung der Photosysteme und Redox-Systeme in der Membran der Membranstapel

Betrachtet man die Membranteile des inneren Membransystems genauer, so kann man Unterschiede erkennen, je nachdem ob es sich um ein Membranstück in einem Stapel, an dessen Rand oder außerhalb desselben handelt (Abb. 4.6). Größere Symbole stehen im Membranmodell für „Komplexe“, damit werden mehr oder weniger große Molekülaggregate bezeichnet, die sich aus verschiedenen großen und/oder kleinen Molekülen zusammensetzen:

- Der Protein-Komplex **ATP-Synthase** (blau):
Er besteht aus mehreren, unterschiedlichen Eiweißmolekülen, die sich auch relativ zueinander bewegen können. Teile davon können ihre räumliche Struktur verändern. An sie bindende Reaktionspartner werden so in eine günstige Lage zueinander gebracht, wodurch eine Reaktion erst möglich wird und welche ohne Bindung an die Eiweißmoleküle aus energetischen Gründen nicht ablaufen würde. Der Protein-Komplex hat somit eine Katalysatorfunktion, man bezeichnet ihn daher als Biokatalysator. „Bio“, weil er aus organischem Eiweiß, einem Biomolekül, besteht.

- Der **Redox-Komplex** (gelb):
Er besteht aus Eiweiß und speziellen Molekülen, welche gekoppelte Reduktions- und Oxidationsvorgänge ausführen. Kleinere Redox-Komplexe bezeichnet man auch als Redox-Enzyme (z. B. das Plastochinon).
- Der Protein-Pigment-Komplex der **Photosysteme I und II** (grün, violett):
Die Photosysteme sind aus mehreren Eiweißmolekülen aufgebaut, an und zwischen denen die Pigmente der Photosynthese (insbesondere die grünen Blattfarbstoffe Chlorophyll a und Chlorophyll b) sowie Redox-Enzyme eingelagert sind.
- Der Protein-**Mangan-Komplex** (rosa):
Er ist Bestandteil des Photosystems II und besteht aus Eiweißmolekülen und vier Mangan-Ionen, die in unterschiedlich oxidiertem Zustand (Mn^{2+} , Mn^{3+} , Mn^{4+}) vorliegen können.

Das innere Membransystem der Chloroplasten hat mehrere Funktionen

- Es dient der Oberflächenvergrößerung (große Produktion auf kleinstem Raum).
- Es enthält in großer Zahl für die Photosynthese wichtige Enzyme (Eiweiße mit Katalysatorfunktion) und Pigment-Enzymkomplexe (Photosysteme).
- Es trennt zwei Reaktionsräume voneinander ab, den Raum innerhalb des Membransystems von dem Raum außerhalb des Membransystems.

Überblick über den Ablauf der Lichtreaktion

Für die Lichtreaktion müssen Lichtquanten absorbiert werden; diese Aufgabe hat der grüne Blattfarbstoff Chlorophyll. Die Blattfarbstoffe lassen sich sehr leicht aus Blättern extrahieren. Gut geeignet sind Brennnessel-, Spinat oder Thujenblätter. Die Blätter sind dazu mit einem Messer klein zu schneiden und in einem Mörser mit wenig Vogelsand und Spiritus zu zerreiben. Die grüne Flüssigkeit wird in ein kleines Becherglas filtriert oder der klare Überstand vorsichtig abgegossen. Stellt man einen Streifen Filterpapier in diese Lösung, so wandert der Spiritus hoch und nimmt die Blattfarbstoffe mit. Kleinere Moleküle werden dabei schneller und weiter transportiert als große. Man sieht sehr schön, dass mindestens drei Blattfarbstoffe enthalten sind: Chlorophyll a,

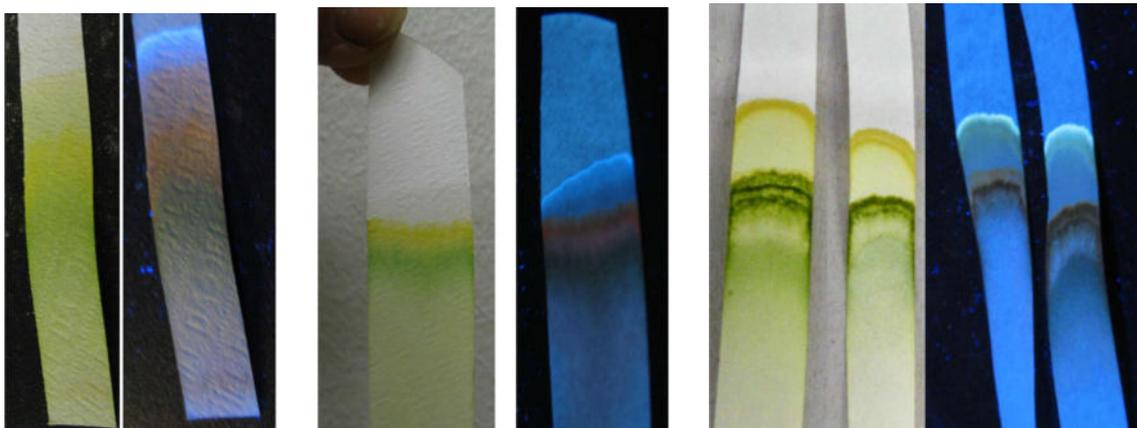


Abb. 4.7 blaue Fluoreszenz des Blattfarbstoffs Carotin nach Bestrahlung mit UV-Licht
a) Papierchromatogramm nach ca. 10 Minuten Laufzeit
b) Nach ca. 20 Minuten
c) Nach ca. 3 Stunden

Chlorophyll b und Carotin. Carotin lässt sich bei normalem Licht zu Beginn nur schlecht erkennen, durch Bestrahlen mit einer UV-Lampe wird es jedoch deutlich nachweisbar

(blaue Fluoreszenz, Chlorophyll fluoresziert rot). Nach genügend langer Laufzeit sieht man Carotin auch bei normaler Beleuchtung deutlich. Für die Lichtreaktion sind die beiden Chlorophylle entscheidend. Carotin hat eine Schutzfunktion, auf die im letzten Teil dieses Kapitels noch eingegangen wird.

Ergänzung

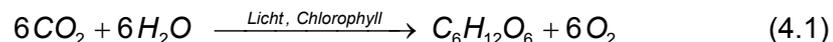
Dünnschichtchromatogramme liefern eine deutliche Auftrennung in noch weitere Blattfarbstoffe. Ihr großer Nachteil liegt darin, dass sie bereits nach wenigen Minuten wieder verblasen. Papierchromatogramme, wie oben beschrieben, halten mehrere Monate.

Die Lichtreaktion (besser: **Primärreaktion**) beginnt mit der Absorption von Lichtquanten durch den grünen Blattfarbstoff Chlorophyll. Die Blattfarbstoffe schwimmen nicht einfach in der Membran, sie sind, wie oben angesprochen, an Eiweißkörper gebunden und bilden mit ihnen zusammen die Photosysteme. Jedes Photosystem besitzt ein Reaktionszentrum. Beim Reaktionszentrum des Photosystems II startet der Elektronentransport in der Membran (Abb. 4.8). Das **Reaktionszentrum P 680** besteht aus einem Doppelmolekül (Dimer) des Chlorophyll a, das Licht der Wellenlänge 680 nm maximal absorbiert. Es geht dadurch in einen angeregten Zustand über, d. h. eines seiner Elektronen nimmt die Energie eines Lichtquants auf und kann nun das Molekül relativ leicht verlassen, damit wird das Reaktionszentrum oxidiert.

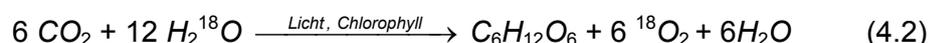
Ergänzung

Die Wellenlängenangaben zur Absorption von Farbstoffen beziehen sich immer auf Messungen an Farbstoffen in Lösungsmittel. Das Absorptionsverhalten eines Farbstoffs in seiner natürlichen Umgebung weicht von dem in Lösungsmittel teilweise beträchtlich ab.

Betrachtet man nun noch einmal die Summengleichung der Photosynthese, so sieht man, dass sich die Mengen von aufgenommenem CO_2 und abgegebenem O_2 wie 1:1 verhalten. Damit liegt die Vermutung nahe, dass der Sauerstoff vom Kohlendioxid abgespalten wird. Dies galt auch in der Forschung lange Zeit als gesicherte Tatsache.



Da CO_2 jedoch eine äußerst stabile Verbindung darstellt, äußerte J. M. Schleiden bereits 1842 Bedenken. Die Klärung erfolgte erstmals 1937 durch Hill über eine chemische Reaktion. Sie wurde 1941, nach Entwicklung der Isotopentechnik, auch physikalisch durch die ^{18}O -Tracermethode belegt. Dabei verwendet man für die Photosynthese einmal H_2O , das mit dem schweren Sauerstoffisotop ^{18}O markiert wurde, ein anderes Mal wird CO_2 mit ^{18}O markiert. Sauerstoff besitzt überwiegend die Massenzahl 16, der Nachweis von ^{18}O kann mithilfe der Massenspektroskopie erfolgen. Es zeigt sich, dass ^{18}O nur dann im gebildeten Sauerstoff auftritt, wenn das schwere Sauerstoffisotop in den Wassermolekülen eingebaut ist. Bei Verwendung von schwerem Sauerstoff muss (4.1) daher korrekt lauten:



Das bedeutet, dass bei der Photosynthese Wasser gespalten wird. Die Spaltung erfolgt im Innenraum des Membransystems über den so genannten **Mangan-Komplex**. Der Mangan-Komplex besitzt vier Mangan-Ionen, er kann Wasser nur spalten, wenn seine Ionen im oxidierten Zustand vorliegen (Mn^{2+} , Mn^{3+} oder Mn^{4+}). Die Oxidation erfolgt durch Abgabe von Elektronen an das Reaktionszentrum. Dies setzt jedoch voraus, dass vom Reaktionszentrum des Protein-Pigment-Komplexes zuvor Lichtquanten absorbiert und Elektronen abgegeben wurden. Der entstandene Elektronenmangel wird dann über den Mangan-Komplex wieder gedeckt, indem ihm vom Reaktionszentrum Elektronen entzogen werden. Im oxidierten Zustand kann nun der Mangan-Komplex seinerseits dem Wasser Elektronen entziehen und es dadurch spalten. Die dabei entstehenden Protonen bleiben im Innenraum, überschüssiger Sauerstoff wird an die Atmosphäre abgegeben.

Das Reaktionszentrum muss zweimal angeregt werden, damit zwei Elektronen auf Plastochinon B übertragen werden können. Den beschriebenen Vorgang zeigt Abb. 4.8. Innerhalb des Protein-Pigment-Komplexes wandern die Elektronen über eine interne Elektronentransportkette bis zu einem locker gebundenen Molekül, dem Plastochinon B, einem Redox-Enzym. Eine Elektronentransportkette besteht aus Molekülen, welche Elektronen aufnehmen und untereinander weitergeben können, da sie z. B. in unterschiedlichen Oxidationsstufen (Ionisierungsgraden) vorliegen. Dabei können – je nach Molekül – ein oder mehrere Elektronen transportiert werden. Das Plastochinon B kann zwei Elektronen und außerdem noch zwei Protonen (aus dem Außenraum) aufnehmen. Es verlässt erst dann den Protein-Pigment-Komplex und wandert zum Redoxkomplex. Über diesen werden die Protonen in den Innenraum abgegeben und die Elektronen, wiederum über eine Elektronentransportkette, auf das Redox-Enzym Plastocyanin übertragen. Die Energie der Lichtquanten dient somit dazu, dass in der Membran kombinierte Re-

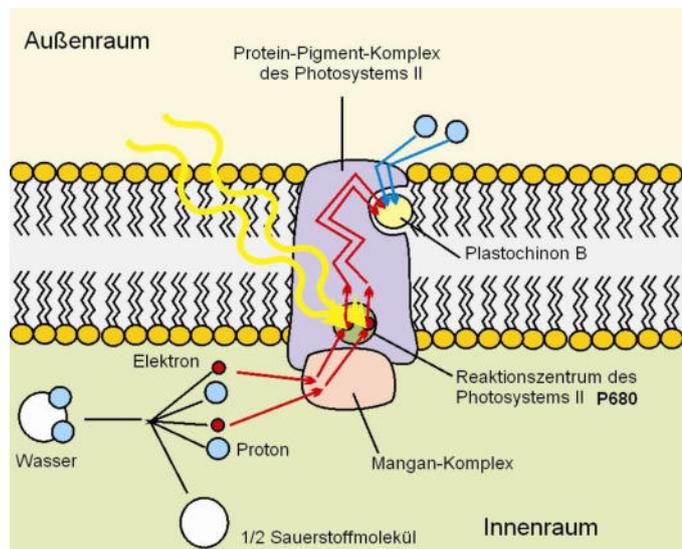


Abb. 4.8 Start der Lichtreaktion am Photosystem II durch Absorption von zwei Lichtquanten: Anregung zweier Elektronen und Transfer der Elektronen auf das Redox-Enzym Plastochinon B, Aufnahme von zwei Protonen aus dem Außenraum

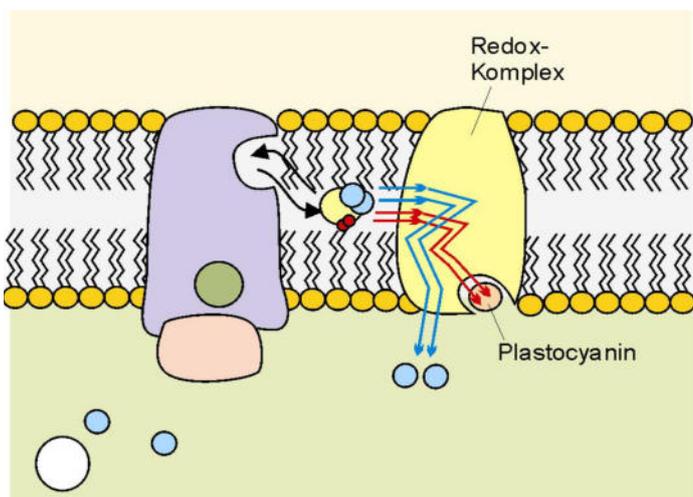


Abb. 4.9 Übertragung der Elektronen vom Photosystem II innerhalb der Membran auf das Redox-Enzym Plastocyanin und Abgabe von zwei Protonen an den Innenraum

duktions- und Oxidationsvorgänge (Elektronenaufnahme und Elektronenabgabe) ablaufen können.

Man sieht, dass bei diesen ersten Schritten der Photosynthese ein **Protonen-Gradient, d. h. ein H^+ -Konzentrationsunterschied zwischen Innen- und Außenraum** aufgebaut wird. Da mit jedem Proton auch ein Cl^- -Ion in den Innenraum mit aufgenommen wird (vermutlich über einen Chloridkanal), entsteht kein elektrisches Potential zwischen Innen- und Außenraum.

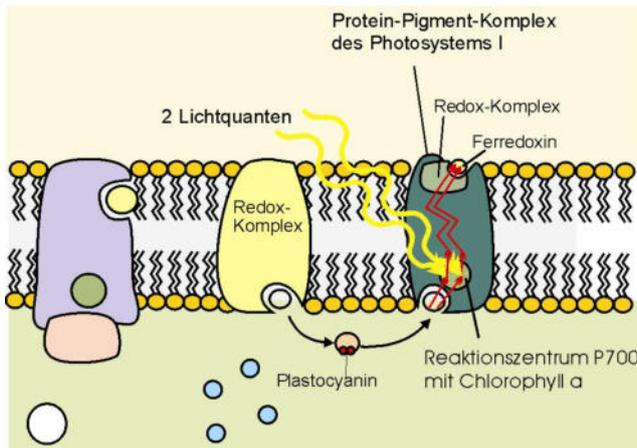


Abb. 4.10 Elektronentransport zum Photosystem I und Übertragung der Elektronen auf Ferredoxin in Folge der Absorption von Lichtquanten.

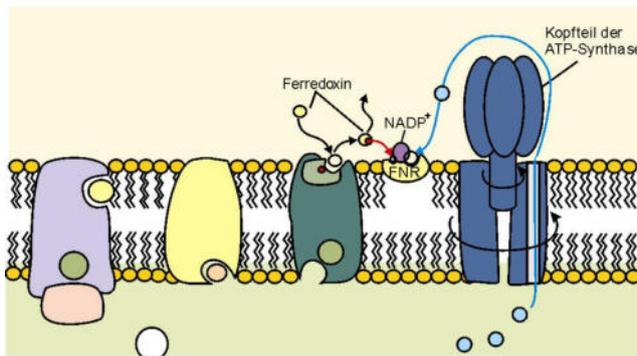


Abb. 4.11 Elektronen und Protonen werden über das Enzym FNR auf das Molekül $NADP^+$ übertragen

mithilfe des Enzyms *FNR* (Ferredoxin-*NADP*-Reduktase) auf das einfach positiv geladene Molekül $NADP^+$. Dieser Vorgang erfolgt zweimal nacheinander. Da gleichzeitig noch ein Proton gebunden wird, entsteht *NADPH* (das Proton stammt dabei letztlich aus dem Innenraum).

Zusammenfassung

Bei der Photosynthese erfolgt zunächst eine Ladungstrennung: Protonen werden in den Innenraum transportiert und Elektronen werden innerhalb und durch die Membran hindurch zum Außenraum transportiert. Schließlich werden Protonen und Elektronen auf das Biomolekül $NADP^+$ übertragen, es entsteht *NADPH* als erstes wichtiges Produkt der Photosynthese. *NADPH* ist ein Molekül, das in der Lage ist, bei der Dunkelreaktion Elektronen zu übertragen, d. h. Stoffe zu reduzieren.

Das Plastocyanin transportiert die Elektronen zum Photosystem I (Abb. 4.10). Ist das **Reaktionszentrum P 700** des Photosystems I (ebenfalls ein Chlorophyll-a-Doppelmolekül) durch Absorption eines Lichtquants angeregt, so kann es ein Elektron über eine Elektronentransportkette auf Ferredoxin übertragen. Das Reaktionszentrum P 700 ergänzt seinen Elektronenmangel über die Elektronen des Plastocyanins. Auch hier werden letztlich zwei Lichtquanten absorbiert, damit Plastocyanin beide Elektronen abgeben und zu einem Redox-Komplex zurückkehren kann.

Ferredoxin ist ein lösliches, vergleichsweise kleines Protein, das an den Redox-Komplex des Photosystems I binden kann (Abb. 4.11). Ferredoxin bildet ein Ein-Elektronen-Redoxsystem, es kann also nur ein Elektron aufnehmen und wird dadurch reduziert. In diesem Zustand geht es in Lösung und überträgt das Elektron

Ergänzung

Die Bildung von *NADPH* durch *FNR* erfordert Energie in Form von *ATP*. Dieses wird durch den Abbau des Protonengradienten über die *ATP*-Synthase bereitgestellt. In manchen Lehrbüchern der Biologie wird die Bildung von „*NADPH₂*“ angegeben; dies ist nicht korrekt. In der Summe gesehen (vgl. 4.4) entstehen bei der Lichtreaktion zwar *NADPH*

und H^+ doch handelt es sich dabei nicht etwa um ein Molekül, was die Schreibweise *NADPH₂* vermuten ließe.

Der vollständige chemische Name von *NADP⁺* ist Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid-Phosphat und trägt am Stickstoff des Nicotinamids eine positive Ladung. *NADP⁺* ist ein sogenanntes Co-Enzym. Co-Enzyme bilden erst zusammen mit einem bestimmten Eiweißmolekül, dem Apo-Enzym, ein funktionstüchtiges Enzym (Holoenzym). Die Abbildung zeigt die Strukturformel des *NADP⁺*. An jeder nicht weiter bezeichneten Ecke sitzt ein Kohlenstoffatom. Zur besseren Übersicht sind die *H*- und *OH*-Gruppen nicht eingezeichnet.

Der Komplex aus *NADP⁺* und seinem Apo-Enzym kann von einem Substrat Wasserstoff, genauer Protonen und Elektronen, aufnehmen und löst sich danach als *NADPH* von diesem Apo-Enzym. *NADPH* kann nun mit einem anderen Apo-Enzym wiederum einen Komplex bilden und dient dann dem Übertragen von Wasserstoffatomen und Elektronen auf ein anderes Substrat. Das Substrat wird dabei jeweils mit an das Apo-Enzym gebunden.

NADP⁺ kommt ausschließlich in den Chloroplasten der Pflanzen vor, in allen anderen Teilen der Pflanzen und im tierischen Organismus übernimmt *NAD⁺* genau die gleiche Funktion. Es handelt sich dabei um das gleiche Molekül, nur ohne Phosphorsäurerest an der Ribose.

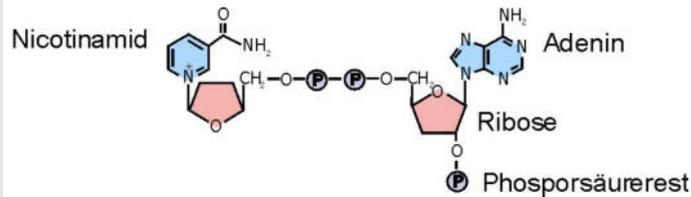


Abb. 4.12 Strukturformel des *NADP⁺*

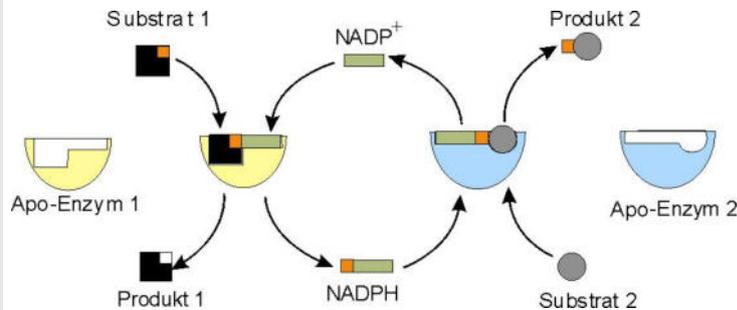


Abb 4.13 Funktionszusammenhang zwischen Co-Enzym und Apo-Enzym am Beispiel des *NADP⁺*

Die *ATP*-Bildung

Wie bereits dargelegt wird im Zuge der Lichtreaktion ein Protonengradient zwischen Innen- und Außenraum der Membran aufgebaut. Beim Ausgleich dieses Protonengradienten durch die *ATP*-Synthase erfolgt die *ATP*-Bildung (Abb. 4.14). *ATP* ist ein Molekül, das Energie in chemischer Form (als gebundenen Phosphorsäurerest) speichern und so für Stoffwechselfvorgänge bereitstellen kann. Wo genau sich der Protonenkanal in der *ATP*-Synthase befindet, ist noch nicht vollständig geklärt, doch wird der untere Teil des Proteinkomplexes beim Durchtritt der Protonen in Rotation versetzt. Er rotiert mit bis zu 100 Hz, wobei pro Umdrehung 12 Protonen durch den Kanal treten.

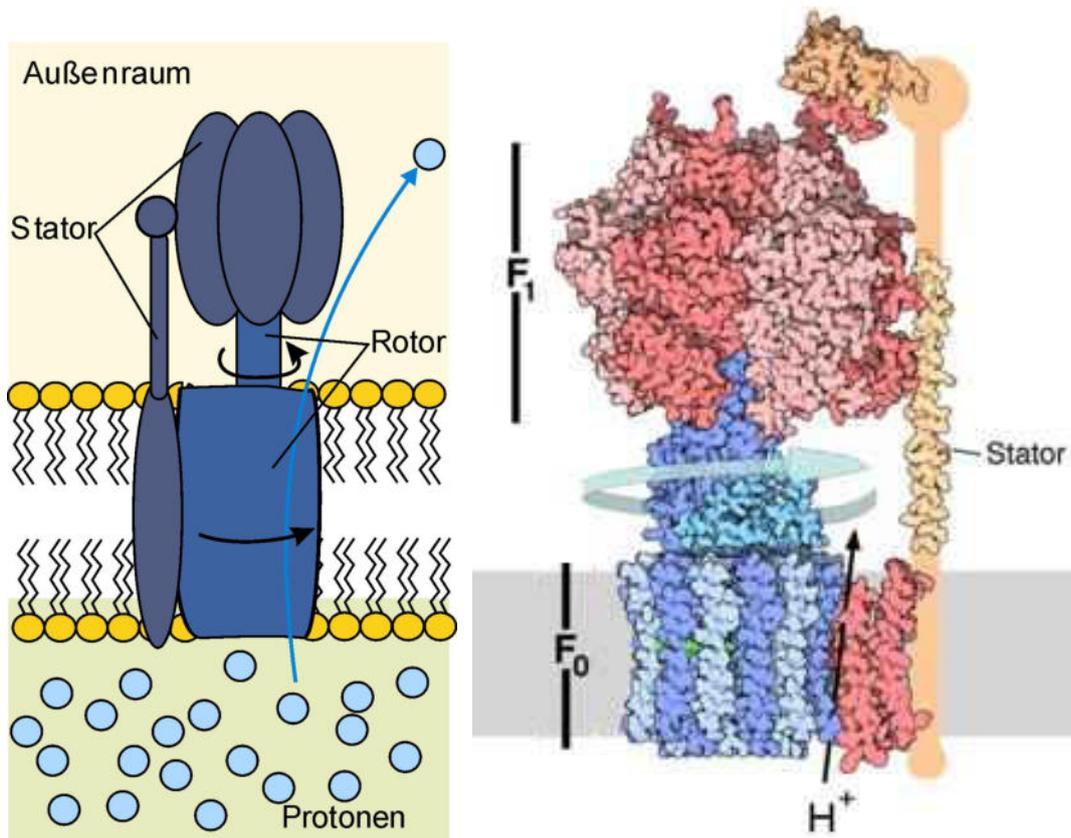


Abb. 4.14 a) ATP-Synthase (vereinfachte Darstellung)

Abb. 4.14 b) ATP-Synthase in Oberflächendarstellung (F₀ Fußteil, F₁ Kopfteil, Quelle: Wikipedia)

Die Rotation bewirkt, dass drei der sechs oberen, ruhenden Proteineinheiten des Kopfteils, abwechselnd ihre Form verändern und jede davon bei einer Umdrehung des zwischen ihnen liegenden Rotors jeweils drei Zustände durchläuft:

1. Freier Zustand: Die Bindungsstelle ist nicht besetzt.
2. Bindungszustand: *ADP* und anorganisches Phosphat sind gebunden.
3. Reaktionszustand: Phosphat wird an *ADP* gebunden; es entsteht *ATP*; dieses wird nach seiner Bildung vom Enzym entlassen.

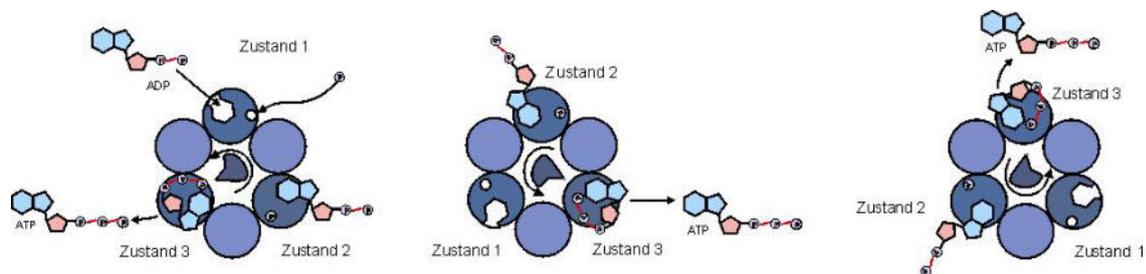


Abb. 4.15 Aufsicht auf die sechs Proteineinheiten des unbeweglichen Kopfteils der ATP-Synthase. Drei davon ändern ihre Struktur je nach Lage relativ zu dem sich drehenden Mittelteil. Der Mittelteil ist mit dem in der Membran rotierenden Fußteil der ATP-Synthase fest verbunden. Die Abbildung zeigt drei aufeinander folgende Momentaufnahmen, in denen jede der drei Untereinheiten alle drei Zustände durchläuft.

