

**bio**  
biologie

Michael T. Madigan  
John M. Martinko

# Brock Mikrobiologie

11., aktualisierte Auflage 2009



Prentice Hall

PEARSON  
Studium

# Makromoleküle

3

<b>3.1</b>	<b>Chemische Bindungen und Wasser in lebenden Systemen</b> .....	44
	Starke und schwache chemische Bindungen .....	44
	Ein Überblick über Makromoleküle und Wasser als Lösungsmittel des Lebens .....	47
<b>3.2</b>	<b>Nicht informationstragende Makromoleküle</b> .....	49
	Polysaccharide .....	49
	Lipide .....	50
<b>3.3</b>	<b>Informationstragende Makromoleküle</b> .....	51
	Nucleinsäuren .....	51
	Aminosäuren und die Peptidbindung .....	53
	Proteine: Primär- und Sekundärstruktur .....	56
	Proteine: Höhere Strukturordnung und Denaturierung .....	57
	<b>Verständnisfragen</b> .....	59
	<b>Transferaufgaben</b> .....	59

ÜBERBLICK

## Die Struktur von Proteinen, einer Hauptklasse der Makromoleküle, bestimmt deren Funktion.

### Arbeitsglossar

**Denaturierung** Zerstörung der Faltungseigenschaften eines Proteins, die (im Allgemeinen) zum Verlust der biologischen Aktivität führt

**Enantiomer** Form eines Moleküls, die das Spiegelbild einer anderen Form desselben Moleküls ist

**glycosidische Bindung** Form der chemischen Bindung, die Zuckereinheiten zu Polysacchariden verknüpft

**Isomere** Zwei Moleküle mit der gleichen Zusammensetzung, die sich strukturell unterscheiden

**kovalente Bindung** Chemische Bindung, bei der sich zwei Atome Elektronen teilen

**Lipide** Glycerin, das durch Ester- oder Etherbindungen an Fettsäuren oder hydrophobe Moleküle gebunden ist. Lipide enthalten oftmals andere Gruppen, beispielsweise Phosphat.

**Makromolekül** Polymer aus kovalent verbundenen monomeren Einheiten

**Molekül** Zwei oder mehr Atome, die chemisch verbunden sind

**nicht polar** Die Eigenschaft, hydrophob (wasserabweisend) und nicht leicht in Wasser löslich zu sein

**Nucleinsäure** DNA oder RNA

**Nucleosid** Ein Nucleotid ohne Phosphatgruppe

**Nucleotid** Ein Monomer einer Nucleinsäure, das eine Stickstoffbase (Adenin, Guanin, Cytosin, Thymin oder Uracil), ein Phosphatmolekül und einen Zucker, entweder Ribose (in der RNA) oder Desoxyribose (in der DNA), enthält.

**Peptidbindung** Ein Typ der kovalenten Bindung, der Aminosäuren in einem Polypeptid verbindet

**Phosphodiesterbindung** Typ der kovalenten Bindung, der Nucleotide in Polynucleotiden verbindet

**Polar** Die Eigenschaft, hydrophil und im Allgemeinen in Wasser löslich zu sein

**Polymer** Eine chemische Bindung, die durch Polymerisation entsteht und aus wiederholten Einheiten, den Monomeren, besteht

**Polynucleotid** Ein Polymer aus Nucleotiden, die durch Phosphodiesterbindungen verbunden sind

**Polypeptid** Ein Polymer aus Aminosäuren, die durch Peptidbindungen verbunden sind

**Polysaccharide** Ein Polymer aus Zuckereinheiten, die durch glycosidische Bindungen verbunden sind

**Primärstruktur** Die genaue Sequenz der monomeren Einheiten in einem informationstragenden Makromolekül wie zum Beispiel einem Polypeptid

**Protein** Ein Polypeptid oder eine Gruppe von Polypeptiden, die ein Molekül mit spezifischer biologischer Funktion bilden

**Quartärstruktur** Bei Proteinen die Anzahl und die Typen der einzelnen Polypeptide in dem endgültigen Proteinmolekül

**Sekundärstruktur** Das anfängliche Faltungsgrundmuster eines Polypeptids oder Polynucleotids, das im Allgemeinen durch die Möglichkeiten, Wasserstoffbindungen einzugehen, bestimmt wird

**Tertiärstruktur** Das endgültige Faltungsmuster eines Polypeptids, das zuvor eine Sekundärstruktur eingenommen hatte

**Wasserstoffbrücke** Eine schwache chemische Bindung zwischen einem Wasserstoffatom und einem zweiten, elektronegativeren Element, im Allgemeinen einem Sauerstoff- oder einem Stickstoffatom

## Chemische Bindungen und Wasser in lebenden Systemen

# 3.1

Um zu verstehen, wie eine Zelle arbeitet, ist es unerlässlich, die in der Zelle vorhandenen Moleküle und die chemischen Prozesse, die in der Zelle ablaufen, zu verstehen. Moleküle, besonders die **Makromoleküle**, sind die „Eingeweide“ einer Zelle und das Thema dieses Kapitels. Wir gehen davon aus, dass der Leser über etwas Grundwissen in elementarer Chemie verfügt, vor allem über Atome und Atombindungen. Auf der Grundlage dieser Kenntnisse werden wir unser Wissen über wichtige biochemische Verbindungen erweitern und dann die Struktur und die Funktion der vier Klassen der Makromoleküle besprechen: **Polysaccharide, Lipide, Nucleinsäuren und Proteine.**

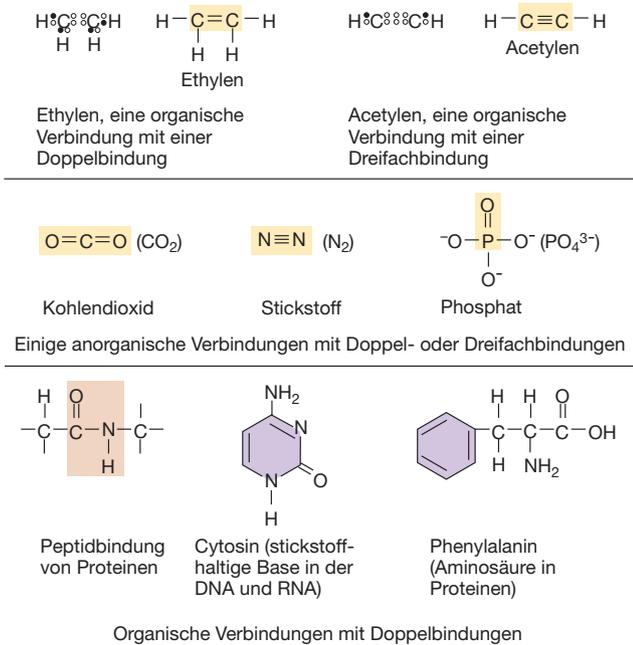
### 3.1.1 Starke und schwache chemische Bindungen

Die wichtigsten chemischen Elemente des Lebens sind **Wasserstoff, Sauerstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Phosphor** und **Schwefel**. Diese Atome können auf verschiedene Weisen Bindungen eingehen, um die Moleküle des Lebens zu bilden. Ein **Molekül** besteht aus zwei oder mehreren chemisch gebundenen Atomen. Somit können zwei Sauerstoff(O)-*Atome* aneinanderbinden, um ein Sauerstoff*molekül* (O<sub>2</sub>) zu bilden. Es können auch Kohlenstoff- (C), Wasserstoff- (H) und O-Atome verknüpft werden, um Glucose, C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>, zu bilden, eine Hexose.

Die chemischen Elemente des Lebens sind in der Lage, starke Bindungen einzugehen, bei denen sich die Atome zu mehr oder weniger gleichen Teilen die Elektronen teilen. Dies nennt man **kovalente Bindungen**. Damit Sie sich eine kovalente Bindung vorstellen können, betrachten Sie die Entstehung eines Wassermoleküls aus den beiden Bausteinen, aus denen es sich zusammensetzt, O und H:



Sauerstoff hat sechs Elektronen auf seiner äußersten Schale, während Wasserstoff nur ein einziges Elektron



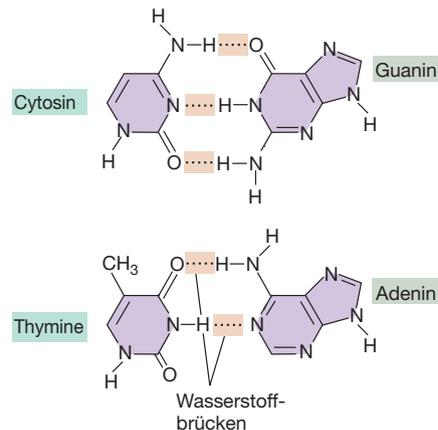
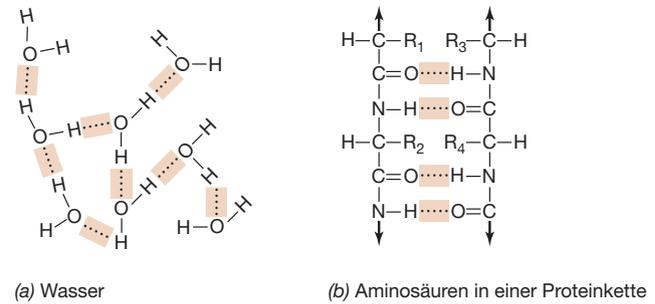
**Abbildung 3.1: Kovalente Bindungen einiger Moleküle mit Doppel- oder Dreifachbindung.** Für Acetylen und Ethylen sehen Sie die Elektronenkonfiguration.

besitzt. Wenn sie zusammen  $\text{H}_2\text{O}$  bilden, dann halten kovalente Bindungen die drei Atome in einer festen Verbindung. Je nach Molekül können doppelte oder sogar dreifache kovalente Bindungen entstehen. Die Stärke dieser Bindungen nimmt entscheidend mit ihrer Anzahl zu (►Abbildung 3.1).

Die chemischen Bausteine des Lebens gehen verschiedene Kombinationen ein, um sich zu den jeweiligen Bausteinen der Makromoleküle, den **Monomeren**, zusammenzusetzen. Makromoleküle sind also **Polymere**, chemische Bestandteile, die durch Wiederholung monomerer Einheiten gebildet werden. Es gibt Tausende verschiedener Monomere, aber nur eine relativ geringe Anzahl spielt bei den vier Klassen der Makromoleküle eine wichtige Rolle. Die besondere Struktur und Funktion von Makromolekülen wird in großem Maß von den chemischen Eigenschaften der Monomere bestimmt, die sie bilden.

