

# Der Weg zum grünen Kraftwerk

## Oder: Wie ein Kamel durch ein Nadelöhr passt

Wer hat nicht angesichts rauchender Schloten und verschmutzter Luft von Kraftwerken geträumt, die reinen Sauerstoff produzieren? Die Natur erbaut solche Kraftwerke täglich neu – in Pflanzen. Darin verwandelt der grüne Blattfarbstoff Chlorophyll Sonnenlicht und Kohlendioxid in Sauerstoff und Energie. Die komplexen Reaktionen laufen in mikroskopisch kleinen Maschinen – den Photosystemen – ab. Aber was haben Kraftwerke mit Kamelen zu tun? Wie auch bei den uns bekannten Kraftwerken gibt es in Pflanzen ein »Werksgelände«, die Chloroplasten. Sie besitzen einen Eingang, durch den zuweilen Moleküle passieren müssen, die so groß sind wie das sprichwörtliche Kamel, das durch ein Nadelöhr gehen soll.

von **Enrico Schleiff**

Wer im Sommer den Schatten eines Baumes sucht, zum Geburtstag einen bunten Blumenstrauß verschenkt oder würzige Kräuter für den Salat hackt, denkt nicht unbedingt daran, dass alle diese Pflanzen auch Sauerstoff produzieren. ■ Und doch ermöglichte diese Fähigkeit es ihnen, einst den »mikrobischen Matten« des Urmeeres zu entsteigen, und erlaubt uns, heute bei einem Glas Wein über Luftverschmutzung zu debattieren. Wie das Leben auf der Erde entstand, ist ein noch ungelöstes Rätsel. Manche halten die schwarzen Raucher der Tiefsee für den Ursprung des Lebens.<sup>1/1</sup> Ein derzeit von der Wissenschaft favorisiertes Modell vermutet ihn dagegen in den heißen, schwefeligen Quellen, wie man sie in der Verlorenen Stadt (Lost City) auf dem Meeresboden des mittleren Atlantiks findet.<sup>1/2</sup> [siehe Seite 36] Ursprüngliche Bausteine des Lebens waren komplexe Eisen-Nickel-Schwefel-Verbindungen, die in dem amorphen Gestein der Schote dieser unterseeischen Berge eingelagert waren.<sup>1/2</sup> In einer Kaskade von Ereignissen, deren zeitliche Dimension noch unbekannt ist, konzentrierten sich chemische Prozesse in kleinen Räumen des mineralischen Gesteins. Dies bewirkte vermutlich die Entstehung der ersten lebenden Gebilde; so jedenfalls besagt es ein heute diskutiertes Modell. Über Millionen von Jahren entstanden Fettschichten, die zu Zellmembranen wurden. Das Leben befreite sich, eingeschlossen und geschützt durch diese organische Hülle, von den Zwängen des Gesteins. Vor etwa 3,8 Mil-

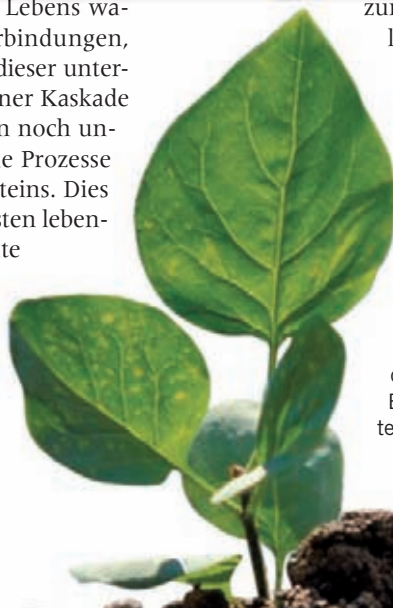
liarden Jahren bildete sich dann der letzte universelle gemeinsame Urahn, kurz LUCA (Last Universal Common Ancestor), aus dem das heutige Leben entstand.

