

## Die Digitalisierung des Lichts

Sie sind die Augen und die Nerven unserer digitalen Informationsgesellschaft: CCD-Bildsensoren und Licht leitende Glasfasern. Für ihre Erfindung wurden Charles K. Kao, Willard S. Boyle und George E. Smith nach vier Jahrzehnten nun mit dem Physik-Nobelpreis geehrt.



RICHARD EINHORN



NATIONAL ACADEMY OF ENGINEERING



NATIONAL ACADEMY OF ENGINEERING

**Charles K. Kao** (links) erkannte, wie eine Glasfaser beschaffen sein muss, um Licht über mehr als einige Meter zu leiten. **Willard S. Boyle** (Mitte) und **George E. Smith** schufen mit der Erfindung der CCD-Sensoren die Grundlage der modernen Digitalfotografie.

Die Firma Corning Glass Works in den USA nutzte die Methode der chemischen Gasphasenabscheidung, um den Kern der Faser mit einer geringen Menge Titan zu dotieren, während die Hülle aus reinem Quarzglas mit einem geringfügig niedrigeren Brechungsindex bestand.

Bei den physikalischen Grundlagen wie auch bei der Wahl des Materials lag Kao also richtig. Doch mit einer Vorhersage hatte er zum Glück Unrecht. Die von ihm geschätzte Untergrenze für die Dämpfung erwies sich als zu pessimistisch: Heutige hochtransparente Glasfasern erreichen Werte von nur 0,2 Dezibel pro Kilometer. Auf dieser Strecke gehen folglich nicht mehr als fünf Prozent des Lichts verloren, und das bei Übertragungsraten von derzeit einigen Billionen Bit pro Sekunde.

Eine weitere technische Revolution fand am 17. Oktober 1969 statt. An diesem Tag trafen sich Willard S. Boyle (siehe seinen Artikel in Spektrum der Wissenschaft 10/1978, S. 60) und George E. Smith im Büro ihres Chefs Jack Morton, Leiter der Elektronik-Abteilung bei den Bell Laboratories in Murray Hill (New Jersey). Dieser war Anhänger der damals

Von Bernd Müller

Heute umspannen Glasfasernetze die Erde auf einer Gesamtlänge von etwa einer Milliarde Kilometer und bilden das Rückgrat der modernen Telefon- und Internetkommunikation. Der Ausgangspunkt dieser Entwicklung lässt sich genau benennen: eine Veröffentlichung des jungen Elektroingenieurs Charles K. Kao von den Standard Telecommunication Laboratories in London vom Juni 1966. Darin schwärmte der 1933 in Schanghai geborene und gerade frisch promovierte Wissenschaftler von einem Glasfasermaterial mit »Potenzial als neues Kommunikationsmedium«. »Kao war nicht nur ein inspirierter Physiker, sondern auch ein guter Kommunikator seiner Vision«, heißt es nun in der Erklärung, mit der die Jury in Stockholm die Verleihung der einen Hälfte des Physik-Nobelpreises an den Pionier begründet.

Die Idee, Licht durch Glas zu übertragen, stammt schon aus der Mitte des 19. Jahrhunderts. In der Folge gab es immer wieder Versuche, Signale oder gar Bilder auf diese Weise zu übermitteln. Sie gipfelten in den 1950er Jahren in Glasfaser-Endoskopen zur Magenspiegelung.

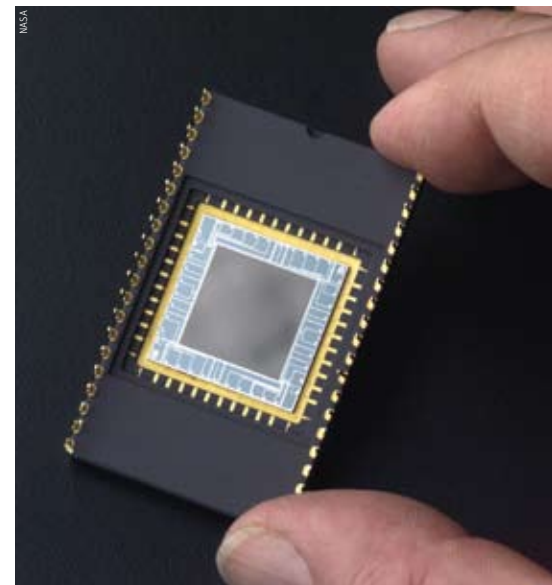
Einen neuen Schub erhielt die Forschung durch die Erfindung des Lasers

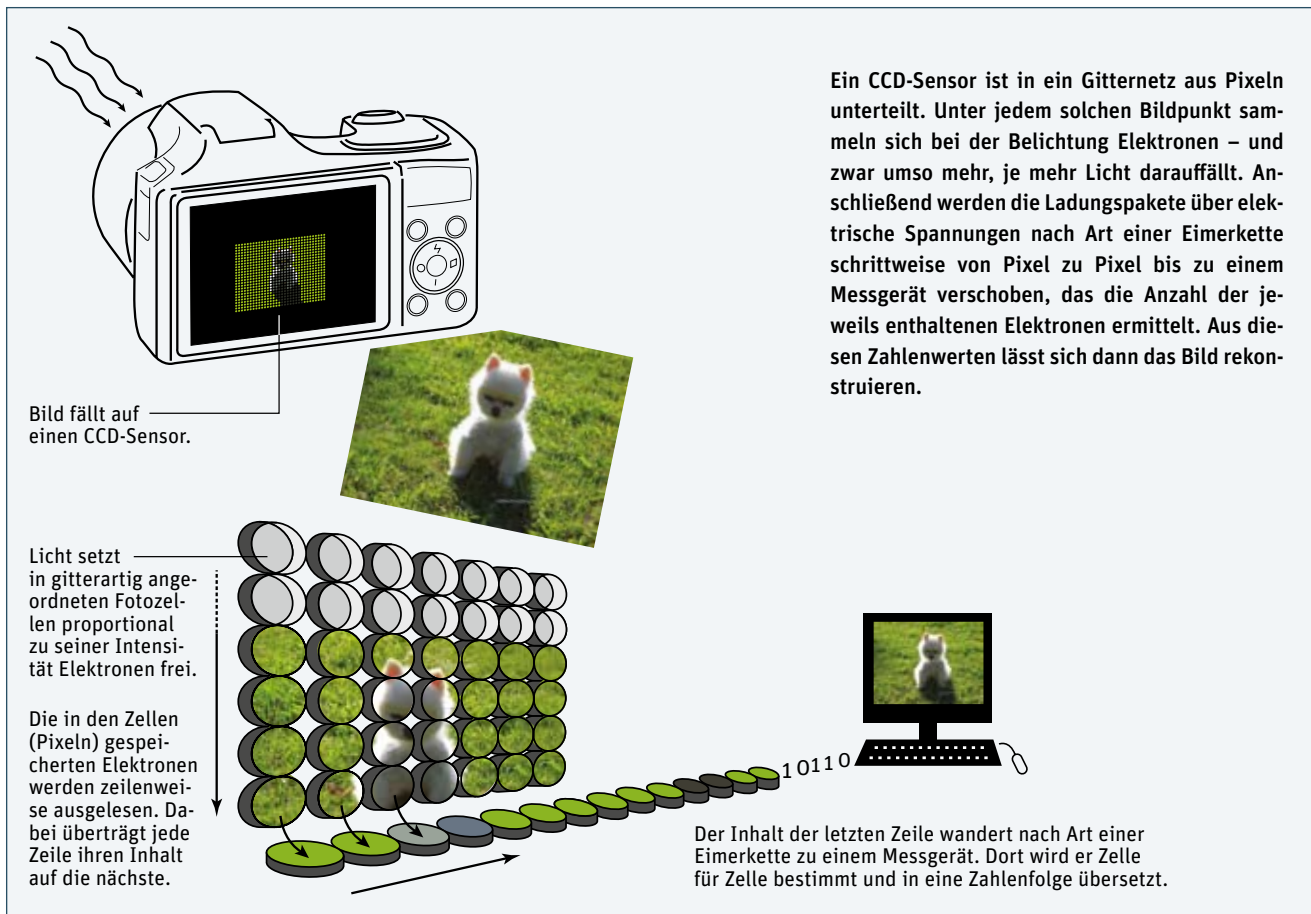
1960. Nun gab es einen guten Lichtsender, doch das Übertragungsmedium Glas hielt nicht Schritt, weil die Verluste mit 1000 Dezibel pro Kilometer viel zu groß waren. Nach einer Strecke von 20 Metern blieb so nur ein Prozent des Lichts übrig.