### Wasserstoffbrücken

Neben kovalenten Bindungen ist für biologische Moleküle noch eine Reihe viel schwächerer chemischer Bindungen von Bedeutung. Zu den wichtigsten gehören die **Wasserstoffbrücken**. Sie entstehen (►Abbildung 3.2) zwischen Wasserstoffatomen und elektronegativeren Elementen (Elektronen anziehende) wie Sauerstoff oder Stickstoff. So ist beispielsweise ein Sauerstoffatom eher elektronegativer (Elektronen anziehend), ein Wasserstoffatom aber nicht. In einer kovalenten Bindung zwischen Sauerstoff und Wasserstoff schweben die gemeinsamen Elektronen daher eher in Richtung des Sauerstoffkerns als in Richtung des Wasserstoffkerns. Da Elektronen eine negative Ladung haben, ergibt sich daraus eine geringe Verteilung der Ladung, wobei Sauerstoff negativ und Wasserstoff positiv wird (Abbildung 3.2a). Eine einzelne Wasserstoffbrücke ist sehr



(c) Stickstoffhaltige Basen in der DNA

**Abbildung 3.2: Wasserstoffbrücken.** In Nucleinsäuren werden Wasserstoffbrücken oft als Linien, seltener als Punkte, dargestellt – zwei Linien zwischen Adenin-Thymin-Paaren und drei Linien zwischen Guanin-Cytosin-Paaren (siehe Abbildung 3.11). In (b) stehen die R-Gruppen für die Seitenketten jeder Aminosäure (siehe Abbildung 3.12).

schwach. Wenn allerdings innerhalb und zwischen Molekülen viele Wasserstoffbrücken entstehen, können die Moleküle erheblich stabiler werden.

Wassermoleküle gehen leicht Wasserstoffbrückenbindungen ein (Abbildung 3.2a), was zu der ausgeprägten Polarität des Wassers führt. Da Wasser **polar** ist, gehen Wassermoleküle leicht Verbindungen miteinander ein und trennen sich leicht von **nicht polaren** (hydrophoben) Molekülen. Da sich Wassermoleküle in einer Lösung ausrichten, kann die leicht positive Ladung eines Wasserstoffatoms die negativen Ladungen auf zwei Sauerstoffatomen überbrücken. Diese Brücke ist eine Wasserstoffbrücke.

Wasserstoffbrücken bilden sich auch zwischen Atomen in Makromolekülen (Abbildung 3.2b und c). Wenn sich diese schwachen elektrischen Kräfte in einem großen Molekül sammeln wie beispielsweise in einem Protein, dann vergrößern sie die Stabilität des Moleküls und können dessen gesamte Struktur beeinflussen. Wir werden später sehen, dass Wasserstoffbrücken für die biologischen Eigenschaften von Proteinen (Abbildung 3.2b) und Nucleinsäuren (Abbildung 3.2c) (siehe Abschnitte 3.3.1, 3.3.3 und 3.3.4) eine große Rolle spielen.

### Weitere schwache Bindungen

Zwischen Biomolekülen entstehen andere Arten schwacher Wechselwirkungen. Dazu gehören beispielsweise die **Van-der-Waals-Kräfte**. Dies sind schwache Anzie-

hungskräfte, die zwischen Atomen entstehen, wenn sie sich näher als ungefähr 3-4 Ångström (Å) kommen. Van-der-Waals-Kräfte können bei der Bindung von Substraten an Enzyme (siehe *Abschnitt 5.2.2*) und bei den Wechselwirkungen zwischen Proteinen und Nucleinsäuren von großer Bedeutung sein. **Ionische Bindungen** wie beispielsweise zwischen  $\text{Na}^+$  und  $\text{Cl}^-$  bei NaCl sind schwache elektrostatische Wechselwirkungen, die Ionisierung in wässrigen Lösungen ermöglichen. Viele wichtige Biomoleküle wie Carboxylsäuren und Phosphate werden bei cytoplasmatischen pH-Werten (im Allgemeinen ungefähr pH 6-8) ionisiert und können daher in hohen Konzentrationen im Cytoplasma gelöst werden.

**Hydrophobe Wechselwirkungen** sind für Biomoleküle ebenfalls wichtig. Sie entstehen, weil nicht polare Moleküle und nicht polare Regionen von Molekülen dazu neigen, in einer polaren Umgebung feste Verbindungen einzugehen. Hydrophobe Wechselwirkungen können bei der Proteinfaltung eine sehr wichtige Rolle spielen. Sie sind außerdem bei der Bindung von Substraten an Enzyme von großer Bedeutung (siehe *Abschnitt 5.2.2*). Hinzu kommt, dass hydrophobe Wechselwirkungen oftmals bestimmen, wie die verschiedenen Untereinheiten in einem Protein mit mehreren Untereinheiten Bindungen eingehen, um biologisch aktive Moleküle zu bilden. Letztlich sind sie auch wichtig für die Stabilisierung der RNA.

Tabelle 3.1

Einige funktionelle Gruppen von biochemischer Bedeutung		
Chemische Gruppe	Struktur <sup>a</sup>	Biologische Bedeutung
Carbonsäure	$\begin{array}{c} \text{O} \\    \\ -\text{C}-\text{OH} \end{array}$	Organisch, Amino- und Fettsäuren; Lipide; Proteine
Aldehyd	$\begin{array}{c} \text{O} \\    \\ -\text{C}-\text{H} \end{array}$	Funktionelle Gruppe von reduzierenden Zuckern wie zum Beispiel Glucose; Polysaccharide
Alkohol	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ -\text{C}-\text{OH} \\   \\ \text{H} \end{array}$	Lipide, Kohlenhydrate
Ketogruppe	$\begin{array}{c} \text{O} \\    \\ -\text{C}- \end{array}$	Pyruvat, Zwischenprodukte des Citratzyklus
Ester	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \quad \text{O} \\   \quad \quad    \\ -\text{C}-\text{O}-\text{C}- \\   \\ \text{H} \end{array}$	Lipide von Bakterien und Eukaryonten; Anheftung von Aminosäuren an tRNAs
Phosphatester	$\begin{array}{c} \text{O}^- \\   \\ ^-\text{O}-\text{P}-\text{O}-\text{C}- \\    \quad   \\ \text{O} \quad \quad   \end{array}$	Nucleinsäuren, DNA und RNA
Thioester	$\begin{array}{c} \text{O} \\    \\ -\text{C} \sim \text{S}- \end{array}$	Energiestoffwechsel, Biosynthese von Fettsäuren
Ether	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \quad \text{H} \\   \quad \quad   \\ -\text{C}-\text{O}-\text{C}- \\   \quad \quad   \\ \text{H} \quad \quad \text{H} \end{array}$	Lipide von Archaea; Sphingolipide
Säureanhydrid	$\begin{array}{c} \text{O}^- \quad \quad \text{O}^- \\   \quad \quad   \\ -\text{C} \sim \text{O}-\text{P}=\text{O}^- \\   \\ \text{O} \end{array}$	Energiestoffwechsel, zum Beispiel Acetylphosphat
Phosphoanhydrid	$\begin{array}{c} \text{O}^- \quad \quad \text{O}^- \\    \quad \quad   \\ ^-\text{O}-\text{P}-\text{O}-\text{P}-\text{O}^- \\    \quad \quad    \\ \text{O} \quad \quad \text{O} \end{array}$	Energiestoffwechsel, zum Beispiel ATP

<sup>a</sup> Die mit diesem Zeichen (~) versehenen Verbindungen weisen auf eine „energiereiche“ Bindung hin (siehe *Abschnitt 5.3.3*).

### Bindungsmuster in Biomolekülen

Das Element Kohlenstoff ist ein Hauptbestandteil aller Makromoleküle. Kohlenstoff kann nicht nur mit sich selbst, sondern auch mit vielen anderen Elementen Bindungen eingehen, woraus große Strukturen von beträchtlicher Dichte und Komplexität entstehen. In verschiedenen *organischen* Verbindungen (die Kohlenstoff enthalten) ist eine Vielzahl von Bindungsmustern möglich. Jede dieser so genannten *funktionellen Gruppen* besitzt einzigartige chemische Eigenschaften, die ihre biologische Rolle innerhalb der Zelle bestimmen. Kenntnisse über die funktionellen Gruppen werden uns das Verständnis der makromolekularen Struktur, der Physiologie und der Biosynthese erleichtern. In *Tabelle 3.1* sind mehrere funktionelle Gruppen von biochemischer Bedeutung sowie Beispiele von Molekülen und Makromolekülen aufgeführt, in denen sie enthalten sind.

### Zusammenfassung und Wiederholungsfragen

Kovalente Bindungen sind starke Bindungen, die Bausteine in Makromolekülen verbinden. Schwache Bindungen wie beispielsweise Wasserstoffbrücken, Van-der-Waals-Kräfte und hydrophobe Wechselwirkungen wirken ebenfalls auf die Struktur der Makromoleküle, tun dies jedoch durch schwächere Wechselwirkungen zwischen Atomen. Eine Reihe funktioneller Gruppen, die Kohlenstoffatome enthalten, kommen in den Biomolekülen vor.

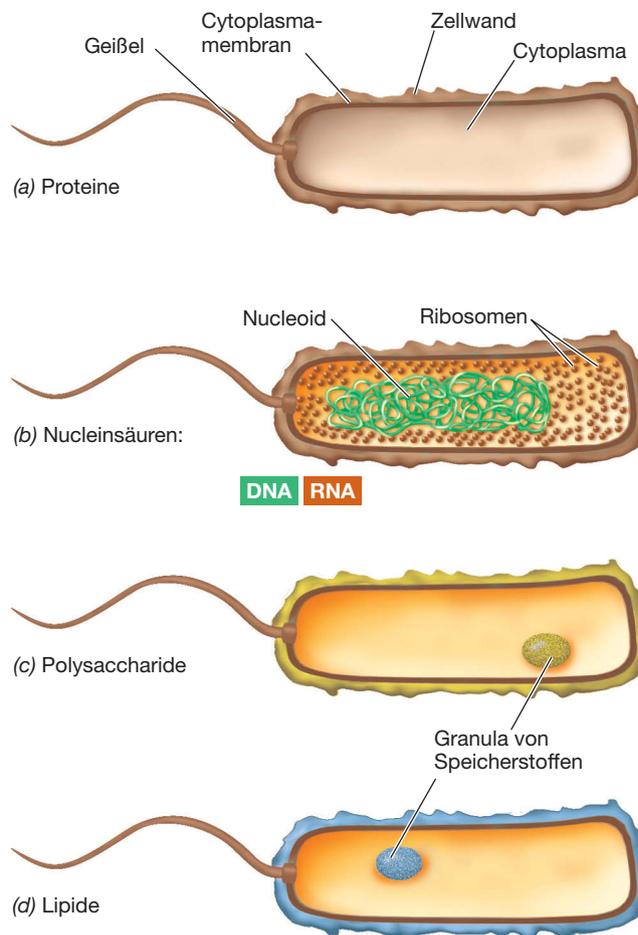
- Warum sind kovalente Bindungen stärker als Wasserstoffbrücken?
- Wie kann eine Wasserstoffbrücke auf die Struktur eines Makromoleküls wirken?