### Wie das Kraftwerk in die Zelle kam ...

Wir machen einen Zeitsprung von mehreren 100 Millionen Jahren. Aus dem Urahn gingen verschiedene Mikroorganismen hervor, noch klein und einzellig<sup>1/1</sup>, aber doch schon erstaunlich vielfältig in ihrer Form und chemischen Zusammensetzung. So besaßen einige bereits zwei Membranen; andere hatten nur eine Membran, aber dafür eine dichte, aus verschiedenen Zuckern aufgebaute Schutzhülle. Die meisten gaben Kohlendioxid ab. Einige von ihnen erwiesen sich als besonders fortschritt-

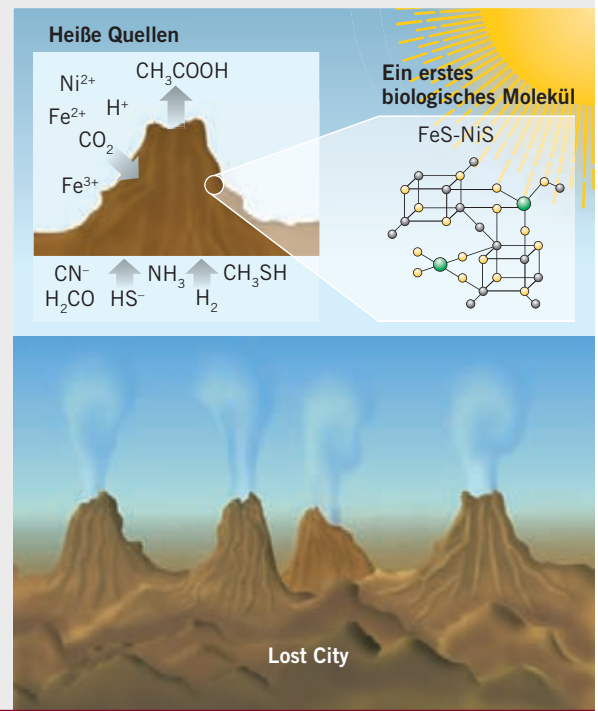
lich und machten sich diesen Umstand zunutze, indem sie »lernten«, Kohlendioxid und die durch Chlorophyll eingesammelte Lichtenergie in Sauerstoff und Energie umzuwandeln. Dies geschah in kleinen molekularen Maschinen, die in die Membran eingelagert sind. Unse-

■ Ohne Pflanzen wäre die Sauerstoff-Atmosphäre auf der Erde nicht existent. Sie produzieren das für viele Organismen lebensnotwendige Gas in Chloroplasten. Deren evolutionäre Vorläufer waren den Cyanobakterien ähnliche Einzeller, die sich die »Ur-Pflanzen« zum beiderseitigen Vorteil einverlebten.



## Das Lost-City-Projekt – Die Entstehung des Lebens

Es gibt viele Modelle, die erklären, wie das Leben auf der Erde entstanden ist. Derzeit setzen sich Thesen durch, in denen die ersten Bioreaktionen durch thermale Energie gesteuert wurden. Vor allem die Existenz von heißen Quellen auf dem Meeresboden lässt diese These als wahrscheinlich erscheinen, da diese so lange existieren, wie die Erde eine Wasserhülle besitzt, also seit etwa 4,2 Milliarden Jahren. Ursprünglich wurden die »Schwarzen Raucher« als Lebensherd favorisiert, aber die dort herrschende Temperatur von etwa 350 °C ist zu hoch, um biochemische Reaktionen zu steuern. Im Jahr 2000 wurde ein anderes Quellsystem – genannt Lost City – entdeckt, welches kühler und somit wesentlich geeigneter als Herd der Entstehung des Lebens ist. Die Geo- und Biochemie lässt vermuten, dass eines der ersten »biologischen« Moleküle das Eisen-Schwefel-Cluster war, da dieses in den heißen Quellen als eines der Produkte entsteht. Demzufolge haben Martin und Russell vorgeschlagen<sup>[2]</sup>, dass die biochemischen Prozesse ihren Ursprung in Acetat-produzierenden hydrothermalen Reaktoren haben.



re heutigen Sauerstoffkraftwerke waren geboren! Doch wie kam dieses Kraftwerk aus dem Meer in die Pflanze?

Der Ursprung aller höheren Lebensformen – charakterisiert durch eine Unterteilung der Zelle in membranumschlossene Reaktionsräume mit verschiedensten Funktionen – ist das Ergebnis einer Art Raubfeldzugs vor etwa 2,5 bis 2 Milliarden Jahren [siehe Seite 37]. Zu dieser Zeit wurde der Wasserstoff in der Atmosphäre knapp, weil er sich in die Stratosphäre verflüchtigte. Um den Mangel auszugleichen, verlebte sich ein wasserstoffabhängiges Archaeobakterium einen anderen Wasserstoff produzierenden Mikroorganismus ein: das von einer doppelten Membran umgebene  $\alpha$ -Proteobakterium. Das war möglich, weil die »Beute« mit dem »Räuber« in der sogenannten »mikrobiischen Matte« auf dem Meeresboden in einer Gemeinschaft lebte.<sup>[3]</sup> Den heute akzeptierten Theorien zufolge handelte es sich um einen passiven, zufälligen Vorgang, der durch die hohe Konzentration von Mikroorganismen in der Matte und durch die Artenvielfalt darin begünstigt wurde.