Schon damals experimentierte man mit Glasfasern aus einem Kern und einer Hülle mit unterschiedlichen Brechzahlen. An der Grenze zwischen beiden wird das Licht reflektiert und sollte so laut Theorie unendlich weit durch die Faser laufen.

Kao zeigte in seinen Experimenten, warum das zu jener Zeit nicht funktionierte: Verunreinigungen im Glas – insbesondere Eisenionen – absorbieren und streuen das Licht. Ohne sie sollte, wie Kao abschätzte, die Dämpfung bei 20 Dezibel pro Kilometer liegen. Nach etlichen Versuchen in den folgenden Jahren präsentierte der Visionär schließlich ein Material mit der nötigen Reinheit: Quarzglas. Es hat allerdings einen sehr hohen Schmelzpunkt und ist deshalb schwierig zu verarbeiten. Und so gelang es erst 1970, Fasern daraus herzustellen.

**Dieser hochempfindliche CCD-Sensor wird für astronomische Beobachtungen verwendet.**





viel versprechenden Magnetblasenspeicher-Technologie. Um deren Entwicklung zu forcieren, wollte er notfalls auch Geld aus anderen Forschungsprojekten abziehen – etwa dem von Boyle und Smith, die sich mit Metalloxid-Halbleiter-Systemen (Metal Oxide Semiconductor, kurz MOS) beschäftigten. Um der drohenden Mittelkürzung zu entgehen, sollten sich die beiden, so Mortons Aufforderung, ebenfalls mit Blasenspeichern beschäftigen, nur eben auf Halbleiterbasis. Smith erinnert sich: »Die Diskussion dauerte nicht viel länger als eine Stunde, in der wir unsere Ideen auf eine Tafel schrieben.«

### Eimerkette im Chip

Was dort stand, sollte die Foto- und Videotechnik revolutionieren. Die darauf beruhenden CCD-Sensoren (*charge-coupled device*, ladungsgekoppeltes Bauteil) haben Filme inzwischen so gut wie abgelöst. Sie stecken heute als elektronische Augen in digitalen Videokameras und Fotoapparaten sowie in vielen bildgebenden medizinischen Geräten wie Mikroskopen zur Zelluntersuchung oder Endoskopen für die »Schlüsselloch«-Chi-

urgie. Auch die faszinierenden Aufnahmen des Hubble-Teleskops stammen von CCD-Kameras. Als Väter dieser Revolution erhielten Boyle und Smith im Alter von 85 beziehungsweise 79 Jahren nun je ein Viertel des Physik-Nobelpreises.

CCD-Chips nutzen den Fotoeffekt, dessen theoretische Erklärung Albert Einstein 1921 gleichfalls den Physik-Nobelpreis eingetragen hatte. Fällt Licht auf eine Halbleiteroberfläche, erzeugen die Photonen Ladungsträger – und zwar umso mehr, je mehr von ihnen eintreffen. Die Ladungsverteilung ist also ein Abbild des Helligkeitsmusters. Smith und Boyle fanden eine raffinierte Methode, sie in ein digitales Foto zu überführen. Dazu unterteilten sie den Sensor schachbrettartig in Kästchen: die so genannten *picture elements* oder kurz Pixel. Unter jedem brachten sie eine Elektrode an, welche die bei der Belichtung freigesetzten Elektronen durch Anlegen einer Spannung jeweils in einer Art Blase im Halbleiter sammelt – und stellten so die von ihrem Chef geforderte Analogie zu Magnetblasenspeichern her.

Zum Auslesen der Pixel dienen Spannungsimpulse, welche die unter einer

Elektrode angehäuften Ladungen verschieben. Das geschieht wie in einer Eimerkette: Jede Elektrode reicht ihre Ladung an die nächste weiter. Am Ende der Kette wird die pro Eimer ankommende Elektronenmenge gemessen und in einen binären Zahlenwert umgewandelt. Den Anfang macht die unterste Zeile. Sobald sie geleert ist, rücken die Zeilen darüber nach. So lässt sich der Reihe nach die Ladungsmenge in sämtlichen Kästchen ermitteln, speichern und daraus ein Digitalbild erzeugen (Kasten oben).

Der erste CCD-Bildsensor, den Fairchild Semiconductors wenig später vorstellte, hatte nur 100 mal 100 Pixel. Heute sind es in jeder Handykamera mehrere Millionen. Allmählich gewinnen zwar so genannte CMOS-Sensoren, bei denen die einzelnen Pixel separat und damit schneller ausgelesen werden, an Popularität. Doch sind CCD-Sensoren dank ihrer kompakten Bauweise und hohen Bildqualität bei vielen Anwendungen immer noch erste Wahl.

**Bernd Müller** ist Wissenschaftsjournalist in Esslingen.

# Detailansichten der zellulären Eiweißfabrik

Ada Yonath, Thomas A. Steitz und Venkatraman Ramakrishnan erhielten den Chemie-Nobelpreis für die Strukturaufklärung des Ribosoms: einer extrem komplizierten molekularen Maschine, welche in der Zelle die lebenswichtigen Proteine herstellt.



**Ada Yonath** (links) schaffte das Kunststück, Ribosomen zu kristallisieren und sie so einer Röntgenstrukturanalyse zugänglich zu machen. Die ersten hoch aufgelösten Röntgenaufnahmen der großen beziehungsweise kleinen Untereinheit gelangen dann **Thomas A. Steitz** (Mitte) und **Venkatraman Ramakrishnan**.

Von Michael Groß

Eine der spannendsten Fragen in der Biologie ist die nach der Umsetzung der Erbinformation in ein funktionsfähiges Lebewesen. Viele Teilaspekte dieses »Wunders« sind inzwischen aufgeklärt. Dazu gehört auch das Rätsel, wie Zellen die Reihenfolge der vier verschiedenen Basen in der Erbsubstanz DNA in Proteine übersetzen – also in jene Aminosäureketten, die als Bauelemente wie Funktionsträger eine zentrale Rolle im Körper spielen. Die drei Wissenschaftler, die den diesjährigen Chemie-Nobelpreis erhielten, haben die letzten, entscheidenden Beiträge zur Aufklärung dieser »Translation« geleistet, indem sie die genaue räumliche Struktur der dafür zuständigen Maschinerie ermittelten: eines Ribosom genannten Zellorgans (Organells).

Den ersten Mosaikstein zu dem jetzt vollendeten Bild lieferte in den 1960er Jahren die Entschlüsselung des genetischen Codes, der jeder Kombination von drei Basen eine bestimmte Aminosäure (oder den Befehl zum Beenden der Translation) zuordnet. Realisiert wird dieser Kode mit so genannten Transfer-Ribonukleinsäuren (tRNAs). Sie enthalten jeweils eine Aminosäure sowie ein zugehöriges, charakteristisches Basen-Triplett.

Dieses kann sich spezifisch an eine genau passende (komplementäre) Sequenz aus drei anderen Basen binden, die sich in den Boten-Ribonukleinsäuren (mRNAs) befinden. Das sind Abschriften einzelner Gene, die im Verlauf der Translation durch die Ribosomen hindurchgefädelt werden. Das Organell verknüpft dabei die Aminosäuren der sich anlagernden tRNAs zur Proteinkette.