Die drei in ihrer Form variablen Kopfteile sind Biokatalysatoren und ermöglichen den Aufbau von *ATP*, d. h. die Bindung der Phosphatgruppe an das *ADP*. Die entstehende Bindung ist eine energiereiche, kovalente Bindung (also eine Atombindung), d. h. die Atome bilden zwischen sich mindestens ein Elektronenpaar aus, das die beiden Atome zusammenhält; es wird daher bindendes Elektronenpaar genannt.

Damit diese Bindung entsteht, muss Energie zugeführt werden, denn freies *ADP* und freie Phosphorsäure (P_i) reagieren nicht miteinander. Die Anlagerung der Phosphorsäure kann erst erfolgen, wenn die dazu nötige Aktivierungsenergie aufgebracht wird; diese wird durch die Mitwirkung des Enzyms im Kopfteil herabgesetzt (Abb. 4.15). Die Energie für die Strukturänderungen im Kopfteil der *ATP*-Synthase stammt aus dem Abbau des Protonengradienten. Die *ATP*-Synthase rotiert nur bei Anwesenheit von Licht, im Dunkeln wird sie gestoppt.

Der bei der Lichtreaktion aufgebaute Protonengradient dient dazu, im Außenraum das energiereiche Molekül *ATP* zu bilden. Im *ATP* ist die Energie der Lichtquanten als chemische Energie gespeichert und steht nun für die Dunkelreaktion zur Verfügung. In der Dunkelreaktion wird aus energiearmem CO_2 der energiereiche Zucker Glukose aufgebaut, sie findet im Außenraum statt.

Ergänzung

Der vollständige chemische Name von *ATP* lautet Adenosin triphosphat. Es besteht aus der organischen, stickstoffhaltigen Base Adenin, dem Zucker Ribose und drei Phosphorsäureresten. Das *ATP*-Molekül ist die universelle Speicher- und Transportform für chemische Energie in allen Zellen. So wie *NADPH* Protonen bzw. Elektronen überträgt, wird durch *ATP* Energie übertragen. Auch hier ist die Kopplung an ein Apo-Enzym notwendig, damit der Phosphorsäurerest bei Zelltemperatur wieder abgespalten werden kann.

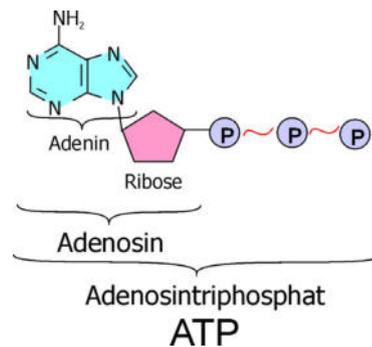
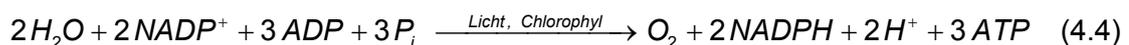


Abb. 4.16 Strukturformel des *ATP*

Die Dunkelreaktion

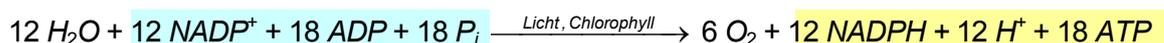
ATP ist metastabil, d. h. es stellt keinen langfristigen Energiespeicher dar. Daher baut die Pflanze energiereiche, stabile Glukose auf, um die Energie aus dem absorbierten Licht langfristig zu speichern. Glukose kann oxidiert werden, wobei CO_2 entsteht. Demzufolge muss umgekehrt CO_2 während der Glukosebildung reduziert werden. Für Reduktionsvorgänge sind Energie und ein Reduktionsmittel erforderlich. Beides wurde bei der Lichtreaktion gebildet: *ATP* als Energieträger und *NADPH* als Reduktionsmittel. Die chemische Gleichung für die Lichtreaktion lautet:



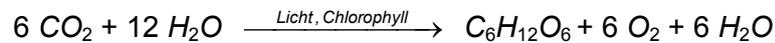
wobei P_i für Phosphorsäure steht. Bei der Dunkelreaktion wird CO_2 reduziert, die chemische Gleichung dafür lautet:



Erweitert man (4.4) mit 6 so erhält man



Vergleicht man diese Gleichung mit der Gleichung der Dunkelreaktion, so erkennt man, dass sich die markierten Terme gegeneinander aufheben. Bei Addition erhält man also die Bilanzgleichung der Photosynthese unter Berücksichtigung der Herkunft des Sauerstoffs aus dem Wasser



Da für die Dunkelreaktion *ATP* und *NADPH* benötigt werden, besteht die Aufgabe der Lichtreaktion darin, diese Stoffe zu erzeugen und in der benötigten Menge bereitzustellen. Auf die Regulationsmechanismen, d. h. wie die Lichtreaktion dem Bedarf der Pflanze angepasst wird, wird später noch eingegangen.

Quellen:

Strasburger, „Lehrbuch der Botanik“, Gustaf-Fischer-Verlag 2008;

Held, „Pflanzenbiochemie“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg Berlin 2003

Daumer, „Stoffwechsel, Ökologie und Umweltschutz“, Bayerischer Schulbuch-Verlag, München 1998

Karlsn, „Kurzes Lehrbuch der Biochemie“, Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1974

Hoppe, „Biophysik“, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York 1978

<http://www.uni-duesseldorf.de/WWW/MathNat/Biologie/Didaktik/Fotosynthese/dateien/>

<http://www.lehrer-online.de/331357.php?sid=90924381830022401822098259825540>

<http://www.staff.uni->

[marburg.de/~p_phys/BATSCHAU.DIR/documents/Neu/PflPhysVorlBatschauer2006_Teil%201.pdf](http://www.staff.uni-marburg.de/~p_phys/BATSCHAU.DIR/documents/Neu/PflPhysVorlBatschauer2006_Teil%201.pdf)

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Umwandlung von Licht in chemische Energie“ (ca. 6 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- sind in der Lage zu erklären, was man unter Photosynthese versteht,
- können den Aufbau eines Chloroplasten erläutern,
- erkennen, dass die Lichtreaktion aus Absorptionsprozessen und Redox-Vorgängen besteht, und können die wesentlichen Schritte nachvollziehen,
- erhalten einen Einblick, wie der Energieträger (*ATP*) gebildet wird,
- erkennen, dass Wasser ein Elektronen-Donor (auch *Elektronen-Donator*) ist und aus ihm O_2 freigesetzt wird,
- wissen, dass in der Lichtreaktion alle Stoffe gebildet werden, die in der Dunkelreaktion zum Aufbau des langfristigen Energiespeichers Glukose nötig sind.

Den Schülerinnen und Schülern ist die Photosynthese aus dem Biologieunterricht als jene biologische Reaktion bekannt, bei der Pflanzen aus Kohlenstoffdioxid und Wasser mithilfe von Licht und dem grünem Blattfarbstoff Chlorophyll, Zucker und Sauerstoff herstellen. Dass dabei außerdem noch der chemische Energieträger *ATP* und das Reduktionsäquivalent *NADPH* gebildet wird ist bisher noch nicht weiter bekannt, allerdings kennen die Schülerinnen und Schüler *ATP* als Energieträger für Stoffwechselfvorgänge im Körper. Die Funktion von Enzymen als Biokatalysator ist ebenfalls bekannt. Als Ort der Photosynthese sind die Chloroplasten als Organelle bekannt, ihr genauer Aufbau jedoch noch nicht.

In einer einführenden Stunde sollte die Bedeutung der Photosynthese für uns Menschen noch einmal verdeutlicht werden, wobei das Vorwissen der Schülerinnen und Schüler gesammelt und geordnet werden kann. Um den Chloroplasten als Ort der Photosynthese zu besprechen, sollte neben den hier vorliegenden Abbildungen auf der Begleit-CD möglichst ein Modell aus der Biologiesammlung zum Einsatz kommen. Wesentlich ist, dass durch die innere Membran zwei Reaktionsräume voneinander getrennt werden, welche über die *ATP*-Synthase miteinander in Verbindung stehen, und dass die innere Membran unterschiedliche Eiweißkomplexe (Redoxkomplexe und Photosysteme) eingelagert hat, die den Ablauf der Photosynthese ermöglichen.

Als Einstieg für den Ablauf der Lichtreaktion bieten sich die vier Kurzfilme (36 00469 bis 36 00472) zur Photosynthese an. Sie sind als DVD-Video (16 min, 2008/1982) bei den Bildstellen erhältlich oder können für ca. 40 € Unterrichtslizenz angeschafft werden. Hier werden die grundlegenden Experimente zu Ort der Photosynthese, Abhängigkeit von Licht und CO_2 sowie der Sauerstoffproduktion gezeigt. Der heutige Stand der wissenschaftlichen Kenntnisse wird vereinfacht wiedergegeben. Danach bietet sich ein Schülerexperiment zur Extraktion der Blattfarbstoffe an. Der beschriebene Versuch wurde daher bewusst sehr einfach gehalten und liefert bessere Ergebnisse als die in der Literatur oft beschriebene, aufwändige Dünnschichtchromatographie, bei der die Reihenfolge der Blattfarbstoffe auf dem Chromatogramm genau umgekehrt ist. Durch die Beleuchtung der Chromatogramme mit der UV-Lampe (ist in der Chemiesammlung normalerweise vorhanden) oder mittels eines UV-Filters, kann man Carotin als dritten Farbstoff sehr schnell nachweisen und auch schon an dieser Stelle auf die Rotfluoreszenz der Chlorophylle hinweisen. Somit kann man später auf dieses Experiment verweisen, wenn es um die Absorption und Emission von Licht durch die Blattfarbstoffe geht. Der gesamte Versuch lässt sich auch mit größeren Klassen in einer Stunde gut durchführen.

Die Schülerinnen und Schüler können die Summgleichung der Photosynthese selbst angeben, CO_2 und Wasser sind als Ausgangsprodukte bekannt. Die Frage nach der Herkunft des Sauerstoffs ermöglicht einen Rückblick auf Kapitel 2 (Massenspektrograph zur Identifikation von Isotopen). Die Summgleichung lässt zunächst vermuten, dass der bei der Photosynthese gebildete Sauerstoff aus dem CO_2 stammt. Wissenschaftliche Untersuchungen (Tracermethode) zeigen, dass diese Annahme falsch ist. Wasser kann damit als Elektronen-Donor und Ursprung des gebildeten Sauerstoffs identifiziert werden und führt zu der Notwendigkeit der Wasserspaltung, welche Energie benötigt. Nun kann mithilfe einer Folie zu Abb. 4.8 der Mangan-Komplex vorgestellt und dessen „Zusammenarbeit“ mit dem Photosystem II erklärt werden. Der weitere Weg der Elektronen in und durch die Membran wird verfolgt. Der Sinn dieser Reaktionen wird klar, wenn man zur Bildung des Reduktionsäquivalents *NADPH* gelangt, einem Produkt, das für die Dunkelreaktion benötigt wird.

Protonen befinden sich im Innen- und Außenraum, jedoch innen in wesentlich höherer Konzentration. Die an NADP^+ bindenden Protonen werden aus dem Innenraum ergänzt, stammen also letztlich von diesem. An dieser Stelle wird nun auch klar, warum parallel zur *NADPH*-Bildung ein Protonengradient aufgebaut wurde, da dessen Abbau den Energieträger *ATP* erzeugt. Wichtig sind bei der Besprechung der Lichtreaktion die wesentlichen Vorgänge (Anregung, Elektronentransport zum NADP^+ und Aufbau eines Protonengradienten zur Bildung von *ATP*) und nicht die Benennung aller einzelnen Enzyme. Es ist völlig ausreichend, sich bei den zu lernenden Begriffen auf die Photosysteme, den Mangankomplex, Plastochinon, Plastocyanin und die *ATP*-Synthase zu beschränken.

Da *ATP* die aus dem Licht aufgenommene Energie jedoch nur mittelfristig speichern kann, wird in der Dunkelreaktion Zucker als langfristiger Energiespeicher aufgebaut. Hier kann man bereits darauf hinweisen, dass einerseits *ATP* und *NADPH* mithilfe des Sonnenlichts nicht nur in ausreichender, sondern in der genau nötigen Menge aufgebaut werden müssen, d.h. es müssen auch Regulationsmechanismen existieren, die die Produktion dem Bedarf der Pflanze anpassen. Sie werden am Ende von Kapitel 4 besprochen.

Auf der Seite <http://www.lehrer-online.de> → Unterricht → Biologie → Biochemie finden sich sehr gute Materialien zum Unterricht.

→ „*ATP*-Synthase – Synthese von Energieäquivalenten“ bietet dynamische Arbeitsblätter für einen aktiv-entdeckenden Zugang zu Aufbau und Funktion der *ATP*-Synthase und ein Konzept für zwei Unterrichtsstunden. Der hier auch angeführte Download „[atp synthase rotarymech mrc dun.move](#)“ führt zu einer Animation, welche sich gut als Einstieg zum Thema *ATP*-Synthase eignet.

→ „Nanomotoren in Natur und Technik“ bietet einen vierstündigen Unterrichtsvorschlag zur *ATP*-Synthase in dem die Funktion der Synthase erarbeitet und die Anwendungsmöglichkeit von Proteinen als Nanomotoren untersucht wird.

Die Rotation des isolierten Rotors der *ATP*-Synthase kann man sich auf folgender Seite ansehen: <http://www.res.titech.ac.jp> → English → Activity of each Division → Bio-Recourses Division → Homepage → Flashversion → Projects → "ATP synthase - the rotary engine in the cell" (dritter link unter „*ATP*-Synthase“). Am Ende der Seite befinden sich Links zu den Videos.

Unter YOUTUBE und dem Suchbegriff „Photosynthesis“ findet sich ein sehenswerter Lehrfilm (englisch), bei dem die Vorgänge der Photosynthese animiert dargestellt sind. (Link: http://www.youtube.com/watch?v=hj_WKgnL6MI). Der Film findet sich auch unter <http://vcell.ndsu.nodak.edu/animations/>, einem interaktiven Lernprojekt der North Dakota State University.

4.2 Der eindimensionale Potentialtopf als einfaches Atommodell

Die aus Jahrgangsstufe 9 bekannten Versuche zur Resonanzfluoreszenz des Natriums (Abb. 4.17) und zur Flammenfärbung (Abb. 4.18) zeigen stofftypisches Absorptions- und Emissionsverhalten, bzw. die entsprechenden Absorptions- und Emissionslinien (als Spektroskop kann hierbei das „Schuhkartonspektroskop“ dienen (ISB-Handreichung „Atome-Wellen-Quanten“, S. 21). Diese Versuche legen die diskreten Energieniveaus von Atomen nahe, die qualitativ durch das Potentialtopfmodell erklärt werden können.



Abb. 4.17 Resonanzfluoreszenz von Natrium

Links: Eine Gasflamme wirft keinen Schatten, wenn sie mit einer Natriumdampf-Flamme beleuchtet wird.
Mitte/rechts: Flammenschatten nach Beschickung der Flamme mit Kochsalz

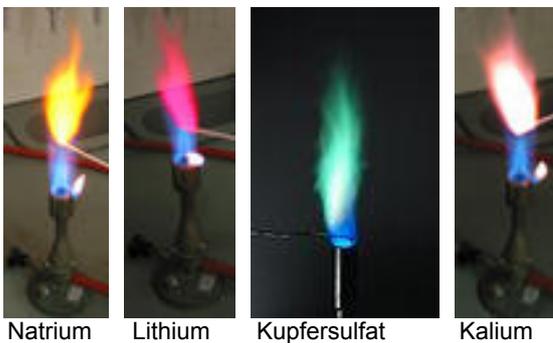


Abb. 4.18 Flammenfärbung (Quelle: Wikipedia)

Flammenfärbung und Linienspektren beruhen auf der Emission von Licht durch angeregte Ionen bzw. Atome. Die Anregung kann durch Stöße oder durch Absorption von Licht erfolgen. Die Absorption von Lichtquanten spielt bei der Photosynthese eine zentrale Rolle. Um zu verstehen, warum Atome, Ionen und Moleküle nur Licht bestimmter Wellenlängen absorbieren können, müssen die Schülerinnen und Schüler verstehen, dass das chemische Verhalten von

Atomen und Molekülen durch deren Elektronenhülle bestimmt wird, ebenso das Absorptions- und Emissionsverhalten. Im einfachsten Fall besitzt die Hülle nur ein Elektron, es ist dabei auf den Raum des Atoms begrenzt. Da die Schülerinnen und Schüler bereits wissen, dass Elektronen wellenartigen Charakter zeigen können, stellt sich die Frage, wie sich eine Welle verhält, wenn man sie in ihrer Ausbreitung auf einen bestimmten Raum begrenzt.

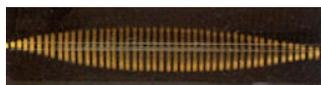
Elektronen haben Wellencharakter

In Jahrgangsstufe 10 zeigte das Doppelspaltexperiment mit Elektronen, dass ein Elektronenstrahl gebeugt werden kann und Interferenzmuster entstehen, Elektronen also Eigenschaften aufweisen, die für Wellen charakteristisch sind. In Kapitel 2 wurde gezeigt, dass man Elektronen, die sich mit der Geschwindigkeit v bewegen, eine Wellenlänge zuordnen kann, die de-Broglie-Wellenlänge:

$$\lambda = \frac{h}{mv} \quad (4.5)$$

Wie sich Elektronen in einem Atom verhalten, lässt sich leichter verstehen, wenn man zunächst eindimensionale, mechanische Wellen auf einem räumlich begrenzten Wellenträger untersucht. Hierzu dient ein beidseitig eingespanntes Gummiband. Regt man dieses Gummiband mithilfe eines Experimentiermotors mit Exzenter zum Schwingen an, bilden sich bei ganz bestimmten Frequenzen **stehende Wellen** aus. Abb. 4.19 zeigt stehende Wellen auf einer Wellenmaschine.

Beträgt die Länge a des Wellenträgers gerade eine halbe Wellenlänge, so schwingt er in der Grundschwingung. Dann gilt $a = \lambda/2$ wobei sich die maximale Amplitude in der Mitte des Wellenträgers ausbildet. Die Teilchen an diesem Ort erreichen bei ihrer Schwingung von allen Teilchen die größte Auslenkung, die größte Geschwindigkeit und die größte kinetische Energie. Da $E \sim v^2 \sim A^2$, ist die Energie pro Flächen- und Zeiteinheit, also die Intensität I proportional zu A^2 .



$$\frac{\lambda}{2} = a \text{ Grundschwingung}$$



$$2 \cdot \frac{\lambda}{2} = a \text{ 1. Oberschwingung}$$



$$3 \cdot \frac{\lambda}{2} = a \text{ 2. Oberschwingung}$$

Abb. 4.19 stehende Welle bei zwei festen Enden mit Abstand a , erzeugt an der Wellenmaschine

Eine stehende Welle bildet sich genau dann aus, wenn auf den Wellenträger ein ganzzahliges Vielfaches von $\lambda/2$ „passt“. Dann gilt:

$$a = n \frac{\lambda}{2} \quad \text{mit } n = 1, 2, 3, \dots \quad (4.6)$$

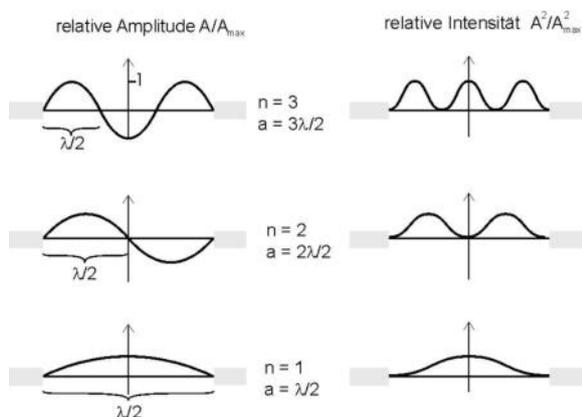


Abb. 4.20 Momentaufnahme einer stehenden Seilwelle bei zwei festen Enden; rechts daneben die entsprechenden Intensitäten.

Abb. 4.20 zeigt stehende Wellen zu $n = 1, 2, 3$ und die jeweilige Intensitätsverteilung. Da hier die normierten Werte A/A_{max} bzw. $I/I_{max} = A^2/A_{max}^2$ aufgetragen wurden, haben alle Kurven den Maximalwert 1. Den Maxima der Intensität entsprechen Stellen, an denen die Bewegungsenergie der Teilchen des Wellenträgers maximal wird; dies ist in den Bäuchen der Fall. Die Nullstellen entsprechen den Minima der Bewegungsenergie und damit den Knoten.

Der eindimensionale Potentialtopf

Als Modell für ein Atom mit nur einem Elektron soll der eindimensionale Potentialtopf (Abb. 4.21) dienen. Die „Wände des Topfs“ sind unendlich hohe Energiebarrieren, so dass ein Elektron mit endlicher Energie den Topf nicht verlassen kann. Die Breite des Potentialtopfes entspricht dem Durchmesser des Atoms. Betrachtet man das Elektron als Materiewelle in diesem Potentialtopf, so wird diese an den Rändern vollständig reflektiert. Wie bei der mechanischen Seilwelle bilden sich bei bestimmten Wellenlängen stehende Wellen aus. Diese stehenden Wellen entsprechen stabilen Zuständen des

Elektrons im Atom. Setzt man die de-Broglie-Beziehung in die Formel für die kinetische Energie ein, so ergibt sich:

$$E = \frac{h^2}{2m\lambda^2} \quad (4.7)$$

Überträgt man die Bedingung (4.6) für stehende mechanische Wellen auf die Materiewelle des Elektrons und ersetzt λ entsprechend in (4.7), so erhält man

$$E_n = \frac{h^2}{8ma^2} n^2 \quad \text{mit der Grundzustandsenergie} \quad E_1 = \frac{h^2}{8ma^2} \quad (4.8)$$

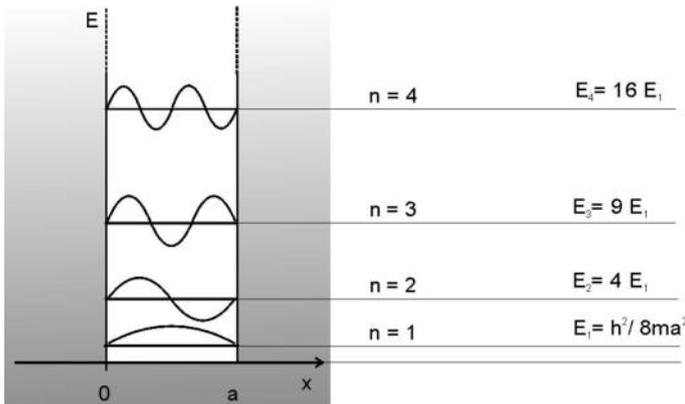


Abb. 4.21 Energiestufen im Potentialtopf und die entsprechenden stehenden Materiewellen

Mit (4.8) kann man die möglichen Energiestufen im eindimensionalen Potentialtopf berechnen. Besonders erstaunlich dürfte für die Schülerinnen und Schüler sein, dass die Grundzustandsenergie einen von Null verschiedenen Wert besitzt. In Abb. 4.21 sind die Energiestufen mit den entsprechenden „stehenden Materiewellen“ des Elektrons gezeichnet. Aufgrund seiner Einfachheit ist es zwar nicht möglich,

mit dem Potentialtopfmodell die Energieniveaus in einem realen Atom zu berechnen, doch zum einen kann man das prinzipielle Auftreten diskreter Niveaus erklären und zum anderen liefert es bei lang gestreckten Farbstoffmolekülen vernünftige Größenordnungen, wie wir später sehen werden.

Auf eine höhere Energiestufe gelangt ein Atom durch Energiezufuhr, also z. B. durch Absorption eines Lichtquants. Die übertragene Energie muss dabei genau der Differenz zwischen zwei möglichen Energiestufen entsprechen.

Die Wellenfunktion

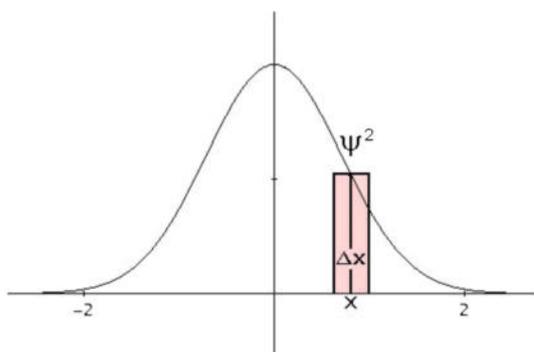


Abb. 4.22 Wahrscheinlichkeitsdichte

So wie die makroskopische Mechanik durch die Newton'schen Gesetze beschrieben wird, werden die Objekte des Mikrokosmos quantenmechanisch beschrieben. Doch während in der Newton'schen Mechanik Ort und Geschwindigkeit von Teilchen exakt angegeben werden können, sind in der Quantenmechanik nur noch Wahrscheinlichkeitsaussagen möglich.

Der Zustand eines quantenmechanischen Teilchens wird dabei durch eine ortsabhängige **Wellenfunktion** Ψ beschrieben, die sich aus den Eigenschaften des Teilchens und des Potentials (also z. B. unser Potentialtopf) berechnet. Mithilfe der Wellenfunktion kann beispielsweise bestimmt werden, wie wahrscheinlich es ist, das Teilchen im Intervall Δx um den Ort x herum anzutreffen. Diese Aufenthaltswahrscheinlichkeit P errechnet sich durch $P = \Psi^2 \Delta x$.

Ergänzung

Exakt ist eigentlich die Darstellung $P = |\Psi|^2 \Delta x$, da die Wellenfunktion Ψ i. A. komplexwertig ist. Durch die Betragsstriche ist gewährleistet, dass die Aufenthaltswahrscheinlichkeit positive, reelle Werte zwischen 0 und 1 annimmt. Da wir hier nur den reellwertigen, zeitunabhängigen Teil einfacher Wellenfunktionen betrachten, lassen wir die Betragsstriche in unseren Beispielen weg.

Eindimensionale Orbitale

Die Graphen der Wellenfunktionen Ψ und die daraus resultierenden Wahrscheinlichkeitsdichten Ψ^2 für ein Elektron im Potentialtopf sind identisch mit den Graphen, die man bei den stehenden Seilwellen erhält (Abb. 4.20 und 4.23) Die Gestalt der Wellenfunktion ist dabei im Wesentlichen durch Lage und Anzahl ihrer Knotenpunkte charakterisiert, wobei bei $x = 0$ und bei $x = a$ immer Knoten sind.

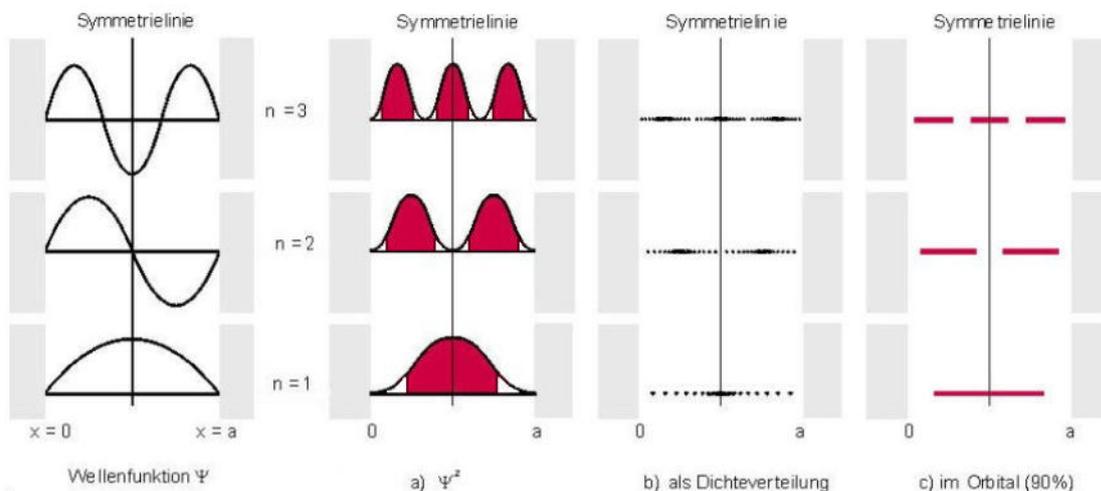


Abb. 4.23 Wellenfunktionen und drei verschiedene Darstellungen der Aufenthaltswahrscheinlichkeit

Die Wahrscheinlichkeit, das Elektron anzutreffen, ist in der Nähe der Maxima von Ψ^2 besonders groß, innerhalb der rot markierten Gebiete in Abb. 2.23 a beträgt sie bei jedem der Zustände 90 %, denn die rot markierten Flächen machen 90 % der Fläche unter den Graphen von Ψ^2 aus. Um die Wahrscheinlichkeit, ein Elektron anzutreffen, zu veranschaulichen, kann man auch eine Punkteverteilung angeben (Abb. 4.23 b). Je wahrscheinlicher es ist, das Teilchen in einem bestimmten Bereich anzutreffen, umso größer ist die Punktdichte und umgekehrt. Markiert man den Bereich einheitlich, innerhalb dessen man das Teilchen mit einer Wahrscheinlichkeit von 90 % antrifft, so erhält man die in Abb. 4.23 c angegebenen, **eindimensionalen Orbitale** des Elektrons im

Potentialtopf. Sie sind identisch mit dem Intervall unter der rot markierten Fläche in Abb. 4.23 a.