Aus dem aufgenommenen  $\alpha$ -Proteobakterium entstand im Laufe der Zeit die Organelle, die heute als Mitochondrium in unseren Körpern Energie in Form von Adenosintriphosphat, kurz ATP, produziert. Der Raubzug – Endosymbiose genannt – bildete somit den Grundstein für das tierische Leben, wie wir es heute kennen. Es stellte die Archaeobakterien aber vor eine neue Schwierigkeit: Ihr Symbiont produzierte nicht nur den gewünschten Wasserstoff, sondern benötigte auch Sauerstoff – und der war bis vor 2,2 Milliarden Jahren nur in geringer Konzentration in der Atmosphäre vorhanden, wie man aus geologischen Untersuchungen weiß. Daher verlebte sich das Archaeobakterium ein weiteres Bakterium ein: das von Photosynthese lebende Cyanobakterium. Diese Symbiose nutzte beiden Reaktionssystemen, denn das  $\alpha$ -Proteobakterium bekam Sauerstoff aus dem Stoffwechsel des Cyanobakteriums,

das umgekehrt abfallendes Kohlendioxid für die Photosynthese verwendete. Der evolutionäre Vorteil dieses gekoppelten Systems lässt sich durch den darauffolgenden drastischen Anstieg der Sauerstoffkonzentration in der Atmosphäre belegen.<sup>[4]</sup> Und doch war es noch ein weiter Weg bis zu dem Leben, das wir heute finden.

### Wie das Kamel in die Pflanze kam ...

Zum Zeitpunkt der Endosymbiose waren sowohl das  $\alpha$ -Proteobakterium als auch das Cyanobakterium bereits im Besitz einer eigenen genetischen Information in Form von DNA, hatten sie doch bis zu diesem Zeitpunkt eigenständig existiert. Um diese beiden Bakterien erfolgreich im Inneren der Wirtszelle zu implantieren, war es vonnöten, sie in das dort bestehende zelluläre und biochemische Netzwerk zu integrieren. Dies wiederum verlangte im Laufe der Evolution massive Veränderungen aller Partner. Eine dieser Veränderungen betraf die drei Genome, in denen die genetische Information zur Synthese der Proteine gespeichert ist. Um die Funktionsweise der Organellvorläufer von Mitochondrien und Chloroplasten –  $\alpha$ -Proteobakterium und Cyanobakterium – zu synchronisieren, war es von evolutionärem Vorteil, ihre genetische Information im Wirtsgenom zu vereinen.<sup>[5]</sup> Ab diesem Zeitpunkt konnte die Umsetzung der genetischen Information unter einheitlicher Regulation stattfinden. Die Folge war jedoch, dass Proteine im Cytosol (der Zellflüssigkeit) synthetisiert werden mussten – also vor den Toren der Sauerstoff produzierenden Kraftwerke (Chloroplasten), in denen sie benötigt wurden.

### Am Anfang war ein Nadelöhr ...

Die cytosolische Synthese von Proteinen barg ein fundamentales Problem: Wie gelangen diese Proteine in den Chloroplasten? Bisher hatte deren äußere Membran vor allem die Funktion, »Eindringlinge« von außen abzuweisen. Es musste also ein Eingang geschaf-

fen werden, der die benötigten Proteine erkennen und über das Doppelmembransystem transportieren kann. In der Evolution molekularer und zellulärer Systeme kommt es in solchen Situationen immer wieder dazu, dass bereits vorhandene Konzepte variiert werden. So auch hier: In der äußeren Membran des Cyanobakteriums gab es bereits ein Protein, das half, andere Proteine in die Membran einzubauen.<sup>161</sup> Dieses Protein war also schon am richtigen Ort und in der Lage, andere Proteine zu erkennen. Außerdem besaß es, wie die meisten Proteine, die in der äußeren Membran von Bakterien eingelagert sind, eine Faszstruktur (im Fachjargon  $\beta$ -Barrel). Demzufolge musste zur Bildung eines Nadelöhrs oder Kanals in der Membran lediglich ein existierendes Protein in seiner Funktion »umprogrammiert« werden. Woher weiß man das?