Obwohl dieser Vorgang in den Grundzügen schon bald bekannt war, blieben die Details lange unklar. Das Ribosom erwies sich nämlich als so komplex, dass seine Struktur und Funktionsweise ungeründlich schienen. In den 1970er und 1980er Jahren war nur sein grober Aufbau bekannt. Man wusste, dass es sich durch Ultrazentrifugation in zwei unterschiedlich große Komponenten auftrennen lässt, die nach der Schnelligkeit, mit der sie sich dabei absetzen, als 50S- und 30S-Untereinheit bezeichnet wurden (das S steht für Svedberg, die Einheit der Sedimentationsgeschwindigkeit).

Beide enthalten ein Rückgrat aus RNA, das in der großen aus zwei Strängen und in der kleinen aus einem besteht. Um es gruppieren sich jeweils Dutzende von Proteinen. Mit chemischen und biophysikalischen Methoden ließ sich die ungefähre Anordnung dieser Bauelemente

ermitteln, und es gelang sogar, ein Ribosom in seine Einzelteile zu zerlegen und wieder zusammenzubauen – oder richtiger: zuzusehen, wie es sich von selbst wieder zusammenbaute.

Diese Informationen genügten allerdings nicht, um die Funktionsweise des Ribosoms bis in atomare Details zu verstehen. Die Forscher mussten sich mit heuristischen Modellen begnügen: etwa dem von Knud Nierhaus und Kollegen am Max-Planck-Institut für molekulare Genetik in Berlin, das drei Bindungsstellen für tRNAs postulierte. Doch die genaue Natur dieser Bindungsstellen blieb unklar.

Bis in die 1990er Jahre hinein untersuchten und beschrieben die Ribosomenforscher Funktionselemente, die gerade hinter dem Auflösungshorizont der verfügbaren Methoden verborgen blieben. Abhilfe konnte nur eine detaillierte Röntgenstrukturanalyse bringen. Doch davor standen zwei unüberwindlich scheinende Hürden. Eine solche Analyse funktioniert nur mit Kristallen, und sie ist umso komplizierter, je mehr Atome das zu untersuchende Molekül enthält. Die Ribosomen aber sind vergleichsweise riesig und zeigen so gut wie keine Neigung zu kristallisieren.

## Ein extrem schwieriges Problem

Die Preisträgerin Ada Yonath aus Israel war die Erste, die sich an diesen extrem harten Brocken wagte. In der Abteilung von Heinz Günter Wittmann am Berliner Max-Planck-Institut, wo sie von 1979 bis 1984 forschte, versuchte sie das Kristallisationsproblem mit Ribosomen aus thermophilen (Hitze liebenden) Bakterien zu lösen. Diese sind bei den hohen Temperaturen ihres natürlichen Lebensraums flexibel und funktionstüchtig; in einer kühleren Umgebung werden sie dagegen starr und unbeweglich. Von ihnen war deshalb am ehesten zu erwarten, dass sie sich unter geeigneten Bedingungen zu einem stabilen Kristallgitter zusammenfügen.

Die Rechnung ging auf. Von Ribosomen des Bakteriums *Geobacillus stearothermophilus* konnten Yonath und ihre Kollegen in Berlin und am Weizmann-Institut in Rehovot (Israel) Anfang der 1980er Jahre erstmals die 50S-Untereinheit kristallisieren und röntgenografisch untersuchen – was immerhin grobe Strukturdetails enthüllte. Untereinheiten von anderen an Extrembedingungen angepassten Bakterien wie *Haloarcula marismortui* und *Thermus thermophilus* folgten.

Die Röntgenbeugungsmuster von Kristallen sind allerdings mehrdeutig. Die dreidimensionale Struktur des betreffenden Moleküls lässt sich daraus nicht direkt ableiten, weil die so genannte Phaseninformation fehlt. Es gibt Tricks, diese Information ganz oder teilweise zu rekonstruieren. So kann man versuchen, Atome im Molekül durch andere, aber chemisch gleichartige – am besten stark streuende Schwermetalle – zu ersetzen, welche die Gesamtstruktur nicht verändern. Vergleicht man das resultierende Beugungsmuster dann mit dem des Originalkris-

talls, lassen sich Rückschlüsse auf die fehlende Phaseninformation ziehen.

Dieser »isomorphe Ersatz« funktioniert allerdings nur bei relativ kleinen Molekülen. Bei sehr großen reicht die damit gewinnbare Information nicht aus. Andere Verfahren wie das Ausnutzen von Relationen zwischen einzelnen Beugungsreflexen versagen dann gleichfalls. Deshalb gelang es auch nach der erfolgreichen Kristallisation der 50S-Untereinheit lange nicht, durch Röntgenbeugung deren Struktur mit hoher Auflösung zu ermitteln.

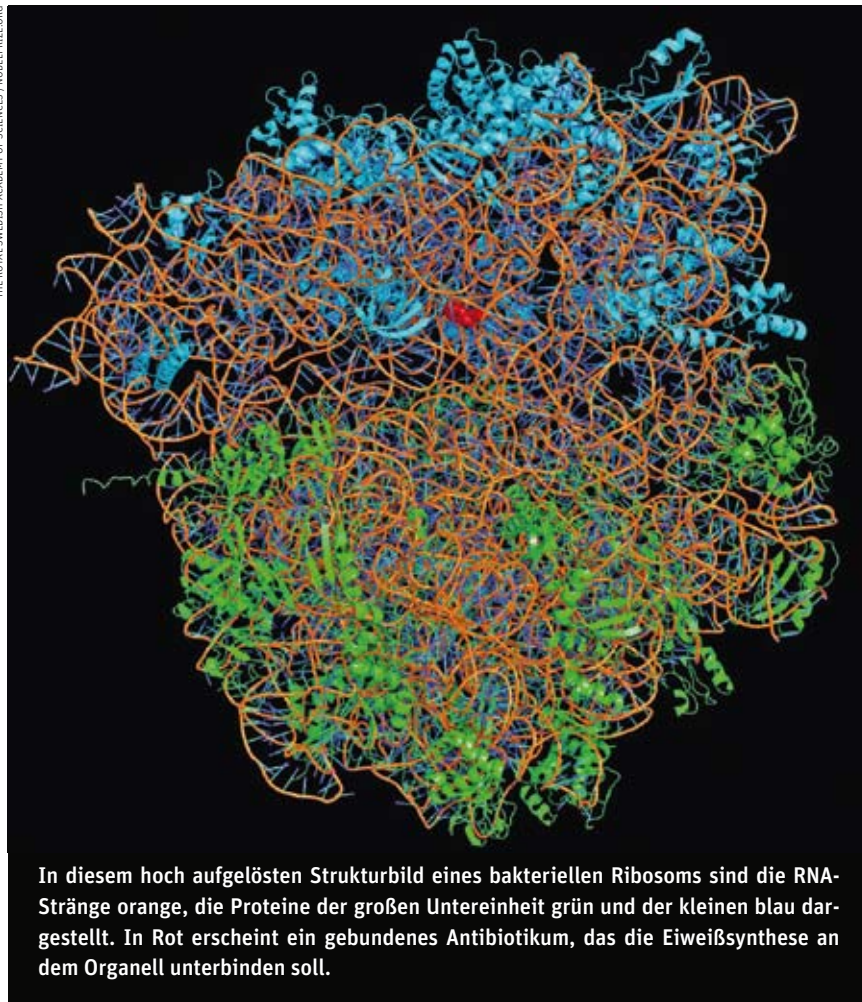
Dieses Kunststück vollbrachte erst mehr als zehn Jahre später der zweite Preisträger, Thomas A. Steitz, mit seiner Arbeitsgruppe an der Yale University in New Haven (Connecticut). Zur Lösung des Phasenproblems verwendete er auch Informationen, die unabhängig von der Kristallografie erhalten worden waren – darunter eine elektronenmikroskopische Grobstruktur, die Joachim Frank vom Wadsworth Center in Albany (New York) und seine Kollegen ermittelt hatten.