Obwohl z. B. bei 4.23 c für $n = 3$ drei Bereiche gekennzeichnet sind, handelt es sich dabei nur um ein einziges Orbital. Die Abbildung zeigt auch, dass die Aufenthaltswahrscheinlichkeit für das Elektron innerhalb des Potentialtopfes von seinem Anregungszustand abhängt. Außerhalb des Topfes, an den Rändern und an den Knoten ist die Amplitude der Wellenfunktion Null, d. h. auch innerhalb des Potentialtopfs gibt es Bereiche, wo das Elektron nie anzutreffen ist.

Zweidimensionale Orbitale

Betrachtet man einen zweidimensionalen Wellenträger, so gelangt man zu zweidimensionalen stehenden Wellen und damit auch zu zweidimensionalen Orbitalen. Als mechanisches Analogon kann dazu eine eingespannte Membran dienen. In Abb. 4.24 wurde eine Plastikfolie, die in einen Stickrahmen eingespannt wurde, von unten mit einem Lautsprecher beschallt. Auch Gummihäute (z. B. Teichfolie) eignen sich. Die Knotenlinien sind durch den aufgebrachten Sand deutlich zu erkennen.

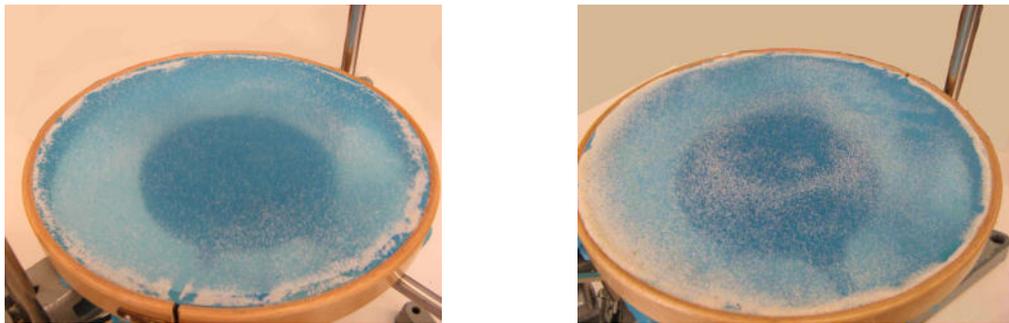


Abb. 4.24 Zweidimensionale stehende Wellen bei einer weichen Plastikmembrane (Grundschiwingung und 1. Oberschwingung)

Im Potentialtopfmodell blickt man im Fall zweidimensionaler stehender Wellen gewissermaßen von oben in den Topf hinein. An Stelle der Knotenpunkte erhält man nun Knotenlinien (Abb. 4.24). Zwischen den Knotenlinien liegen die Bereiche maximaler Schwingung. Zu beachten ist hierbei, dass man die zweidimensionalen Orbitale nicht dadurch erhält, dass man die eindimensionalen Orbitale aus Abb. 4.23 einfach um die Symmetrieachse rotieren lässt! Vielmehr muss man je nach Anzahl und Art der Knotenlinien zwischen den verschiedenen Orbitaltypen unterscheiden:

- s-Orbitale:

Die Knotenlinien bilden ausschließlich konzentrische Kreislinien, die Bereiche dazwischen bilden die s-Orbitale. Man bezeichnet sie mit $1s$, $2s$, $3s$ usw., die Zahl entspricht der Energiestufe des Orbitals bzw. der Anzahl der Knotenlinien. Da die Membran eingespannt ist, gibt es immer mindestens eine Knotenlinie am Rand.

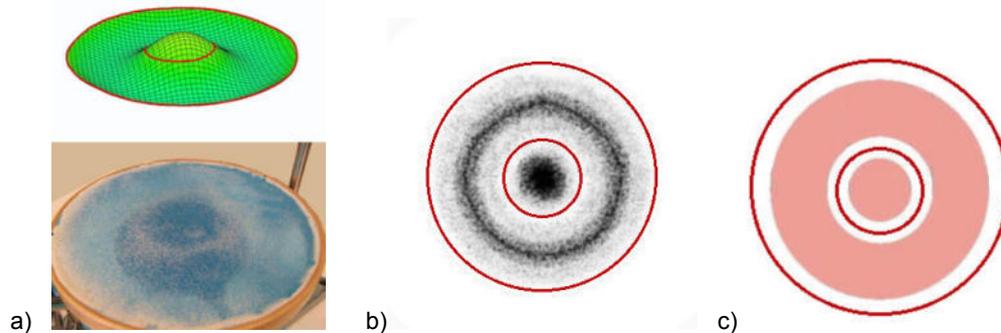


Abb. 4.25 Momentaufnahmen zweidimensionaler stehender Wellen und zweidimensionale $2s$ -Orbitale
 a) oben: stehende Welle auf einer virtuellen, sehr weichen Membran (Knotenlinien rot)
 unten: stehende Welle auf einer rundum eingespannten Gummifolie (Anregung der Membran durch Lautsprecher von unten, Knotenlinien entstehen durch aufgestreuten, weißen Sand)
 b) Aufenthaltswahrscheinlichkeit des Elektrons im zweidimensionalen Potentialtopf als Punktdichteverteilung (hohe Punktdichte entspricht hoher Aufenthaltswahrscheinlichkeit, Knotenlinien rot)
 c) Orbitale für den ein- und den zweidimensionalen Potentialtopf im Vergleich (Knotenlinien rot)

- p-Orbitale:

Bei einem p-Orbital gibt es genau eine Knotenlinie, die geradlinig durch den Mittelpunkt verläuft, alle weiteren Knotenlinien sind wieder konzentrische Kreise. Da die Membran am Rand eingespannt ist, haben p-Orbitale mindestens zwei Knotenlinien, der Grundzustand kann demnach kein p-Zustand sein. Man bezeichnet sie je nach Anzahl der Knotenlinien bzw. Energiestufen mit $2p$, $3p$, $4p$ usw.

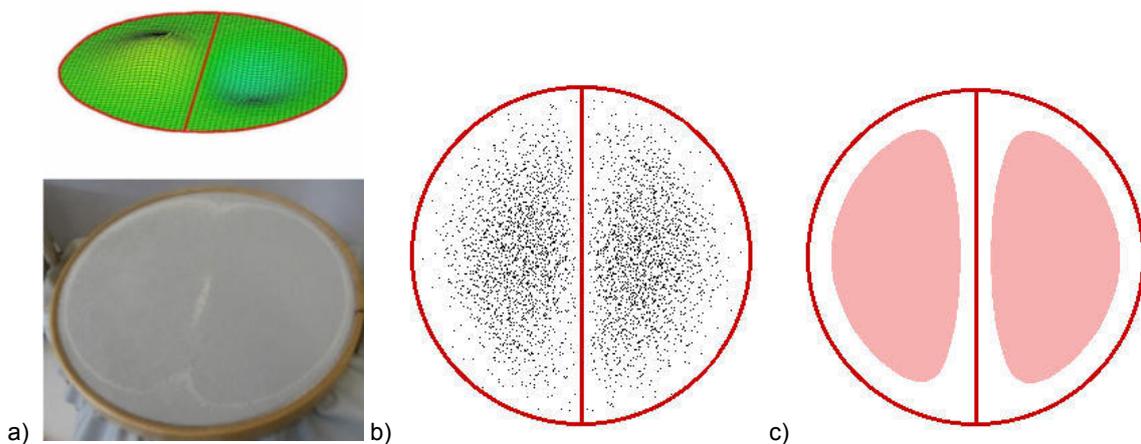


Abb. 4.26 Momentaufnahmen zweidimensionaler stehender Wellen und zweidimensionale $2p$ -Orbitale
 a) oben: stehende Welle auf einer sehr elastischen, virtuellen Membran (Knotenlinien rot)
 unten: stehende Welle auf einer rundum eingespannten Gummimembran (Knotenlinien durch weißen Sand verdeutlicht)
 b) Aufenthaltswahrscheinlichkeit des Elektrons im zweidimensionalen Potentialtopf als Punktdichteverteilung (hohe Punktdichte entspricht hoher Aufenthaltswahrscheinlichkeit, Knotenlinien rot)
 c) Orbital für den zweidimensionalen Potentialtopf (Knotenlinien rot)

Kommen weitere Linien als Knotenlinien hinzu, so ergeben sich komplexere Bilder.

Dreidimensionale Orbitale

Wenn man auf drei Dimensionen erweitert, erhält man räumliche Orbitale. Knotenlinien werden zu Knotenflächen. Aus zweidimensionalen kreisförmigen Knotenlinien werden dann Kugelflächen. Das in Abb. 4.27 als Beispiel dargestellte s-Orbital besteht aus einer Kugel, die von zwei Kugelschalen umgeben ist. Es gibt also offensichtlich drei konzentrische Kugelschalen als Knotenflächen, die jeweils eine Kugelschale bzw. die innere Kugel umgeben, sodass es sich hier um ein 3s-Orbital handelt.

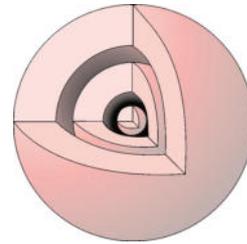


Abb. 4.27 Das dreidimensionale 3s-Orbital für den dreidimensionalen Potentialtopf

Bei den weiteren Orbitalen kommen zu den Kugelflächen ebene Flächen durch den Koordinatenursprung oder auch Doppelkegelmäntel als Knotenflächen hinzu. Es ergeben sich hantel-, keulen- und ringförmige Orbitalstrukturen, wie sie in Abb. 4.28 gezeigt sind. Allgemein gilt, dass höhere Orbitale auch weiter in den Raum hineinreichen. Je nachdem, welche Ebene die Knotenebene ist, können die Orbitale weiter charakterisiert werden

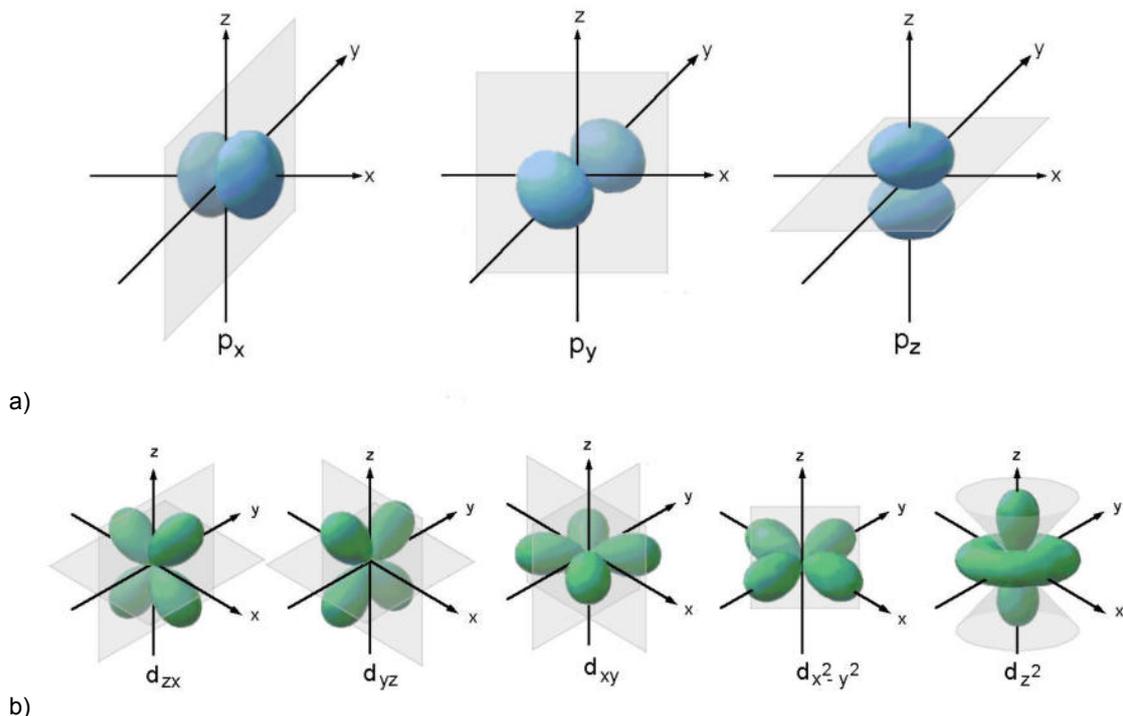


Abb. 4.28 Dreidimensionale Orbital-Darstellungen mit den zugehörigen Knotenebenen
a) p-Orbitale, die je eine Knotenebene durch den Koordinatenursprung besitzen.
b) d-Orbitale mit je zwei Knotenebenen durch den Ursprung

Die Absorption und Emission von Licht im Potentialtopfmodell

Charakteristische Flammenfärbungen sowie die Existenz von Absorptions- und Emissionslinien lassen sich mit dem Potentialtopfmodell gut erklären. Die Elektronen eines Atoms besetzen im Grundzustand die niedrigsten Energieniveaus, wobei sich nach

dem Pauliprinzip in jedem Orbital maximal zwei Elektronen aufhalten können. Wird einem Elektron durch ein Lichtquant gerade jene Energiemenge übertragen, die es benötigt, um auf ein höheres Energieniveau bzw. in ein anderes Orbital zu gelangen, so wird das Lichtquant absorbiert

$$hf = E^* - E_1$$

E_1 ist die Energie des Grundzustands, E^* der angeregte Zustand des Atoms, hf die Energie des Lichtquants. Wenn die Energie des Lichtquants groß genug ist, kann das Elektron das Atom verlassen, das Atom wird dabei ionisiert. Bei Molekülen und Festkörpern gilt für die Absorption das Gleiche, ein Elektron nimmt die gesamte Energie eines Lichtquants auf, gelangt auf ein höheres Energieniveau bzw. in ein höheres Orbital oder kann bei genügend hohem Energieübertrag das Molekül bzw. den Festkörper verlassen (Fotoeffekt!).

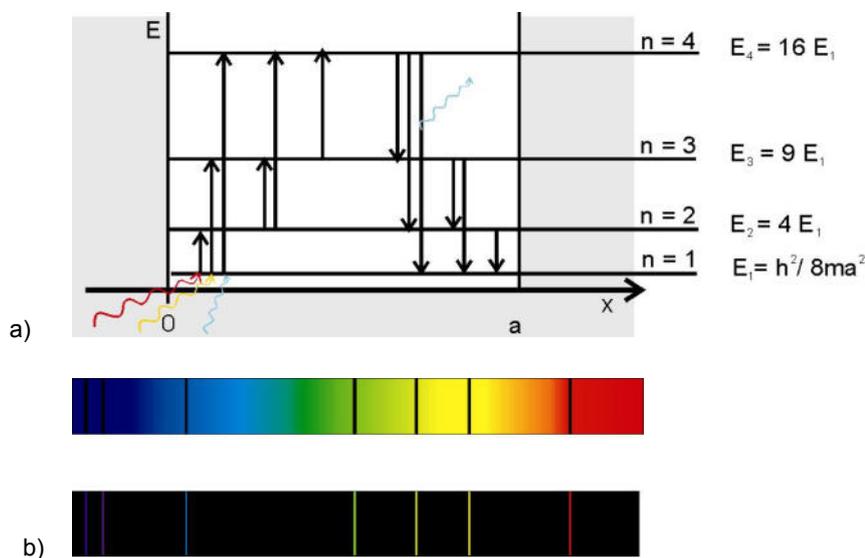


Abb. 4.29 Entstehung von Linienspektren

- a) links: Absorptionsprozesse (schematisch) im Potentialtopfmodell
rechts: Emission (schematisch) im Potentialtopfmodell
b) Absorptions- und Emissionsspektrum von Quecksilber

Für jeden angeregten Zustand gibt es nur eine begrenzte Lebensdauer τ . Geht das Atom vom angeregten Zustand wieder in einen niedrigeren Zustand über, wird die Energiedifferenz als Lichtquant (Fluoreszenzlicht) emittiert.

Aus dem Potentialtopfmodell ergibt sich eine größere Anzahl an möglichen Übergängen zwischen den verschiedenen Energieniveaus. In Abb. 4.29 sind diese Übergänge durch Absorptions- und Emissionsprozesse im Potentialtopf wiedergegeben, darunter sind die Absorptionslinien und Emissionslinien (Linienspektren) für Quecksilber angegeben.

Quellen:

Alonso-Finn, „Physik III Quantenphysik und statistische Physik“, Inter European Edition B. V., Spanien 1974

Mayer-Kuckuk, „Atomphysik“, Teubner, Stuttgart 1977

Schwabl, „Quantenmechanik“, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg 1993, 4. Auflage

Schünemann, „Biophysik, eine Einführung“, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg 2005

Strasburger, „Lehrbuch der Botanik“, Gustaf-Fischer-Verlag, Stuttgart 2008

<http://www.zum.de/Faecher/Materialien/beck/chemkurs/cs11-8.htm>

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Der eindimensionale Potentialtopf als einfaches Atommodell“ (6 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- sind in der Lage, die Bedingungen für das Entstehen mechanischer stehender Wellen herzuleiten,
- können die Überlegungen zu mechanischen stehenden Wellen auf Materiewellen im eindimensionalen Potentialtopf übertragen und so auf diskrete Energiestufen in einem Atom schließen,
- kennen den Begriff der Wellenfunktion und wissen, dass ihr Amplitudenquadrat ein Maß für die Aufenthaltswahrscheinlichkeit des Elektrons an einem bestimmten Ort ist,
- wissen, was unter dem Begriff eines Orbitals im eindimensionalen Raum zu verstehen ist, und können diese Definition auf zwei und drei Dimensionen übertragen,
- Interpretieren den Absorptionsvorgang von Photonen als Übergang zwischen verschiedenen Energieniveaus und begreifen, dass ein Elektron dabei von einem Orbital niedriger Energie in ein anderes mit höherer Energie wechselt.

Die Schülerinnen und Schüler wissen, dass die Absorption von Lichtquanten notwendig ist, um Protonen und Elektronen voneinander zu trennen, damit die Stoffe *NADPH* und *ATP* gebildet werden können. In diesem Abschnitt wird, ausgehend von mechanischen Wellen, das Potentialtopfmodell als einfachstes Modell für ein Atom vorgestellt, um die Emission und Absorption von Lichtquanten erklären zu können.

Die einführenden Experimente sollen die Schülerinnen und Schüler dazu motivieren, sich mit der Entstehung der Absorptions- und Emissionsspektren genauer auseinanderzusetzen. Man kann an dieser Stelle den Bau eines Schuhrkartonspektrometers im Rahmen einer experimentellen Hausaufgabe anregen (Anleitung in der ISB-Handreichung „Atome-Wellen-Quanten“) und damit unterschiedliche Lichtquellen untersuchen lassen. Welche Lichtquellen hier untersucht werden sollen, hängt u. a. davon ab, welche Experimente bereits im Verlauf der Unterrichtssequenz „Typische Untersuchungsmethoden der Biophysik“ durchgeführt wurden. Da sich die Schülerinnen und Schüler in Kapitel 2 bereits mit dem Wellencharakter der Elektronen befasst haben, bietet es sich an, sich zum Einstieg mit mechanischen Wellen zu beschäftigen, die auf einen begrenzten, zunächst eindimensionalen Raum beschränkt sind. Freihand-Experimente mit Seilwellen und Auslenkung eines eingespannten Gummibandes mittels eines Exzenters lassen stehende Wellen als reproduzierbare, stabile Zustände eines schwingenden Wellenträgers erkennen. Die Bedingung für stehende Wellen ergibt sich anschaulich aus den Experimenten.

Auf dieser Grundlage kann man Elektronen in Atomen als Materiewellen betrachten, welche auf die räumliche Ausdehnung des Atoms begrenzt sind. Mit dem eindimensionalen Potentialtopf wird das einfachste Modell für ein auf einen Aufenthaltsbereich begrenztes Elektron eingeführt. Die stabilen Zustände, stehende Materiewellen, führen zu diskreten Energieniveaus und einer von Null verschiedenen Nullpunktsenergie. Die Schülerinnen und Schülern erfahren dabei auch, dass mit der Quantenmechanik ein mathematischer Formalismus zur Verfügung steht, der es erlaubt Aussagen über Elektronen in Atomen zu machen, und dass dies nur in Form von Wahrscheinlichkeitsangaben möglich ist. Die Wellenfunktion beschreibt dabei Eigenschaften eines gebundenen Elektrons und ermöglicht die Berechnung von Wahrscheinlichkeitsdichten für dessen

Aufenthalt im Atom. Wichtig ist an dieser Stelle, dass den Schülerinnen und Schülern bewusst wird, dass das einfache Potentialtopfmodell keine Berechnung realer Energiewerte eines Atoms zulässt. Die Berechnung von Wellenfunktionen ist nicht vorgesehen.

Der Begriff des Orbitals ist aus dem Chemieunterricht nur oberflächlich bekannt und wird nun über die Wellenfunktion und deren Betragsquadrat anschaulich in Grafiken definiert.

Durch die angeführten Experimente zu zweidimensionalen mechanischen Wellen erfolgt der Übergang von Knotenpunkten zu Knotenlinien und zweidimensionalen Orbitalen. Knotenflächen führen zu den dreidimensionalen Orbitalen. Auf die Bezeichnungen von *s*-, *p*- und *d*-Orbitalen soll nicht zu tief eingegangen werden, da dies zum einen für den weiteren Unterrichtsverlauf nicht benötigt wird und zum anderen recht spezielles Wissen darstellt.

Dreidimensionale Orbitaldarstellungen findet man für Atome auf folgender Internetseite: <http://www.orbitals.com/orb/orbtable.htm>. Auf die Schrödingergleichung und ihre Lösungen soll im Unterricht nicht weiter eingegangen werden.

Mit dem Potentialtopfmodell kann zum Abschluss das Auftreten der Linienspektren erklärt werden. Die Schülerinnen und Schüler können den Absorptionsvorgang als Übergang zwischen Energieniveaus begreifen und erkennen, dass ein Elektron dabei von einem Orbital niedriger Energie in eine anderes, energetisch höheres wechselt. Danach befindet sich das gesamte Atom in einem angeregten Zustand.

4.3 Übertragung des Orbitalmodells auf Moleküle

Von den Atomorbitalen zu den Molekülorbitalen organischer Farbstoffe

Mit dem folgenden Versuch lässt sich das Absorptionsverhalten der Blattfarbstoffe zeigen. Für Carotin wurde bereits ein Bandenspektrum vorgestellt (siehe Abschnitt 2.3 „Spektroskopische Methoden“). Extrahiert man die Blattfarbstoffe, wie in Abschnitt 4.1 (Abb. 4.7) beschrieben, füllt die Lösung in eine Küvette und bringt diese in den Strah-

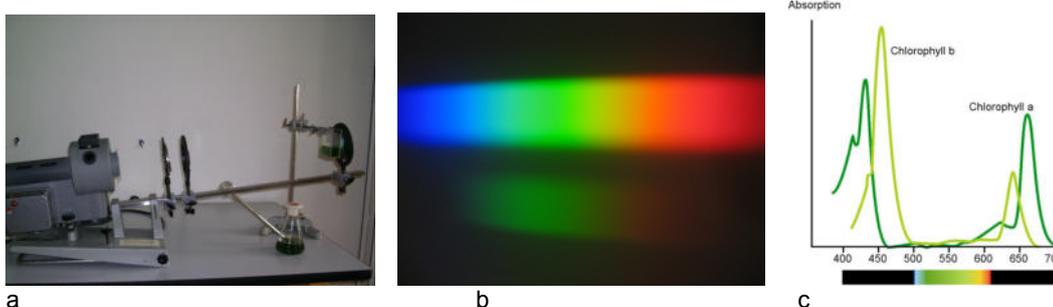


Abb. 4.30 Absorptionsspektren

- a) Versuchsaufbau (Kohlebogenlampe, Spalt, Linse, Küvette, Gitter)
 b) Oben: Gitterspektrum der Lichtquelle, unten: Spektrum der Blattfarbstofflösung
 c) Absorptionsspektren der beiden grünen Blattfarbstoffe Chlorophyll a und b

engang einer Kohlebogenlampe vor einem Rowland-Gitter, so beobachtet man zwei breite Absorptionsbanden an beiden Enden des sichtbaren Spektrums (Abb. 4.30). Dies deutet darauf hin, dass sowohl Chlorophyll a als auch Chlorophyll b zwei Gruppen von angeregten Zuständen besitzt, die sich aus vielen, sehr nahe beieinander liegenden Absorptionslinien zusammensetzen.

Atome zeigen aufgrund der bereits beschriebenen Übergänge relativ scharfe, deutlich voneinander getrennte Absorptions- und Emissionslinien in ihren Spektren. Die breiten Absorptionsbanden der Chlorophyllmoleküle und anderer organischer Farbstoffe hängen unter anderem mit der Molekülstruktur zusammen. Daneben wird das Absorptionsverhalten sehr stark von der Umgebung des Moleküls bestimmt. Das Spektrum bei gereinigten Chlorophylllösungen hängt u. a. von der Art des Lösungsmittels ab, bei einfachen Extrakten außerdem von der Bindung des Farbstoffs an Proteine und im intakten Protein von der Lage innerhalb des Proteins sowie der relativen Lage der einzelnen Chlorophyll zueinander.

Wie alle organischen Moleküle, haben die Blattfarbstoffe ein Grundgerüst, das auf dem Element Kohlenstoff aufbaut. Abb. 4.31 zeigt die chemischen Strukturformeln der Blattfarbstoffe Chlorophyll a und b, des Farbstoffs Carotin und des roten Blutfarbstoffs, des Häm.

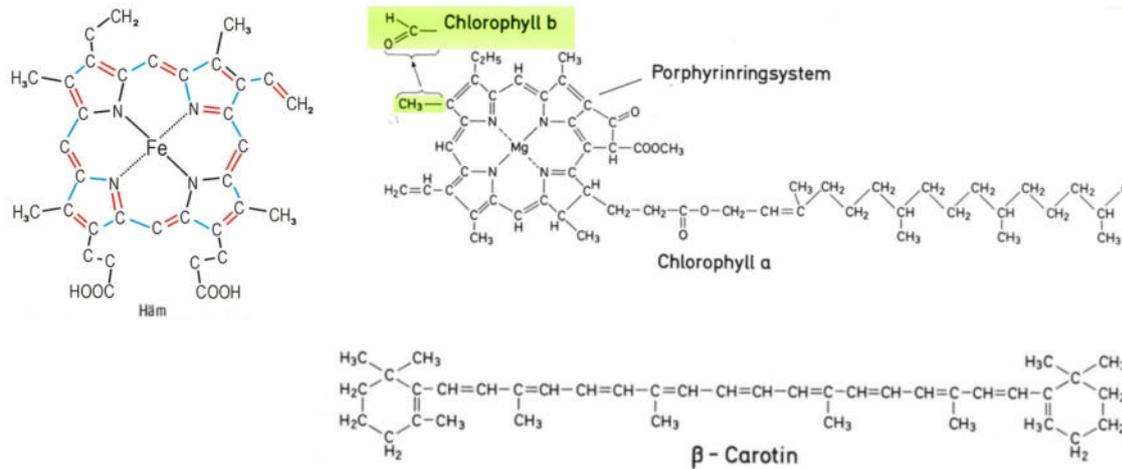


Abb. 4.31 Strukturformeln des roten Blutfarbstoffs Häm und der Blattpigmente Chlorophyll a und b sowie des β -Carotins.