Zwar können wir heute nicht mehr die Entwicklung und Anpassung des Cyanobakteriums in der Urzelle nachvollziehen, aber es ist uns möglich, die Nachfahren der damals frei lebenden Cyanobakterien und der Symbionten zu vergleichen. Beliebte Modellsysteme, die wertvolle Hinweise auf die evolutionäre Entwicklung liefern, sind das Cyanobakterium *Anabaena*, die Pflanze *A. thaliana* (Ackerschmalwand) und die

einzellige Alge *Cyanophora*. Die ersten beiden Modellsysteme sind Abbilder des möglichen Ausgangszustands und des Jetztzustands der endosymbiotischen Entwicklung. Besonders interessant ist der Chloroplast der Alge *Cyanophora*, der eine sehr hohe strukturelle Ähnlichkeit mit den Cyanobakterien aufweist. Man kann ihn als den Quastenflosser unter den Organellen bezeichnen. In allen drei Organismen, die evolutionär viele Millionen Jahre auseinanderliegen, konnte ein Kanalprotein mit den oben beschriebenen Eigenschaften gefunden werden. Diese Proteine sind untereinander sehr ähnlich in Funktion und Aufbau. Dies lässt den Schluss zu, dass diese in allen pflanzlichen Zellen zu findenden Kanal-Proteine bakteriellen Ursprungs sind. Sie tragen den Namen »Toc«, eine Abkürzung für »Transportprotein in der äußeren Hülle von Chloroplasten – Translocase of the outer envelope membrane of chloroplasts«. Eine Zahl hinter dem Namen gibt das molekulare Gewicht der Proteine an. Toc75 ist, evolutionär gesehen, das Ur-Nadelöhr – das Ur-Toc – zum Kraftwerksgelände der Pflanzenzelle, dem Chloroplasten.

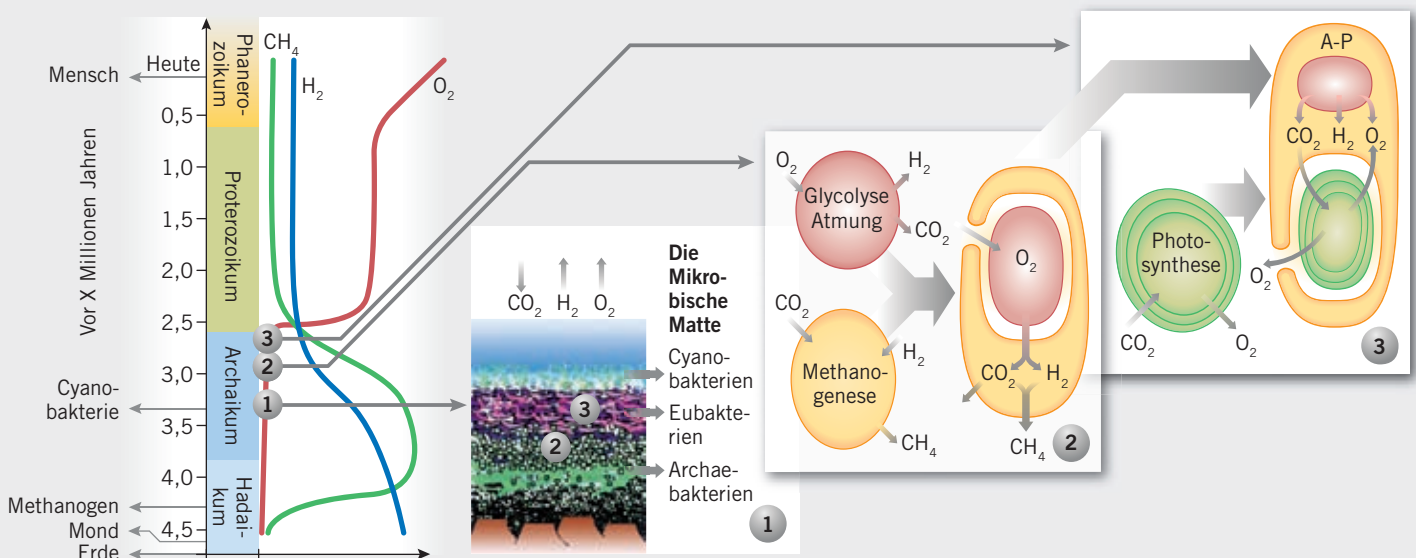
Der ursprüngliche Kanal funktionierte wahrscheinlich nur rudimentär. Im Laufe der Zeit wurde der An-