Trotzdem gelang es Steitz und seinen Mitarbeitern 1998 zunächst nur, die dreidimensionale Gestalt der 50S-Untereinheit von *H. marismortui* mit einer Auflösung von 0,9 Nanometern zu bestimmen. Das war sehr viel genauer als bisher, reichte aber noch nicht, um die Position jedes einzelnen Atoms zu erkennen. Ein Jahr später konnte der nun mit dem Nobelpreis Geehrte die Auflösung dann auf 0,5 Nanometer steigern, ehe er 2000 schließlich 0,24 Nanometer erreichte und damit alle Atome sichtbar machte.

Da die 50S-Untereinheit die Hauptaufgabe des Ribosoms ausführt, nämlich das Anhängen einer neuen Aminosäure an die wachsende Proteinkette, gewann Steitz in den folgenden fünf Jahren mit Hilfe der immer detaillierteren Strukturbilder auch wichtige Erkenntnisse über diesen Vorgang – insbesondere über die Natur der katalytisch wirksamen Stelle, an der er stattfindet: Handelt es sich um ein RNA-Stück, einen Proteinabschnitt oder eine Kombination von beidem? Die im Jahr 2000 veröffentlichte 50S-Struktur zeigte keinerlei Eiweißkomponente in der Nähe des aktiven Zentrums. Thomas R. Cech, der Entdecker der ersten Ribozyme (Enzyme, die aus RNA bestehen), verkündete sogleich: »Das Ribosom ist ein Ribozym.«

Das wäre von Bedeutung für die Entstehungsgeschichte des Lebens und würde die Vermutung des Chemie-Nobelpreisträgers von 1989 untermauern, dass die heutige Arbeitsteilung zwischen DNA, RNA und Proteinen aus einer simpleren RNA-Welt hervorging, in der diese Nukleinsäure sowohl Biokatalysator als auch Informationsträger war. Wie spätere Strukturuntersuchungen an vollständigen Ribosomen mit angelagerten tRNAs ergaben, könnten allerdings doch Proteinkomponenten am Verknüpfen der Aminosäuren mitwirken. Cechs Jubelruf war also vielleicht verfrüht.

Die Detailansicht des Ribosoms komplettierte der dritte Laureat, Venkatraman Ramakrishnan vom Laboratory of Molecular Biology in Cambridge (England), das damit seinen 14. Nobelpreis einheimste. Er und sein Team präsentierten im August 2000 – fast gleichzeitig mit der Publikation von Steitz – ein hoch aufgelöstes Strukturmodell der 30S-Untereinheit. Damit war der dreidimensionale Aufbau des Ribosoms vollständig ermittelt. Es handelt sich um die komplizierteste Molekülstruktur, die bis heute bekannt ist.



Auch bei der kleinen Untereinheit erlaubten die molekularen Details tiefere Einblicke in die Funktionsweise des Ribosoms. So konnten Ramakrishnan und andere Forscher die erstaunlich geringe Fehlerquote der Translation aufklären, indem sie den Mechanismus aufdeckten, durch den das Organell die Unterschiede zwischen den Bindungsenergien korrekter und falscher tRNAs verstärkt. Ferner fanden sie heraus, wie das Ribosom mit der Tatsache umgeht, dass bei vielen Kodewörtern die dritte Base unwichtig ist, und wie sich Mutationen und Antibiotika auf seine Fehlerquote auswirken. Wesentliche thermodynamische Untersuchungen zur Genauigkeit der Proteinbiosynthese und zum Mechanismus der

Verknüpfungsreaktion steuerte auch Marina Rodnina an der Universität Witten-Herdecke bei, die inzwischen Direktorin am Max-Planck-Institut für biophysikalische Chemie in Göttingen ist.

Das Ribosom verrichtet seine Arbeit nicht völlig allein: Proteinfaktoren helfen ihm dabei. Auch darüber gibt es seit 2000 neue Erkenntnisse. Abgeleitet wurden sie aus Röntgenstrukturanalysen von exakt definierten Funktionskomplexen aus Ribosomen und bestimmten Helfern in mechanistisch definierten Zuständen.

Rund die Hälfte aller Antibiotika richtet sich gegen die Proteinbiosynthese der Mikroben. Auch zur Erforschung ihrer Wirkungsweise und zur Entwicklung neuer antibakterieller Wirkstoffe leiste-

ten die Arbeiten der diesjährigen Nobelpreisträger daher wichtige Beiträge. Angesichts der rasanten Zunahme von Resistenzen gegen heutige Antibiotika ist das detaillierte Verständnis ihrer Wirkung, das die rasche Entwicklung von neuen Varianten erleichtert, von enormer medizinischer Bedeutung. So profitieren letztlich alle Menschen von der Hartnäckigkeit und dem Einfallsreichtum der drei Nobelpreisträger, die eigentlich nur eine Grundsatzfrage der Biologie beantworten wollten.

**Michael Groß** hat in seiner Diplom- und Doktorarbeit die Reaktion von bakteriellen Ribosomen auf hydrostatischen Druck untersucht. Heute ist er freier Wissenschaftsautor in Oxford (England).

**NOBELPREIS FÜR MEDIZIN** ◀ Diesen Artikel können Sie als Audiodatei beziehen; siehe [www.spektrum.de/audio](http://www.spektrum.de/audio)

## Der Anfang der Wissenschaft vom Ende

Der Medizin-Nobelpreis ging an Elizabeth H. Blackburn, Carol W. Greider und Jack W. Szostak für ihre Erkenntnisse über die Endstücke der Chromosomen. Die drei Forscher haben mehrere große Fragen der Genetik beantwortet, Alterungsprozesse erhellt und womöglich den Weg zu neuen Krebstherapien gebahnt.



NIKEMERA / GEBRIL



JOHNS HOPKINS UNIVERSITY



MASSACHUSETTS GENERAL HOSPITAL

**Elizabeth H. Blackburn** (links) fand heraus, dass Telomere aus langen Wiederholungen kurzer DNA-Sequenzen bestehen. **Carol W. Greider** (Mitte) identifizierte das Enzym Telomerase, das Telomere verlängert, und **Jack W. Szostak** wies die Bedeutung der Telomere für die Stabilität der Chromosomen nach.

Nobelpreis 1983) und ihr Kollege Herman Joseph Muller (Medizin-Nobelpreis 1946) Untersuchungen am Erbgut anstellten – sie vor allem beim Mais, er bei Taufliiegen –, wunderten sie sich über ein merkwürdiges Phänomen. Brechen Chromosomen, können sich die Fragmente neu verknüpfen. Das geschieht aber nur an den Bruchstellen; niemals fusioniert ein Fragment mit dem Ende eines Chromosoms. Für diesen speziellen Abschnitt prägte Muller deshalb 1938 einen eigenen Begriff: Telomer (nach griechisch *télos* für Ende und *méros* für Teil). Was ihn schützt, blieb zunächst offen.

Im Jahr 1953 erkannten James Watson und Francis Crick (Medizin-Nobelpreis für beide 1962) die Doppelhelixstruktur der Erbsubstanz DNA. Schon bald war auch klar, wie DNA-Stränge verdoppelt werden. Doch bei dieser Replikation gibt es ein Problem. Wie eine winzige Zahnradbahn arbeitet sich die dafür zuständige DNA-Polymerase aus dem Innern eines lokal aufgetrennten Doppelstrangs nach außen vor. Allerdings kann sie nur in einer Richtung operieren: vom so genannten 5'- zum 3'-Ende hin. Der zweite Strang ist jedoch

Von Bernhard Epping

Nicht immer findet die Entscheidung des Nobelkomitees ungeteilten Beifall. Doch in diesem Jahr stieß die Verleihung des Preises für Physiologie oder Medizin an Elizabeth H. Blackburn von der University of California in San Francisco, Carol W. Greider von der Johns Hopkins School of Medicine in Baltimore und Jack W. Szostak vom Massachusetts General Hospital in Bos-

ton auf breite Zustimmung. »Die drei haben schließlich ein ganz neues Forschungsfeld begründet«, meint Joachim Lingner von der Ecole Polytechnique Fédérale in Lausanne. Die Laureaten erhielten die Ehrung für Untersuchungen, die zeigen, »wie Chromosomen durch Telomere geschützt werden«, und für die »Entdeckung des Enzyms Telomerase«, so die Stockholmer Jury.