Beim Häm sind die Doppelbindungen rot, die Einfachbindungen blau gezeichnet. Die sich abwechselnden Doppel- und Einfachbindungen sind als sog. konjugierte Doppelbindungen ausgebildet, d. h. ihre Orbitale überlappen sich. Die beiden Blattfarbstoffe Chlorophyll a und b unterscheiden sich nur in der grün markierten Gruppe voneinander.

Um die Besonderheit dieser Strukturformeln zu erkennen und den Absorptionsvorgang bei diesen großen Molekülen verstehen zu können, muss man etwas mehr über Molekülorbitale wissen. Wenn sich Atome verbinden, entstehen durch die Überlagerung der Atomorbitale die Molekülorbitale. Ob und wie sich die Atomorbitale überlagern, hängt dabei von der räumlichen Anordnung zueinander ab.

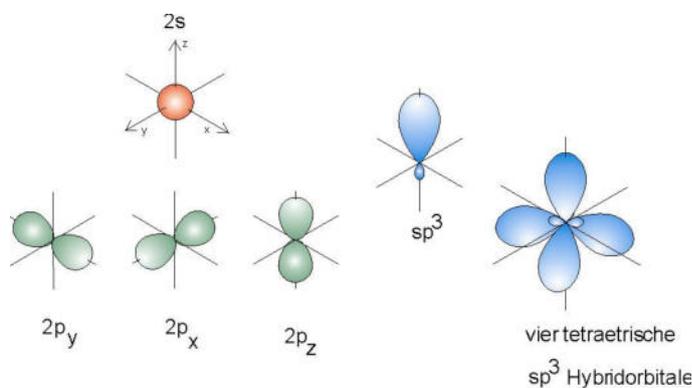


Abb. 4.32 Bildung von Hybridorbitalen beim Kohlenstoff
Rot: s-Orbital Grün: p-Orbital Blau: sp³-Hybridorbital

In jedem Orbital können sich höchstens zwei Elektronen aufhalten (Pauliprinzip). Im Grundzustand sind das 1s-Orbital und das 2s-Orbital des Kohlenstoffs vollbesetzt, die beiden verbleibenden Elektronen besetzen zwei p-Orbitale, da diese energetisch tiefer liegen als das 3s-Orbital. 1931 zeigte Linus Pauling, dass ein s-Orbital und drei p-Orbitale kombiniert (hybridisiert) werden können; es entsteht dann je

eine asymmetrische Doppelkeule, ein sog. **Hybridorbital** (Abb. 4.32). Das Kohlenstoffatom bildet auf diese Weise vier gleichwertige Atomorbitale aus, deren größere Keule jeweils eine Ecke eines Tetraeders bildet. Hybridorbitale können stärkere Bindungen bilden als unhybridisierte s- und p-Orbitale, da die Überlappung mit den Orbitalen anderer Atome besser wird. Die räumliche Struktur hat auch Auswirkungen auf die möglichen Verbindungen mit weiteren Kohlenstoffatomen.

Eine **Einfachbindung** zwischen zwei Kohlenstoffatomen erfolgt durch Überlagerung von zwei Hybridorbitalen, es entsteht eine σ -Bindung mit zwei Elektronen im so genannten bindenden Orbital (Abb. 4.33 oben).

Bildet das Kohlenstoffatom nicht vier, sondern nur drei Hybridorbitale aus, so liegen diese alle in einer Ebene senkrecht zum verbleibenden p-Orbital. Zwischen zwei derartigen Atomen kann eine **Doppelbindung** zustande kommen. Sie entsteht dadurch, dass sich einerseits zwei Hybridorbitale überlagern und eine σ -Bindung ausbilden und sich andererseits die beiden p-Orbitale überlagern und eine so genannte π -Bindung ausbilden (Abb. 4.33 unten). In einer Doppelbindung erhalten die Kohlenstoffatome einen geringeren Abstand voneinander als in einer Einfachbindung. Die σ -Bindung ist sehr fest und die beiden Elektronen halten sich vor allem zwischen den beiden Atomkernen auf. Die π -Bindung stabilisiert das Molekül in der Ebene, da sie eine Verdrehung um die Längsachse verhindert. Die Elektronen können sich im gesamten Bereich der π -Bindung aufhalten, man bezeichnet sie daher auch als delokalisierte Elektronen. Bei den organischen Farbstoffmolekülen wechseln sich Einfach- und Doppelbindungen zwischen Kohlenstoffatomen mehrfach hintereinander ab. Aufgrund der räumlichen Anordnung der Hybridorbitale ergibt sich dabei zwischen den Kohlenstoffatomen eine Zick-Zack-Struktur in der Ebene (Abb. 4.34).

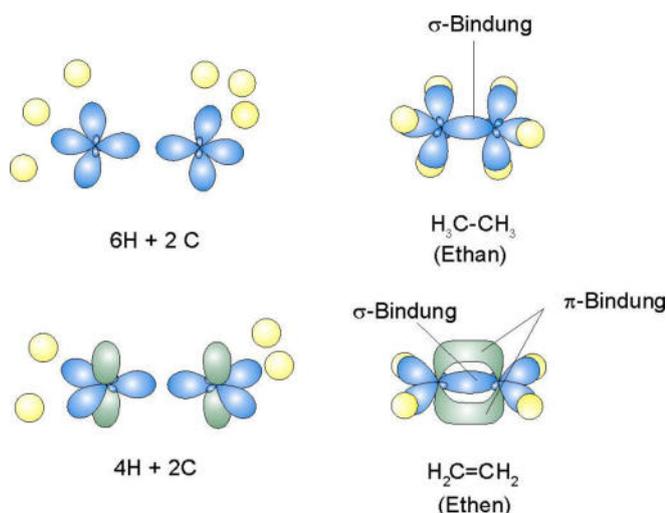


Abb. 4.33 Einfach- und Doppelbindung zwischen Kohlenstoffatomen

Die senkrecht zu dieser Ebene stehenden p-Orbitale bilden, wie oben besprochen, π -Bindungen aus. Die Zick-Zackstruktur bewirkt, dass sich die Orbitale der einzelnen π -Bindungen nun so nahe kommen, dass sie sich zu einem großen Orbital-Ensemble überlagern können. Diese Überlagerung ist in Abb. 4.35 am Beispiel eines Kohlenstoffrings, dem Benzol, gezeigt. Das rechte, vereinfacht dargestellte Orbital-Ensemble in Abb. 4.35d zeigt eine mögliche Überlagerung, die sich für das nichtangelegte π -System ergibt. Beim Benzolring gibt es genau drei Möglichkeiten, wie sich die p-Orbitale zu einem Ensemble überlagern können, diese sind in Abb. 4.35e als kissenförmige Orbitale gezeichnet. Da die Doppelbindungen auf diese Weise über die Einfachbindungen hinweg miteinander verbunden (konjugiert) sind, bezeichnet man derartige Systeme aus sich abwechselnden Doppel- und Einfachbindungen als sog. **konjugierte Doppelbindungen**. Der Abstand der beteiligten Atome liegt dabei zwischen dem bei einer Einfachbindung und dem bei einer Doppelbindung.

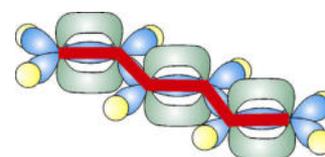


Abb. 4.34 Kohlenstoffketten haben eine „Zick-Zack-Struktur“. Die π -Bindungen sind hier noch nicht konjugiert.

Bei konjugierten Doppelbindungen von Kohlenstoffringen und Ketten zeigen die Elektronen in den π -Bindungen ein besonderes Verhalten. Die π -Bindungs-Elektronen, eines für jedes Kohlenstoffatom, sind wie bei der Doppelbindung nicht so stark lokalisiert wie die Elektronen in einer σ -Bindung. Ihre Aufenthaltswahrscheinlichkeit erstreckt sich über den gesamten Molekülring bzw. die gesamte Molekülkette, erreicht jedoch im Bereich der ursprünglichen p-Orbitale jeweils ein Maximum.

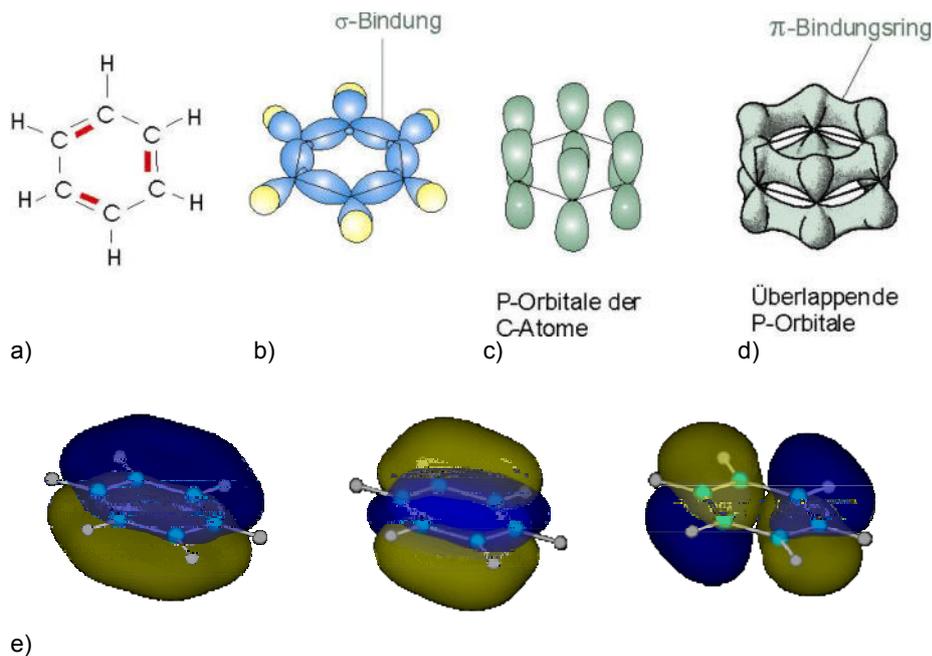


Abb. 4.35 Konjugierte Doppelbindungen beim Benzolring

- Die Strukturformel des Benzols mit abwechselnden Einfach- und Doppelbindungen
- Die σ -Bindungen zwischen den ebenen Hybridorbitalen
- Die bei b) noch fehlenden P-Orbitale der C-Atome
- Entstehung der konjugierten Doppelbindung: Aufgrund der räumlichen Nähe überlappt nicht nur jedes zweite p-Orbital-Paar zu einer π -Bindung, sondern es überlappen alle p-Orbitale (d) und bilden ein großes Orbital-Ensemble, das den gesamten Benzolring auf beiden Seiten bedeckt.
- Die drei möglichen Orbitale des nicht angeregten π -Systems

Ergänzung

Die Molekülorbitale des Benzols und anderer organischer Moleküle überlagern sich im Bereich der Doppelbindungen zu sehr komplizierten Orbitalformationen. Beispiele dazu sind auf der folgenden Internetseite zu finden:

<http://www.leichssenring.de/andreas/chemie/lcao/aromaten/index.htm>

Konjugierte Doppelbindungen können nicht nur zwischen Kohlenstoffatomen ausgebildet werden, in den Kohlenstoffringen organischer Verbindungen sind oft auch Stickstoff- oder Schwefelatome enthalten. Siehe dazu z. B. Seite 3 von:

<http://www.oci.uni-hannover.de/ak-duddeck/pdf/pdf-inhalte/aromaten.pdf>

Entstehung der Absorptionsbanden

Farbstoffmoleküle bestehen aus vielen Atomen, die relativ zueinander mehr oder weniger heftig schwingen können. Diese Schwingungen sind wie die Schwingungszustände der Elektronen in den Atomen bzw. Molekülen gequantelt, d. h. sie können nur bestimmte, diskrete Energiewerte annehmen, wobei die Energiedifferenz zwischen zwei benachbarten Vibrationsniveaus im *meV*-Bereich liegt. Eine weitere Möglichkeit, Energie aufzunehmen, besteht für ein Farbstoffmolekül darin, dass bestimmte Molekülteile in Rotation versetzt werden. Die dabei angeregten Rotationsniveaus sind ebenfalls quantisiert und besitzen Energiestufen im *meV*-Bereich. Die Vibrations- und Rotationsniveaus überlagern sich mit den Energieniveaus der Orbitale, sodass ehemals scharfe Einzellinien in Gruppen energetisch eng benachbarter Linien aufspalten. Die Energiedifferenz zweier solcher Linien liegt im Bereich eines thermischen Quants bei 300 K,

denn bei dieser Temperatur gilt $kT \approx 25 \text{ meV}$. Damit kann ein solcher Zustand durch Absorption eines thermischen Quants angeregt werden. Zusammen mit der Dopplerverbreiterung verschmelzen die vielen, dicht nebeneinander liegenden Absorptionslinien zu einer **Absorptionsbande**. Farbstoffmoleküle absorbieren somit nicht nur bei einer einzigen Wellenlänge, sondern in einen bestimmten Wellenlängenbereich. Das Fehlen eines breiten Farbintervalls im Spektrum äußert sich in der intensiven Färbung des Pigments.

Bei der Absorption durch membrangebundenes Chlorophyll ergeben sich noch breitere Absorptionsbanden mit mehreren Gipfeln. Die Farbstoffe sind hier an Proteine gebunden, die das Absorptionsverhalten der Farbstoffe verändern. Außerdem beeinflussen sich die Farbstoffmoleküle in ihrem Absorptionsverhalten auch gegenseitig, je nach ihrer Stellung zueinander. Durch die Bindung an Proteine wird erreicht, dass die Chlorophylle unterschiedliche, jedoch nahe beieinander liegende Energieniveaus sowohl für den ersten als auch zweiten angeregten Zustand besitzen (siehe Abschnitt 4.4 „Vom Lichtquant zur Ladungstrennung“). Der Vorteil für die Photosynthese liegt darin, dass Photonen eines ganzen Spektralbereichs absorbiert werden können, obwohl es nur zwei verschiedene Chlorophyllmoleküle (a und b) gibt. Dadurch wird die Quantenausbeute für die Photosynthese deutlich erhöht. Überdies spielt dieses unterschiedliche, aber sehr ähnliche Absorptionsverhalten, neben der erhöhten Quantenausbeute auch noch eine wichtige Rolle bei der Weiterleitung der Energie zwischen den Chlorophyllen eines Photosystems hin zum Chlorophyll-Dimer des Reaktionszentrums.

Die Absorption sowohl im langwelligeren (erster angeregter Zustand) als auch im kurzwelligeren Bereich (zweiter angeregter Zustand) des Spektrums erhöht die Quantenausbeute für die Photosynthese nochmals deutlich, da beide Anregungsprozesse in den Zustand münden, aus welchem die Abgabe von Elektronen an das Redoxsystem erfolgt.

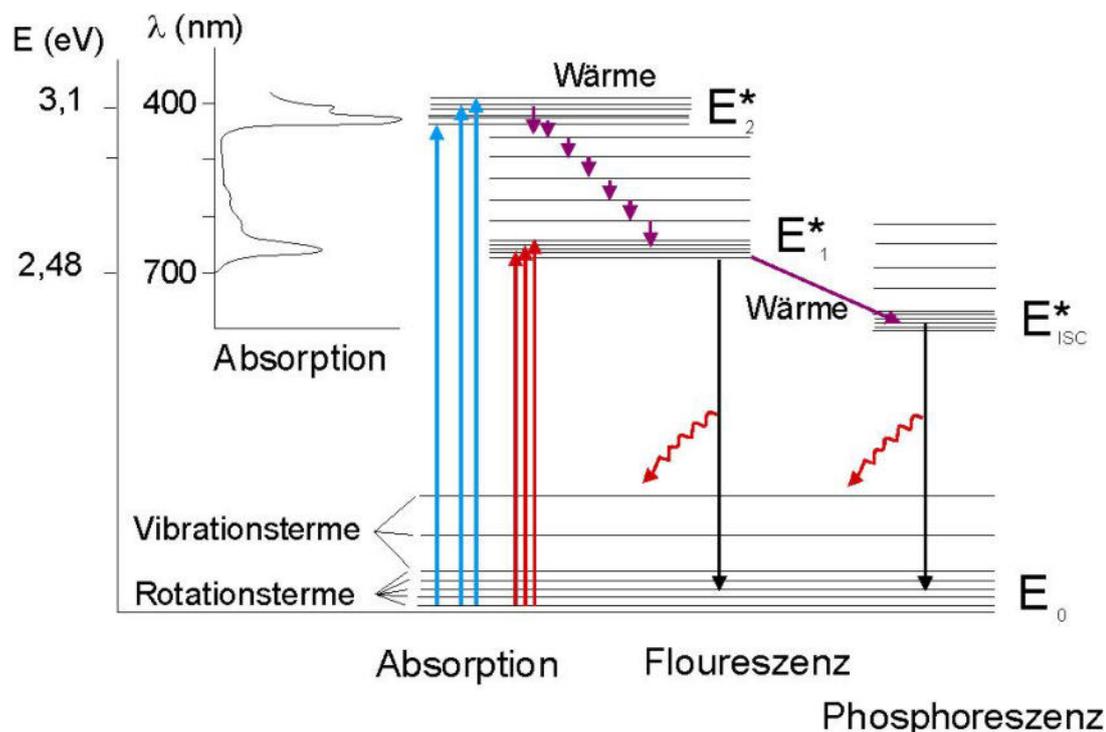
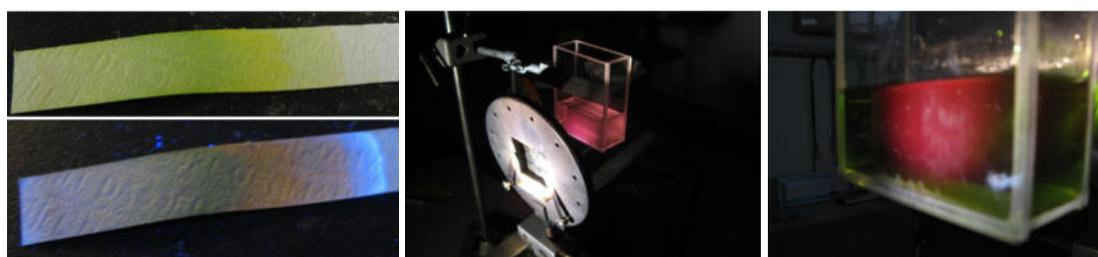


Abb. 4.36 Aufspaltung der Hauptenergieniveaus und mögliche Übergänge am Beispiel des Chlorophyll a (Quelle: Mohr, Schopfer in Strasburger, „Lehrbuch der Botanik“, Gustaf-Fischer-Verlag 2008)
 E_0 Grundzustand, E_1 , E_2 durch Absorption erreichbare angeregte Zustände, E_{ISC}^* nur indirekt erreichbarer angeregter Zustand

In Abb. 4.36 sind die Aufspaltung der Hauptenergieniveaus für Chlorophyll a, die möglichen Absorptions- und Emissionsvorgänge, sowie Übergänge zwischen verschiedenen Niveaus dargestellt. Der Absorptionsbande im Kurzwelligen entsprechen Übergänge in den zweiten angeregten Zustand E_2^* , Übergänge in den ersten angeregten Zustand E_1^* entsprechen der Absorptionsbande im Langwelligen. Der zweite angeregte Zustand ist sehr kurzlebig (10 ps), da dessen Elektronen ihre Energie schnell wieder durch Wärme (thermische Quanten, violette Pfeile) an die Umgebung abgeben. Der erste angeregte Zustand kann entweder direkt durch Absorption erreicht werden oder indirekt aus einem der Niveaus des zweiten angeregten Zustands, durch Abgabe thermischer Quanten. Dieser Zustand E_1^* ist langlebig (15 μs). Ab einer Lebensdauer von 10 ns kann von hier aus der Übergang in einen weiteren, geringfügig niedrigeren angeregten Zustand erfolgen, der nicht durch Absorption, sondern nur auf diesem indirekten Weg erreicht werden kann. Man bezeichnet diesen Vorgang auch als Intersystem Crossing oder kurz **ISC**. In diesem besonderen angeregten Zustand reagiert Chlorophyll sehr stark mit Sauerstoff, indem es diesen anregt. Der angeregte Sauerstoff ist sehr reaktiv und wirkt stark zellschädigend. Bringt man kleine Mengen Chlorophyll unter die Haut und belichtet diese, so sind schwere Hautschäden die Folge. Man nutzt dieses sog. photodynamische Prinzip in der Medizin zur selektiven Krebstherapie u. a. in Hautbereichen. Damit die Pflanzenzellen nicht auf diese Weise geschädigt werden, muss dieser Übergang vermieden werden. Diese Aufgabe übernehmen sog. **Schutzpigmente**, in erster Linie das Pigment β-Carotin. Es löscht diesen besonderen angeregten Zustand, indem es dessen Energie übernimmt und das Molekül wieder in den Grundzustand überführt.

Chlorophyll in Lösung oder auf einem Papierchromatogramm kann durch ultraviolettes Licht angeregt werden und sendet dann rotes Fluoreszenzlicht aus, wenn es in den Grundzustand zurückkehrt. Dies kann man sehr schön durch entsprechende Beleuchtung einer Chlorophylllösung oder von Papierchromatogrammen zeigen (Abb. 4.37).



a) Papierchromatogramm mit und ohne UV-Bestrahlung (blaue Fluoreszenz durch Carotin)
 b) Beleuchtung frischer Chlorophylllösung durch ein UV-Filter
 c) Beleuchtung älterer Chlorophylllösung durch ein UV-Filter

Anwendung des Potentialtopfmodells auf Blattfarbstoffe

Mit dem Wissen über konjugierte Doppelbindungen und die räumliche Anordnung der Atome kann man das langgestreckte Molekül des Farbstoffs Carotin näherungsweise mit dem Potentialtopfmodell beschreiben.

Bei Carotin sind 22 C-Atome über konjugierte Doppelbindungen miteinander verbunden. In dieser Kette befinden sich demnach 11 mal 2 π -Elektronen, welche die 11 energetisch tiefsten Molekülorbitale voll besetzen (nach dem Pauliprinzip halten sich in jedem Orbital maximal zwei Elektronen auf). Die Anregung erfolgt damit vom

Energieniveau mit $n = 11$ auf jenes mit $n = 12$. Die Carotinoide absorbieren in einem Bereich zwischen etwa 400 nm und 540 nm , was Photonenenergien zwischen $2,3 \text{ eV}$ und $3,1 \text{ eV}$ entspricht. Nimmt man eine durchschnittliche Anregungsenergie von $2,7 \text{ eV}$ an, kann man über

$$\Delta E = \frac{h^2}{8ma^2}(12^2 - 11^2)$$

die Länge des Potentialtopfs abschätzen. Man erhält $a = 1,8 \text{ nm}$

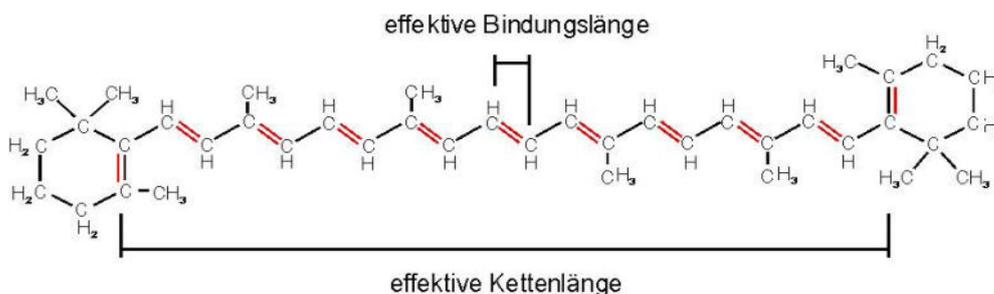


Abb. 4.38 Strukturformel des Carotin

Der Abstand zweier Atome bei einer konjugierten Doppelbindung beträgt rund $0,14 \text{ nm}$. Der Bindungswinkel in der Kette beträgt 120° , was gemäß Abb. 4.38 die Bindungslänge um den Faktor $\sqrt{3}/2$ auf eine effektive Bindungslänge verkürzt. Die „effektive Kettenlänge“ zwischen dem ersten und dem letzten C-Atom in der Kette konjugierter Bindungen wäre demnach $11 \cdot 0,14 \text{ nm} \cdot \sqrt{3}/2 = 2,3 \text{ nm}$. Das sehr einfache Potentialtopfmodell liefert also bei diesem lang gestreckten Molekül die richtige Größenordnung.

Die stark delokalisierten Elektronen sind der Grund dafür, warum sichtbares Licht mit einer Energie von rund $2,3 \text{ eV}$ ausreicht, um dieses Molekül anzuregen, wogegen die niedrigste Anregung z. B. eines Wasserstoffatoms $10,2 \text{ eV}$ benötigt, was einer Wellenlänge von 122 nm entspricht.

Ergänzung

Experimente, die den Einfluss der Länge einer Kette aus konjugierten Doppelbindungen auf die Farbe und damit auf die Absorption organischer Farbstoffe zeigen, finden sich auf folgender Internetseite:

<http://www.thomasmusolf.de> → Suche: Struktur von Farbstoffmolekülen → 4. Struktur von Farbstoffmolekülen

Auf die Blattfarbstoffe Chlorophyll a und b, mit ihren komplizierten Ringsystemen, kann man das Potentialtopfmodell nicht ohne weiteres anwenden. Die große Zahl konjugierter Doppelbindungen ist jedoch ein Hinweis auf das starke Absorptionsverhalten.

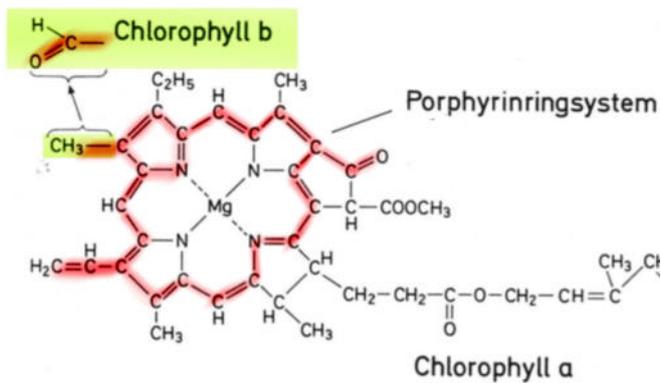


Abb. 4.39 Konjugierte Doppelbindungen von Chlorophyll a und b (der Phytolschwanz ist ohne Bedeutung und daher abgeschnitten)

Die beiden Moleküle unterscheiden sich in ihrer Seitenkette oben links in Abb. 4.39. Die zusätzliche Doppelbindung des Chlorophyll b wirkt sich auf das Absorptionsverhalten aus. Wie stets bei konjugierten Doppelbindungen sind die Doppelbindungen in Abb. 4.39 nicht exakt an der eingezeichneten Stelle fixiert. Wie beim langkettigen Carotin bildet sich auch hier ein π -Orbital-Ensemble aus, wodurch die Elektronen stark delokalisiert sind und eine Absorption im sichtbaren Bereich des Spektrums möglich wird

Quellen:

Carlson, „Kurzes Lehrbuch der Biochemie“, Thieme-Verlag, Stuttgart 1974
 Hoppe, „Biophysik“, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York 1978
 Strasburger, „Lehrbuch der Botanik“, Gustaf-Fischer-Verlag, Stuttgart 2008

www.fsbio-hannover.de/offtheweek/120.htm

<http://edoc.hu-berlin.de/docviews/abstract.php?id=10081>

<http://www.tgs-chemie.de/photosynthese.htm>

<http://www.chemie-abc.de/organik/bindungsarten.php>

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Übertragung des Orbitalmodells auf Moleküle“ (ca. 6 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- wissen, dass sich bei organischen Farbstoffmolekülen π -Orbitale ausbilden,
- können das Potentialtopfmodell auf Carotin anwenden und zeigen, dass dieses Modell trotz seiner Einfachheit eine brauchbare Abschätzung liefert,
- können das Potentialtopfmodell auf langgestreckte Farbstoffmoleküle anwenden und die Ergebnisse bezüglich der Kettenlänge bzw. der Farbigkeit interpretieren,
- können Gründe für die Entstehung von Absorptionsbanden angeben,
- können experimentell ein Absorptionsspektrum der Blattfarbstoffe erstellen und es interpretieren.