### Endosymbiose – Schlüssel zur Komplexität

Vor etwa 3,4 Millionen Jahren bildete sich eine bioorganische Matte in den seichten Gebieten der Weltmeere (1). Die einzelligen Lebewesen passten sich in unterschiedlichster Weise den Lebensbedingungen an; so entwickelten sich Sauerstoff-abhängige und Sauerstoff-unabhängige Organismen. Die Sauerstoff-unabhängigen Organismen verwendeten für ihren Metabolismus Kohlendioxid und Wasserstoff und produzierten das Energie spendende Molekül ATP über einen biochemischen Prozess, die Methanogenese. Wasserstoff jedoch entwich in die Stratosphäre, so dass es zu einem Wasserstoffmangel kam. Im Gegensatz dazu produzierten die Sauerstoff-abhängigen Orga-

nismen gerade die beiden notwendigen Gase und waren in der Lage, durch Atmung und Glycolyse ATP zu produzieren (2). Dementsprechend war eine Symbiose beider Systeme evolutionär bevorteilt und setzte sich durch. Der Sauerstoff-unabhängige »Wirt« verliebte sich während dieser Zeit den Symbionten vollständig ein, und das Mitochondrium entstand. Außerdem »verlor« er in vielen Fällen den Methanproduzierenden Prozess, da er nun auch Energie in Form von ATP von dem Symbionten erhielt, was zu einer Abnahme des Methangehaltes in der Luft führte. Nun bestand jedoch ein weiterer Zwangszustand, denn der Sauerstoffgehalt der Umgebung war zu diesem Zeitpunkt noch

sehr gering. In der mikrobiischen Matte existierte jedoch ein Organismus, welcher aus Licht und Kohlendioxid organische Substanzen und Sauerstoff produzierte, das Cyanobakterium. Eine Symbiose hatte somit den Vorteil, dass der Kohlenstoff aus der Mitochondrie direkt in Sauerstoff umgesetzt werden konnte, welcher für die Atmung notwendig war (3), und so entstand der Chloroplast. Da jedoch Licht und Kohlendioxid in großen Mengen vorhanden waren, führte diese Symbiose zu einer Effizienzsteigerung der Photosynthese und somit zu einem Überschuss an Sauerstoff, der auch den Sauerstoff-verbrauchenden nicht symbiotischen Organismen zugutekam und heute noch -kommt.





▣ Modellsysteme für die evolutionäre Entstehung der Chloroplasten: Das heute lebende Cyanobakterium *Anabaena* sp. PCC 7120, einmal durch ein Lichtmikroskop gesehen (grüne Ketten) und, in noch höherer Auflösung, als elektronenmikroskopische Aufnahme. Der Eukaryont *Cyanophora* enthält einen sehr ursprünglichen Chloroplasten mit einem Carboxisom und einer Peptidoglycanschicht zwischen den beiden den Chloroplasten umgebenden Membranen. Diese Eigenschaften finden sich nicht in den Plastiden der Landpflanzen, wie zum Beispiel der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana*.

spruch an den Durchsatz, aber auch an seine Spezifität, immer höher. Unter diesem evolutionären Druck »entstanden« neue Proteineinheiten, welche die Passage durch die Membran katalysierten.<sup>171</sup> Heute kennen wir fünf Komponenten, die an dem Prozess des Proteintransports über die äußere Hülle von Chloroplasten beteiligt sind, nämlich Toc12, Toc34, Toc64, Toc75 und Toc159.<sup>171</sup> In den heute lebenden Landpflanzen sind sie alle lebensnotwendig. So zum Beispiel besitzt eine Pflanze, in der kein Toc159 gebildet werden kann, farblose Blätter, was gleichbedeutend ist mit dem Fehlen von Photosystemen. Dadurch ist diese Pflanze nur begrenzt lebensfähig.