Als in den 1930er Jahren die US-Genetikerin Barbara McClintock (Medizin-

ROBERT K. MOYZIS, YALE SCHOOL OF MEDICINE

Bei menschlichen Chromosomen wurden hier die Telomere mit einem gelb fluoreszierenden Farbstoff markiert.



andersherum orientiert. Deshalb kann ihn das Enzym nicht durchgehend kopieren. Vielmehr muss es immer ein Stück vorspringen und dann den betreffenden Abschnitt im Rückwärtsgang verdoppeln. Außerdem kann die DNA-Polymerase III nicht aus dem Nichts starten, sondern braucht ein Anfangsstück, das eine so genannte Primase jeweils in Form einer kurzen RNA synthetisiert – ein Hilfskonstrukt, das ein weiteres Enzym später durch DNA ersetzt.

Dieser komplizierte Mechanismus verhindert, dass das letzte Strangstück am Rand des Chromosoms verdoppelt wird. Dadurch ist die Kopie jeweils kürzer als das Original. Nach einigen Teilungsrunden würden am Ende eines Chromosoms also beträchtliche Teile fehlen.

Dieses Endreplikationsproblem hat erstmals Alexey M. Olovnikov im Jahr 1971 formuliert. Der russische Wissenschaftler sah auch einen Zusammenhang mit einem weiteren zunächst rätselhaften Befund. 1961 hatten die US-Forscher Leonhard Hayflick und Paul S. Moorhead beobachtet, dass im Labor gezüchtete menschliche Zellen nach 50 bis 70 Teilungsrunden ihr Wachstum einstellen. Der Grund war unklar. Olovnikov vermutete nun, »Telogene« am Ende der Chromosomen könnten als Schutzgruppen fungieren, die bei jeder Zellteilung kürzer werden. Sobald sie aufgebraucht seien, verliere die Zelle ihre Teilungsfähigkeit.

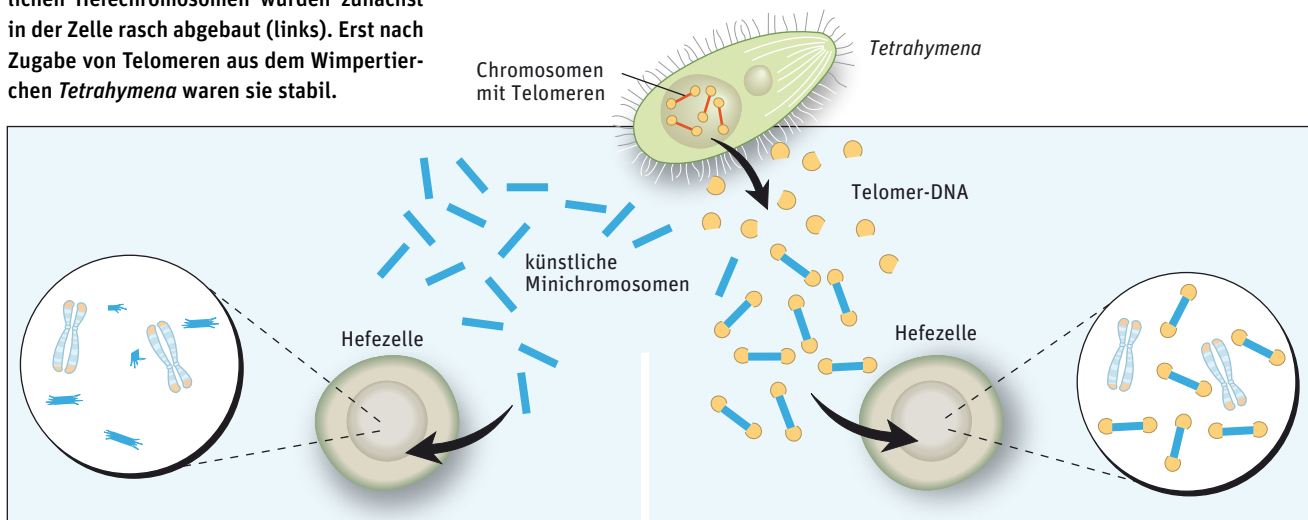
Vier Jahre später kam die gebürtige Australierin Elizabeth H. Blackburn zu Joseph Gall an die Yale University in

New Haven (Connecticut), um dort mit den gerade erst entwickelten Methoden zur DNA-Entzifferung Telomere zu analysieren. Als möglichst einfaches Studienobjekt wählte sie die Minichromosomen des einzelligen Wimpertierchens *Tetrahymena thermophila*. Ende 1977 hatte sie herausgefunden, dass die Telomere aus unzähligen Wiederholungen der immer gleichen Abfolge jener vier DNA-Basen bestehen, die als Buchstaben des genetischen Alphabets fungieren. In diesem Fall ist es die Sechserfolge TTGGGG. Wie sich später zeigte, variiert die Grundeinheit je nach Organismus. Bei Säugetieren, uns Menschen eingeschlossen, hat sie die Zusammensetzung TTAGGG.

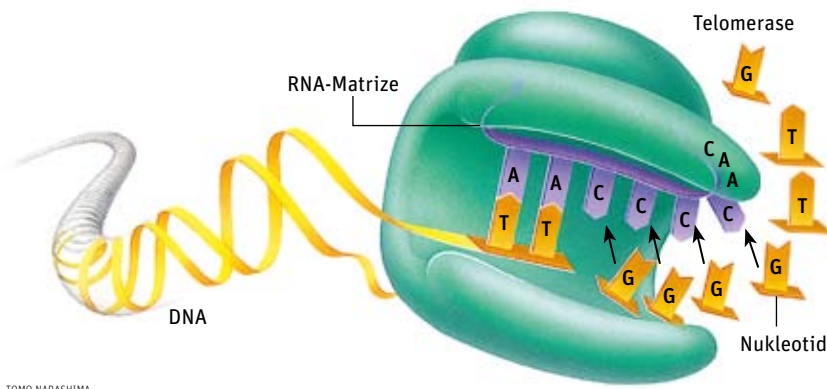
Monoton wiederholter Nonsens am Ende der Chromosomen? Keineswegs, wie Blackburn 1982 gemeinsam mit Jack W. Szostak demonstrierte. Der tüftelte in Boston daran, Hefen mit fremder Erbsubstanz auszustatten, musste aber feststellen, dass lineare DNA-Stückchen von seinen Schützlingen rasch verdaut wurden. Etwas fehlte. Von Blackburn besorgte sich Szostak deshalb Telomere aus *Tetrahymena*. Als er sie an seine Konstrukte anhängte, blieben diese intakt. Telomerasequenzen fungierten demnach als universaler Schutz von Chromosomenenden über Artgrenzen hinweg.

Wenn diese Endstücke, wie Olovnikov vermutet hatte, bei jeder DNA-Replikation verkürzt werden, dann sollte es auch einen Mechanismus geben, der sie zumindest bei Keimzellen, aus denen neue Lebewesen hervorgehen, wieder auf die

Die von Jack W. Szostak konstruierten künstlichen Hefechromosomen wurden zunächst in der Zelle rasch abgebaut (links). Erst nach Zugabe von Telomeren aus dem Wimpertierchen *Tetrahymena* waren sie stabil.



ANNIKA RÖHL / THE NOBEL COMMITTEE FOR PHYSIOLOGY OR MEDICINE 2009



TOMO NARASHIMA

Das Enzym Telomerase besteht aus einem Protein und einem RNA-Strang. Der enthält eine Matrize für die in den Telomeren vielfach wiederholte DNA-Sequenz. Durch Anlagerung dazu komplementärer Nucleotide wird das Endstück verlängert.