### 3.1.2 Ein Überblick über Makromoleküle und Wasser als Lösungsmittel des Lebens

Angenommen, Sie sollten eine prokaryotische Zelle wie die des weit verbreiteten Bakteriums *Escherichia coli* untersuchen, was würden Sie finden? Als Hauptbestandteil würden Sie Wasser finden, aber nachdem Sie das Wasser entfernt hätten, würden Sie große Mengen von Makromolekülen finden, erheblich geringere Mengen von Monomeren und eine Reihe anorganischer Ionen (*Tabelle 3.2*). Eine Zelle besteht zu ungefähr 95 % ihres Trockengewichtes aus Makromolekülen und von diesen stellen Proteine bei weitem den größten Gewichtsanteil (*Tabelle 3.2*).

**Proteine** sind Polymere aus Monomeren, die man Aminosäuren nennt. Man findet sie in der gesamten Zelle. Sie sind sowohl strukturell als auch katalytisch (enzymatisch) von Bedeutung (► *Abbildung 3.3a*). Eine durchschnittliche Zelle enthält viele tausend verschiedene Arten von Proteinen (*Tabelle 3.2*).

**Nucleinsäuren** sind Polymere aus *Nucleotiden*, die in der Zelle in zwei Formen auftreten, **RNA** und **DNA**. Nach den Proteinen sind die Ribonucleinsäuren (RNAs) die am



**Abbildung 3.3: Die Orte der Makromoleküle in der Zelle.** (a) *Proteine* (braun) sind in der gesamten Zelle als Teile der Zellstruktur und als Enzyme vorhanden. Das Flagellum ist eine Struktur, die an der Schwimmfähigkeit beteiligt ist. (b) *Nucleinsäuren*. DNA (grün) kommt im Nucleoid prokaryotischer Zellen und im Zellkern eukaryotischer Zellen vor. RNA (orange) kommt im Cytoplasma (mRNA, tRNA) und in Ribosomen (rRNA) vor. (c) *Polysaccharide* (gelb) befinden sich in der Zellwand und manchmal in den internen Speichergranula. (d) *Lipide* (blau) kommen in der Cytoplasmamembran, der Zellwand und in den Speichergranula vor.

zweithäufigsten auftretenden Makromoleküle in einer aktiv wachsenden Zelle (*Tabelle 3.2* und *Abbildung 3.3b*). Das liegt daran, dass es Tausende von Ribosomen (den „Maschinen“, die neue Proteine bilden) in jeder Zelle gibt und dass Ribosomen aus RNA und Protein bestehen. Außerdem sind geringe Mengen von RNA als Messenger-RNAs und Transfer-RNAs vorhanden, weitere Schlüsselemente der Proteinsynthese. Im Gegensatz zu der RNA stellt die DNA nur einen relativ unbedeutenden Anteil (nach Gewicht) der bakteriellen Zelle (*Tabelle 3.2*). Obwohl die DNA quantitativ eher zu vernachlässigen ist, ist sie für die Zellfunktion in der Rolle als Speicher der genetischen Information von zentraler Bedeutung.

**Lipide** haben sowohl hydrophobe als auch hydrophile Eigenschaften und sind für die Membranstruktur und als Speicherstoff für überschüssigen Kohlenstoff sehr wichtig (*Abbildung 3.3d*). **Polysaccharide** sind Polymere aus *Zucker* und kommen vor allem in der Zellwand vor. Ebenso wie die Lipide können die Polysaccharide wie beispielsweise Glycogen (siehe später in diesem Kapitel)

Tabelle 3.2

Chemische Zusammensetzung einer prokaryotischen Zelle<sup>a</sup>

Molekül	Trockengewicht in Prozent <sup>b</sup>	Moleküle pro Zelle (verschiedene Arten)
Gesamtzahl der Makromoleküle	96	24.610.000 (≈ 2500)
Proteine	55	2.350.000 (≈ 1850)
Polysaccharide	5	4300 (2) <sup>c</sup>
Lipide	9,1	22.000.000 (4) <sup>d</sup>
Lipopolysaccharide	3,4	1.430.000 (1)
DNA	3,1	2,1 (1)
RNA	20,5	255.500 (≈ 660)
Gesamtzahl der Monomere	3,0	— <sup>e</sup> (≈ 350)
Aminosäuren und Vorläufer	0,5	— (≈ 100)
Zucker und Vorläufer	2	— (≈ 50)
Nucleotide und Vorläufer	0,5	— (≈ 200)
Anorganische Ionen	1	— (18)
Gesamt	100 %	—

<sup>a</sup> Daten von Neidhardt, F. C., et al. (Hrsg.), 1996. *Escherichia coli* and *Salmonella typhimurium* – *Cellular and Molecular Biology*, 2nd edition. American Society for Microbiology, Washington, DC.

<sup>b</sup> Trockengewicht einer aktiv wachsenden Zelle von *E. coli* ≈  $2,8 \times 10^{-13}$  g; Gesamtgewicht (70 % Wasser) =  $9,5 \times 10^{-13}$  g.

<sup>c</sup> Unter der Annahme, dass Peptidoglycan und Glycogen die am häufigsten vorkommenden Polysaccharide sind

<sup>d</sup> Es gibt mehrere Klassen von Phospholipiden, von denen jedes auf Grund der Variabilität der Fettsäurezusammensetzung zwischen den Spezies und auf Grund der verschiedenen Wachstumsbedingungen in vielen verschiedenen Formen auftritt.

<sup>e</sup> Es gibt keine zuverlässigen Schätzungen der Zusammensetzungen der Monomere und der anorganischen Ionen.

die Hauptform des Kohlenstoff- und Energiespeichers der Zelle sein (*Abbildung 3.3c*).

### Wasser als biologisches Lösungsmittel

Makromoleküle und alle anderen Moleküle in Zellen schwimmen im Wasser. Wasser hat mehrere wichtige chemische Eigenschaften, die es zu einem idealen biologischen Lösungsmittel machen. In der Tat ist Wasser die notwendige Voraussetzung für das, was wir unter Leben verstehen. Die Schlüsseleigenschaften, dank deren das Wasser ein solch gutes Lösungsmittel ist, sind seine *Polarität* und seine *Kohäsivität*.

Die polaren Eigenschaften des Wassers sind wichtig, weil viele biologisch wichtige Moleküle (*Tabelle 3.2*) selbst polar und daher leicht in Wasser löslich sind. Wie wir in Kapitel 4 sehen werden, gelangen gelöste Substanzen durch die Transportaktivitäten der Cytoplasmamembran ständig aus der Zelle oder in sie hinein (siehe *Abschnitte 4.2.2* und *4.2.3*). Zu diesen Substanzen gehören Nährstoffe zur Bildung neuen Zellmaterials und Abfallprodukte metabolischer Prozesse.

Die polaren Eigenschaften des Wassers fördern zudem dank der größeren Möglichkeiten, Wasserstoffbrücken zu bilden, die Ansammlung großer Moleküle. Wasser bildet dreidimensionale Netzwerke, sowohl mit sich selbst (*Abbildung 3.2a*) als auch innerhalb von Makromolekülen. Dadurch trägt es dazu bei, die Atome innerhalb der Biomoleküle für mögliche Wechselwirkungen zu positionieren. Die hohe Polarität des Wassers ist auch für die Zelle von Vorteil, denn sie zwingt *nicht polare* Substanzen dazu, sich zu sammeln und verbunden zu bleiben. Membranen enthalten zum Beispiel große Mengen von Lipiden, die große nicht polare (hydrophobe) Bestandteile enthalten, und diese aggregieren so, dass sie den uneingeschränkten Fluss polarer Moleküle in die Zelle und aus der Zelle heraus verhindern.

Abgesehen von den Wasserstoffbrücken bewirkt die polare Natur des Wassers auch dessen hohe *Kohäsivität*. Dies bedeutet, dass Wassermoleküle eine große Affinität zueinander haben und chemisch geordnete Bindungen eingehen, in denen sich ständig Wasserstoffbrücken (*Abbildung 3.2*) bilden, spalten und wieder bilden. Die kohäsive Natur des Wassers ist für einige seiner wichtigen biologischen Eigenschaften verantwortlich wie beispielsweise die *hohe Oberflächenspannung* und die hohe spezifische *Wärmekapazität* (die benötigte Hitze, um die Temperatur um 1 °C zu erhöhen). Auch die Tatsache, dass Wasser sich ausdehnt, wenn es friert, woraufhin eine weniger dichte feste Form (Eis) entsteht, hat eine tief greifende Wirkung auf das Leben in gemäßigten und polar aquatischen Lebensräumen. In einem See beispielsweise isoliert das Eis auf der Oberfläche das Wasser unterhalb des Eises und verhindert, dass es friert, weshalb aquatische Organismen unter der Eisschicht überleben.

Das Leben entstand vor ungefähr vier Milliarden Jahren in einem aquatischen Lebensraum und es ist wahrscheinlich, dass man überall auf der Erde, wo flüssiges Wasser vorkommt, Mikroorganismen findet. Auf der Grundlage der Kenntnisse der wichtigen Eigenschaften von Wasser werden wir nun die Struktur der wichtigsten Makromoleküle des Lebens besprechen (*Tabelle 3.2* und *Abbildung 3.3*).

### Zusammenfassung und Wiederholungsfragen

Proteine sind die am häufigsten vorkommende Klasse von Makromolekülen in der Zelle. Weitere Makromoleküle sind die Nucleinsäuren (DNA und RNA), Lipide, Polysaccharide und Lipopolysaccharide. Wasser ist auf Grund seiner Polarität und seiner Kohäsivität ein besonders gutes Lösungsmittel für alle Lebensformen.