### Ein Kamel kommt zum Kraftwerk ...

Wie bereits erwähnt, wird die Mehrheit der für die Chloroplastenfunktion notwendigen Proteine durch Gene kodiert, die im Zellkern lokalisiert sind<sup>171</sup> [siehe Seite 39]. Ihre Synthese, wie auch die von Proteinen mit anderen Funktionsorten, findet im Cytosol statt. Damit die Proteine ihren Wirkungsort in der Zelle finden, wurden sie im Laufe der Evolution mit sogenannten Zielsteuerungssequenzen ausgestattet. Das sind bestimmte Bestandteile der Aminosäurekette, aus denen das Protein besteht. Sie haben eine ähnliche Funktion wie die Adresse auf einem Briefumschlag. Bisher wurde jedoch noch nicht vollständig geklärt, welche spezifischen Eigenschaften eine Zielsteuerungssequenz besitzen muss, um ein Protein zu den Chloroplasten zu dirigieren. Jedenfalls wird sie im Cytosol von Faktoren – Transportproteinen – erkannt, die für den Transport zu der Organelle wichtig sind. Das in der äußeren Hüllmembran eingelagerte Protein Toc64 erkennt genau solche cytosolischen Faktoren. Toc64 besitzt eine dem Cytosol zugewandte Region, die eine spezifische Komponente der cytosolischen Transportkomplexe, nämlich das Chaperon HSP90, erkennt. Interessanterweise besitzen Mitochondrien an der Oberfläche einen Rezeptor mit ähnlichem Aufbau und ähnlicher Funktion. Daraus ergibt sich, dass die Funktion von Toc64 wahrscheinlich im Erkennen und Festhalten der Transportkomplexe besteht, jedoch ohne das zu transportierende Protein selbst zu erkennen.

### Wie ein Kamel durch ein Nadelöhr passt ...

Toc75, der Kanal des ganzen Systems, hat einen Durchmesser von etwa zwei Nanometern und ist damit zu klein, um ein funktionelles Protein zu transportieren. Wie also gelangt das Kamel durch das Nadelöhr? Proteine bestehen aus einer langen Aminosäurekette, die erst durch die Ausbildung einer dreidimensionalen Struktur zu einer funktionellen Einheit wird. Da der Kanal eine Größe besitzt, die nur die Passage einer fadenförmigen Aminosäurekette erlaubt, muss es einen Mechanismus geben, der verhindert, dass sie sich vorher faltet. Dazu heften sich Faltungshelfer, sogenannte Chaperone, an die zu transportierende Aminosäurekette, bis der Transportprozess über die Membran beginnt.

An der Oberfläche der Organelle angekommen, erkennt der in der Membran eingelagerte »Transporter« die Zielsteuerungssequenz des Proteins. Insgesamt vereinen sich neun membraneingelagerte Proteine – vier porenbildende Toc75, vier Toc34 und ein Toc159 – zu einem Komplex und sorgen gemeinschaftlich für den reibungslosen Transport. Toc34 und Toc159 übernehmen dabei die Rolle des Türstehers, das heißt, sie dienen als Rezeptoren für die Zielsteuerungssequenz des Proteins. Sobald Toc34 die Zielsteuerungssequenz erkannt hat, übergibt es sie an Toc159. Erst dann beginnt der eigentliche Transport über die Membran. Die beiden Komponenten Toc159 und Toc75 sind die einzigen, die in einem isolierten System benötigt werden, um ein Protein durch die Membran zu schleusen – so passt das Kamel durch das Nadelöhr.

Die Erkennung der Zielsteuerungssequenz durch Toc159 induziert die Spaltung eines Phosphates vom Guanosinriphosphat (GTP), das Energie für den Transportprozess liefert. Dies ist der Startschuss für die Reise