In diesem Abschnitt werden die Besonderheiten der organischen Farbstoffe Carotin und Chlorophyll bezüglich ihrer Struktur und Orbitale herausgearbeitet. Die Gründe für die Entstehung von Absorptionsbanden anstelle von Absorptionslinien werden aufgezeigt.

Der einführende Demonstrationsversuch kann unter Mitwirkung der Schülerinnen und Schüler vorbereitet werden, indem man den Blattfarbstoffextrakt herstellen lässt. Auf diese Weise bekommt man genügend frische Farbstofflösung, um evtl. weitere Experimente durchzuführen. Denkbar wäre es beispielsweise, verschiedene Methoden zur Erzeugung eines Absorptionsspektrums durchzuführen oder durch Befüllen eines Rundkolbens zu zeigen, dass Chlorophyll in dicker Schicht rot erscheint, weil auch im grünen Teil des Spektrums eine – wenn auch geringe – Absorption erfolgt und angeregtes Chlorophyll rotes Fluoreszenzlicht abgibt. Bei der Darstellung des Absorptionsspektrums der Blattfarbstoffe ist ein Verweis auf das Absorptionsspektrum der Carotine in Abschnitt 2.3 sinnvoll; sofern dieser Versuch dort nicht durchgeführt wurde, sollte er an dieser Stelle nachgeholt werden.

Die Versuche führen zu der Frage, warum sich bei den Farbstoffmolekülen anstelle der Linien Absorptionsbanden ergeben. Die Schülerinnen und Schüler erkennen, dass sich alle Farbstoffe durch viele, sich abwechselnde Doppel- und Einfachbindungen zwischen den Kohlenstoffatomen auszeichnen. Die Entstehung der π -Orbitale macht einsichtig, dass hier ein Orbital-Ensemble vorliegt, dessen Elektronen über die gesamte Länge der konjugierten Doppelbindungen Aufenthaltswahrscheinlichkeiten besitzen.

Zur Erklärung der Absorptionsbanden empfiehlt es sich, das anfangs aufgenommene Bandenspektrum zunächst mit Abb. 4.30 c zu vergleichen und damit auf das Energieniveauschema in Abb. 4.36 hinzuarbeiten. Die beiden Hauptniveaus ergeben sich aus der Lage der beiden Maxima im Absorptionsspektrum, die Notwendigkeit der Aufspaltung resultiert aus der Breite der Banden und kann durch Rotation und Vibration erklärt werden. Der Übergang vom ersten angeregten (Singulett-)Zustand E_1^* in den besonderen angeregten (Triplett-)Zustand E_{ISC}^* muss vorgegeben werden. Der Übergang angeregter, extrahierter Chlorophylle in den Grundzustand durch Fluoreszenz kann sehr schön anhand der beiden Experimente mit UV-Lampe oder Filter gezeigt werden. Auf die Carotinfluoreszenz sollte erst bei den Antennenpigmenten näher eingegangen werden.

Die Anwendung des Potentialtopfmodells auf den Farbstoff Carotin lässt die Schülerinnen und Schüler erkennen, dass das in den ersten Stunden entwickelte Modell geeignet ist, die Länge eines lang gestreckten Blattfarbstoffs abzuschätzen. Bei gegebener Molekülkettenlänge lässt sich entsprechend eine Aussage über den Wellenlängenbereich des absorbierten Lichtes machen.

4.4 Vom Lichtquant bis zur Ladungstrennung

Der wichtigste Anregungszustand für die Photosynthese ist der erste angeregte Zustand E_1^* des Reaktionszentrums, d. h. des Chlorophyll-a-Dimers. Nur von ihm aus kann ein Elektron an die Redoxenzyme der Lichtreaktion weitergegeben werden. Damit die Photosynthese effektiv ablaufen kann, muss den beiden Reaktionszentren P680 des Photosystems II und P700 des Photosystems I immer genau dann Energie zugeführt werden, wenn sie sich im Grundzustand befinden und das angeregte Elektron anschließend von einem Redoxenzym (Plastochinon B bzw. Ferredoxin) aufgenommen werden kann. Dies wäre nicht möglich, wenn die Reaktionszentren direkt, durch Absorption eines Lichtquants, angeregt würden, weil es sich dabei um zufällige Ereignisse handelt. Ferner bestünde dann auch keine Möglichkeit, die Quantenausbeute an veränderte Lichtverhältnisse anzupassen. Jedes Photosystem steht daher mit einem sogenannten Antennensystem in Verbindung. Es wird im nächsten Abschnitt vorgestellt.

Wie aus Abb. 4.6 ersichtlich ist, sind die beiden Photosysteme in der Membran nicht gleichmäßig verteilt, sondern kommen in bestimmten Bereichen konzentriert vor (Abb. 4.40). *ATP*-Synthase und Photosystem I befinden sich im Randbereich. Die *ATP*-Synthase muss aus der Membran herausragen können und für *ADP* und Phosphorsäure frei zugänglich sein. Das Photosystem I hingegen muss für Ferredoxin zugänglich sein, welches die Elektronen auf $NADP^+$ überträgt. Die Photosystem II-Komplexe befinden sich dagegen hauptsächlich in den Membranstapeln und ragen nicht so stark

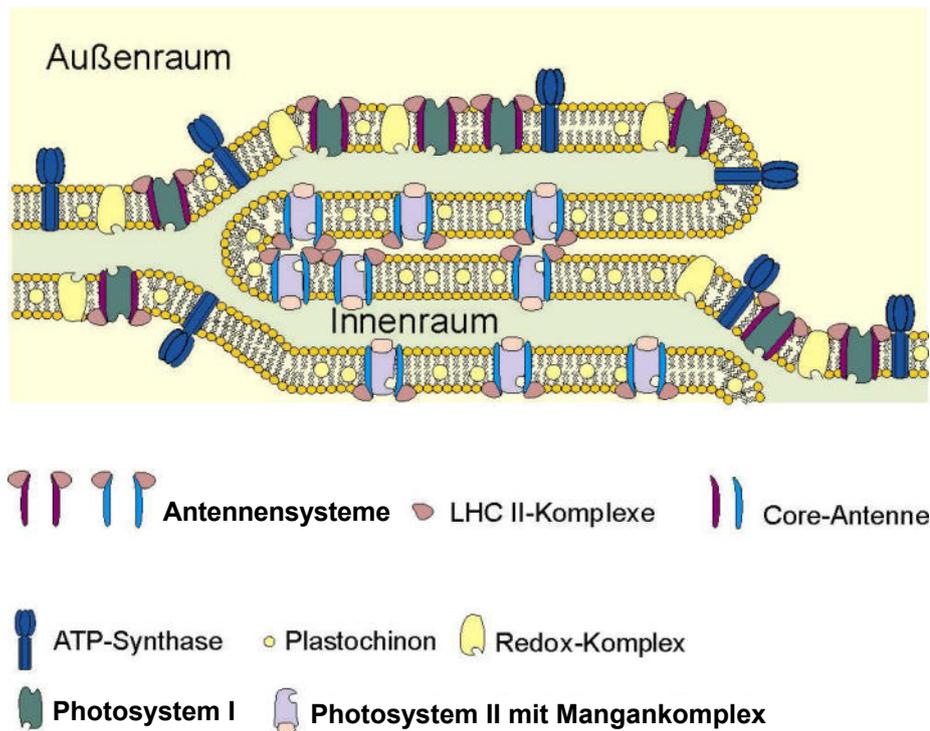


Abb. 4.40 vereinfachtes Modell zur Verteilung der Photosysteme und Redox-Systeme in der Thylakoidmembran. Jedes Photosystem besitzt ein Antennensystem aus LHC II-Komplex und Core-Antenne.

aus der Membranoberfläche heraus. Dabei scheinen die Antennensysteme des Photosystems II eine entscheidende Rolle bei der Entstehung der engen Membranstapel zu spielen. Die Antennensysteme sind in Abb. 4.40 symbolisch eingezeichnet. Es handelt sich dabei um Proteinstrukturen, in denen eine große Zahl an Chlorophyllmolekülen

sehr regelmäßig eingelagert ist. Sie haben die Aufgabe, den jeweiligen Reaktionszentren Energie zuzuführen und bestehen aus zwei Anteilen: Den lichtabsorbierenden LHC II-Komplexen und der Core-Antenne, die dem Reaktionszentrum die Energie zuführt.

Damit die Elektronen vom Photosystem II zum entfernten Photosystem I gelangen können, gibt es innerhalb der Membran ein Elektronensammel- und -transportsystem (Plastochinonpool). Kommt es durch zu viele Absorptionsprozesse im Photosystem II zu einem „Stau“, so wird die Quantenausbeute des Photosystems I erhöht und die des Photosystems II erniedrigt, indem z. B. Teile des Antennensystems vom Photosystem II abgekoppelt und an das Photosystem I angekoppelt werden. Bei geringen Lichtintensitäten ($< 10^{-5} \text{ W cm}^{-2}$) muss dagegen praktisch jedes einfallende Quant den Reaktionszentren zugeleitet werden; auch dies wird durch das Antennensystem gewährleistet, da sie die Energie aller absorbierten Lichtquanten über die Core-Antenne zum Reaktionszentrum führen können.

Das Antennensystem

Die Existenz eines Antennensystems wurde 1932 durch Emerson und Arnold entdeckt, als diese bei Algen die Sauerstoffbildung in Abhängigkeit von eingestrahlt Lichtblitzen untersuchten. Im Jahr 1963 schlossen Gaffron und Wohl, dass zu jedem Reaktionszentrum ein Antennensystem aus 250 bis 300 Chlorophyllmolekülen existiert.

Ergänzung

Emerson und Arnold führten blitzlichtmanometrische Messungen durch, indem sie Algen mit kurzen Lichtblitzen ($\leq 10 \mu\text{s}$) in einem Abstand von 500 ms belichteten. Die Blitzdauer wurde so kurz gewählt, dass ein Photosystem, genauer dessen Reaktionszentrum, nur einmal pro Blitz oxidiert wurde. Die Sauerstoffausbeute pro Blitz stieg zunächst mit der Blitzintensität an, erreichte dann jedoch einen Sättigungswert (Abb. 4.41). Sättigung

bedeutet, dass der Photosyntheseapparat mit Photonen gesättigt ist, d. h. alle Photosysteme werden bei einem Lichtblitz einmal angeregt. Arnold und Emerson untersuchten den Chlorophyllgehalt der Algensuspension und stellten unter Sättigungsbedingungen fest, dass zur Bildung eines einzigen Sauerstoffmoleküls etwa 2500 Chlorophyllmoleküle nötig sind. Ferner konnten sie zeigen, dass der minimale Quantenbedarf pro Sauerstoffmolekül bei acht Quanten liegt. 1963 schlossen daher Gaffron und Wohl auf die Existenz von Funktionseinheiten, die aus ca. 300 Absorberchlorophyllmolekülen (Antennensystem) mit einem gemeinsamen, photochemisch aktiven Zentrum bestehen.

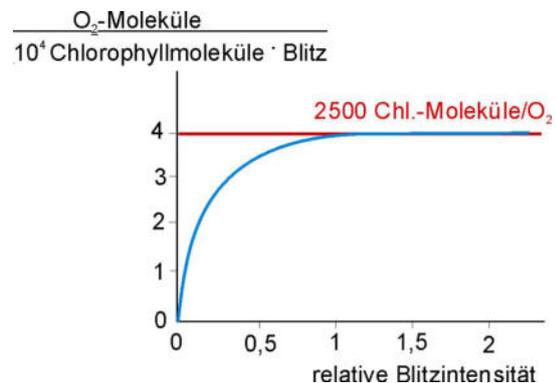


Abb. 4.41 Bestimmung der Antennengröße

Inzwischen hat man die molekulare Struktur der Photosysteme und ihrer Antennen durch Röntgenstrukturanalyse, Mössbauerspektroskopie und Elektronenspin-Resonanzmessungen zu einem großen Teil aufgeklärt. Das Photosystem der Bakterien ist dem

Photosystem I der grünen Pflanzen sehr ähnlich und wurde als erstes näher erforscht. Abb. 4.42 zeigt die Röntgenstruktur des Photosystems I von Purpurbakterien. In dieser Aufsicht auf die Bakterienmembran erkennt man, dass das **Reaktionszentrum RC** von regelmäßigen Ring-Strukturen umgeben ist, sie sind mit **LH-1** und **LH-2** bezeichnet, es sind sog. **Lichtsammelkomplexe** (light-harvesting complexes). Sie bestehen aus einem Proteingerüst, in das vor allem Bakterienchlorophylle sowie weitere Farbstoffe sehr regelmäßig eingelagert sind. Durch das Proteingerüst werden die Pigmente in eine ganz bestimmte Lage und Entfernung zueinander gebracht. Das Protein beeinflusst die Absorptionseigenschaften, d. h. die Energien der angeregten Zustände der Chlorophylle. Außerdem wirkt sich größere räumliche Nähe der Pigmentmoleküle auf deren Anregungszustände aus; da sie dann zunehmend gekoppelt werden, nimmt die Anregungsenergie ab. Auf diese Weise entsteht eine Art „Energietrichter“, bei dem die Anregungsenergie zunächst im LH-1-Komplex konzentriert wird, bevor sie auf das Reaktionszentrum übergeht.

Die Energieübertragung erfolgt ohne Strahlung und ohne Wanderung von Elektronen zwischen den Chlorophyllmolekülen. Diese strahlungsfreie Weitergabe von Energie wird auch als **Exzitonentransfer** bezeichnet. Dabei wandert ein Energiepaket in Form eines „Quasiteilchens“ (Exziton), das durch einen gebundenen Elektronen-Loch-Zustand beschrieben wird, von einem angeregten Chlorophyllmolekül zu einem benachbarten mit einem etwas niedrigeren Anregungsniveau. Dass Chlorophyllmoleküle mit unterschiedlichen Anregungsniveaus vorliegen, beruht, wie oben bereits erwähnt, darauf, wo und wie sie an die Eiweißmoleküle gebunden sind. Die Bindung an die Eiweißmoleküle stellt auch sicher, dass die nötige räumliche Nähe für einen strahlungsfreien Energietransport gegeben ist.

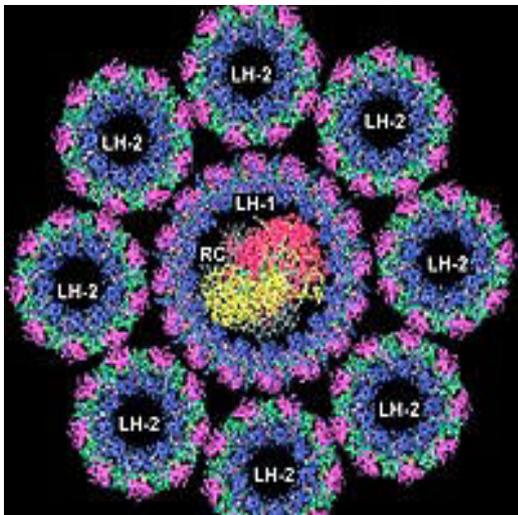


Abb 4.42 Röntgenstruktur des Photosystems I von Purpur-Bakterien (mit freundlicher Genehmigung von Prof. Dr. Klaus Möbius, freie Universität Berlin)

Abb. 4.42 zeigt das Antennensystem der Purpurbakterien. Die LH-2-Komplexe leiten die Absorptionsenergie weiter zum LH-1-Komplex und dieser leitet sie weiter zum Reaktionszentrum RC in seiner Mitte. Von dort wird die Energie innerhalb von Pikosekunden auf das Chlorophyll-Doppelmolekül übertragen. Dieses ist der primäre Elektronen-Donor. Alle LH-Komplexe zusammen bilden das Antennensystem. Auf diese Weise stellen die Antennenpigmente immer genügend Energie für das Reaktionszentrum zur Verfügung.

Das Antennensystem der grünen Pflanzen besitzt zwar eine andere Struktur, besteht jedoch ebenfalls aus Proteinen mit eingelagerten Pigmenten. Der äußere, bei den grünen Pflanzen mit LHC II bezeichnete Antennenteil enthält Chlorophylle und ist nur teilweise fest mit dem jeweiligen Photosystem verbunden. Der innere Antennenteil wird Core-Antenne oder CP genannt, sie enthält ebenfalls Chlorophylle, aber auch wenige Carotinoide und umgibt das Reaktionszentrum (siehe Abb. 4.40). Beide Antennenanteile führen dem Reaktionszentrum die Anregungsenergie nach dem oben erklärten Prinzip durch Exzitonwanderung zu. Die räumliche Trennung der beiden Photosysteme und ihrer Antennensysteme verhindert eine unkontrollierte Übertragung der Anregungsenergie vom Photosystem II auf das Photosystem I.

Das Antennensystem ermöglicht die hohe Effizienz der Lichtreaktion aus drei Gründen:

- Nahezu alle Lichtquanten werden dem Reaktionszentrum zugeleitet.
- Durch begleitende Pigmente und unterschiedliche Anregungsniveaus der Antennenpigmente kann der eingestrahle Spektralbereich in einem weiten Bereich ausgenutzt werden.
- Bei grünen Pflanzen, mit zwei in Serie geschalteten, unterschiedlichen Photosystemen, werden beide Systeme optimal mit Anregungsenergie versorgt.

Quellen:

[http://deposit.ddb.de/cgi-](http://deposit.ddb.de/cgi-bin/dokserv?idn=960987193&dok_var=d1&dok_ext=pdf&filename=960987193.pdf)

[bin/dokserv?idn=960987193&dok_var=d1&dok_ext=pdf&filename=960987193.pdf](http://deposit.ddb.de/cgi-bin/dokserv?idn=960987193&dok_var=d1&dok_ext=pdf&filename=960987193.pdf)

<http://docserv.uni-duesseldorf.de/servlets/DocumentServlet?id=10227>

Das Schutzsystem

In Blättern kommen neben den Chlorophyllen noch weitere Blattfarbstoffe vor. Ein wichtiger Farbstoff ist dabei das β -Carotin. Es absorbiert im kurzwelligen Spektrum und nahen UV. Trotz seiner hohen Absorptionsrate trägt es jedoch weit weniger zur Photosyntheseaktivität der Pflanzen bei als Chlorophyll. Daher stellt sich die Frage, welche wesentliche Aufgabe dieser Farbstoff in den Blättern erfüllt.

Bevor diese Frage beantwortet wird, soll das Absorptionsverhalten der Blattfarbstoffe experimentell untersucht werden:

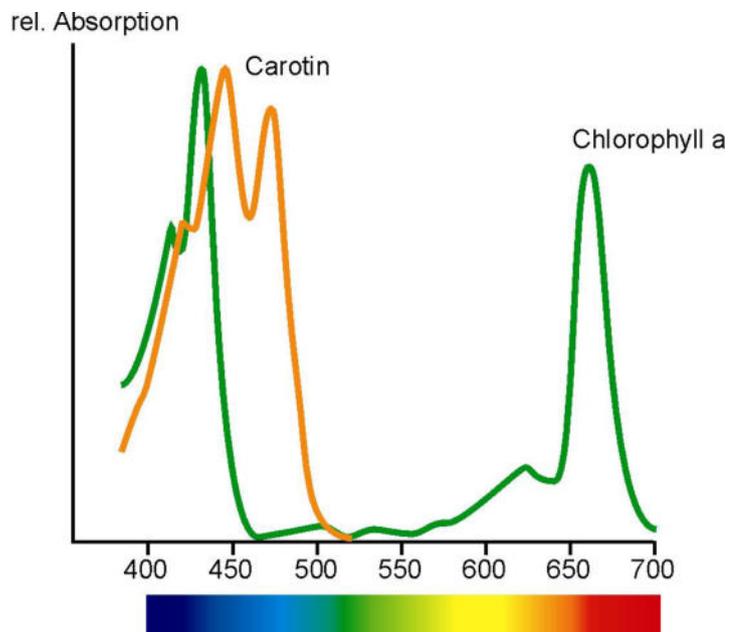
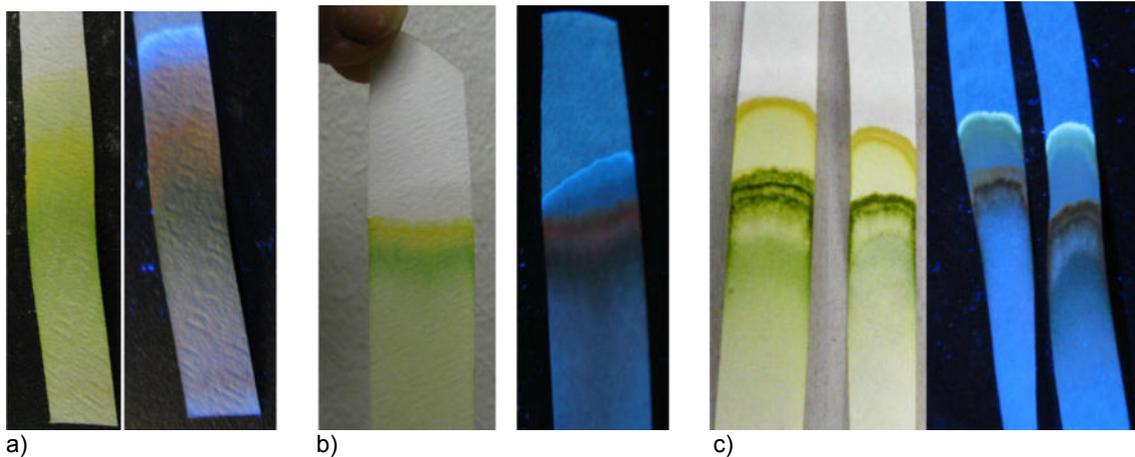


Abb. 4.43 relatives Absorptionsspektrum von Carotin und Chlorophyll a in organischem Lösungsmittel

Betrachtet man die Papierchromatogramme aus Abschnitt 4.1 unter der UV-Lampe, so stellt man fest, dass Carotin blaues Fluoreszenzlicht emittiert. Die Fluoreszenz ist deutlich sichtbar, lange bevor sich genügend Farbstoff gesammelt hat, um auch bei normaler Beleuchtung erkennbar zu sein. Carotin wird durch für uns unsichtbares UV-Licht stark angeregt und emittiert deutlich im sichtbaren Bereich (Abb. 4.44 a). Die beiden Chlorophylle werden ebenfalls angeregt und emittieren kurzwelligeres bzw. langwelligeres rotes Fluoreszenzlicht.



a)

b)

c)

Abb. 4.44 (identisch mit Abb. 7.7)

blaue Fluoreszenz des Blattfarbstoffs Carotin nach Bestrahlung mit UV-Licht

- a) Papierchromatogramm nach ca. 10 Minuten Laufzeit
- b) Nach ca. 20 Minuten
- c) Nach ca. 3 Stunden

Wenn Chlorophylle im UV-Bereich absorbieren, gelangen sie dadurch in den zweiten angeregten Zustand. Sie gehen von dort aus, unter Abstrahlung von Wärme, in den ersten angeregten Zustand über. Erfolgt keine Elektronenabgabe des Reaktionszentrums an die Redoxenzyme, so wird rotes Fluoreszenzlicht emittiert und das Molekül geht wieder in den Grundzustand über oder es erfolgt ein Übergang in den für die Pflanze ungünstigen Triplettzustand. β -Carotin, das besonders gut mit dem Triplettzustand des Chlorophylls reagiert, übernimmt dann dessen Energie und verhindert so die Bildung von Sauerstoffradikalen. Damit erklärt sich die hohe Absorptionsrate der Carotinoide, ohne dass diese wesentlich zur Photosynthese beitragen. Ganz allgemein besteht die Aufgabe der Carotinoide im Wesentlichen darin, zuviel absorbierte Energie in Wärme umzuwandeln und schädliche Triplettzustände zu löschen. Die Vermeidung von Sauerstoffradikalen durch Carotinoide stellt auch im menschlichen Körper eine wesentliche Schutzfunktion dar.

In der Natur kann die Lichtintensität sehr schnell wechseln, z. B. durch unterschiedliche Bewölkung. Auf derartige Veränderungen muss die Pflanze möglichst schnell reagieren. Bei zu hoher Lichtintensität wird ein Teil der LHC-II-Komplexe des Antennensystems durch ein Enzym abgekoppelt. Das Enzym wird aktiviert, sobald das Photosystem II einen Protonenüberschuss erzeugt. Damit wird die Antenne zunächst verkleinert. Die abgekoppelten Komplexe schließen sich nun zu Aggregaten zusammen, wobei die Anregungsenergie der Chlorophylle auf noch unbekannte Weise „gelöscht“, d. h. in Wärme umgewandelt wird. Diese Reaktion erfolgt im Sekundenbereich und kann ebenso schnell wieder rückgängig gemacht werden. Die Abkoppelung der LHC-II-Komplexe führt außerdem zur Entkoppelung der Membranstapel, d. h. die Membranstapel lösen sich voneinander. Die abgekoppelten LHC-II-Komplexe können nun die Quantenausbeute des Photosystems I erhöhen, indem sie an dessen Antenne anknüpfen und diese damit vergrößern. Dadurch wird das Ungleichgewicht zwischen beiden Systemen wieder ausgeglichen.

Ist die Pflanze sehr großen Lichtintensitäten ausgesetzt, reicht dieser Mechanismus alleine nicht mehr aus. Bei Starklicht wird sehr viel Wasser gespalten. Wenn dadurch der pH -Wert im Membraninnenraum von 7,6 auf 5 fällt, wird durch die starke pH -Änderung die Bildung des Carotin-Farbstoffs Zeaxanthin aus dem Carotinfarbstoff Vio-

laxanthin aktiviert. Carotinoide (Carotinfarbstoffe) können durch ihre lange Kette mit konjugierten Doppelbindungen sehr leicht angeregt werden und damit die Anregungsenergie der Chlorophylle zwar sehr effektiv aufnehmen, die Energie jedoch nur schlecht weiterleiten. Die strahlungsfrei aufgenommene Energie wird dann in Form von Wärme wieder abgegeben. Die Umwandlung von Violaxanthin in Zeaxanthin benötigt ca. 30 Minuten. Bei vollem Sonnenlicht werden 50 % – 70 % aller absorbierten Lichtquanten in Wärme umgewandelt!

Die optimale „Arbeitstemperatur“ einer grünen Pflanze liegt etwa bei 20 °C – 25 °C. Ist sie deutlich höheren Temperaturen ausgesetzt, schränkt sie die Verdunstung über ihre Spaltöffnungen in den Blättern ein, indem sie diese schließt. Da sie dann auch kein CO₂ mehr aufnehmen kann, wird die Photosynthese auf Seiten der Dunkelreaktion stark heruntergefahren und es wird weniger *NADPH* benötigt.

Bei zu tiefen Temperaturen wird ebenfalls weniger *NADPH* benötigt, weil dann die Enzymaktivität herabgesetzt ist. Beides hat zur Folge, dass weniger Protonen benötigt werden, wodurch der *pH*-Wert im Membraninnenraum steigt. Hier tritt der gleiche Schutzmechanismus wie bei Starklicht in Kraft.

Quellen:

Raven, Evert, Eichhorn, „Biologie der Pflanzen“, De Gruyter Verlag, Berlin 2006

Hoppe, „Biophysik“, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg 1978

Schünemann, „Biophysik, eine Einführung“, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg 2005

Strasburger, „Lehrbuch der Botanik“, Gustaf-Fischer-Verlag, Stuttgart 2008

http://www.mpg.de/bilderBerichteDokumente/dokumentation/jahrbuch/2008/bioanorganische_chemie/forschungsschwerpunkt/index.html

http://www.fu-berlin.de/presse/publikationen/fundiert/2007_01/index.html

<http://www.uni-duesseldorf.de/WWW/MathNat/Biologie/Didaktik/Fotosynthese/dateien/>

Vorschlag zum Unterrichtsverlauf beim Themenbereich „Vom Lichtquant zur Ladungstrennung“ (ca. 2 Std.)