- *Warum sind Proteine und RNA ein so großer Bestandteil einer aktiv wachsenden Zelle?*
- *Warum ist Wasser auf Grund seiner hohen Polarität ein gutes biologisches Lösungsmittel?*

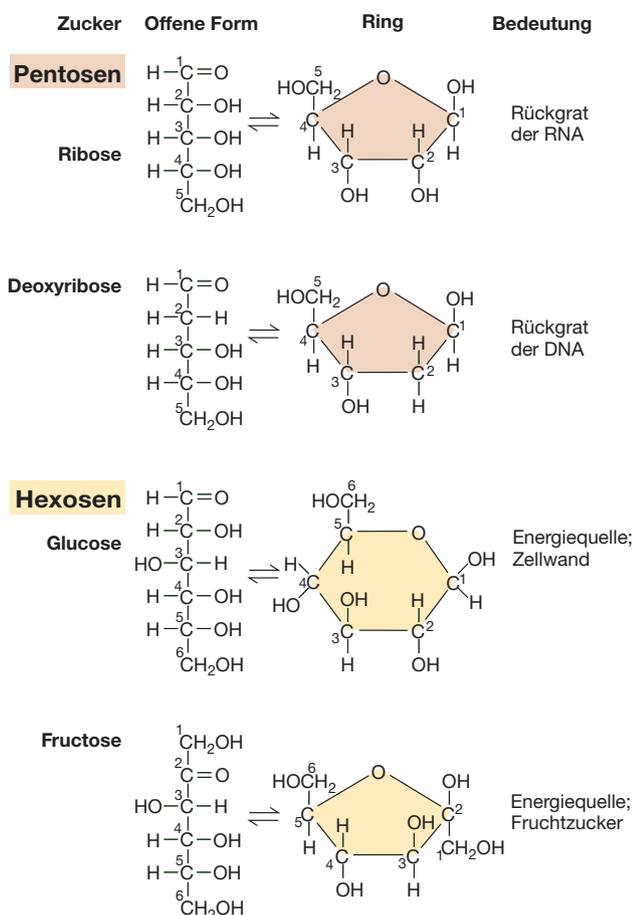
# Nicht informationstragende Makromoleküle

## 3.2

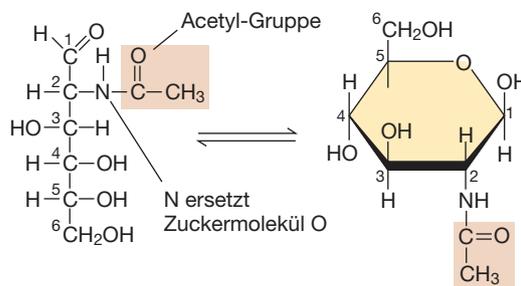
In diesem Abschnitt werden wir die Struktur und die Funktion nicht informationstragender Makromoleküle besprechen – Polysaccharide und Lipide. Obwohl die Sequenzen der Monomere in diesen Makromolekülen keine genetische Information tragen, spielen die Makromoleküle selbst in der Zelle, vor allem für die Struktur und die Speicherung, eine wichtige Rolle.

### 3.2.1 Polysaccharide

Kohlenhydrate (Zucker) sind organische Verbindungen, die Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff im Verhältnis 1:2:1 enthalten. Die Strukturformel für Glucose, den am häufigsten vorkommenden Zucker, ist  $C_6H_{12}O_6$  (► *Abbildung 3.4*). Die biologisch wichtigsten Kohlenhydrate enthalten vier, fünf, sechs und sieben Kohlenstoffatome (bezeichnet als  $C_4$ ,  $C_5$ ,  $C_6$  und  $C_7$ ).  $C_5$ -Zucker (*Pentosen*)



**Abbildung 3.4: Strukturformeln einiger häufig vorkommender Zucker.** Man kann die Formeln auf zwei Arten darstellen, als offene Kette oder Ring. Die offene Kette ist einprägsamer, aber die Ringform ist die im Allgemeinen verwendete Struktur. Beachten Sie das Nummerierungssystem des Ringes.



**Abbildung 3.5: N-Acetylglucosamin, ein Derivat der Glucose.** N-Acetylglucosamin ist ein wichtiger Bestandteil des Zellwand-Polysaccharids *Peptidoglycan*, das bei den meisten Spezies der *Bacteria* vorkommt (siehe *Abschnitt 4.2.4*).

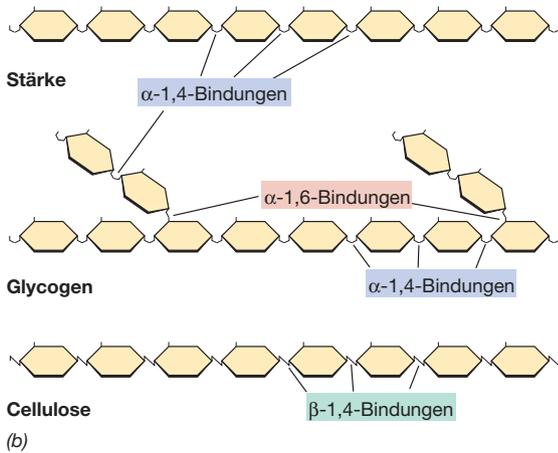
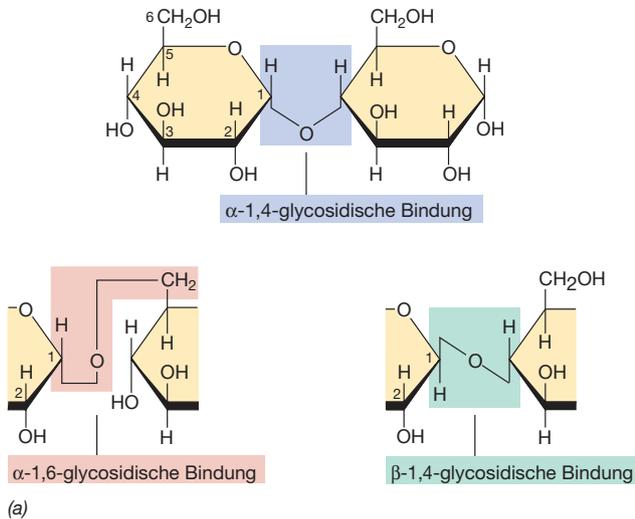
sind von besonderer Bedeutung, weil sie das strukturelle Rückgrat der Nucleinsäuren bilden. Ähnlich verhält es sich mit den  $C_6$ -Zuckern (*Hexosen*), sie sind die monomeren Bestandteile der Zellwandpolymere und Energiereserven. In *Abbildung 3.4* sehen Sie die Strukturformeln einiger der wichtigsten Zucker.

Derivate einfacher Kohlenhydrate kann man bilden, indem man eine oder mehrere Hydroxyl-Gruppen durch andere chemische Gruppen ersetzt. Das wichtige bakterielle Zellwandpolymer **Peptidoglycan** enthält beispielsweise das Glucosederivat N-Acetylglucosamin (► *Abbildung 3.5*). Außerdem können sich Zuckerderivate (Zucker mit gleicher Strukturformel) in ihren stereoisomeren Eigenschaften unterscheiden (siehe *Abschnitt 3.3.2*). Dies bedeutet, dass der Zelle für die Bildung von Polysacchariden potenziell eine große Anzahl verschiedener Zucker zur Verfügung steht.

### Die glycosidische Bindung

**Polysaccharide** sind Kohlenhydrate, die viele monomere Einheiten (manchmal Hunderte oder sogar Tausende) enthalten, die man *Monosaccharide* nennt. Monosaccharide sind durch kovalente Bindungen, die so genannten **glycosidischen Bindungen** (► *Abbildung 3.6*), miteinander verbunden. Wenn zwei Monosaccharide durch eine glycosidische Bindung verbunden werden, nennt man das daraus entstehende Molekül ein *Disaccharid*. Durch Anfügen eines weiteren Monosaccharids erhält man ein *Trisaccharid* und durch Anfügen mehrerer ein *Oligosaccharid*. Eine extrem lange Kette ist dann ein *Polysaccharid*.

Die glycosidische Bindung tritt in zwei verschiedenen geometrischen Ausrichtungen auf, die man mit *alpha* ( $\alpha$ ) und *beta* ( $\beta$ ) (*Abbildung 3.6a*) kennzeichnet. Polysaccharide mit einer Wiederholungsstruktur aus Glucoseeinheiten, die zwischen Kohlenstoffen 1 und 4 in der *alpha*-Richtung gebunden sind (zum Beispiel Glycogen und Stärke, *Abbildung 3.6b*), dienen als wichtige Kohlenstoff- und Energiereserven bei Bakterien, Pflanzen und Tieren. Alternativ kommen Glucoseeinheiten, die durch  $\beta$ -1,4-Verknüpfungen verbunden sind, in Cellulose (*Abbildung 3.6b*) vor, einem festen Bestandteil der Zellwände von Pflanzen und Algen. Somit setzen sich sogar Stärke und Cellulose nur aus Glucoseeinheiten zusammen, deren funktionelle Eigen-



**Abbildung 3.6: Polysaccharide.** (a) Struktur verschiedener glycosidischer Bindungen. Beachten Sie, dass sowohl die *Verknüpfung* (Position der beteiligten Kohlenstoffatome) als auch die *Geometrie* ( $\alpha$  oder  $\beta$ ) der Verknüpfung die glycosidische Bindung verändern kann. (b) Strukturen einiger weit verbreiteter Polysaccharide. Vergleichen Sie die Farbgebung mit (a).

schaften sich auf Grund der verschiedenen Konfigurationen,  $\alpha$  oder  $\beta$ , ihrer glycosidischen Bindungen unterscheiden.

Polysaccharide können auch mit anderen Klassen der Makromoleküle Verbindungen eingehen, beispielsweise mit Proteinen und Lipiden, um dabei *komplexe Polysaccharide* – **Glycoproteine** und **Glycolipide** – zu bilden. Diese Bestandteile spielen eine wichtige Rolle in Zellen, besonders als Rezeptormoleküle auf der Zelloberfläche der Cytoplasmamembran. Normalerweise liegen die Komponenten auf der externen Oberfläche der Membran, wo sie mit der Umgebung in Kontakt treten. Glycolipide stellen gleichfalls einen Hauptanteil der Zellwand gramnegativer Bakterien. Damit verleihen sie diesen Organismen eine Reihe einzigartiger Oberflächeneigenschaften (siehe *Abschnitt 4.2.5*).

## Zusammenfassung und Wiederholungsfragen

Zucker setzen sich zu langen Polymeren zusammen, die man Polysaccharide nennt. Die beiden verschiedenen Ausrichtungen glycosidischer Bindungen, die die Zuckerreste verknüpfen, verleihen den entstehenden Molekülen unterschiedliche Eigenschaften. Polysaccharide können noch weitere Moleküle wie Proteine oder Lipide enthalten, die komplexe Polysaccharide bilden.

- *Wie ist es möglich, dass sich Glycogen und Cellulose so stark in ihren physikalischen Eigenschaften unterscheiden, obwohl sie beide zu 100 % aus Glucose bestehen?*

### 3.2.2 Lipide

Lipide sind Hauptbestandteile aller Zellen und *amphipathische* Makromoleküle, was bedeutet, dass sie sowohl hydrophile als auch hydrophobe Eigenschaften besitzen. Die Lipidstrukturen variieren in den Domänen des Lebens; innerhalb einer Domäne sind viele verschiedene Lipide bekannt. *Fettsäuren* sind Hauptbestandteile der Lipide von *Bacteria* und *Eukaryonten*. Im Gegensatz dazu bestehen die Lipide der *Archaea* aus dem hydrophoben Molekül *Phytan* (siehe *Abschnitt 4.2.1*).