Ausgangslänge bringt. Folglich ließ Blackburn ihre Doktorandin Carol Greider danach suchen. Am 24. Dezember 1984 hielt diese den Beweis für die Existenz des vermuteten Mechanismus in Händen: ein Foto mit einem regelmäßigen Treppemuster radioaktiv markierter DNA-Fragmente, von denen jedes jeweils eine Grundeinheit aus sechs Nucleotiden mehr enthielt als das vorherige. Zusammengesetzt hatte diese Fragmente eine Komponente in einem Zellextrakt von *Tetrahymena*, bei der es sich höchstwahrscheinlich um ein Enzym handelte.

Die beiden Forscherinnen taufte dieses Enzym Telomerase. Als Hauptbestandteil enthält es, wie genauere Untersuchungen in den folgenden Jahren ergaben, eine RNA. Diese liefert die Vorlage für die Synthese einer Telomer-Grundeinheit nach der anderen, während sich das Enzym am freien DNA-Strang entlanghangelt (siehe den Artikel von Blackburn und Greider in Spektrum der Wissenschaft 4/1996, S. 30).

»Damit war das Endreplikationsproblem gelöst«, sagt Lingner, der in der Gruppe von Thomas R. Cech an der University of Colorado in Boulder 1997 erstmals ein Telomerase-Gen identifizierte. Dessen Basensequenz wurde ebenso wie die von analogen Genen aus etlichen anderen Organismen, einschließlich des Menschen, inzwischen bestimmt. Sie zeigt, dass Telomerasen zu den reversen Transkriptasen gehören: Enzymen, die auch bestimmte Viren wie der Aidsreger besitzen und deren Vorläufer vermutlich vor Milliarden von Jahren erstmals RNA in DNA umschrieben. Noch heute

sind DNA-Organismen bei der Replikation demnach auf Hilfe aus einer längst vergangenen RNA-Welt angewiesen.

Auch Olovnikovs Vermutung über die Ursache der zellulären Seneszenz sollte sich bestätigen. Im Jahr 1990 konnte Greider zeigen, dass die Telomere im Labor gezüchteter menschlicher Zellen tatsächlich mit jeder Teilung kürzer werden. Eine »kritische Telomerlänge«, die bis heute allerdings nicht exakt bestimmt ist, löst dann den Teilungsstopp aus. Damit wurde aber auch die Unsterblichkeit machbar – im Labor: Zellen mit künstlich angekurbelter Telomeraseaktivität teilen sich auf ewig.

### Schutz vor Krebs?

Im menschlichen Organismus folgt die Aktivität des Enzyms einem Auf und Ab: In Keimzellen und während der frühen Embryonalentwicklung ist sie hoch, in spezialisierten Geweben hingegen fast völlig erloschen. Nur in Stammzellen bremsst eine Telomerase-Aktivität, die mit dem Alter aber nachlässt, die Verkürzung.

Vermutlich dient der Zählmechanismus dem Schutz vor Krebs, bei dem Zellen sich immer weiter teilen. »Indem der Organismus eine Obergrenze für Teilungen setzt, friert er womöglich bereits entstandene Tumorfürstadien gleich mit ein«, vermutet Lenhard Rudolph von der Universität Ulm. Alte Menschen hätten oft Tausende derart inaktiver Mikrotumoren im Körper.

Tatsächlich fand schon 1994 eine Gruppe um den US-Forscher Jerry W. Shay von der University of Texas in Dallas Telomerase-Aktivität in Krebszellen. Diese scheinen demnach unter anderem dadurch, dass sie die Endstücke der Chromosomen immer wieder verlängern, die zelluläre Seneszenz zu durchbrechen – eine hochinteressante Erkenntnis, könnte sie doch neue Möglichkeiten zur Krebsbekämpfung eröffnen. Bisher ist es freilich bei der Hoffnung geblieben. Telome-

rase-Hemmstoffe wurden zwar entwickelt, stecken aber noch in Phase I oder II der klinischen Prüfung.

Geschichte ist hingegen der Rummel um das »Unsterblichkeitsenzym«, als das die Telomerase in den 1990er Jahren durch die Medien geisterte. Lingner hat nie an diese lebensverlängernde Wirkung geglaubt. »Altern eines Organismus ist etwas anderes als die Teilungsfähigkeit einzelner Zellen«, erläutert er.

Einige statistische Befunde sind jedoch nicht von der Hand zu weisen. So hat Richard Cawthon von der University of Utah in Salk Lake City 2003 gezeigt, dass Menschen mit relativ langen Telomeren in Immunzellen im Durchschnitt länger leben als solche mit kürzeren. Bezahlt der Organismus den Schutz vor Krebs also doch mit einer schnelleren Alterung? »Das ist völlig unbewiesen«, beharrt Lingner.

Eine aktuelle Untersuchung von Blackburn, Cawthon und Kollegen deutet jedoch ebenfalls darauf hin, dass die Telomerlänge etwas darüber verraten könnte, wie viele Jahre ohne ernsthafte Erkrankung jemand noch vor sich hat. »Da tickt eine Uhr«, ist auch Rudolph überzeugt. Das letzte Wort dürfte jedenfalls noch nicht gesprochen sein, und viele Forscher wittern hier weiterhin eine wissenschaftliche Goldgrube. »Das ist ein von scharfem Wettbewerb geprägtes Feld«, weiß Lingner.

Einer hat sich deshalb schon früh ein anderes Gebiet gesucht: Szostak widmet sich seit Anfang der 1990er Jahre der Erschaffung künstlichen Lebens. Er ziehe es vor, so seine Begründung, an Fragen zu arbeiten, »die nicht so großes Interesse finden«. Doch damit dürfte es vorbei sein; auch die synthetische Biologie ist inzwischen schwer en vogue.

Pate beim neuen Forschungsfeld standen übrigens wiederum die Telomere. Mit denen, die Szostak Anfang der 1980er von Elizabeth Blackburn bekam, konnte er schließlich die ersten künstlichen Chromosomen bauen (siehe seinen Artikel in Spektrum der Wissenschaft, 1/1988, S. 86). Aus denen wurden bald immer raffiniertere Kassetten für das Klonieren von DNA. Die Kenntnis der Telomere hat so auch die moderne Molekularbiologie mit ermöglicht – bis hin zur Konstruktion synthetischer Genome.

**Bernhard Epping** ist promovierter Biologe und freier Journalist in Tübingen.

NOBELPREIS FÜR WIRTSCHAFTSWISSENSCHAFTEN  Diesen Artikel können Sie als Audiodatei beziehen; siehe [www.spektrum.de/audio](http://www.spektrum.de/audio)

# Organisationsformen jenseits des Marktes

Für Untersuchungen zu der Frage, welche Mechanismen verschiedenartige Institutionen und Organisationsformen entstehen lassen, wurde Elinor Ostrom und Oliver E. Williamson der Nobelpreis für Wirtschaftswissenschaften verliehen.



**Elinor Ostrom** (links) untersuchte an praktischen Beispielen und in Spielsituationen Bedingungen für eine nachhaltige Nutzung von Gemeingütern. **Oliver E. Williamson** konnte theoretisch ableiten, wann und warum es besser ist, Geschäfte innerhalb der Grenzen einer Firma statt auf dem freien Markt zu tätigen.

Von Claudia Keser, Ralf Paquin und Christian Wey

Auf den ersten Blick mag man sich wundern, weshalb der Nobelpreis gemeinschaftlich an zwei Wissenschaftler mit ganz verschiedenen Forschungsmethoden und -gegenständen ging. Oliver E. Williamson von der University of California in Berkeley argumentiert rein theoretisch und beschäftigt sich vor allem mit Unternehmen. Elinor Ostrom von der Indiana University in Bloomington analysiert dagegen auf empirischer

Basis die Selbstorganisation bei gemeinschaftlich genutzten Ressourcen.

Dennoch gibt es verbindende Elemente zwischen den Arbeiten beider Laureaten. So betrachten sie übereinstimmend Situationen, in denen freie Märkte versagen, sehen aber die Lösung nicht im Eingreifen des Staats. Ihr Interesse gilt vielmehr der zur Mikroökonomik zählenden Frage, wie aus dem Verhalten einzelner Wirtschaftsobjekte auf natürliche Weise Institutionen – auch im Sinn von Regularien oder Steuerungsmechanismen – erwachsen. Dabei nutzen sie interdisziplinäre Ansätze und gehen nicht wie die meisten Wirtschaftswissenschaftler vom Idealbild des Homo oeconomicus aus, dem Egoisten, der stets nur nach dem größtmöglichen eigenen Vorteil strebt.