Die Schülerinnen und Schüler...

- wissen, dass Absorption ein statistisches Ereignis darstellt,
- erkennen, dass Wasserspaltung, *NADPH*- und *ATP*-Bildung räumlich getrennt erfolgen, jedoch funktional gekoppelt sind,
- können erläutern, warum das Antennensystem geeignet ist, eine geregelte Quantenversorgung der beiden Photosysteme sicherzustellen,
- können aus der Erfahrung sich wechselnder Umweltbedingungen ableiten, dass die Quantenversorgung geregelt werden muss und können die Regulationsmechanismen des Antennensystems benennen,
- wissen, dass die Carotinoide zwar kaum zur Photosynthese beitragen, aber eine wichtige Schutzfunktion erfüllen.

In der Natur werden alle Systeme im Laufe der Evolution optimiert, dies gilt auch für die Quantenausbeute der Photosynthese. Die Analyse von Abb. 4.6 lässt die ungleiche Verteilung der Photosysteme und der *ATP*-Synthase im Bereich der Membranstapel erkennen. Für die *ATP*-Synthase ist einsichtig, dass sie aufgrund der herausragenden Komponente nicht innerhalb der Membranstapel sitzen kann. Außerdem erklärt sich die Randlage dieser Systeme, da die *ATP*-Synthase für Phosphate, *ADP* und Protonen frei zugänglich sein muss. Analoges gilt beim Photosystem I, das für Ferredoxin aus dem Membranaußenraum frei zugänglich sein muss. In Abb. 4.40 wird das Antennensystem erstmals vorgestellt. Es ist den Schülerinnen und Schülern einsichtig, dass die Dunkelreaktion mit ihren Produkten auf die Lichtreaktion zurückwirkt. Der Protonengradient wird nur abgebaut, wenn *ATP* benötigt, d. h. *ADP* von der Dunkelreaktion „angeliefert“ wird, ebenso verhält es sich mit der *NADPH*-Bildung und *NADP*⁺. Damit beeinflussen Licht- und Dunkelreaktion den pH-Wert des Membraninnenraums. Dieser kann daher zur Regulation genutzt werden. Wegen der Kopplung der Prozesse muss den Reaktionszentren zur rechten Zeit genug, aber auch nicht zu viel Energie, zugeführt werden. Dieses Problem wird durch das Antennensystem gelöst. Hier wird der Zusammenhang zwischen Struktur (Anordnung der Chlorophylle in den Proteinen und relativ zueinander, Anordnung der Lichtsammelkomplexe zueinander und zum Reaktionszentrum) und Funktion (Energie sammeln und dem Reaktionszentrum zuleiten) klar erkennbar. Die hochsymmetrische Struktur der Protein-Chlorophyll-Komplexe entstand bereits sehr früh in der Evolutionsgeschichte bei den Bakterien. Dieses System wurde von höheren Zellen im Prinzip beibehalten und durch Ankopplung des Photosystems II weiterentwickelt und optimiert. Die Ähnlichkeit erlaubt die Interaktion der beiden Antennensysteme und Photosysteme.

Dass alle Lebewesen sich – manchmal sehr kurzfristig – ändernden Umweltbedingungen ausgesetzt sind, gehört zur Erlebenswelt der Schülerinnen und Schüler. Bezüglich des Lichts spielen hierbei Qualität und Quantität eine Rolle. Die Notwendigkeit, dass die Quantenausbeute reguliert und bei Starklicht reduziert werden muss, ist einsichtig. Auch hier liefert das Antennensystem eine Lösung. Bei der Extraktion der Blattfarbstoffe wurde bereits festgestellt, dass Carotinoide in größerer Menge vorhanden sind. Aus Abb. 4.43 lässt sich ableiten, dass diese zwar stark absorbieren, jedoch nur einen geringen Beitrag zur Photosyntheserate (Glukoseproduktion, gemessen über die Sauerstoffproduktion) leisten. Die Bestrahlung mit UV-Licht zeigt durch ihre blaue Fluores-

zenz, dass Carotinoide im Kurzwelligen stark absorbieren. Ihr Vorhandensein wird ein-sichtig, wenn ihre Eigenschaft, Anregungsenergie der Chlorophylle zu übernehmen, vorgestellt wird. Die Entkopplung der Membranstapel und Bildung bestimmter Caroti-noide unter Mitwirkung pH-sensibler Enzyme zeigt die optimale Anpassung der Regu-lationsmechanismen an Umweltbedingungen und Stoffwechselbedarf auf.

Folgende Internetseiten mit Experimenten, Animationen und Infos können sehr ge-winnbringend in den Unterricht eingearbeitet werden:

<http://www.thomasmusolf.de> → Suche: Struktur von Farbstoffmolekülen → 4. Struktur von Farbstoffmolekülen

Auf dieser Seite ist der chemische Hintergrund zur Absorption von organischen Farb-stoffen sehr schön nachzulesen; es finden sich hier auch Experimente, die zeigen, wie die Länge der delokalisierten π -Elektronenwolke verändert werden kann und wie dies das Absorptionsverhalten beeinflusst.

<http://www.chemiedidaktik.uni-wuppertal.de/chemie-interaktiv> → [ein fall fuer zwei](#) / → effz ein fall fuer zwei

Hier finden sich interaktive Seiten zur Photosynthese, Selbstlerneinheiten, Animatio-nen, Modelle der Moleküle, Photosysteme usw.

<http://www.uni-duesseldorf.de/MathNat/Biologie/Didaktik/Fotosynthese/> → Überblick-seite zur Photosynthese

Literatur und Medien

Gute Lehrbücher zur Biophysik sind rar und insbesondere auf Schulniveau gibt es überhaupt kein Lehrbuch. Überdies setzen viele Lehrbücher auf Universitätsniveau recht weit gehende Spezialkenntnisse voraus, sodass diese nur eingeschränkt zu empfehlen sind. Die Literaturliste „Grundlagen“ enthält deshalb neben wenigen Biophysiklehrbüchern auch Klassiker unter den Physiklehrbüchern, in denen biologische Systeme häufig thematisiert werden und in denen die physikalischen Grundlagen für sämtliche Kapitel dieser Handreichung nach Meinung der Autoren gut nachvollzogen werden können. Ein Teil dieser Grundlagen, insbesondere zur Optik und zum Themenbereich Elektrizität/Magnetismus kann aber auch mit den gängigen Physik-Schulbüchern der Oberstufe erarbeitet werden.

Grundlagen

Titel	Kurzbeschreibung
Bergmann Schäfer, „Lehrbuch der Experimentalphysik“, de Gruyter, Berlin, laufend neu aufgelegt	umfassendes Hochschullehrwerk, biophysikalisch relevant sind insbesondere die Bände I (Akustik → Ohr) u. III (Optik → Auge, Mikroskop)
Gerthsen, „Physik“, Springer-Verlag, Berlin, laufend neu aufgelegt	Standardlehrbuch zu allen Bereichen der Physik, viele interessante „Ausflüge“ zu biologischen Anwendungen
Hoppe, „Biophysik“, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, 1978	älteres Hochschullehrbuch, trotzdem vielfach fundierte Informationen zur Biophysik (Sinnesorgane, Photosynthese, Biomechanik)
Pfützner, „Angewandte Biophysik“, Springer-Verlag, Wien 2003	Lehrbuch mit einer gelungenen kurzen Einführung in die Biochemie
Harten, „Physik für Mediziner“, Springer-Verlag, Berlin 1974	Physiklehrbuch mit Anwendungsbeispielen aus Medizin und Biologie

1. Auge und Ohr

Titel	Kurzbeschreibung
Penzlin, „Lehrbuch der Tierphysiologie“, Spektrum Verlag, München, 2005	umfassender Klassiker der Tierphysiologie mit ausführlichen Kapiteln zu Auge und Ohr, gut verständliches Uni-Lehrbuch für Biologen
Heldmaier, Neuweiler, „Vergleichende Tierphysiologie“, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 2003	sehr umfassendes und verständliches Lehrbuch, Alternative zum Penzlin, für Auge und Ohr ist vor allem Band 1 interessant
Colicchia, Wiesner, „Können Fische unter Wasser besser sehen als Menschen? Akkommodation bei Tieren und Menschen“, Unterricht Physik 16/85-86	Veröffentlichung zu besagtem Thema auf Mittelstufenniveau
Müller cells are living optical fibres in the vertebrate retina, K. Franze, S. 8287 – 8292, PNAS 2007	wissenschaftliche Veröffentlichung über die Untersuchungen der Lichtleitereffekte im Auge
Reichenbach, „Die Wirbeltiernetzhaut – ein merkwürdiges Sinnesorgan“, Verlag d. Sächs. Akad. d. Wissensch., Sitzungsber. 130 (6) 2008	unbedingt zu empfehlendes Büchlein mit interessanten Informationen zum Auge, die man sonst nur schwer findet

Keidel (Hrsg.), „Physiologie des Gehörs“, Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1975	schwer verständliches, äußerst umfassendes Werk zum Ohr, für Spezialisten
http://www.mpg.de/bilderBerichteDokute/dokumentation/jahrbuch/2003/hirnforschung/forschungsSchwerpunkt/pdf.pdf	Wissenschaftliche Abhandlung von Wässle und Heinz (Max Planck Institut für Hirnforschung) zu synaptischen Verschaltungen an der Netzhaut
http://www.medien.ifi.lmu.de/fileadmin/mimuc/mmi_ws0405/uebung/essays/maria.wagner/colouressay.html	Artikel zu Farben und Farbwahrnehmung; bietet ein umfangreiches Literaturverzeichnis zum Stöbern.
http://www.matter.org.uk/tem/resolution.htm	Animation zur Begrenzung des Auflösungsvermögens aufgrund von Beugung.
http://www.sinnesphysiologie.de/hvsinne/hoeren/audio/n.htm	gut verständliche, graphisch ansprechende Seite zu allen Belangen des Ohrs und des Hörens der Uni Heidelberg
http://www.cochlee.org	Lehrgang durch das komplette Ohr, professionell gestaltet, Seite der medizin. Fakultät der Uni Montpellier (englisch u. französisch)
http://147.162.36.50/cochlea/index.htm	hervorragende Internetseite mit allen wesentlichen Informationen zum Ohr, reicht von anschaulichen Bildern bis zu mod. Theorien, engl.
http://www.thep.physik.uni-mainz.de/~groote/ps/schnecke.pdf	Vortrag von Prof. Groote, in dem die Ergebnisse von Mammano und Nobili in deutscher Sprache zusammengefasst sind, sehr anspruchsvoll

2. Typische Untersuchungsmethoden der Biophysik

Titel	Kurzbeschreibung
Kuhn, „Handbuch der experimentellen Physik, Band 8“, Aulis Verlag, Köln 1996	enthält viele hilfreiche Tipps zur Spektroskopie
http://www.chemgapedia.de/vsengine/topics/de/vlu/index.html	Internetseite des Fachinformationszentrums für Chemie in Berlin, viele Beiträge zur Anwendung physikalischer Messmethoden in der Biochemie
http://www.uni-mainz.de/FB/Medizin/Anatomie/workshop/EM/EMAlles.html	elektronenmikroskopischer Atlas der Universität Mainz von Zellen, Geweben und Organen
http://www.smt.zeiss.com/C1256E4600305472?Open	Internetseite der Firma Zeiss - Animation zum Strahlenverlauf im Elektronenmikroskop
http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d03/03.htm	Internetseite der Uni Hamburg, ausführliche Darst. der Licht- und Elektronenmikroskopie mit Erläuterungen zur Probenpräparation
http://wwwex.physik.uni-ulm.de/lehre/physikalischeelektronik/phys_elektr/node263.html	Internetseite der Uni Ulm, detaillierte Erkl. zu den Grundlagen von elektrischen und magnetischen Linsen und Elektronenmikroskop
http://www.chembio.uoguelph.ca/educmat/chm729/afm/firstpag.htm	Internetseite der Firma Chembio Diagnostic Systems (englisch), ausführliche und bildreiche Darstellung der Rasterkraftmikroskopie
http://www.matter.org.uk/tem/default.htm	Internetseite der Uni Liverpool (englisch), sehr ausführliche Darstellung des Elektronenmikroskops mit vielen hilfreichen Animationen

3. Neuronale Signalleitung

Titel	Kurzbeschreibung
Stryer, „Biochemie“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1994	Gute Übersicht über den Aufbau von Zellmembranen, Proteinstrukturen und die chemischen Prozesse beim Sehvorgang
Alberts et al., „Molecular Biology of the Cell“, Garland, New York 1994	englischsprachige Alternative zum Stryer
Kandel et al., „Neurowissenschaften“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1996	Standardwerk, das den gesamten Bereich „Neuronale Signalleitung“ abdeckt (auch Adaptation, optische Täuschungen), gut verständlich
Cotterill, „Biophysik“, Wiley-VCH, Weinheim 2008	Hochschullehrbuch, in dem u. a. die mathematischen und physikalischen Grundlagen der Kabelgleichungen dargestellt sind
Reichert, „Neurobiologie“, Thieme, Stuttgart 2000	Alternative zu Kandel und Cotterill, Schwerpunkt hier allerdings eher auf der Biologie.
Flindt, „Biologie in Zahlen“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2002	Tabellenwerk, in dem reichhaltiges Zahlenmaterial zu finden ist, z. B. Signalleitungsgeschwindigkeiten verschiedener Tierarten
Spitzer, „Lernen“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2007	Hintergrundwissen zur Funktionsweise des Gehirns, populärwissenschaftliche Darstellung
Spitzer, „Geist & Gehirn 3“, TRV, 2006, Folgen: „Gehirnentwicklung“ und „Entwicklung und Lernen“	Hintergrundwissen zur Rolle der Myelinisierung bei der Gehirnentwicklung
http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1392413/pdf/jphysiol01442-0106.pdf	Originalveröffentlichung von Hodgekin und Huxley
http://www.weltderphysik.de/de/1604.php	interessanter Artikel zur Kombination von Computerchips und Nervenzellen, geeignet als Einstieg in das Themengebiet
http://www.zum.de/Faecher/Bio/BW/bio/neuron/neuro10.htm	Selbstlernkurs zur Nervenzelle
http://www.michaelbach.de/opt/index-de.html	sehr gute Internetseite, die sich mit optischen Täuschungen beschäftigt
http://www.fh-jena.de/contrib/fb/et/cbt/dbv/opt_t/opt_taeuschung.html	sehr gute Internetseite, die sich mit optischen Täuschungen beschäftigt

4. Photosynthese

Titel	Kurzbeschreibung
Strasburger, „Lehrbuch der Botanik“, Gustaf-Fischer-Verlag, Stuttgart 2008	Standardwerk der Botanik, zahlreiche Inform. zu Pflanzenzellen, Chloroplasten etc., Überblick über Photosynthese auf aktuellem Stand.
Held, „Pflanzenbiochemie“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg Berlin 2003	Schwerpunkt auf biochemischer Seite der Photosynthese, trotzdem gut lesbar, Skizzen zum molekularen Aufbau der Photosysteme

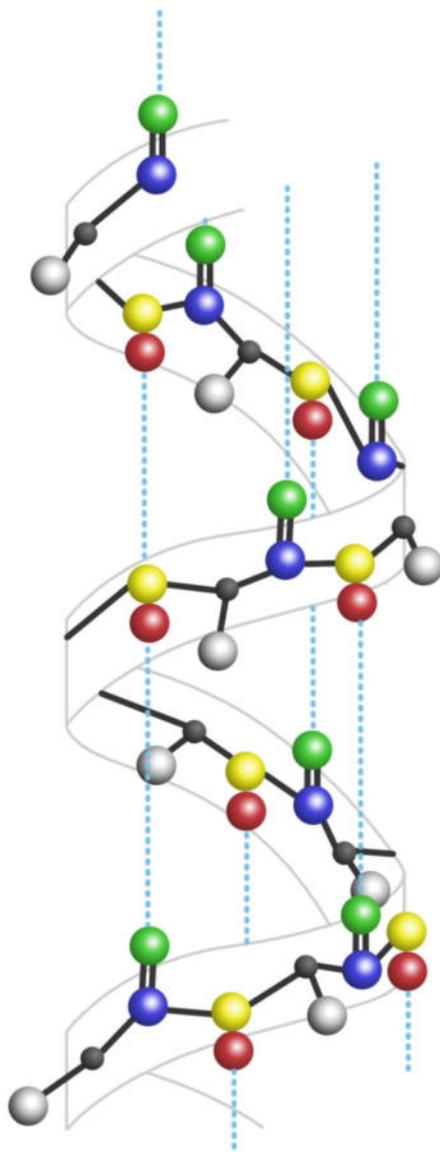
Weber, „Fokus Biologie 11“, Cornelsen-Verlag, Berlin, 2009	anschauliche Zusammenfassung biolog. u. biochem. Grundlagen, zeigt, was im Biologieunterricht über Photosynthese vermittelt wird
http://www.uni-duesseldorf.de/WWW/MathNat/Biologie/Didaktik/ → Projekte → Photosynthese (Aufbaumodul)	sehr gute Internetseite rund um die Photosynthese, auf aktuellem Stand, Glossar beachten
www.lehrer-online.de (Suchbeg.: Photosynthese) → Biologie: Nanomotoren..., Leaflab... → Physik: Bionik: elektrochem. Farbstoffsolarzelle	sehr gute Seite mit Hintergrundinformationen, Unterrichtseinheiten, Ideen für den Unterricht und vielen interessanten Links
http://photoscience.la.asu.edu:16080/photosyn/photoweb/index.html	reichhaltige Internetseite der Arizona State Univ., unzählige Links, die sehr ausführliche Informationen zur Photosynthese liefern, engl.
http://www.mpg.de/bilderBerichteDokumente/ → Dokumentat. → Jahrbuch → Jahrbuch 2008 → MPI für bioanorganische Chemie „warum bekommen Pflanzen keinen Sonnenbrand?“	molekulare Hintergründe zur Umwandlung von absorbierter Energie in Wärme als Schutz bei zu starker Bestrahlung
http://www.orbitals.com/orb/index.html	alles über Orbitale (englisch)

Bildnachweise

Die Bildquellen sind jeweils an den entsprechenden Stellen im Text angegeben. Bilder ohne Quellenangabe stammen von den Autoren.

Die Bilder aus Wikipedia unterliegen der GNU-Lizenz für freie Dokumentation.

Kleines Kompendium der Biochemie



Was ist Biochemie?

Im Rahmen der Biochemie versucht man mit den Methoden und Modellen der Chemie Lebensvorgänge zu erforschen und zu verstehen. Dazu beschäftigt man sich mit den in der Natur vorkommenden chemischen Verbindungen und im Rahmen des Stoffwechsels mit dem Auf-, Um- und Abbau dieser Verbindungen. Da ohne einige grundlegende Kenntnisse des Aufbaus und Zusammenwirkens von Biomolekülen viele Gebiete der Biophysik nur schwer zu verstehen sind, werden im Folgenden einige ausgewählte Sachverhalte kurz erläutert.

Die räumliche Gestalt vieler der im Folgenden besprochenen – teilweise sehr komplexen – chemischen Verbindungen wird oft alleine mit den Valenzformeln nicht sehr deutlich, deshalb wird bereits hier auf eine sehr hilfreiche Sammlung von dreidimensionalen Molekülmodellen im Internet verwiesen: <http://www.bioc.uzh.ch/blexon/>, wo die meisten der im Text vorgestellten Verbindungen zu finden sind.

Die Energetik biochemischer Reaktionen

Für chemische Reaktionen gibt es zwei „Triebkräfte“:

- Die Enthalpie H (der Energieinhalt, der in Wärme umgesetzt werden kann) des Systems verringert sich.
- Die Entropie S des Systems wächst.

Beide werden in der **freien Enthalpie G** zusammengefasst, die in der Biochemie meist für die Angabe von Reaktionsenergien verwendet wird. Dabei werden die Reaktionsverläufe häufig unter den sog. **biochemischen Standardbedingungen** betrachtet. Hierfür gilt: eine Stoffmengenkonzentration von 1 mol/l , ein Druck von 1013 hPa , einer Temperatur von 298 K und ein pH-Wert von 7.

Für die Änderung der freien Enthalpie gilt folgender Zusammenhang:

$$\Delta G = \Delta H - T \Delta S \quad (\text{K.1})$$

ΔH ist dabei die Enthalpiedifferenz des Systems nach und vor der Reaktion, ΔS die Differenz der entsprechenden Entropien und T die absolute Temperatur. Negatives ΔG bedeutet, dass das System bei der Reaktion einen thermodynamisch günstigeren Zustand erreicht, die Reaktion also freiwillig abläuft.

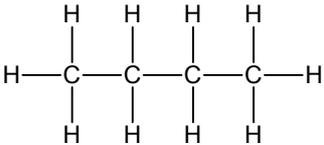
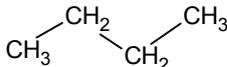
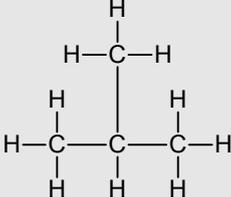
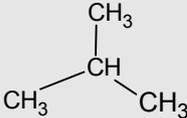
Man unterscheidet nun folgende Fälle:

- $\Delta G < 0$: Die Reaktion läuft spontan ab, sie ist **exergonisch**.
- $\Delta G = 0$: Die Reaktion befindet sich im Gleichgewicht.
- $\Delta G > 0$: Die Reaktion läuft nicht freiwillig ab und muss durch Zufuhr von Energie erzwungen werden. Sie ist **endergonisch**.

Die Begriffe exergonisch und exotherm, beziehungsweise endergonisch und endotherm sind nicht gleichbedeutend, da die Ausdrücke exotherm und endotherm nur etwas über die Aufnahme oder Abgabe von Wärme bei der Reaktion aussagen, ohne die Entropie zu berücksichtigen. So läuft zum Beispiel das Lösen bestimmter Salze (z. B. Ammoniumnitrat NH_4NO_3) in Wasser spontan ab, obwohl bei der Trennung der Ionen dem Wasser die dazu benötigte Energie entzogen wird und es sich merklich abkühlt. Die Entropiezunahme des Systems durch das Lösen sorgt aber gemäß (1) dafür, dass ΔG negativ ist.

Verschiedene Darstellungsweisen für Moleküle

Die Summenformel einer chemischen Verbindung gibt lediglich die Anzahl der am Molekülaufbau beteiligten Atome wieder. Sie enthält aber keinerlei Informationen darüber, welche Atome miteinander verknüpft sind, welche Bindungen vorliegen oder wie die Atome innerhalb des Moleküls räumlich orientiert sind. Strukturformeln geben Auskunft über die Verknüpfung und die Art der Bindungen. Häufig wird weitgehend darauf verzichtet, die realen dreidimensionalen Verhältnisse im Molekül exakt darzustellen. In Halbstrukturformeln werden Teilbereiche des Moleküls als Summenformeln abgekürzt. Häufig werden bei der Darstellung organischer Moleküle die Kohlenstoff- und Wasserstoffatome nicht mit dem Elementsymbol eingezeichnet. Diese Art der Darstellung nennt man Skelett- oder Gerüstformel. Jede Ecke steht dann für ein Kohlenstoffatom, die davon ausgehenden Striche symbolisieren die Bindungen zu den benachbarten C-Atomen, jedes C-Atom bindet noch so viele H-Atome wie Bindungen bis zur Vierbindigkeit fehlen. So wird die Darstellung der häufig komplizierten Moleküle wesentlich übersichtlicher. Die folgende Tabelle zeigt verschiedene Möglichkeiten der Darstellung von Molekülen:

Summenformel	Strukturformel	Halbstrukturformel	Skelettformel
C_4H_{10} n-Butan		$CH_3-CH_2-CH_2-CH_3$ bzw. 	
C_4H_{10} 2-Methypropan			

Die wichtigsten Elemente und ihre Verbindungen

Zum weitaus größten Teil sind die in Organismen vorkommenden Moleküle aus Wasserstoff-, Sauerstoff-, Kohlenstoff- und Stickstoffatomen aufgebaut. Sehr viel seltener kommen die Elemente Phosphor und Schwefel vor. Von wesentlicher Bedeutung sind auch die Elemente Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium und Chlor, die in ionisierter Form vorliegen. Weitere Elemente, die der Körper nur in sehr geringer Menge benötigt, bezeichnet man als Spurenelemente. Dazu gehören Eisen, Zink, Kobalt, Kupfer, Mangan, Iod und Selen.

Die folgende Tabelle gibt einen Überblick über wichtige Stoffklassen, die im Organismus vorkommen, und die am Aufbau ihrer Moleküle beteiligten Elemente.

Name	wichtigste Elemente	Größe
Kohlenhydrate	C, H, O	<i>nm</i> (bis μm)
Lipide	C, H, O, P	einige <i>nm</i>
Proteine	C, H, O, N, S	< 100 <i>nm</i>
Nukleinsäuren	C, H, O, N, P	<i>nm</i> (bis <i>cm</i>)
Wasser	H, O	< <i>nm</i>
Mineralien	Na, K, Cl	< <i>nm</i>

Wasserstoff



Abb. K.1
Wasserstoffatom mit Bindungsstelle

Das Wasserstoffatom ist das einfachste aller Atome. Wasserstoffatome sind einwertig, d. h. sie besitzen nur eine einzige Bindungsstelle. Der Strich neben dem als Symbol H dargestellten Wasserstoffatom kennzeichnet die mögliche Bindungsstelle mit einem anderen Atom.

Kohlenstoff und Kohlenwasserstoffe

Kohlenstoffatome sind in organischen Verbindungen stets vierwertig und können sich zu Ketten und Ringen verbinden. Die Kohlenwasserstoffe (C_mH_n) sind eine Stoffgruppe von Verbindungen, die nur aus Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen bestehen. Sie bilden das Grundgerüst aller organischen Moleküle. Dabei können Kohlenstoffatome neben Einfachbindungen

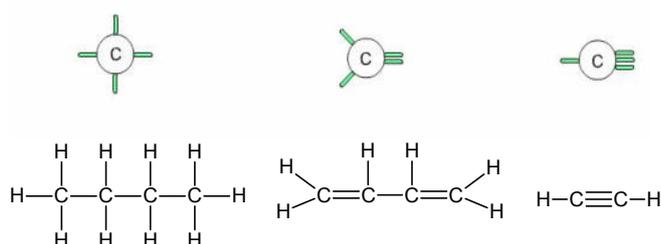


Abb. K.2 gesättigte (links) und ungesättigte Kohlenwasserstoffe (Mitte und rechts)

(**gesättigte Kohlenwasserstoffe, Alkane**) auch Doppel- und Dreifachbindungen ausbilden, man spricht dann von **ungesättigten Kohlenwasserstoffen (Alkene, Alkine)**. Einige Beispiele für Kettenbildungen werden in der Abbildung dargestellt. Aufgrund der vier Valenzen kann das C-Atom also maximal vier **Substituenten** (Bindungspartner) binden. Diese liegen

aber anders als es die Valenzschreibweise nahe legt nicht in einer Ebene, sondern an den Ecken eines Tetraeders, in dessen Mitte das Kohlenstoffatom sitzt. Deswegen werden lange Kohlenstoffwasserstoffketten, wie bei den Fettsäuren, oft „gezackt“ dargestellt.

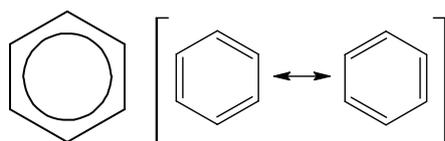


Abb. K.3 Benzolmolekül

Außer zu Ketten können sich Kohlenstoffatome auch zu Ringen verbinden. Ein besonders wichtiges Beispiel für ein ringförmiges Molekülen ist das **Benzol** (C_6H_6). Man bezeichnet alle Kohlenwasserstoffe, die sich vom Benzol ableiten, als **aromatische Kohlenwasserstoffe** oder kurz **Aromaten**. In diesen

liegen besondere Bindungsverhältnisse vor: Eine gewisse Anzahl an Elektronen ist delokalisiert, d. h. diese Elektronen können nicht einer Bindung exakt zugewiesen werden. Diese Verhältnisse werden wie in Abb. K.3 entweder durch einen Kreis in der Molekülformel dargestellt oder, indem zwischen eckigen Klammern mehrere Grenzformeln gezeichnet werden, von denen aber keine die realen Verhältnisse wiedergibt.