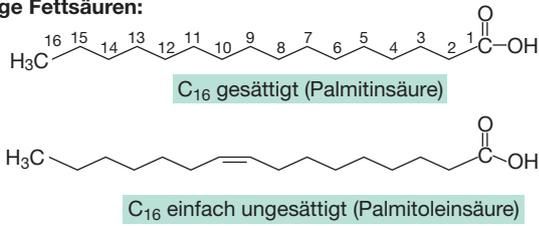
Fettsäuren enthalten sowohl hydrophobe als auch hydrophile Bestandteile. So ist zum Beispiel Palmitat (die ionisierte Form der Palmitinsäure) (► *Abbildung 3.7*) eine 16-Kohlenstoff-Fettsäure, die aus einer Kette von 15 gesättigten (vollständig hydrierten und sehr hydrophoben) Kohlenstoffatomen und einer einzigen Carboxylsäuregruppe (dem hydrophilen Anteil) besteht. Zu den weiteren Fettsäuren in den Lipiden der *Bacteria* gehören gesättigte oder einfach ungesättigte Fettsäuren, von  $C_{12}$  bis zu  $C_{20}$  (*Abbildung 3.7*).

### Triglyceride und komplexe Lipide

*Einfache Lipide* (Fette) bestehen aus Fettsäuren (oder Phytanyleinheiten bei den *Archaea*), die an den  $C_3$ -Alkohol *Glycerin* (*Abbildung 3.7*) gebunden sind. Einfache Lipide nennt man auch **Triglyceride**, weil drei Fettsäuren an ein Glycerinmolekül gebunden sind.

Komplexe Lipide sind einfache Lipide, die weitere Elemente wie Phosphor, Stickstoff oder Schwefel oder kleine hydrophile organische Bestandteile wie Zucker, Ethanolamin (*Abbildung 3.7*), Serin oder Cholin enthalten. Lipide, die eine Phosphatgruppe enthalten, nennt man **Phospholipide**. Sie bilden eine wichtige Klasse der komplexen Lipide, weil sie für die Struktur der Cytoplasmamembran sehr wichtig sind (siehe *Abschnitt 4.2.1*).

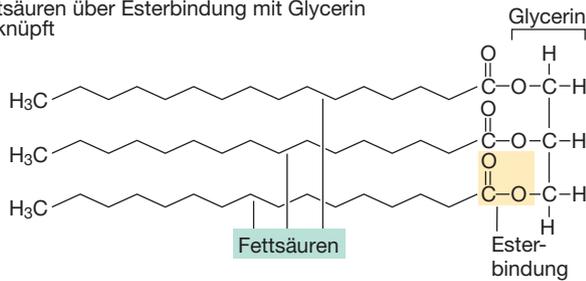
Die amphipathischen Eigenschaften der Lipide machen sie zu idealen Strukturbestandteilen der Membran. Lipide sammeln sich, um Membranen zu bilden; der *hydrophile* (Glycerin-) Anteil bleibt mit dem Cytoplasma und der externen Umgebung in Kontakt, während der *hy-*

**Häufige Fettsäuren:**

(a)

**Einfache Lipide (Triglyceride):**

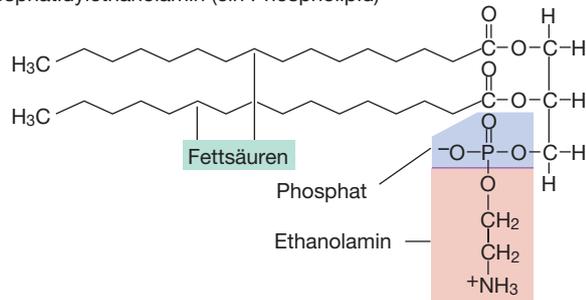
Fettsäuren über Esterbindung mit Glycerin verknüpft



(b)

**Komplexes Lipid:**

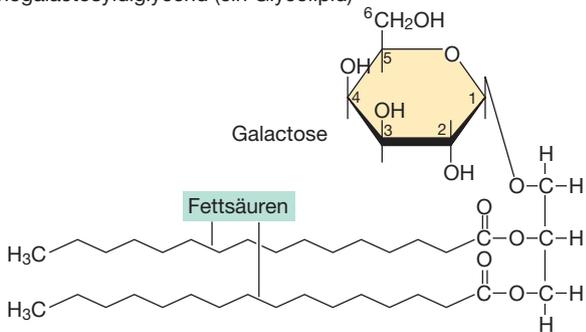
Phosphatidylethanolamin (ein Phospholipid)



(c)

**Komplexe Lipide:**

Monogalactosyldiglycerid (ein Glycolipid)



(d)

**Abbildung 3.7: Fettsäuren, einfache Lipide (Fette) und komplexe Lipide.** Einfache Lipide (b) werden durch eine Dehydratisierungsreaktion zwischen Fettsäuren und Glycerin gebildet, aus der eine Esterverknüpfung entsteht. Die Fettsäurezusammensetzung einer Zelle variiert mit der Wachstumstemperatur.

*drophobe* Anteil innerhalb der Membran eingebettet bleibt (siehe *Abschnitte 4.2.1* und *4.4.3*). Auf Grund dieser Eigenschaften sind Membranen ideale Permeabilitätsbarrieren. Dadurch, dass polare Substanzen die hydrophobe Region der Lipide nicht passieren können, wird die Membran undurchlässig und verhindert ein Auslaufen der cytoplasmatischen Bestandteile. Dieses bedeutet aber auch, dass für die Zellfunktion wichtige polare Substanzen nicht in die Zellen hineingelangen können. Die-

sen Teil der Geschichte heben wir uns aber für das nächste Kapitel auf (Transport, siehe *Abschnitt 4.2.1*).

## Zusammenfassung und Wiederholungsfragen

Lipide enthalten sowohl hydrophobe als auch hydrophile Bestandteile. Auf Grund ihrer chemischen Eigenschaften sind sie ideale Strukturbestandteile der Cytoplasmamembran.

- Welcher Bestandteil des Fettsäuremoleküls ist hydrophob, welcher hydrophil?
- Worin unterscheidet sich ein Phospholipid von einem Triglycerid?
- Zeichnen Sie die chemische Struktur von Butyrat, einer völlig gesättigten C<sub>4</sub>-Fettsäure.

# Informationstragende Makromoleküle

# 3.3

Anders als bei Polysacchariden und Lipiden enthält die Sequenz der Monomere in Nucleinsäuren und Proteinen genetische Information. Nucleinsäuren und Proteine sind daher *informationstragende* Makromoleküle.

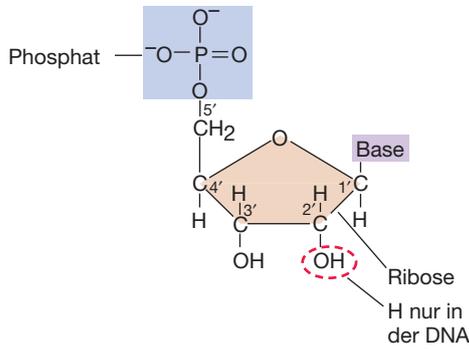
**3.3.1 Nucleinsäuren**

Die Nucleinsäure Desoxyribonucleinsäure (DNA) und die Ribonucleinsäure (RNA) sind Makromoleküle, die aus Monomeren bestehen, welche man *Nucleotide* nennt. Daher sind die DNA und die RNA **Polynucleotide**. Wie wir bereits wissen, trägt die DNA den genetischen Abdruck der Zelle, während die RNA als intermediäres Molekül fungiert, das den Abdruck in definierte Aminosäuresequenzen von Proteinen umwandelt (siehe *Abbildung 1.4*).

Ein Nucleotid besteht aus drei Bestandteilen: einem Zucker mit fünf Kohlenstoffatomen, entweder Ribose (in der RNA) oder Desoxyribose (in der DNA), einer Stickstoffbase und einem Phosphatmolekül  $\text{PO}_4^{3-}$ . Die Grundstruktur der Nucleotide in der DNA und der RNA ist sehr ähnlich (► *Abbildung 3.8*).

**Nucleotide**

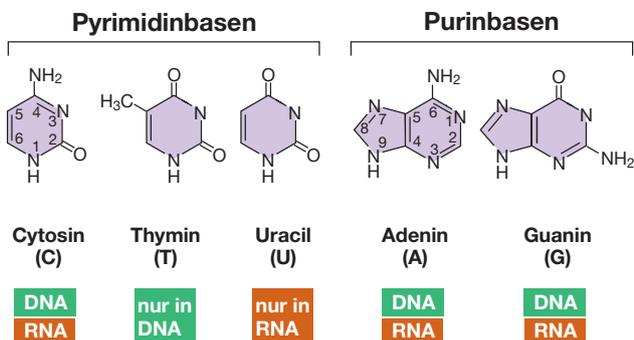
Die Stickstoffbasen der Nucleinsäure gehören einer von zwei chemischen Klassen an. *Purinbasen* – **Adenin** und **Guanin** – enthalten zwei verschmolzene heterozyklische Ringe (Ringe, die mehr als eine Art von Kohlenstoffatom enthalten). *Pyrimidinbasen* – **Thymin**, **Cytosin** und **Uracil** – enthalten einen sechsgliedrigen heterozyklischen Ring (► *Abbildung 3.9*). Guanin, Adenin und Cytosin kommen sowohl in der DNA als auch in der RNA vor. Thymin kommt (mit wenigen Ausnahmen) nur in der DNA vor und Uracil nur in der RNA.



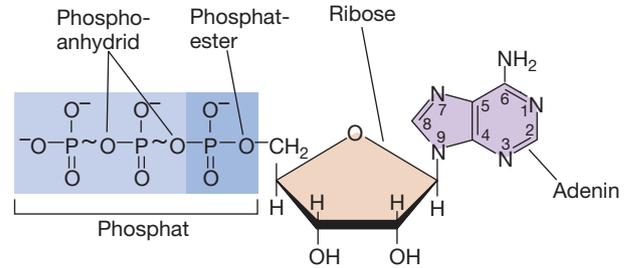
**Abbildung 3.8: Nucleotide.** Die Zahlen auf dem Zucker sind mit einem Strich (') versehen, weil die Ringstruktur der Stickstoffbase auch nummeriert ist (1, 2, 3 etc.) (siehe *Abbildung 3.9*).