## Der Autor



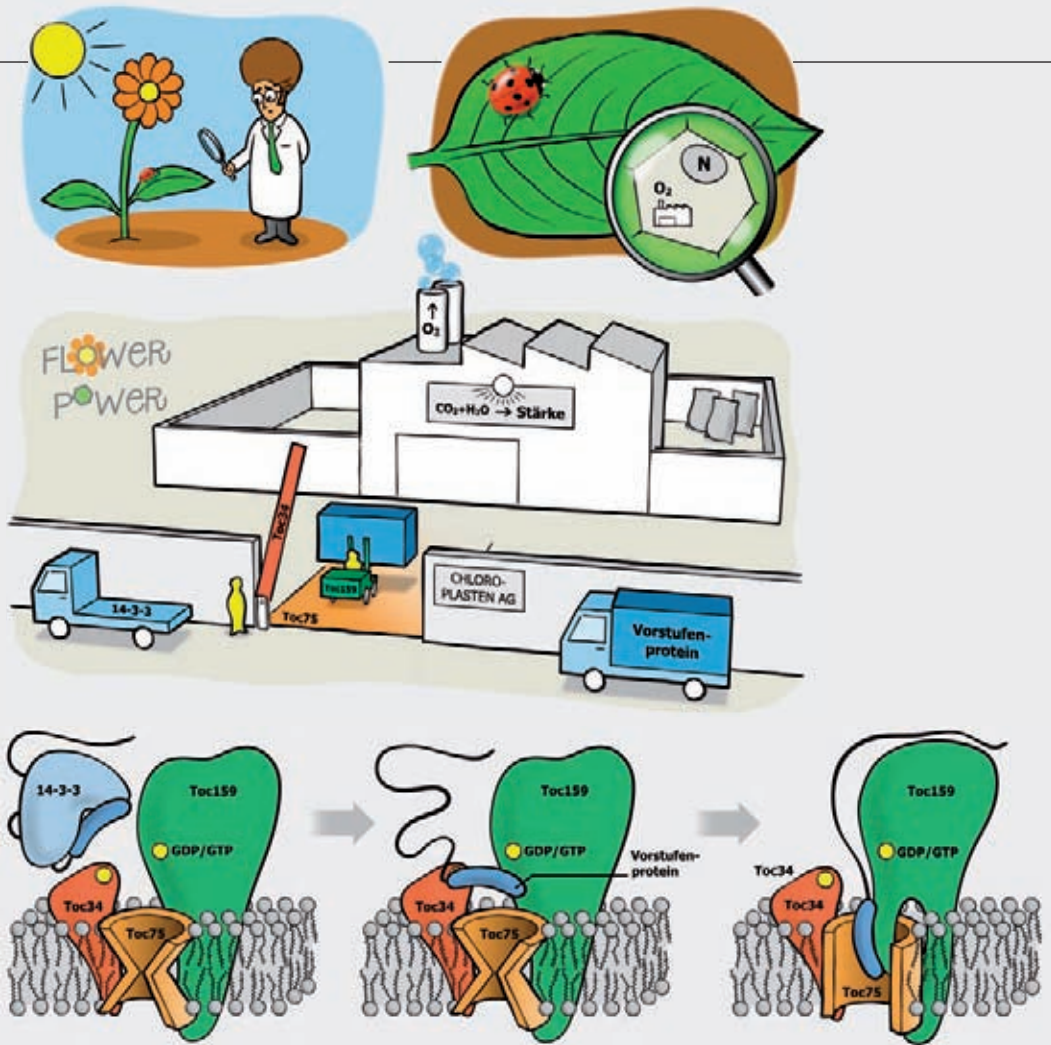
**Prof. Dr. Enrico Schleiff**, 37, studierte in Prag, Mainz und Basel Physik, promovierte an der McGill University Montreal, Canada, im Fach Biochemie und wandte sich dann der Zellbiologie der Pflanzen zu. Nach einer Zeit als Nachwuchsgruppenleiter der Volkswagen-Stiftung erhielt er 2007 den Ruf an die Goethe-Universität. Zu den vielen Dingen, die ihn interessieren und begeistern, gehören die Funktionsweise der Proteinverteilung in der Zelle und der Einfluss von Membran-eingebetteten Proteinen auf diesen Prozess.

Um diese Prozesse zu verstehen, begibt er sich mit seiner Arbeitsgruppe auf eine Reise durch verschiedene biologische Organismen, indem er evolutionäre, physiologische und zelluläre Prozesse untersucht. Auch die Vielfalt der eingesetzten Techniken entspricht diesem globalen Ansatz.