Enthalten aromatische Moleküle außer Kohlenstoffatomen noch andere Atome im Ring, bezeichnet man sie als aromatische **Heterozyklen**. Beim Pyrimidin, das beim Aufbau der Nucleinsäuren eine wichtige Rolle spielt, sind zwei Stickstoffatome in den Ring eingebaut.

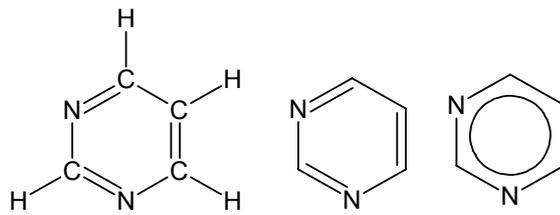


Abb. K.4 Verschiedene Darstellungen des Pyrimidinmoleküls

Sauerstoff und sauerstoffhaltige organische Verbindungen

Sauerstoffatome verfügen über zwei Bindungsstellen. In Biomolekülen kommen sie häufig in so genannten **funktionellen Gruppen** vor. Unter funktionellen Gruppen versteht man Atomgruppen, welche für die Funktion einer biochemischen Verbindung kennzeichnend sind. Die nicht an Reaktionen teilnehmenden Teile des Moleküls bezeichnet man oft einfach als **Rest** (abgekürzt durch —R). Der Einbau von funktionellen Gruppen hat zur Folge, dass sich die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Stoffes (stark) verändern.

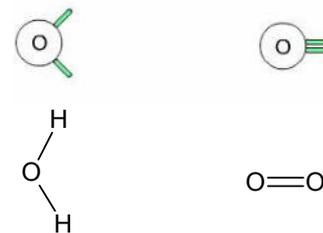


Abb. K.5 Bindungen des Sauerstoffs

Alkohole

Kohlenwasserstoffketten mit einer oder mehreren Hydroxy-Gruppen (OH-Gruppe, R-OH) bezeichnet man als **Alkohole**. Die Wertigkeit gibt die Anzahl der OH-Gruppen an. Zwei Beispiele für Alkohole mit unterschiedlicher Wertigkeit sind in Abb. K.6 dargestellt.

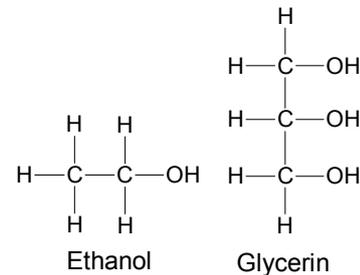


Abb. K.6 Ein- und dreiwertiger Alkohol

Aldehyde und Ketone

Die Carbonylgruppe ist die kennzeichnende funktionelle Gruppe der Aldehyde (endständige Carbonylgruppe, (R-CO-H)) und Ketone (R-CO-R). Aldehyde und Ketone sind das Oxidationsprodukt der Alkohole. Aldehyde können noch weiteroxidiert werden zu Carbonsäuren. Diese Verbindungen kommen im Stoffwechsel z. B. als Zwischenprodukte vor.

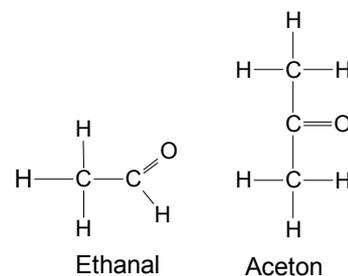


Abb. K.7 Ethanal ein Aldehyd, Aceton ein Keton

Carbonsäuren

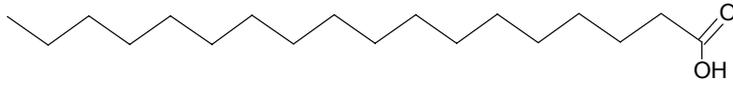


Abb. K.8 Stearinsäure, eine gesättigte Fettsäure

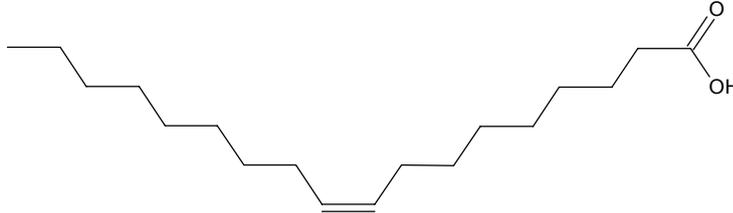


Abb. K.9 Ölsäure, eine einfach ungesättigte Fettsäure

Die kennzeichnende funktionelle Gruppe der Carbonsäuren ist die **Carboxy-Gruppe** ($-\text{COOH}$). Diese organischen Säuren werden durch die vereinfachte Formel $\text{R}-\text{COOH}$ beschrieben. Besteht der Rest R aus einer langen Kohlenwasserstoffkette mit gerader Anzahl von C-Atomen, spricht man von einer **Fettsäure**. Sind in der langen Kohlenwasserstoffkette nur Einfachbindungen

zwischen den Kohlenstoffatomen, spricht man von einer **gesättigten Fettsäure**, kommen eine oder mehrere Doppelbindungen vor bezeichnet man die Verbindung als **ungesättigte Fettsäure**.

Stickstoff und stickstoffhaltige organische Verbindungen

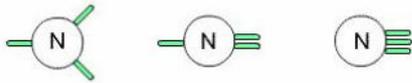


Abb. K.10 Stickstoff mit seinen drei Bindungsstellen

Stickstoffatome besitzen drei Bindungsstellen und können die funktionelle Gruppe $-\text{NH}_2$ (**Amino-Gruppe**) bilden. Die Amino-Gruppe kommt zusammen mit der $-\text{COOH}$ -Gruppe (Carboxy-Gruppe) der Carbonsäuren bei den

Aminosäuren vor. Aminosäuren sind die Grundbausteine der Proteine. Eine weitere wichtige stickstoffhaltige Verbindungsklasse sind die Nucleinsäuren.

Phosphor und phosphorhaltige organische Verbindungen

Da Phosphorverbindungen im Energiestoffwechsel der Organismen (z. B. bei der Photosynthese und der Zellatmung) eine zentrale Rolle spielen, werden kurz die Bindungsmöglichkeiten des Phosphors erläutert.

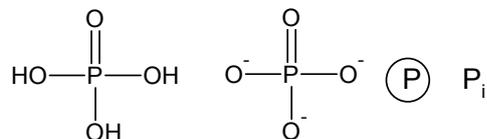


Abb. K.11 Phosphorsäure und dreifach negativ geladenes Phosphat

In biochemischen Molekülen besitzt Phosphor fünf Bindungsmöglichkeiten. Das von der Phosphorsäure abgeleitete, dreifach negativ geladene anorganische **Phosphat** entsteht aus der Phosphorsäure durch Abgabe von drei Protonen. In biochemischen Formeln wird die Phosphatgruppe zur Vereinfachung häufig symbolisch als P_i (anorganisches

Phosphat) oder als ein von einem Kreis eingerahmtes P dargestellt: P

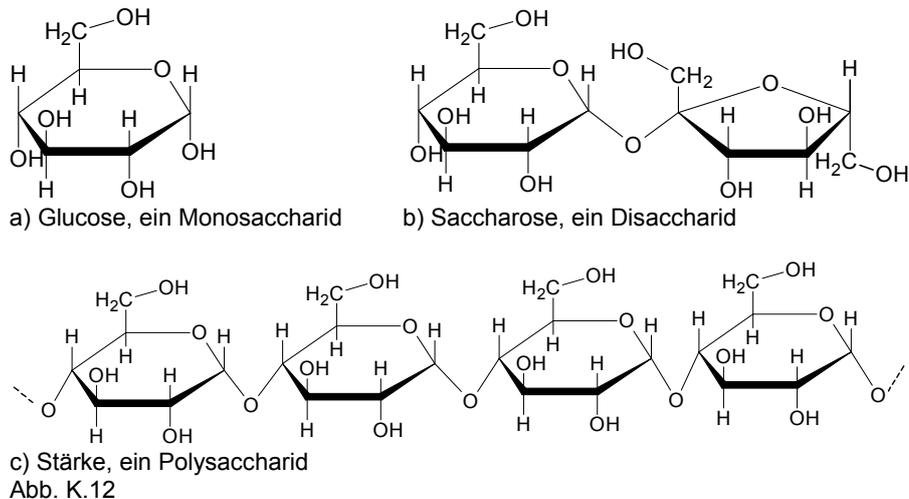
Die Phosphatgruppe ist u. a. Bestandteil der Nucleinsäuren und des Energieäquivalents ATP.

Wichtige Stoffklassen der organischen Chemie

Kohlenhydrate

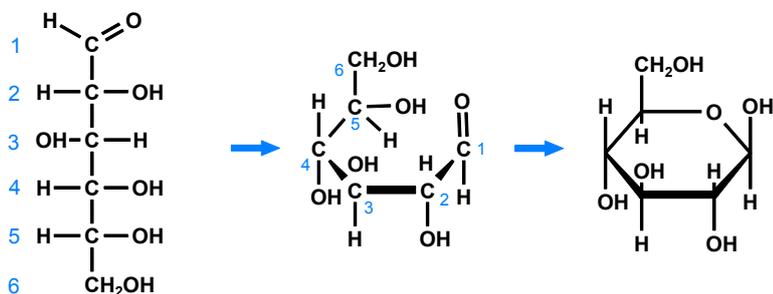
Kohlenhydrate (zum Beispiel Haushaltszucker (Saccharose), Stärke, Zellulose) sind aus den Elementen Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff aufgebaut. Sie gehören zu den wichtigsten Nahrungsmitteln. Im Körper spielen sie eine wichtige Rolle als Energieträger, Baumaterial und Markierungssubstanzen (z. B. A-B-O-System der Blutgruppen). Die Länge der Kohlenstoffkette variiert, als funktionelle Gruppen treten in Kohlenhydraten die Carbonyl- und die Hydroxygruppe auf.

Kohlenhydratmoleküle können aus einer Baueinheit (Monosaccharide), zwei (Disaccharide) usw. bis hin zu tausenden Baueinheiten (Polysaccharide) aufgebaut sein.



Üblicherweise liegen die einzelnen Bausteine als Ring vor. Daneben tritt auch in geringer Konzentration die offenkettige Form auf. Übliche Darstellungen für Kohlenhydrate sind die Fischer-Projektion für die offenkettige Form und die Haworth-Projektion für die Ringform. Die Ringform ergibt sich aus der offenkettigen durch eine Reaktion der Carbonyl-Gruppe mit einer Hydroxy-Gruppe innerhalb des Moleküls. In Abb. K.13 ist dies am Beispiel von Glucose (Summenformel:

$C_6H_{12}O_6$) dargestellt. Die Reaktion zwischen der OH-Gruppe des C5-Atoms und dem C1-Atom führt zu einem Sechser-Ring, der aus fünf Kohlenstoffatomen und einem Sauerstoffatom besteht.



Monosaccharide

Kohlenhydrat-Moleküle aus nur einer Baueinheit bezeichnet man als **Monosaccharide**.

Neben der bereits erwähnten Glucose sind Fructose, Ribose (als Baustein der Ribonukleinsäure RNA) und Desoxyribose (als Baustein der Desoxyribonukleinsäure DNA) in der Biochemie von Bedeutung. Sie sind in Abb. K.14 dargestellt.

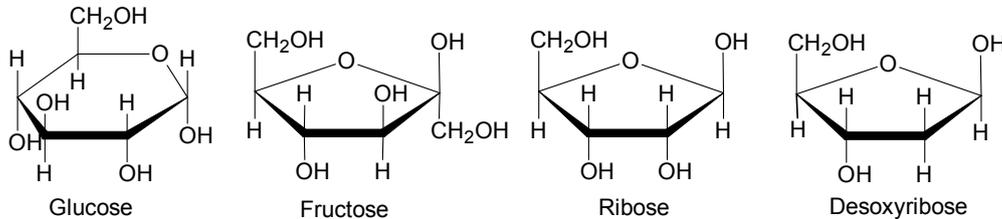


Abb. K.14 Strukturformeln verschiedener wichtiger Sechser- und Fünfer-Ringe

Disaccharide

Durch die Verknüpfung zweier Monosaccharide entstehen unter Wasserabspaltung **Disaccharide**. Die Abbildung zeigt dies am Beispiel der Reaktion zwischen einem Glucose- und einem Fructosemoleküle zum Disaccharid Saccharose (Haushaltszucker). Die dabei aufgebaute Bindung nennt man **glykosidische Bindung**.

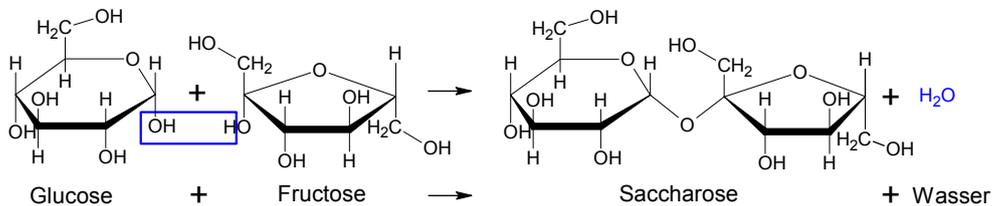


Abb. K.15 Bildung eines Disaccharids

Polysaccharide

Durch die Verknüpfung vieler Monosaccharide entstehen **Polysaccharide**. Diese haben sehr unterschiedliche Funktionen:

- Cellulose ist ein wesentlicher Bestandteil der Pflanzenzellwände.
- Glycogen und Stärke sind Speicherformen der Glucose. Sie dienen in Lebewesen als Energiereserve.

Kohlenhydrate als Bestandteil weiterer Stoffklassen

Glycoproteine (Verbindungen von Zuckern und Proteinen) sind zusammen mit den Glycolipiden (Verbindungen von Zuckern und Lipiden) wichtige Bestandteile der Zellmembranen.

Nukleinsäuren

Nukleotide

Nukleotide sind die Bausteine der Nukleinsäuren, die beispielsweise als Träger der Erbsubstanz eine herausragende Bedeutung in Organismen besitzen. Außerdem haben sie als Träger chemischer Energie

eine wichtige Funktion bei der Biosynthese und sind zudem wichtige Bestandteile von Coenzymen wie NAD^+ , NADP^+ und FAD , von denen noch die Rede sein wird. Nukleotide bestehen stets aus einem Zucker, einer organischen Base und einer oder mehreren Phosphatgruppen. Als Zucker kommen die bereits bei den Kohlenhydraten aufgeführten Monosaccharide Ribose und Desoxyribose vor. In der DNA treten die organischen Basen Adenin, Guanin, Cytosin und Thymin auf. In der RNA, die beispielsweise bei der Transkription der Information als messenger-RNA (mRNA) eine entscheidende Rolle spielt, tritt Uracil an Stelle von Thymin.

Abb. K.17 ist zu entnehmen, dass sich die Basen Adenin und Guanin vom Grundgerüst des Purins, die Basen Thymin, Cytosin und Uracil vom Grundgerüst des Pyrimidins ableiten.

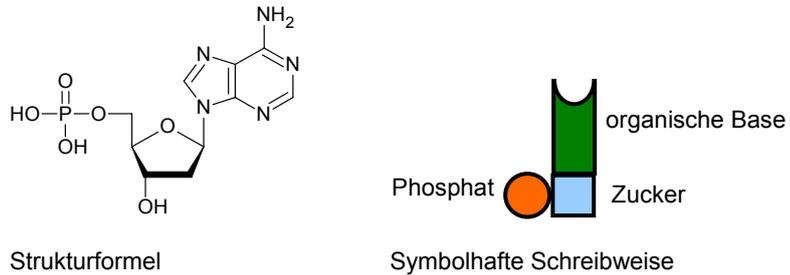


Abb. K.16 DNA-Baustein mit Adenin als organischer Base

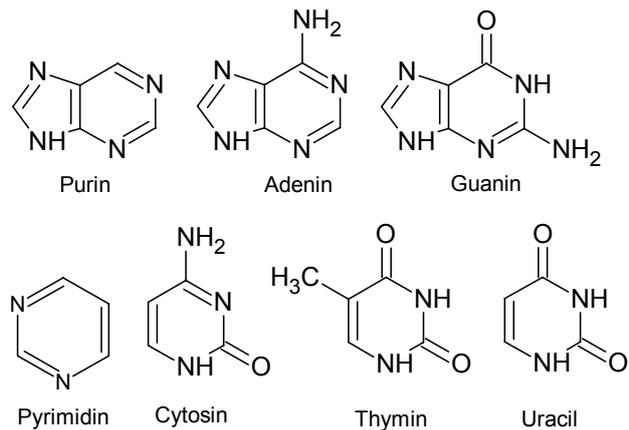


Abb. K.17 Strukturformeln von Purin und Pyrimidin sowie die bei den Nukleinsäuren vorkommende Basen, deren Struktur sich von Purin und Pyrimidin ableitet

Adenosintriphosphat als Energielieferant des Organismus

Für den Energiestoffwechsel von herausragender Bedeutung ist das Nukleotid **Adenosintriphosphat (ATP)**. ATP ist der wichtigste unmittelbare Überträger freier Energie in biologischen Systemen.

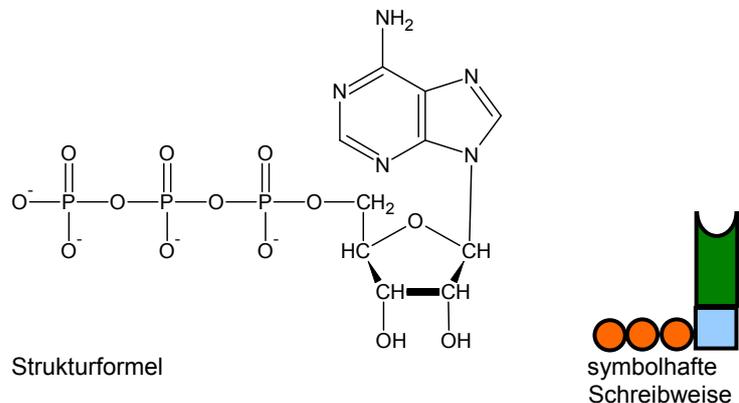


Abb. K.18 das Nukleotid Adenosintriphosphat (ATP)

Beim Abbau energiereicher Stoffe wird ATP als Zwischenenergieträger aufgebaut. Bei Vorgängen (u. a. Bewegung, Transport, Stoffaufbau), zu deren Ablauf Energie benötigt wird, wird ATP zu **ADP (Adenosindiphosphat)** abgebaut, was bei lebendigen Organismen ständig geschieht. ATP kann unter Energieaufwand durch Addition von Phosphat an ADP wieder regeneriert werden. Den ständigen Auf- und Abbau von ATP, der energieliefernde mit energieverbrauchenden Vorgängen koppelt, nennt man **ATP-ADP-Zyklus** (Abb. K.19). Das Tempo dieses Zyklus ist beeinflussend.

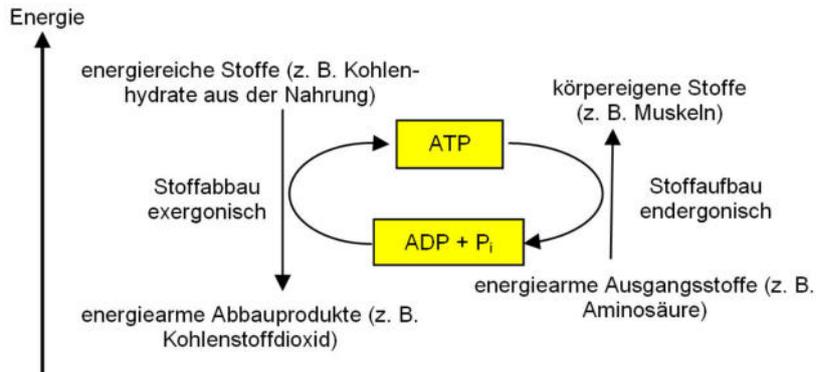
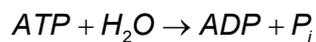


Abb. K.19 ATP-ADP-Zyklus beim Stoffab- und -aufbau

Eine Muskelzelle setzt ihren gesamten ATP-Vorrat in ca. einer Minute um. Pro Zelle und Sekunde werden dadurch etwa zehn Millionen ATP-Moleküle abgebaut und wieder hergestellt. Ein ruhender Mensch setzt pro Tag ungefähr 40 kg ATP um. Bei starker körperlicher Anstrengung kann dieser Wert aber noch sehr viel höher liegen.

Die für den Anbau von Phosphat an ADP (Phosphorylierung) benötigte freie Enthalpie stammt aus Abbaureaktionen in der Zelle (z. B. aus der Zellatmung). Pflanzen bauen ATP bei der Photosynthese auf. Der Abbau von ATP erfolgt in einer sog. **Hydrolyse** (Spaltung unter Wasseranlagerung):



Diese Hydrolyse ist stark exergonisch. Wenn die Reaktion unter Standardbedingungen abläuft, beträgt $\Delta G \approx -30,5 \text{ kJ/mol}$. Die Zelle zapft die Energiequelle ATP z. B. dadurch an, dass sie endergonische Reaktionen mit der exergonischen ATP-Spaltung koppelt. Wenn die Gesamtänderung der freien Energie der gekoppelten Reaktionen einen negativen Wert erhält, laufen die gekoppelten Reaktionen freiwillig ab. Eine Möglichkeit hierbei ist es, dass mithilfe von Enzymen Phosphatgruppen von ATP auf andere Moleküle übertragen werden. Die so entstehenden phosphorylierten Moleküle reagieren dann zum entsprechenden Produkt weiter.

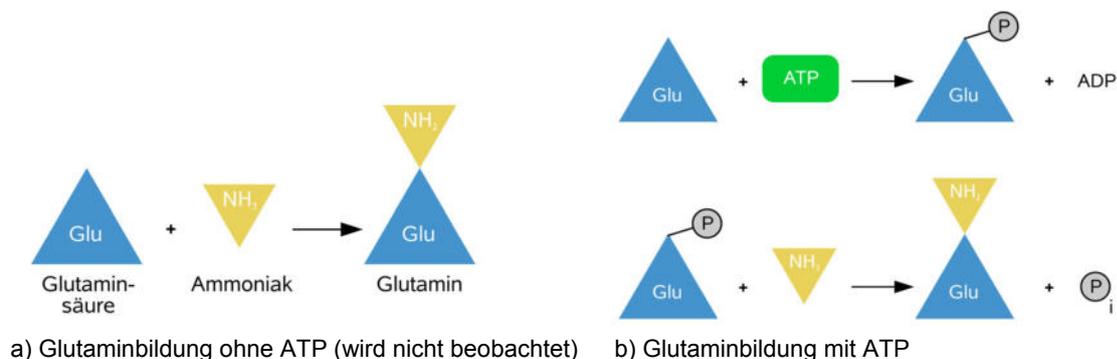
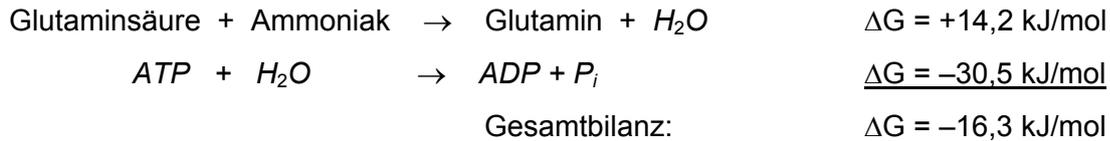


Abb. K.20

Als Beispiel für die Kopplung einer endergonischen Reaktion mit der ATP-Hydrolyse wird die Synthese der Aminosäure Glutamin aus der Aminosäure Glutaminsäure und Ammoniak betrachtet. Glutaminsäure bindet das beim Amminosäureabbau freiwerdende Zellgift Ammoniak unter Bildung von Glutamin. Diese Reaktion ist zum Überleben des Organismus notwendig aber endergonisch und läuft daher nicht freiwillig ab.

Erst die Kopplung der Glutaminbildung mit der Hydrolyse des ATP (Abb. K.20) führt zur gewünschten Reaktion.



Indem man die Änderungen der freien Enthalpien ΔG für die Aminosäureumwandlung und die Hydrolyse des ATP addiert, lässt sich ΔG für die Gesamtreaktion berechnen.

Nicotinamidadenindinukleotid (NAD⁺)

NAD⁺ ist ein **Coenzym** (s. u.), das bei Redoxreaktionen als Überträgermolekül für Elektronen fungiert. Elektronen werden bei den Reaktionen in einer Zelle nur selten direkt transferiert. Meist übertragen die Stoffe, die oxidiert werden, die von ihnen abgegebenen Elektronen (Oxidation = Elektronenabgabe) auf NAD⁺. Es entsteht NADH und H⁺. Das NADH und H⁺ dient als Elektronenspeicher und kann, wenn für eine Reduktion (= Elektronenaufnahme) an anderer Stelle Elektronen benötigt werden, diese zu Verfügung stellen. NADP⁺ (Nicotinamidadenindinukleotidphosphat) ist dem NAD⁺ sehr ähnlich und fungiert ebenfalls als Überträgermolekül für Elektronen. Beide kommen aber an unterschiedlichen Stellen im Stoffwechsel vor.

Die Nucleinsäuren (DNA und RNA)

Werden die Zucker benachbarter Nucleotide über die Phosphatgruppe miteinander verknüpft können lange Ketten (**Polynucleotide**) entstehen.

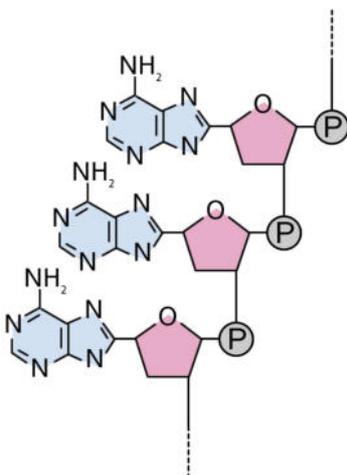


Abb. K.21 Prinzipieller Aufbau der Polynucleotide

Die Polynucleotide Desoxyribonucleinsäure (DNA) und Ribonucleinsäure (RNA) unterscheiden sich durch folgende Merkmale:

- Bei der RNA wird als Zucker Ribose verwendet, bei der DNA Desoxyribose.
- RNA enthält statt der Base Thymin die Base Uracil.
- RNA liegt fast immer als Einzelstrang vor, DNA als Doppelstrang.

Die DNA enthält den Bauplan zur Synthese der Proteine und kommt im Zellkern als Bestandteil der Chromosomen vor. Sie wird bei der Zellteilung nach vorheriger Verdopplung an die Tochterzellen weitergegeben. Die ge-

netische Information ist in der Reihenfolge der Nukleotide codiert. Da die Proteinsynthese an den Ribosomen außerhalb des Zellkerns stattfindet, muss die in der DNA codierte Information transportiert werden. Dies geschieht mithilfe der mRNA. Am DNA-Doppelstrang wird eine mRNA-Einzelstrangsequenz geschrieben (**Transkription**), wobei statt Thymin stets die Base Uracil eingebaut wird. Die mRNA verlässt den Zellkern und überbringt die Information zu den Ribosomen. Dort werden entsprechend der Reihenfolge der Nukleotide Aminosäuren zu einer Aminosäurekette (**Polypeptid**, s. u.) aneinandergelüpft. Der DNA-Code wird sozusagen in den Aminosäure-Code übersetzt (**Translation**).

Lipide und Biomembranen

Als Lipide bezeichnet man eine Gruppe von Substanzen, die im Organismus als Bausteine von Membranen, als intrazelluläre Botenstoffe oder als Speicherstoffe vielgestaltige Funktionen wahrnehmen. Lipide lassen sich nach ihrem chemischen Aufbau in völlig unterschiedliche Gruppen einteilen und besitzen im Wesentlichen nur die Gemeinsamkeit, dass sie in Wasser kaum oder gar nicht, in organischen Lösungsmitteln hingegen sehr gut löslich sind.