Nucleotide bestehen aus einer Stickstoffbase, die durch eine glycosidische Bindung mit einem Pentosezucker verbunden ist. Die glycosidische Bindung liegt zwischen dem ersten Kohlenstoffatom des Zuckers und einem Stickstoffatom der Base. Das Stickstoffatom ist entweder mit 1 (Pyrimidinbase) oder mit 9 (Purinbase) gekennzeichnet. Eine an einen Zucker gebundene Base ohne Phosphatrest wird als **Nucleosid** bezeichnet. **Nucleotide** sind also *Nucleoside*, die einen oder mehrere Phosphatreste enthalten (► *Abbildung 3.10*).

Abgesehen davon, dass Nucleotide wichtige Bestandteile der Nucleinsäure sind, haben sie noch weitere Funktionen. Nucleotide, besonders Adenosintri-phosphat (ATP) (*Abbildung 3.10*), sind Hauptquellen der chemischen Energie, die während der Spaltung einer Phosphatbindung ausreichend Energie freisetzen, um Reaktionen in der Zelle in Gang zu setzen, die Energie benötigen (siehe *Abschnitt 5.3.3*). Andere Nucleotide oder Nucleotidderivate sind an den Oxidations-Reduktions-Reaktionen in der Zelle (siehe *Abschnitt 5.3.2*) als Carrier von Zuckern bei der Biosynthese von Polysacchariden (siehe *Abschnitt 5.6.1*) beteiligt sowie als regulatorische Moleküle, die die Aktivitäten bestimmter Enzyme oder metabolischer Prozesse hemmen oder stimulieren. Wir besprechen hier nur die Rolle der Nucleotide als Bausteine der



**Abbildung 3.9: Struktur der DNA- und RNA-Basen.** Beachten Sie das Nummerierungssystem der Ringe. Indem man die Base an das 1'-Kohlenstoffatom des Zuckerphosphats aus der *Abbildung 3.8* bindet, werden die Pyrimidinbasen durch das N-1-Atom des Ringes und Purinbasen durch das N-9-Atom des Ringes gebunden.



**Abbildung 3.10: Bausteine des wichtigen Nucleotids Adenosintri-phosphat.** Die Energie der Hydrolyse einer Phosphoanhydridbindung (angedeutet als ~) ist größer als die eines Phosphatesters und wird für die Bioenergetik in Kapitel 5 wichtig sein (siehe *Abschnitt 5.3.3*). Adenosin (ein Nucleosid) besteht aus einem Zucker, der an eine stickstoffhaltige Base gebunden ist, dem aber die Phosphatgruppe fehlt.

Nucleinsäuren und damit ihrer entscheidenden Funktion als Informationsträger.

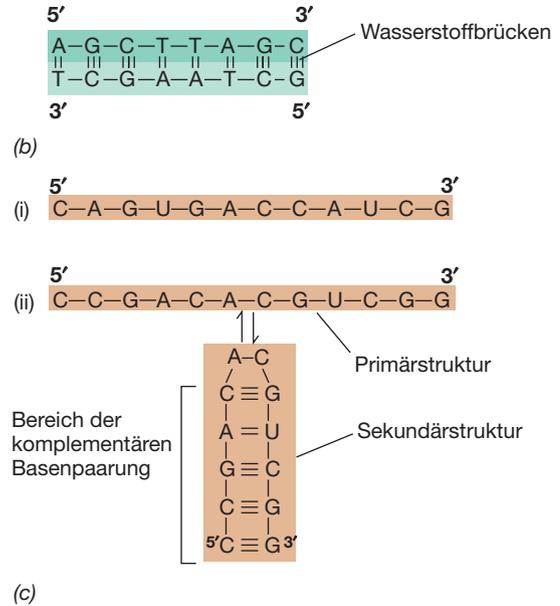
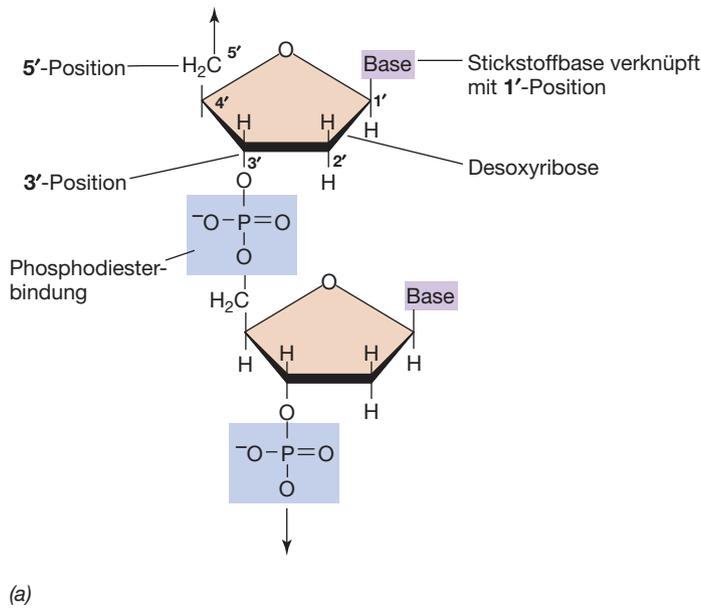
### Nucleinsäuren

Das Rückgrat der Nucleinsäure ist ein Polymer, das abwechselnd aus Zucker- und Phosphatmolekülen besteht (► *Abbildung 3.11*). Polynucleotide bestehen aus Nucleotiden, die über einen Phosphatrest vom dritten Kohlenstoffatom [als 3'-Kohlenstoffatom bezeichnet] eines Zuckers mit dem fünften Kohlenstoffatom (5') des nächsten Zuckers kovalent verbunden sind (*Abbildung 3.11a*). Chemisch betrachtet ist die Phosphatbindung ein **Phosphodiester**, da ein einzelnes Phosphat über eine Esterbindung an zwei getrennte Zucker gebunden ist (*Abbildung 3.11a*).

Man bezeichnet die Nucleotidsequenz in einem DNA- oder RNA-Molekül als **Primärstruktur**. Wie wir gesehen haben, ist die Basensequenz in einem DNA- oder RNA-Molekül informationstragend, denn sie kodiert die Aminosäuresequenz der Proteine oder spezifische ribosomale oder Transfer-RNAs. Die Replikation von DNA und die Synthese von RNA sind zentrale Prozesse im Leben einer Zelle (siehe *Abschnitt 1.1.2* und *Abbildung 1.4*). Später werden wir sehen, dass ein geradezu perfekter Mechanismus abläuft, um einen abbildgetreuen Transfer genetischer Eigenschaften von einer Generation zur nächsten sicherzustellen (siehe *Kapitel 7*).

### Die DNA

In der Zelle liegt die DNA in Form eines Doppelstrangs vor. Jedes Chromosom enthält zwei DNA-Stränge, von denen jeder Hunderte, Tausende oder bis zu Millionen von Nucleotiden enthält, die durch Phosphodiesterbindungen verknüpft sind. Die Stränge selbst sind durch Wasserstoffbrücken verbunden, die sich zwischen den Nucleotiden des einen Strangs und den komplementären Nucleotiden des anderen Strangs bilden. Wenn Purin- und Pyrimidinbasen nebeneinanderliegen, können Wasserstoffbrücken gebildet werden (siehe *Abbildung 3.2c*). Die stabilsten Wasserstoffbrücken entstehen, wenn Guanin (G) mit Cytosin (C) und Adenin (A) mit Thymin (T) Wasserstoffbrücken bilden (siehe *Abbildung 3.2c*). Die spezifische Basenpaarung, A mit T und G mit C, bedeutet, dass die



**Abbildung 3.11: DNA und RNA.** (a) Struktur eines Teils eines DNA-Strangs. Die Stickstoffbasen können Adenin, Guanin, Cytosin oder Thymin sein. In der RNA ist eine OH-Gruppe am 2'-Kohlenstoffatom des Pentosezuckers vorhanden (siehe *Abbildung 3.8*) und Uracil ersetzt Thymin. (b) Vereinfachte DNA-Struktur, in der nur die Stickstoffbasen angegeben sind. Beachten Sie, wie die beiden Stränge in der Basensequenz komplementär ( $A = T$ ;  $G \equiv C$ ) und durch Wasserstoffbrücken verbunden sind. (c) RNA: (i) Eine Sequenz, in der nur die Primärstruktur dargestellt ist; (ii) Eine Sequenz, die eine Sekundärstruktur ermöglicht. In der RNA entstehen Sekundärstrukturen, wenn die Möglichkeit zur Basenpaarung innerhalb eines Stranges entsteht, wie hier gezeigt. In sehr großen RNA-Molekülen wie der ribosomalen RNA (siehe *Abschnitte 7.6.2* und *11.2.1*) enthalten einige Teile des Moleküls nur die Primärstruktur, während andere sowohl die Primär- als auch die Sekundärstruktur aufweisen. Dieses kann zur Bildung stark gefalteter und gedrehter Moleküle führen (siehe *Abbildung 11.11c*), deren biologische Funktion von ihrer endgültigen dreidimensionalen Form abhängt.

beiden DNA-Stränge in der Basensequenz *komplementär* sind. Das heißt, einem G in einem Strang steht ein C in dem gegenüberliegenden Strang gegenüber; wo immer ein T in einem Strang vorkommt, weist der komplementäre Strang ein A auf (*Abbildung 3.11b*).

### Die RNA

Mit wenigen Ausnahmen sind alle Ribonucleinsäuren einsträngige Moleküle. Allerdings können sich RNA-Moleküle in Regionen selbst falten, in denen komplementäre Basenpaarung möglich ist. Dieses Faltungsmuster bezeichnet man als Sekundärstruktur (*Abbildung 3.11c*).

Die RNA erfüllt in der Zelle drei wichtige Aufgaben. Die **Messenger-RNA** (mRNA) enthält die genetische Information der DNA in einem einsträngigen Molekül, dessen Basensequenz zu dem der DNA komplementär ist. Die **Transfer-RNAs** (tRNAs) sind die „Adapter“-Moleküle bei der Proteinsynthese. Transfer-RNAs übersetzen die genetische Information aus der Sprache der Nucleotide in die Sprache der Aminosäuren, der Bausteine der Proteine. **Ribosomale RNAs** (rRNAs), von denen es mehrere Typen gibt, sind wichtige strukturelle und katalytische Bausteine eines *Ribosoms*, des proteinsynthetisierenden Systems der Zelle. In den *Kapiteln 7* und *11* werden wir die verschiedenen RNA-Moleküle im Einzelnen besprechen.