[schleiff@bio.uni-frankfurt.de](mailto:schleiff@bio.uni-frankfurt.de)  
<http://www.uni-frankfurt.de/fb/fb15/institute/inst-3-mol-biowiss/AK-Schleiff/publications.html>

Grüne Kraftwerke

Der Chloroplast ist eine Organelle in den Blättern der Pflanze und beinhaltet die Photosysteme – die Stärke und ATP produzierende Fabrik im Innern der Pflanze. Eine moderne Produktion ist jedoch abhängig von den Zulieferbetrieben, und so werden die Proteine, welche in dieser Fabrik benötigt werden, im Cytosol gebildet und müssen über die Membran gelangen. Hierzu werden sie zu dem Werksgelände transportiert durch sogenannte »guidance complexes«. Wie für jedes Werksgelände existiert auch für den Einlass in den Chloroplasten ein Tor, der Toc-Komplex. Dieser Komplex besteht aus einem Tor (Toc75), einem Kontrolleur (Toc34), welcher die Kennkarte (das Targetingsignal) kontrolliert, und einem Begleiter (Toc159), welcher dem neu angekommenen Protein auf seinem Weg durch das Tor assistiert. Einmal durch das Targetingsignal identifiziert, übergibt Toc34 das Protein an Toc159, welches durch eine GTP-getriebene Strukturänderung die Passage des Proteins erlaubt.



der Aminosäurekette durch den Kanal. Man geht davon aus, dass Toc159 alle vier Poren im Komplex nacheinander mit »Passagieren« belädt. Was genau während der Spaltung des GTP-Moleküls passiert, ist noch unklar. Eine Hypothese ist, dass der Kanal durch eine Art Deckel verschlossen ist und Toc159 diesen öffnet, sobald es sich vergewissert hat, dass es das richtige Protein einlässt. Die Annahme eines Deckels erscheint in vielerlei Hinsicht sinnvoll. Einerseits gewährleistet er, dass durch das zwei Nanometer große Loch nicht wahllos Moleküle zwischen den Reaktionsräumen ausgetauscht werden. Andererseits wäre so ein »Schlüssel-Schloss«-Prinzip realisiert, in dem Toc34 und Toc159 die Qualitätskontrolle der ankommenden Proteine übernehmen. Im Membranzwischenraum wird das Vorstufenprotein durch weitere Komponenten der Maschine erkannt. Jetzt muss es nur noch die zweite, den Chloroplasten umgebende Membran passieren, um endlich an dem Ort seiner Funktion anzukommen.

Warum Kamele für Kraftwerke wichtig sind ...

Die Unterteilung der Zellen in verschiedene Reaktionsräume, die durch Membranen vom restlichen Zellinhalt abgetrennt sind, legte den Grundstein für die Entwicklung vielzelliger Lebewesen. Demzufolge ist gerade der Transport von Proteinen eine Grundvoraussetzung für die Lebensfähigkeit von Systemen; ist dieser Transport gestört, wird nicht nur die Funktionalität des Reak-

tionsraumes, sondern der ganzen Zelle geschädigt. Gelangen zum Beispiel die Bausteine des Photosystems nicht mehr in die Chloroplasten, stirbt die Pflanze, da der gesamte Energie- und Nährstoffhaushalt zusammenbricht. Daher ist die Frage nach dem »Wie?« entscheidend für das Verständnis der Funktionsweise von Organismen. Interessant dabei ist auch der Umstand, dass diese Transportmaschinen äußerst komplexe Ensembles darstellen, durch deren Untersuchung man viele generelle Aspekte wie zum Beispiel die evolutionäre Entwicklung zellulärer Systeme, grundlegende Funktionsprinzipien von Enzymen und Signalübertragungen oder die Funktionsweise von Membranproteinen verstehen kann. ♦

Literatur

<sup>1/1</sup> Müller, V. (2008) <i>Forschung Frankfurt</i> , 26, S. 46–50.	<sup>1/2</sup> Martin, W. and Russell, M.J. (2007) <i>Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.</i> , 362, S. 1887–1925.	<sup>1/3</sup> Martin, W. and Müller, M. (1998) <i>Nature</i> , 392, S. 37–41	<sup>1/4</sup> Holland, H.D. (1999) <i>Geochem. News</i> , 100, S. 20–22.	<sup>1/5</sup> Bock, R. and Timmis, J.N. (2008) <i>Bioessays</i> , 30, S. 556–566.	<sup>1/6</sup> Ertel, F., Brede-meier, R., Schleiff, E. (2005) <i>BioForum</i> , 28/10, S. 35–37.	<sup>1/7</sup> Tripp, J., Sommer, M. and Schleiff, E. (2009), <i>Bio-</i>	Forum, 32/1, S. 30–32.	Eine vollständige Literaturliste findet sich auf der Homepage der Arbeitsgruppe. Gelistet sind nur Zitate von Kollegen oder eigene deutschsprachige Beiträge.
---	---	---	---	--	---	---	------------------------	---