Für den im Folgenden genauer beschriebenen Aufbau von Biomembranen spielen die sog. **Phospholipide** eine entscheidende Rolle. In Phospholipiden ist der dreiwertige Alkohol Glycerin mit zwei Fettsäuren und über eine Phosphatgruppe mit einem polaren Rest verbunden.

Phospholipide bestehen demnach aus zwei unterschiedlich strukturierten Teilen, dem **hydrophoben (wasserabweisenden)** Schwanzteil, der aus zwei Kohlenwasserstoffketten besteht, und dem **hydrophilen (wasserliebenden)** Kopfteil, der polares Verhalten zeigt und daher mit Wassermolekülen wechselwirken kann. Abb. 25 zeigt den typischen Aufbau eines Phospholipids.

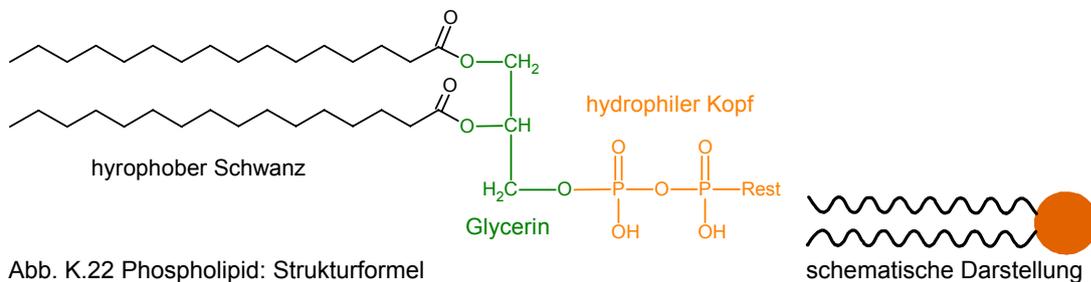


Abb. K.22 Phospholipid: Strukturformel

Bringt man Lipide in Wasser, so ordnen sie sich spontan zu ganz spezifischen Strukturen an.

Die Anordnung in Abb. K 23 a) zeigt eine energetisch günstige Kugelanordnung, bei der die hydrophoben Schwanzteile ins Kugelinnere und die hydrophilen Köpfe nach außen gerichtet sind. So können die hydrophoben Schwanzteile im Inneren untereinander Wechselwirkungen aufbauen und an der Außenseite Wechselwirkungen zwischen den polaren Köpfen und den polaren Wassermolekülen ausgebildet werden. Eine solche Struktur nennt man **Micelle**. Micellen werden v. a. von einfach gebauten Lipiden, z. B. von Fettsäureanionen, gebildet.

Die bevorzugte Anordnung komplexerer Lipide, z. B. der Phospholipide, in wässrigem Medium ist die **Lipiddoppelschicht**. Bei diesen Lipiden sind die hydrophoben Schwänze zu sperrig, um in das Innere einer Micelle zu passen. Diese Lipiddoppelschichten besitzen besondere Bedeutung in der Biologie. Sie stellen die Grundstruktur einer Biomembran dar. Einen von einer Lipiddoppelsicht umhüllten Wassertropfen kann man als einfaches Modell einer Zelle betrachten, in der intrazelluläre von der extrazellulären Flüssigkeit durch eine Membran (Schichtdicke ≈ 8 nm) getrennt ist.

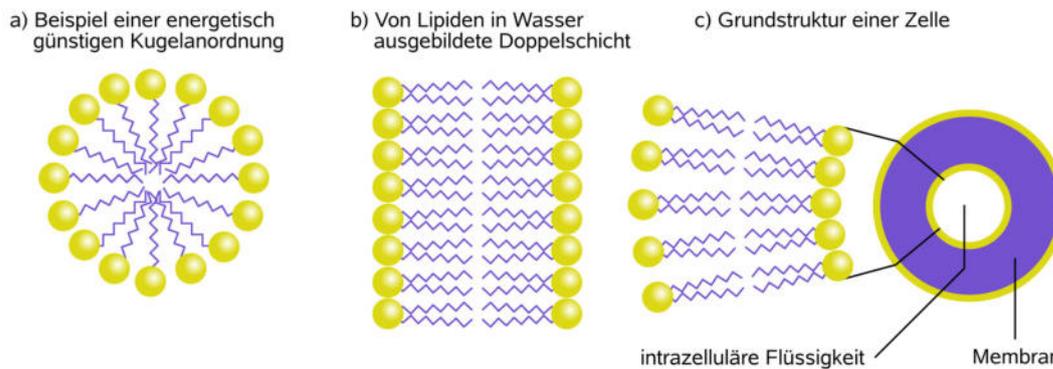


Abb. K.23 Anordnungen von Lipiden in Wasser

Biomembranen bestehen nicht nur aus einer Lipiddoppelschicht. Sie sind – wie in Abb. K.24 dargestellt – durch Ein- und Anlagerung von Proteinen gekennzeichnet. Je nach Proteinausstattung und -zusammensetzung können von den Biomembranen unterschiedlichste Funktionen erfüllt werden.

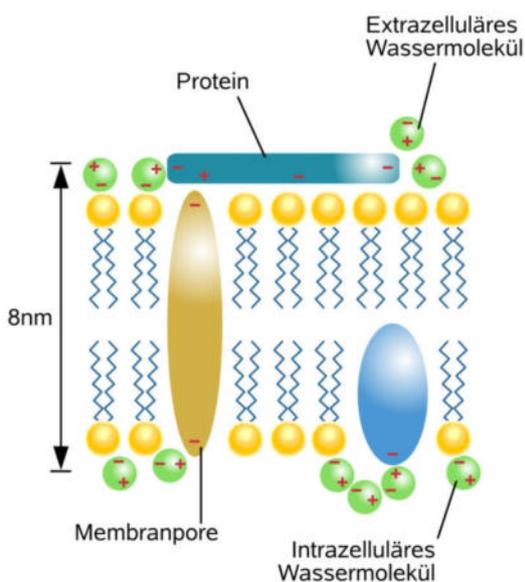


Abb. K.24 Möglichkeiten der Einlagerung von Proteinen in die Lipiddoppelschicht

Ein **Membranprotein** ist ein in die Lipiddoppelschicht eingelagertes oder an der Oberfläche angeheftetes **Protein** (s. u). Eingelagerte Proteine können z. B. als eine Art Tunnel oder als Transporter dienen, an eine Seite der Lipiddoppelschicht angelagerte Proteine können z. B. eine Art Erkennungsmerkmal zwischen Zellen sein. Zu den Aufgaben von Biomembranen gehören:

- Abgrenzung
- Transport
- Zellverbindung
- Signalübertragung
- Enzymaktivität
- Zell-Zell-Erkennung
- Stabilisierung des Zellskeletts

Die Lipiddoppelschicht bildet keine mechanisch starre Struktur, sondern ein gelartiges Grundgerüst, in dem die Membranproteine in der Schicht frei beweglich sind, wie z. B. Eisberge im Meer (Fluid-Mosaic-Konzept von Singer und Nicolson 1972).

Eine schöne Darstellung dieses Verhaltens und des Aufbaus von Membranen zeigen die unter www.cells.de und www.johnkyrk.com/cellmembrane.html zu findenden Animationen.

Experimentelle Untersuchungen der beschriebenen Vorgänge können beispielsweise mit Elektronen-Spin-Resonanz-Messungen vorgenommen werden. Auch die Bestandteile im Inneren der Zelle (Organellen wie zum Beispiel die Mitochondrien) sind durch Membranen vom Cytoplasma abgegrenzt.

Proteine

Proteine gehören zu den wichtigsten hochmolekularen Bestandteilen der Zelle und zeigen strukturell eine fast unbegrenzte Vielfalt. Ihr Name wurde bereits 1838 von J. J. Berzelius eingeführt und leitet sich vom griechischen Wort *proteios* (erstrangig) ab.

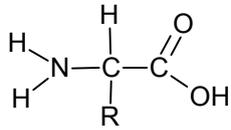


Abb K.25 Grundstruktur einer Aminosäure

Bausteine (**Monomere**) der Proteine sind Aminosäuren, deren grundsätzlicher Aufbau in Abb. K.25 gezeigt wird. Alle Proteine, egal ob sie von Bakterien oder vom Mensch gebildet wurden, sind aus demselben Satz von 20 Aminosäuren aufgebaut. Die Aminosäuren unterscheiden sich durch die Seitenketten, in Abb. K.25 mit *R* bezeichnet.

Die einzelnen Aminosäuren können sich miteinander unter Wasserabspaltung zu makromolekularen Ketten verbinden. Die dabei entstehende Bindung heißt **Peptidbindung**, die entstehenden Verbindungen **Peptide** (ab einer Kettenlänge von 11 Aminosäurebausteinen spricht man von Polypeptiden). Eine animierte Darstellung dieses Bindungsvorgangs findet man unter <http://www.johnkyrk.com/aminoacid.de.html>. Um die vier Atome der Peptidbindung, die praktisch starr in einer Ebene liegen, ist die Rotationsfähigkeit des Moleküls eingeschränkt.

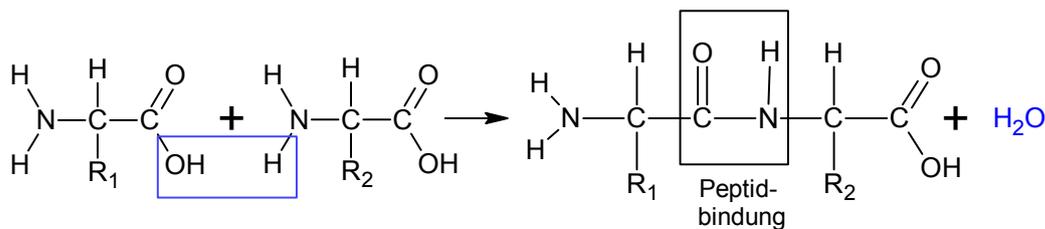


Abb. K.26 Peptidbindung

An einem Ende der Polypeptidkette befindet sich immer eine freie COOH-Gruppe (**C-Terminus**), am anderen Ende eine freie Amino-Gruppe (**N-Terminus**). Zwischen dem N- und dem C-Ende wiederholt sich stets die gleiche Abfolge von Atomen (N-C-C-), die als **Polypeptidrückgrat** bezeichnet wird, und an das die Seitenketten R_i der Aminosäuren angeheftet sind. Für die sehr unterschiedlichen Eigenschaften der Proteine sind die **Seitenketten** entscheidend. Sie können unpolar, polar oder geladen sein.

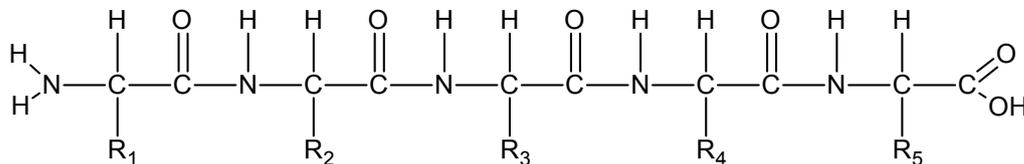


Abb. K.37 Peptid

Ein funktionsfähiges Protein besteht aus einem oder mehreren Polypeptiden. Die Aminosäuresequenz eines Polypeptids bestimmt dabei, welche dreidimensionale Gestalt (**Konformation**) das Protein annimmt, ob es also eher lang gestreckt (filamentös), kugelförmig (globulär) oder anders geformt ist. Die räumliche Form des Proteins ist entscheidend für seine biologische Wirksamkeit.

Man unterscheidet bei Proteinen vier verschiedene „Strukturebenen“.

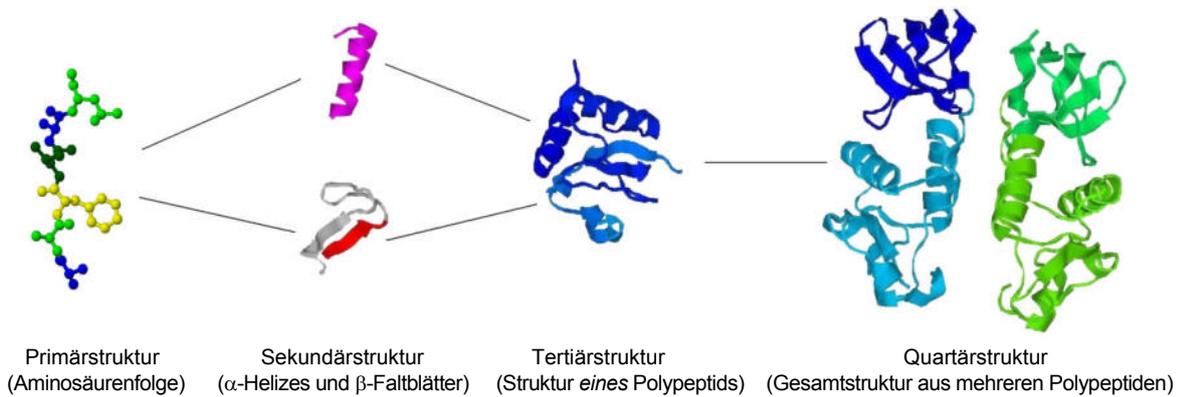


Abb. K.31: Verschiedene Strukturebenen eines Proteins (nach Wikipedia)

Primärstruktur

Darunter versteht man die Abfolge der Aminosäuren im Polypeptid. Die Primärstruktur ist für jedes Protein einzigartig und genetisch bestimmt. Bereits geringfügige Änderungen der Primärstruktur können die Konformation und somit die Funktionsfähigkeit eines Proteins beeinflussen.

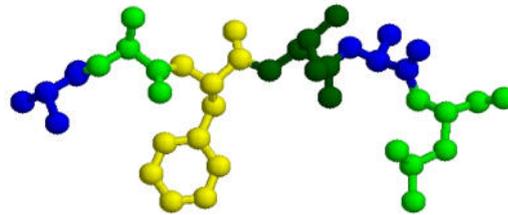
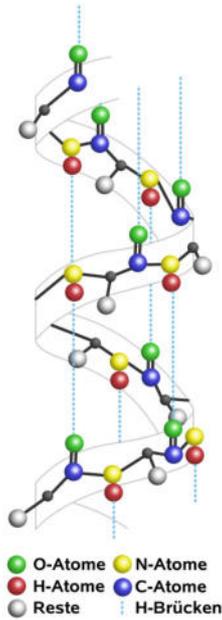


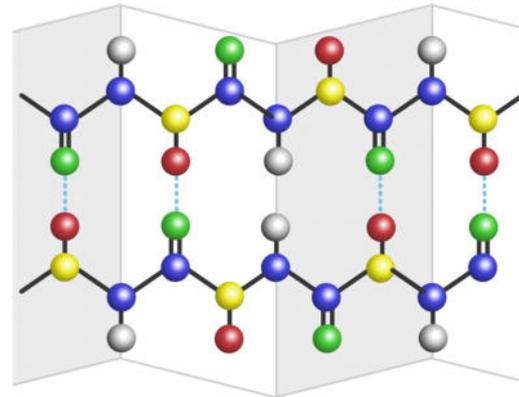
Abb K.26 Primärstruktur (Quelle: Wikipedia)

Sekundärstruktur

Zwischen den positiv polarisierten Wasserstoffatomen an den Stickstoffatomen und den negativ polarisierten Sauerstoffatomen nahe gelegener Peptidbindungen gibt es anziehende Kräfte – es entstehen Wasserstoffbrückenbindungen, die einzeln betrachtet zwar relativ schwach sind, die jedoch durch ihre große Zahl in der Polypeptidkette Abschnitte der Polypeptids zu einer bestimmten Gestalt formen können. Die Seitenketten R_i sind an der Ausbildung der Sekundärstruktur nicht beteiligt. Durch die Wasserstoffbrücken entstehen im Wesentlichen zwei wichtige **Sekundärstrukturtypen**: die in Abb. K.27 a dargestellte **α-Helix**, die aus einer fortlaufenden rechtsgängigen Schraube besteht, sowie das **β-Faltblatt** (Abb. K.27 b). Bei der β-Faltblatt-Sekundärstruktur ordnen sich die Aminosäure zu einer Art „Ziehharmonika“ an, wie man sie durch Falten eines Blatt Papiers herstellen kann.



a) α -Helix



b) β -Faltblatt

Abb. K.27 Sekundärstruktur

Tertiärstruktur

Auch zwischen den Seitenketten R_i eines Polypeptids treten Wechselwirkungen auf, die die räumliche Gestalt des Proteins mitbestimmen. Diese übergeordnete Strukturbildung bezeichnet man als Tertiärstruktur. Dabei handelt es sich um die Gesamtstruktur *einer einzigen* Polypeptidkette. Die folgenden Bindungsarten sind dafür verantwortlich, dass die Polypeptidkette seine charakteristische Gestalt einnimmt.

- (1) Kovalente Bindung (Disulfidbrücken)
- (2) Ionenbindung
- (3) Dipol-Dipol-Wechselwirkungen, Wasserstoffbrückenbindungen
- (4) Van-der-Waals-Kräfte

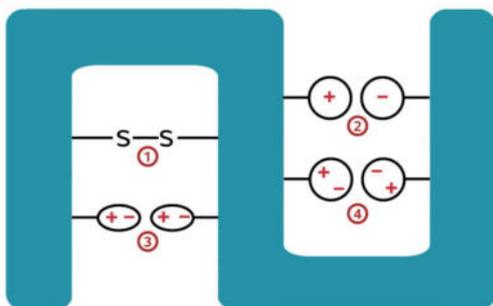


Abb. K.28 Stabilisierung der Tertiärstruktur

Die schematische Abbildung zeigt, wie die genannten Kräfte zur Stabilisierung einer S-förmigen Struktur beitragen können.

Quartärstruktur

Nur wenige Proteine bestehen aus einer einzigen Polypeptidkette. Ein Beispiel hierfür ist das aus einer Polypeptidkette mit 153 Aminosäuren aufgebaute Myoglobin. Es war das erste, dessen Tertiärstruktur aufgeklärt wurde. I. d. R. bestehen Proteine aber aus mehreren Polypeptidketten (Untereinheiten), die zu einem funktionsfähigen Molekül zusammengesetzt sind. Der Zusammenhalt der Untereinheiten erfolgt wie bei der Tertiärstruktur über Wechselwirkungen zwischen den Seitenketten. Die Gesamtstruktur, die sich aus der Zusammenlagerung *aller* am Protein beteiligten Polypeptidketten ergibt, nennt man **Quartärstruktur**. Sie charakterisiert das gesamte Protein. Proteine, die nur aus einer Polypeptidkette bestehen haben keine Quartärstruktur, bzw. dort sind Quartärstruktur und Tertiärstruktur identisch.

Das Hämoglobin der roten Blutzellen besteht z. B. aus vier Polypeptidketten, von denen jeweils zwei identisch sind und aus 146 bzw. 141 Aminosäuren bestehen. Das besonders komplex aufgebaute Protein Ribulose-1,5-bisphosphat-carboxylase/-oxygenase (RuBisCO) ist dafür verantwortlich, dass alle photosynthetisch aktiven Pflanzen und Bakterien Kohlenstoffdioxid aufnehmen können. Es besteht aus acht größeren Polypeptidketten mit einem Molekulargewicht von ca. 55000 *u* und acht kleineren mit je ca. 14000 *u*. Seine Abmessungen in die drei Raumrichtungen betragen etwa 14 *nm*. Titin, das größte bekannte menschliche Protein, kommt in der quergestreiften Muskulatur vor und besteht aus etwa 30000 Aminosäurebausteinen.

Die Aufklärung der dreidimensionalen Struktur von Proteinen ist überaus kompliziert. Die wichtigste Methode zur Untersuchung der Zusammenhänge ist die Röntgenbeugung. Ein weiteres Verfahren, das bei großen Proteinen eingesetzt werden kann, benutzt eine Vielzahl elektronenmikroskopischer Bilder des Proteins, die aus verschiedenen Winkeln aufgenommen werden. Aus diesen Bildern wird mit aufwändigen Rechenverfahren die dreidimensionale Struktur des Proteins rekonstruiert.

Aufgabenfelder der Proteine

Die beachtliche Bandbreite der Beteiligung von Proteinen an biologischen Prozessen verdeutlicht die folgende Übersicht wichtiger Einsatzgebiete:

- **Enzyme:** Nahezu sämtliche chemischen Reaktionen im Zellstoffwechsel werden von Proteinen katalysiert, die man Enzyme nennt.
- **Speicherproteine:** Das Casein der Milch dient als Aminosäurequelle für junge Säugetiere. Pflanzen speichern Proteine in den Samen.
- **Transportproteine:** Spezialisierte Proteine transportieren kleinere Moleküle entweder durch Membranen oder auch über längere Distanzen, z. B. im Blut. Ein Beispiel ist der Sauerstofftransport im Hämoglobin der roten Blutzellen.
- **Rezeptorproteine:** Rezeptorproteine befinden sich auf der Oberfläche von Zellen. Chemische Signalstoffe binden an für sie spezifische Rezeptoren. Durch die Bindung wird dann eine spezifische Reaktion der Zelle ausgelöst.
- **Bewegungsproteine:** Zwei verschiedene Arten von Proteinen (Actin und Myosin) vermitteln durch gleitende Bewegung aneinander vorbei die Kontraktion von Muskeln.

- **Stütz- und Strukturproteine:** Im Protein Kollagen sind drei Helices zu einer Superhelix verdrillt und sorgen für die bemerkenswerte Zugfestigkeit von Haut, Sehnen und Knochen.
- **Abwehrproteine:** Als Komponenten der Immunabwehr erkennen Antikörper Viren, Bakterien und Fremdzellen und binden diese.
- **Kontrollproteine:** Zum geregelten Wachstum und der Differenzierung von Zellen gehört die genau abgestimmte Expression genetischer Information. Durch Stilllegung bestimmter Bereiche der DNA liefern sog. Repressorproteine dazu wichtige Steuerungselemente. Manche Hormone, z. B. Insulin, gehören zu den Proteinen.

Enzyme

Enzyme sind die Katalysatoren in biologischen Systemen. Ohne sie könnten die meisten Reaktionen in Lebewesen nicht oder in unzureichendem Maß stattfinden. Enzyme erhalten ihre Namen in der Regel von der Substanz, die sie umsetzen, und von der katalysierten Reaktion. Als Endung wird schließlich die Silbe *-ase* angefügt. So bewirkt beispielsweise das Enzym Lactatdehydrogenase die Oxidation (Dehydrogenierung) von Lactat. Allerdings sind für viele Enzyme auch Trivialnamen gebräuchlich. Eine laufend fortgeschriebene Liste aller bisher benannten ca. 10000 Enzyme findet sich unter www.biochem.ucl.ac.uk.

Enzyme sind hochspezifisch, was die katalysierte Reaktion und die Auswahl der Reaktionspartner, der **Substrate**, betrifft. Normalerweise katalysiert ein Enzym nur eine einzige oder eine Serie eng verknüpfter chemischer Reaktionen. Nebenreaktionen, in denen unnütze Nebenprodukte gebildet werden könnten, laufen kaum ab. Die Spezifität eines Enzyms für ein Substrat ist sehr hoch und in vielen Fällen absolut; das Substrat passt also in das Enzymmolekül wie ein Schlüssel in sein Schloss.

Um auf das Substrat wirken zu können, müssen Enzyme das Substrat binden. Durch Bindung des Substrats an das Enzym bildet sich der so genannte **Enzym-Substrat-Komplex**, der erste Schritt bei der enzymatischen Katalyse. Das Substrat bindet dabei an das aktive Zentrum des Enzymmoleküls.

Im aktiven Zentrum des Enzyms findet eine enge räumliche Zusammenlagerung der reaktiven Gruppen des Enzyms und des Substrats statt. Wasserstoffbrückenbindungen, Van-der-Waals-Kräfte und andere nicht-kovalente Bindungen tragen zur vorübergehenden stabilen Bindung des Substrats an das Enzym bei. Es bildet sich ein Übergangszustand. Dadurch wird die katalytische Reaktion ermöglicht.

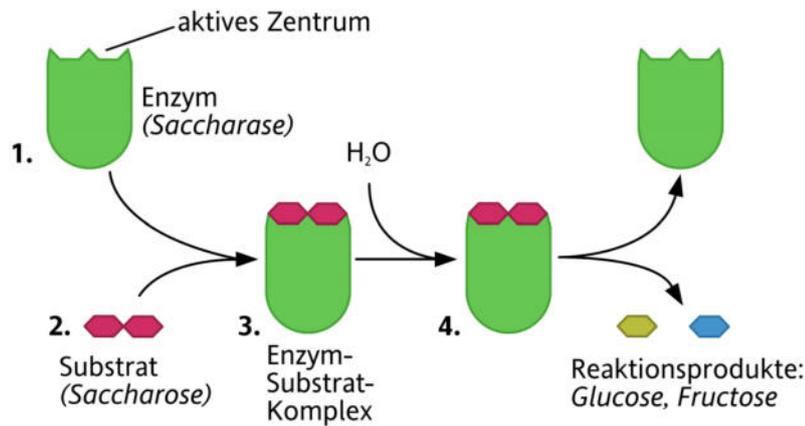


Abb. K.29 Zerlegung von Saccharose in Glucose und Fructose durch das Enzym Saccharase

Es gibt zwei gängige Modelle, die die Interaktion von Enzym und Substrat beschreiben: das klassische **Schlüssel-Schloss-Prinzip** und das neuere Modell des **induced fit**.

Die Schlüssel-Schloss-Hypothese wurde 1894 von Emil Fischer formuliert und verdeutlicht bildlich, wie in der Biochemie zwei Reaktionspartner spezifisch miteinander interagieren. Während das Schlüssel-Schloss-Prinzip einen eher starren Bindungsmechanismus beschreibt, bei dem die Substratbindungsstelle auch ohne **Ligand** (Bindungspartner) ihre endgültige Konformation einnimmt,

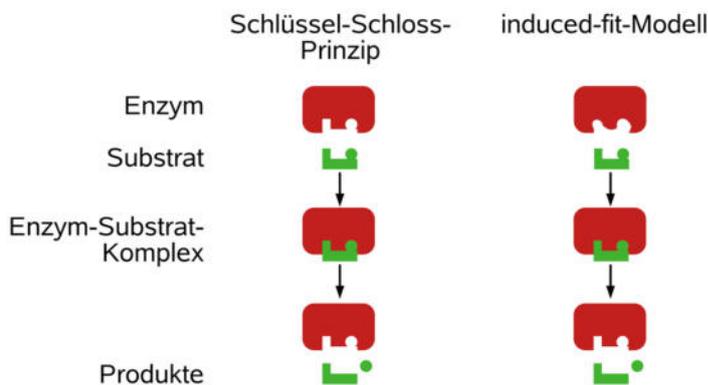


Abb. K.30 Enzym-Substrat-Wechselwirkungen

steht beim induced-fit-Modell die flexible Anpassung der beiden Bindungspartner im Vordergrund. Untersuchungen der Molekülstruktur von Enzym und Substraten durch Röntgenstrukturanalyse haben dagegen ergeben, dass die dynamischen Vorgänge bei der Bindung von Enzym und Substrat eher dem Modell des induced fit entsprechen.

Manche Enzyme benötigen einen zusätzlichen Partner, damit sie ihre katalytische Funktion ausüben können. Diesen bezeichnet man als **Cofaktor** oder **Coenzym**. Wichtige Cofaktoren und Coenzyme sind beispielsweise ATP oder NADP^+ , aber auch Lipide und Metallionen.

Quellen:

- Campell, „Biologie“, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2003, S. 31 – 103
- Rehm, Hammar, „Biochemie light“, Verlag Harry Deutsch, Frankfurt am Main 2008, S. 1 – 29
- Pfützner, „Angewandte Biophysik“, Springer-Verlag, Wien 2003, S. 1 – 40
- <http://www.biorama.ch/biblio/b20gfach/b35bchem/bch000.htm>
- <http://www.chemgapedia.de/vsengine/topics/de/vlu/Biochemie/index.html>
- <http://www.johnkyrk.com/index.de.html>