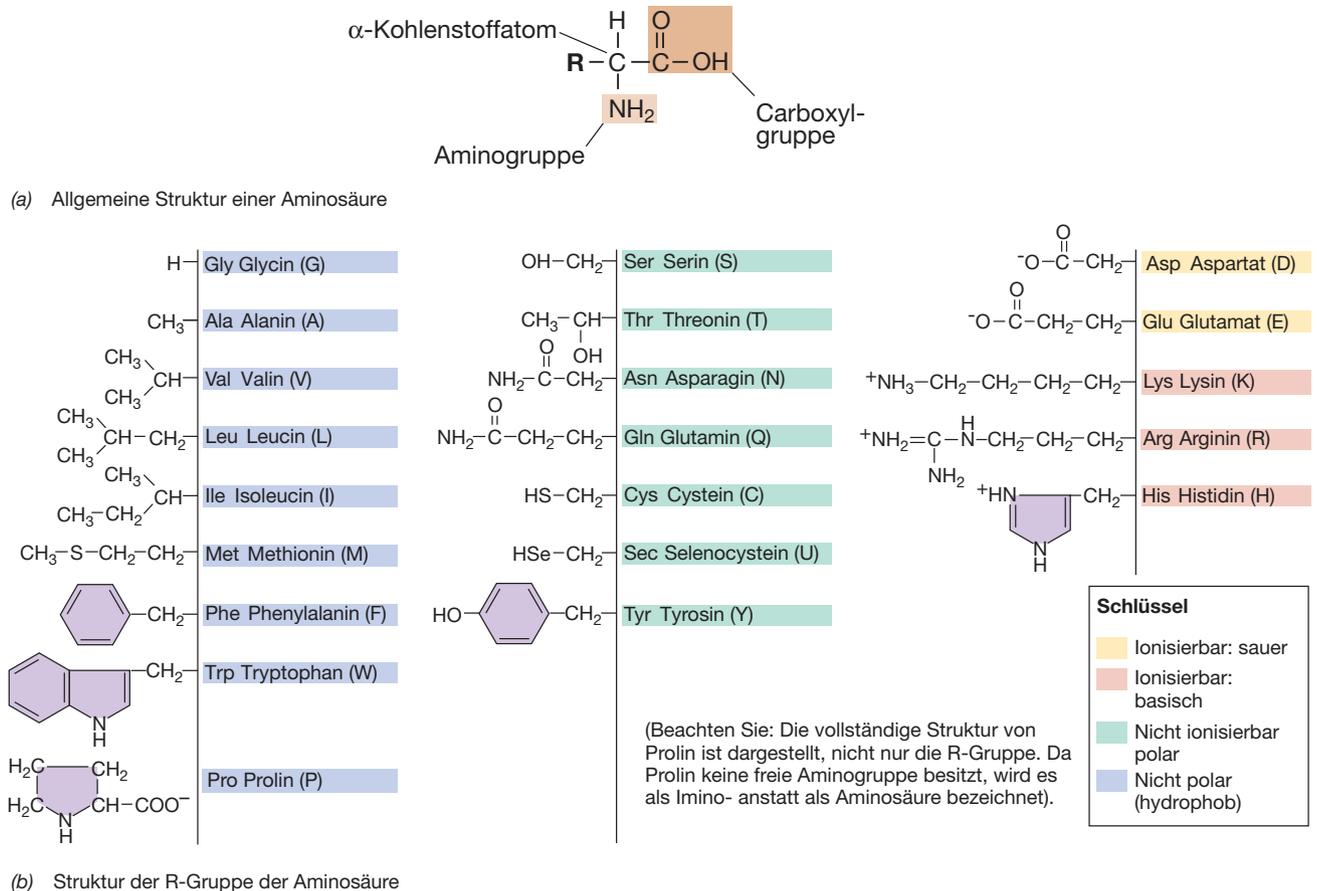
## Zusammenfassung und Wiederholungsfragen

Der Informationsgehalt einer Nucleinsäure wird durch die Sequenz der Stickstoffbasen entlang der Polynucleotidkette bestimmt. Sowohl die RNA als auch die DNA sind informationstragende Makromoleküle. Die RNA kann sich auf verschiedene Weisen falten, um die Sekundärstruktur zu bilden.

- Aus welchen Komponenten besteht ein Nucleotid?
- Worin unterscheidet sich ein Nucleosid von einem Nucleotid?
- Definieren Sie die Unterschiede zwischen der Primär- und der Sekundärstruktur der RNA.

### 3.3.2 Aminosäuren und die Peptidbindung

Aminosäuren sind die Monomere der **Proteine**. Die meisten Aminosäuren bestehen nur aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff, aber zwei der 21 am häufigsten in Zellen vorkommenden Aminosäuren enthalten auch Schwefel und eine enthält Selen. Alle Aminosäuren enthalten zwei wichtige funktionelle Gruppen, eine *Carboxylsäuregruppe* ( $-\text{COOH}$ ) und eine *Aminogruppe* ( $-\text{NH}_2$ ) (*Tabelle 3.1* und *Abbildung 3.12a*). Diese Gruppen sind wichtig, weil zwischen dem Kohlenstoff



**Abbildung 3.12: Struktur der 21 am häufigsten vorkommenden Aminosäuren.** (a) Allgemeine Struktur. (b) R-Gruppen-Struktur. Die Codes mit drei Buchstaben für die Aminosäuren stehen links von den Namen, jene mit einem Buchstaben rechts davon. Siehe auch *Hintergrund* in Kapitel 7 zur Beschreibung einer möglichen 22. Aminosäure.

der Carboxylgruppe einer Aminosäure und dem Stickstoff der Aminogruppe einer zweiten Aminosäure eine **Peptidbindung** entstehen kann (► *Abbildung 3.13*).

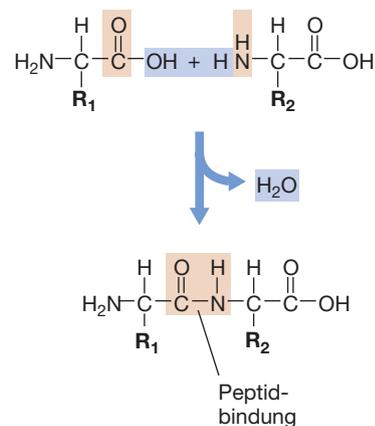
Alle Aminosäuren haben die in *Abbildung 3.12a* dargestellte allgemeine Struktur. Hinzu kommt, dass jede Aminosäure auf Grund ihrer an einen  $\alpha$ -Kohlenstoff gebundenen Seitengruppe (in *Abbildung 3.12a* mit R abgekürzt) einzigartig ist. Der  $\alpha$ -Kohlenstoff ist das Kohlenstoffatom, das unmittelbar neben der Carboxylgruppe liegt. Die Struktur der Seitengruppen variiert erheblich, von einem einfachen Wasserstoffatom in der Aminosäure Glycin zu aromatischen Ringstrukturen in Aminosäuren wie beispielsweise bei Phenylalanin (*Abbildung 3.12b*).

Die chemischen Eigenschaften einer Aminosäure werden in großem Maß von der Natur der Seitenkette bestimmt. Somit können Aminosäuren, die ähnliche chemische Eigenschaften aufweisen, zu einer Aminosäure-„Familie“ zusammengefasst werden wie in *Abbildung 3.12b*. So kann zum Beispiel die Seitenkette eine Carboxylgruppe enthalten wie in Asparaginsäure oder Glutaminsäure, wodurch die Aminosäure *sauer* wird. Andere enthalten zusätzliche Aminogruppen, die sie *basisch* machen.

Alternativ enthalten mehrere Aminosäuren hydrophobe Seitenketten und sind als nicht polare Aminosäuren zusammengefasst. Die Aminosäure Cystein enthält eine Sulf-

hydrylgruppe (—SH), die Aminosäurenketten durch eine Disulfidbindung verknüpfen kann (R—S—S—R).

Die Vielfalt chemisch unterschiedlicher Aminosäuren (*Abbildung 3.12b*) ermöglicht es Zellen, eine gewaltige Anzahl einzigartiger Proteine mit sehr unterschiedlichen chemischen Eigenschaften zu bilden. So enthält zum Beispiel eine Zelle von *Escherichia coli* fast 2000 verschiedene Arten von Proteinen (*Tabelle 3.2*). Dazu gehö-



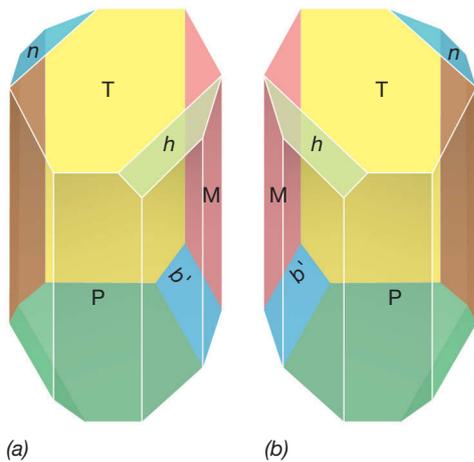
**Abbildung 3.13: Peptidbindung.** R<sub>1</sub> und R<sub>2</sub> beziehen sich auf den variablen Teil (Seitenkette) der Aminosäure (siehe *Abbildung 3.12*). Beachten Sie, dass nach der Peptidbindung eine freie OH-Gruppe für die Bildung der nächsten Peptidbindung bereitsteht (siehe *Abbildung 7.38*).

ren lösliche und in die Membran verankerte Enzyme, Strukturproteine, Transportproteine, Sensorproteine und viele andere. Die *Funktion* eines Proteins wird in erheblichem Maß von seiner Struktur bestimmt. Das Gegenteil ist auch richtig. Die Proteine einer bestimmten funktionellen Klasse zeigen oft eine strukturelle Verwandtschaft.

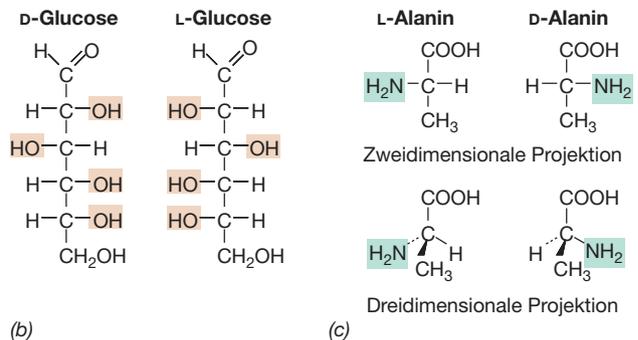
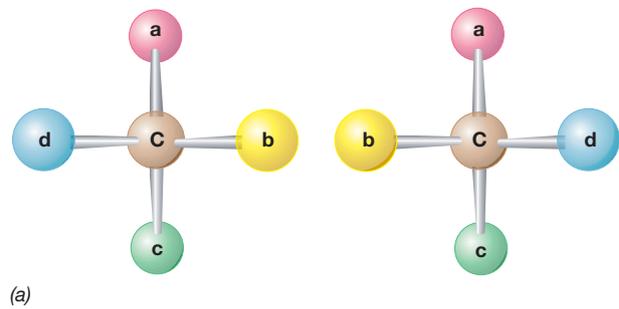
### Isomere

Zwei Moleküle können die gleiche molekulare Formel haben, aber unterschiedliche Strukturen besitzen. Diese verwandten, aber nicht identischen Moleküle nennt man **Isomere**. Louis Pasteur, der berühmte frühe Mikrobiologe, der der Theorie der Spontanzeugung ein Ende setzte, begann seine wissenschaftliche Karriere als Chemiker, der eine Klasse von Isomeren studierte, die so genannten *optischen Isomere*. Mit der Asymmetrie, die Pasteur als Erster in Weinsäurekristallen entdeckte (► *Abbildung 3.14*), legte er den Grundstein für seine spätere Arbeit, die bewies, dass auch lebende Organismen optisch aktive Moleküle (wie beispielsweise Aminosäuren und Zucker) bilden können. (Ein Molekül ist optisch aktiv, wenn eine reine Lösung oder ein Kristall des Moleküls Licht nur in einer Richtung bricht.)