Elinor Ostrom erhält den Preis für ihre Untersuchungen zu Gemeingütern, nach einem alten Begriff für die Gemeindeflur oft auch Allmende genannt. Damit sind zum einen gemeinschaftlich genutzte natürliche Ressourcen wie Almweiden oder Fischbestände gemeint. Zum anderen zählen dazu aber auch vom Menschen geschaffene Institutionen, von denen die Allgemeinheit profitiert, wie die Polizei, das Internet oder die Teeküche im Büro.

Der US-Ökologe Garrett J. Hardin beklagte 1968, dass die übermäßige Ausbeutung von Umweltgemeingütern weltweit zunehme, und sprach in diesem Zu-

sammenhang von der »Tragik der Allmende«. Als einziger Ausweg erscheint meist eine staatliche Regulierung oder die Vergabe exklusiver privater Eigentumsrechte. Ostrom konnte jedoch zeigen, dass das keineswegs notwendig ist, sondern manchmal sogar eher schadet. Nutzer gemeinsamer Ressourcen sind sehr wohl bereit, zur Mehrung des kollektiven Ertrags Kosten verursachende Aktivitäten zur Gestaltung, Überwachung und Durchsetzung von Regeln auf sich zu nehmen – in klarem Widerspruch zu den Vorhersagen der ökonomischen Theorie.

Auf der Suche nach den Gründen dafür reiste Ostrom um die ganze Welt. Sie analysierte unter anderem Hochgebirgsalmen in der Schweiz und in Japan, Bewässerungssysteme in Spanien, auf den Philippinen und in Sri Lanka sowie Fischfanggemeinschaften in Kanada, der Türkei und ebenfalls Sri Lanka. Dabei trieb sie die Frage um, wie es kommt, dass manche dieser gemeinschaftlich genutzten Ressourcen über sehr lange Zeit erhalten bleiben, andere jedoch zu Grunde gerichtet werden. Aus der vergleichenden Analyse ihrer Fallstudien – einige davon beschreibt sie in ihrem Buch »Governing the Commons: The Evolution of Institutions for Collective Action« (1990) – leitete Ostrom induktiv eine Reihe von Gestaltungsprinzipien für erfolgreiche Formen der Selbstorganisation ab (siehe Kasten unten).

## BEDINGUNGEN FÜR DIE ERFOLGREICHE SELBSTVERWALTUNG VON GEMEINGÜTERN

1. Es gibt eindeutig definierte Grenzen, das heißt insbesondere klare Regeln, wer berechtigt ist, die Ressource zu nutzen. Auch die Grenzen der Ressource selbst müssen klar abgesteckt sein.
2. Regeln und lokale Bedingungen sind aufeinander abgestimmt.
3. Die Betroffenen können bei der Festsetzung der Regeln mitwirken.
4. Der Zustand der Ressource wird überwacht.
5. Es gibt Sanktionen bei Regelverstoß.
6. Externe Autoritäten (staatliche Stellen) machen den Nutzern nicht das Recht streitig, sich ihre Institutionen zu gestalten.
7. Große Nutzergruppen werden in mehreren Verbänden organisiert, deren Mitgliederzahl überschaubar bleibt.



FOTOLIA/MARC DIETRICH



## Springers Einwürfe

### Warum gibt es Arme und Reiche?

Wie soziale Unterschiede sich vererben

**Die Wahl ist gelaufen, die Regierung steht.** Als Koalition vereint sie die freiheitliche Parole »Leistung muss sich wieder lohnen« mit dem christlichen Versprechen »Wir lassen keinen im Regen stehen«. Das Wahlvolk blieb skeptisch und teils zu Hause. Am stärksten abgestraft wurde diejenige Volkspartei, die sich traditionell die »soziale Gerechtigkeit« auf ihre Fahnen schreibt. Der Glaube daran scheint erschüttert.

Das gibt mir Anlass zu der Frage: Wieso gibt es überhaupt Ungleichheit? Und weiter: Wie entstehen soziale Unterschiede? Sind sie unausweichlich? Lassen sie sich ausgleichen? Vielleicht kann uns die Wissenschaft Auskunft geben.

Wie gut, dass just zu diesem Thema soeben in den USA eine umfangreiche Studie unter Führung der Anthropologin Monique Borgerhoff Mulder und des Ökonomen Samuel Bowles veröffentlicht wurde (*Science*, Bd. 326, S. 682). Das Team hat 21 kleine vorindustrielle Gesellschaften aus aller Welt unter die Lupe genommen – von umherstreifenden Gruppen aus Jägern und Sammlern bis zu recht ausdifferenzierten Gesellschaften sesshafter Ackerbauern und Viehzüchter –, und zwar unter dem Aspekt der in ihnen herrschenden Ungleichheit.

Als entscheidender Faktor erweist sich in der Analyse das Hinterlassen und Erben, der Übergang privaten Besitzes von einer Generation zur nächsten. Wo es etwas zu vermachen gibt wie in der Agrargesellschaft, da sorgt das Herkommen dafür, dass Vieh und Saatgut, Grund und Boden in der Familie bleiben. Darum finden die Forscher unter Viehzüchtern und Landwirten deutlich größere Ungleichheit als bei Jägern und Sammlern.

Allerdings warnt Borgerhoff Mulder vor einer Idealisierung des einfachen Lebens von der Hand in den Mund, als wären dabei alle automatisch gleich reich oder besser gesagt gleich arm. Das Erben und die Ungleichheit gehen schon lange vor der neolithischen Revolution los, das heißt lange vor der sesshaften Lebensweise. Sobald Nomaden bestimmte Tiere als ihr Eigentum verteidigen – oder Bodenfruchtsammler ein Stück Land als ihren Garten –, beginnt das Hinterlassen und damit die perpetuierte Ungleichverteilung des Besitzes.

Dennoch: Jäger- und Sammler-Gesellschaften sind relativ egalitär, während Agrargesellschaften via Erbrecht starke soziale Unterschiede produzieren. Im Extremfall steht der Großgrundbesitzer dem landlosen Bauern gegenüber.

**Was sagt uns das?** Die Autoren der Studie ziehen aus ihren quantitativen Analysen kühne Vergleiche mit modernen Industriestaaten. Der Grad erblicher Ungleichheit ist in den skandinavischen Ländern ungefähr so gering wie bei Jägern und Sammlern, hingegen ist der Gegensatz von Arm und Reich in den USA und Italien fast so hoch wie unter Hirten und Bauern. Diese Antwort auf die Frage, woher soziale Ungleichheit kommt, betont damit das Gewicht der Institution »erblicher Besitz« gegenüber dem unterschiedlichen Stand der Technik.

Aha! Das heißt doch: Ein restriktives Erbrecht, etwa ein gebremstes Weiterreichen von relativ bescheidenen Besitztümern wie in Skandinavien, könnte ein modernes Land mit starken sozialen Gegensätzen mit der Zeit auf den nivellierten Zustand einer Jäger- und Sammler-Population bringen, sofern das politisch gewollt ist. Ohnehin meinen Anthropologen, der moderne Trend zur Wissensgesellschaft verlagere das Gewicht des Erbes allmählich weg von materiellen Besitztümern hin zu kognitiven Kompetenzen. Die lassen sich ja auch schlecht im Safe bunkern, füge ich hinzu, die kann man eh nur jagen und sammeln.



Michael Springer

Da reale Situationen aber letztlich zu komplex sind, um daraus ideale Rahmenbedingungen für Kooperation abzuleiten, setzte die Nobelpreisträgerin ihre Untersuchungen im ökonomischen Experimentallabor fort. Mit ihren Kollegen Roy Gardner und James Walker bildete sie das Allmendeproblem in einem mathematischen Interaktionsmodell ab, das sich theoretisch lösen, aber auch als Spiel realisieren lässt. Das geschah mit Studenten der Indiana University in Bloomington. Die Teilnahme war freiwillig und anonym und wurde durch eine erfolgsabhängige Prämie belohnt.

Die Probanden spielten das Spiel über mehrere Runden. Dabei bestätigte sich zunächst die Vorhersage des mathematischen Modells, wonach es zu einer Überausbeutung der Ressource kommt. Danach modifizierten Ostrom und ihre Kollegen jedoch die Regeln, indem sie Kommunikation und/oder Bestrafung der Nutzer untereinander zuließen. Dadurch nahm die Bereitschaft zur Zusammenarbeit zu. Am kooperativsten verhielten sich die Teilnehmer, wenn sie das Bestrafungssystem selbst untereinander ausmachen konnten.

#### Kosten der Unvernunft

Oliver E. Williamson wird für Arbeiten geehrt, die sich mit der Frage befassen, wann und warum Geschäfte innerhalb der Grenzen einer Firma stattfinden sollten und nicht auf dem freien Markt. Ausgangspunkt war ein Ansatz von Ronald Coase (Wirtschaftsnobelpreis 1991), wonach die Abwicklung von wirtschaftlichen Aktivitäten mit Kosten verbunden ist. So muss man sich über Angebote mit ihren jeweiligen Vor- und Nachteilen informieren, eventuell einen Vertrag aushandeln, die erhaltene Ware prüfen und so weiter.

Während Coase nur allgemein auf die Existenz und Bedeutung dieser so genannten Transaktionskosten hinwies, konnte Williamson aufdecken, welche »unvernünftigen« Verhaltensweisen dahinterstecken und welche Faktoren sie beeinflussen. Dabei griff er die Annahme einer beschränkten Rationalität von Herbert A. Simon aus dem Jahr 1957 auf, wonach wir Menschen wegen unserer begrenzten geistigen Kapazität nicht alle relevanten Informationen sammeln und fehlerfrei verarbeiten können. Außerdem neigen wir dazu, uns opportunistisch zu verhalten und einen Partner, wenn sich



Die Überfischung der Meere ist ein notorisches Beispiel für die rücksichtslose Ausbeutung eines Gemeinguts.

die Chance dazu bietet, zu übervorteilen. Dies kann dazu führen, dass auch nach Abschluss eines Geschäfts noch Transaktionskosten anfallen.

Vor dem Hintergrund dieser Überlegungen widmete sich Williamson vor allem der Frage, unter welchen Umständen welche Organisationsform für einzelne Transaktionen optimal ist. Wie er herausfand, kann es manchmal vorteilhafter sein, Geschäfte nicht über den Markt, sondern innerhalb einer Unternehmenshierarchie abzuwickeln. Das gilt insbesondere, wenn eine Transaktion sehr häufig vorkommt, ungewöhnlich komplex ist oder hohe spezifische Investitionen erfordert, die beim Wechsel des Handelspartners verloren wären. In diesem Fall erweist es sich als sinnvoll, nicht etwa immer von Neuem nach dem günstigsten Zulieferer zu suchen, sondern sich einen einmal ausgewählten Betrieb einzuverleiben und dann das Gut unternehmensintern zu beziehen.

Weil Reibungsverluste minimiert werden, ist die hierarchische Abwicklung von Transaktionen innerhalb einer Firma besonders effizient. Wie Williamsons Analysen ergaben, stehen dem jedoch Kosten der Unternehmensführung gegenüber, die aus Interessenkonflikten zwischen Eigentümer und Manager entspringen. Anreize und Möglichkeiten der Betriebsleitung, sich unkontrolliert zu bereichern, wachsen mit der Unternehmensgröße an.

Letztlich ist bei der Wahl der optimalen Organisationsform zwischen Markt, Unternehmen oder einer Mischform also abzuwägen, ob die Senkung von Transaktionskosten die Verluste durch eine ineffiziente Unternehmensführung übersteigt. Williamson hat mit seinen Arbeiten insbesondere die lange Zeit feindliche Einstellung der Wettbewerbspolitik gegenüber Unternehmenszusammenschlüssen untergraben, indem er die dadurch mögliche Steigerung der Effi-

zienz betonte. Diese heute gängige Argumentation kann vielleicht als der bedeutendste wirtschaftspolitische Einfluss der Arbeiten von Williamsons betrachtet werden. Aber auch die Betriebswirtschaftslehre wurde von ihm nachhaltig befruchtet. Zu nennen ist hier sein Beitrag zum Management und zur Finanzierung von Unternehmen.

Abschließend kann man sagen, dass Elinor Ostrom und Oliver E. Williamson die Forschung zur mikroökonomischen Fundierung von Institutionen wesentlich vorangetrieben haben. Beide gehen davon aus, dass Menschen im ökonomischen Sinn nur beschränkt rational handeln. Williamson sieht die Ursachen vor allem im kognitiven Bereich, wodurch komplexe Vertragssituationen nicht vollständig erfasst werden können. Ostrom betrachtet dagegen auch die von Reinhard Selten (Wirtschaftsnobelpreis 2003) postulierten Motivationsschranken. Wir Menschen erkennen gewöhnlich sehr wohl die sozial unerwünschten Ergebnisse egoistischen Verhaltens und sind dann unter bestimmten Bedingungen bereit, unsere individuellen Interessen denen der Gemeinschaft unterzuordnen.

Beide Laureaten haben gezeigt, wie die Grenzen der Rationalität eine wichtige Rolle bei der organisatorischen Lösung konkreter ökonomischer Probleme spielen. Nun gilt es, die Ursachen und Wirkungen dieser Schranken genauer zu erforschen. Da gibt es weiterhin viele offene Fragen, welche die Ökonomen noch eine Weile beschäftigen werden.

**Claudia Keser** ist Professorin für Mikroökonomik an der Universität Göttingen und dort Leiterin des Göttingen Laboratory of Behavioral Economics. **Ralf Paquin** lehrt ebenfalls in Göttingen Internationale Wirtschaft. **Christian Wey** ist Professor für Volkswirtschaftslehre an der Technischen Universität Berlin und leitet die Abteilung Informationsgesellschaft und Wettbewerb am Deutschen Institut für Wirtschaftsforschung Berlin.



## wichtige onlineadressen

### ▶ CONTOO

Das Konferenzportal zur Organisation, Verwaltung und Präsentation wissenschaftlicher Tagungen  
[www.contoo.de](http://www.contoo.de)

### ▶ Managementwissen

per Fernlehre kostengünstig  
ortsunabhängig erwerben  
Qualitätsmanager, Qualitätsbeauftragter  
[www.cqa.de](http://www.cqa.de)

### ▶ Kernmechanik

Kernstrukturen + Dipolmomente  
Neutrino-Quantengravitation  
Kernmechanische Chemie  
[www.kernmechanik.de](http://www.kernmechanik.de)

### ▶ SciLogs

Die größte deutschsprachige Webseite  
mit Wissenschaftsblogs  
[www.scilogs.de](http://www.scilogs.de)

### ▶ FASZINATION WELTALL!

Leuchtglobus »Der Mond«, Ø 26cm, EUR 89,95  
Leuchtglobus »Sternenhimmel«, Ø 34cm,  
EUR 119,95  
[www.weltraum-versand.de](http://www.weltraum-versand.de)

Hier können Sie den Leserinnen und Lesern von Spektrum der Wissenschaft Ihre WWW-Adresse mitteilen. Für € 98,00 pro Monat (zzgl. MwSt.) erhalten Sie einen maximal fünfzeiligen Eintrag, der zusätzlich auf der Internetseite von Spektrum der Wissenschaft erscheint. Mehr Informationen dazu von

**iq media-marketing gmbh**  
**Susanne Förster**  
**Telefon 0211 61 88-563**  
**E-Mail: [susanne.foerster@iqm.de](mailto:susanne.foerster@iqm.de)**