Isomere sind wichtig für die Zellstruktur. So findet man zum Beispiel viele Isomere von gängigen Zuckern als Bausteine der Zellwände von *Bacteria* und *Archaea* (siehe *Abschnitt 4.2.4*). Isomere, die die gleichen Molekül- und Formelstrukturen besitzen, wobei jedoch eines das „Spiegelbild“ des anderen ist, so wie die linke Hand das Spiegelbild der rechten, nennt man **Enantiomere**. Sie sind mit *D* und *L* gekennzeichnet (► *Abbildung 3.15*). In biologischen Systemen dominieren bei Zucker die *D*-Isomere.



**Abbildung 3.14:** Nach Louis Pasteurs Zeichnung der Weinsäurekristalle ( $C_4H_6O_6$ ), die er anfertigte, um seinen berühmten Artikel über optische Aktivität zu illustrieren. (a) Linksdrehender Kristall (*L*-Form). (b) Rechtsdrehender Kristall (*D*-Form). Beachten Sie, dass die zwei Kristalle Spiegelbilder voneinander sind (das heißt, sie sind *Enantiomere*). Mit den Buchstaben auf den Seiten der Kristalle kennzeichnete Pasteur die spiegelbildlichen Flächen der beiden Kristalle. Wir haben diese farbig dargestellt, um die Spiegelbildflächen deutlicher zu zeigen. Pasteur zeigte außerdem, dass der Schimmelpilz *Aspergillus* nur *D*-Weinsäure metabolisieren wird, was ihn in seiner Überzeugung bestärkte, dass chemische Asymmetrie bei Lebensvorgängen eine große Rolle spielt.



**Abbildung 3.15:** **Isomere.** (a) Kugel-Stab-Modell mit Spiegelbildern. (b) Enantiomere der Glucose. (c) Enantiomere der Aminosäure Alanin. Beachten Sie, dass ganz gleich, wie man das dreidimensionale Modell betrachtet, die *L*- und *D*-Formen niemals übereinanderliegen können. In der dreidimensionalen Projektion zeigt der Pfeil *auf* den Betrachter, während die gestrichelte Linie eine von dem Betrachter *entfernte* Ebene zeigt.

Aminosäuren existieren ebenfalls als *D*- oder *L*-Enantiomere. Bei Proteinen benutzen die Zellen eher die *L*-Aminosäure als die *D*-Form (*Abbildung 3.15c*). Dennoch findet man gelegentlich *D*-Aminosäuren in Zellen, vor allem in dem Zellwandpolymer *Peptidoglycan* (siehe *Abschnitt 4.2.4*) und in einigen Peptidantibiotika (siehe *Abschnitt 20.3.4*). Eine Zelle kann Enantiomere durch Enzyme, die man *Racemasen* nennt, umwandeln. Diese katalysieren spezifisch die dafür notwendige Umwandlung. So können beispielsweise einige Prokaryonten auf *L*-Zuckern oder *D*-Aminosäuren wachsen, weil sie diese Formen in das andere Enantiomer umwandeln.

### Zusammenfassung und Wiederholungsfragen

In den Zellen gibt es 21 Aminosäuren, die über *Peptidverbindungen* verknüpft werden können. Es gibt spiegelbildliche Formen (*Enantiomere*) von Zuckern und Aminosäuren, aber in den meisten Polysacchariden und Proteinen findet man jeweils nur ein optisches Isomer.

- Warum kann man behaupten, dass alle Aminosäuren strukturell ähnlich und zugleich verschieden sind?
- Zeichnen Sie bitte die vollständige Struktur eines Dipeptids, das die Aminosäuren Alanin und Tyrosin enthält. Zeichnen Sie auch die Peptidbindung.

- Welche Formen von Enantiomeren kommen im Allgemeinen in den Zuckern und Aminosäuren lebender Organismen vor? Warum hat die Aminosäure Glycin keine verschiedenen Enantiomere?

### 3.3.3 Proteine: Primär- und Sekundärstruktur

Proteine nehmen in der Zellfunktion eine Schlüsselstellung ein. Im Prinzip ist eine Zelle, was sie ist, auf Grund der in ihr enthaltenen Arten und Mengen von Proteinen. Das heißt, jeder Zelltyp besitzt eine andere Zusammensetzung von Proteinen. Daher ist ein Verständnis der Proteinstruktur unerlässlich für das Verstehen von Zelltypen.

Man unterscheidet zwei Hauptklassen von Proteinen, *katalytische* Proteine (*Enzyme*) und *Strukturproteine*. **Enzyme** sind die Katalysatoren einer großen Anzahl chemischer Reaktionen, die in der Zelle ablaufen (siehe Kapitel 5 und 17). Im Gegensatz dazu sind Strukturproteine feste Bestandteile aller Zellstrukturen, die aus Membranen, Zellwänden und cytoplasmatischen Komponenten bestehen. Alle Proteine haben gewisse strukturelle Merkmale, auf die wir jetzt eingehen werden.

#### Die Primärstruktur

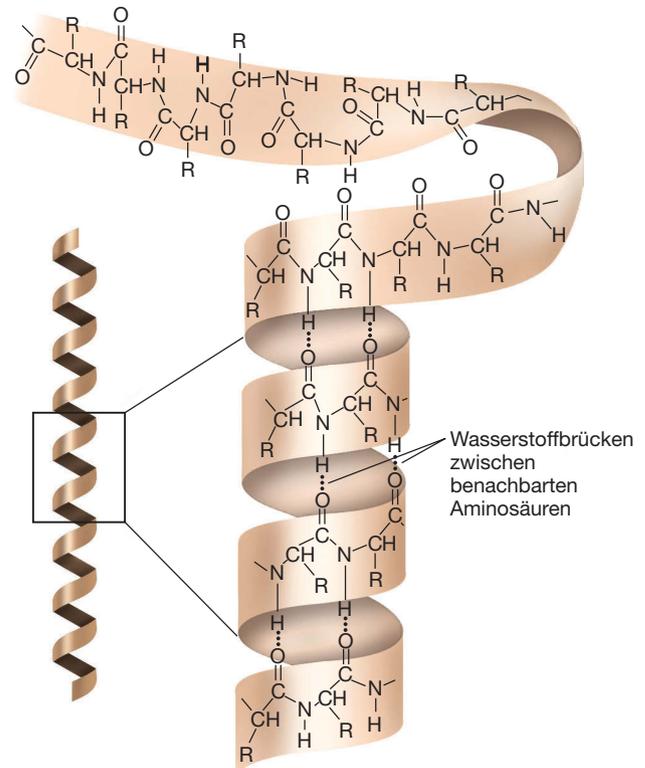
Proteine sind Polymere aus Aminosäuren, die mit kovalenten Peptidbindungen verbunden sind (Abbildung 3.13). Zwei durch eine Peptidbindung verknüpfte Aminosäuren bilden ein *Dipeptid*, drei Aminosäuren ein *Tripeptid* und so weiter. Viele durch Peptidbindungen kovalent verknüpfte Aminosäuren nennt man **Polypeptide**.

Proteine bestehen aus einem oder mehreren Polypeptiden. Die Anzahl der Aminosäuren ist von Protein zu Protein verschieden. Uns sind Proteine mit nur 15 und bis zu 10.000 Aminosäuren bekannt. Da Proteine sich in ihrer Zusammensetzung, Sequenz und Anzahl der Aminosäuren unterscheiden können, ist es einsichtig, dass Struktur und Funktionen von Proteinen erheblich variieren können.

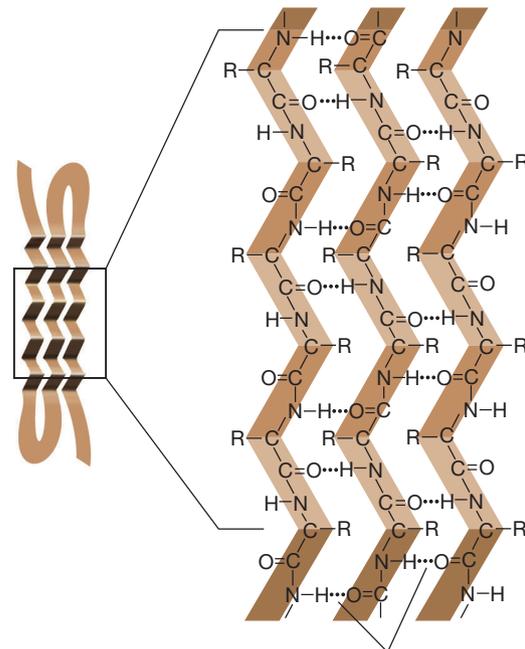
Die lineare Anordnung der Aminosäuren in einem Polypeptid nennt man **Primärstruktur**. Die Primärstruktur eines Polypeptids ist sehr wichtig, weil eine vorgegebene Primärstruktur nur mit bestimmten Faltungsmustern übereinstimmt. Nur das endgültig gefaltete Polypeptid wird biologisch aktiv.

#### Die Sekundärstruktur

Die Wechselwirkungen in den R-Gruppen der Aminosäuren eines Polypeptids bewirken, dass sich das Molekül dreht und auf spezifische Weise faltet. Dies führt zur Bildung von **Sekundärstrukturen** (Abbildung 3.16). Wasserstoffbrücken, die schwachen, nicht kovalenten Verbindungen, die wir zuvor besprochen hatten (siehe Abschnitt 3.1.1), spielen bei der Sekundärstruktur von Polypeptiden eine wichtige Rolle. Eine häufig auftretende Sekundärstruktur ist die  $\alpha$ -Helix. Um sich eine  $\alpha$ -Helix bildlich vorzustellen, denken Sie sich ein Polypeptid, das um einen Zylinder gewickelt wurde



(a)



(b)

**Abbildung 3.16: Sekundärstruktur der Polypeptide.** (a)  $\alpha$ -Helix-Sekundärstruktur. Beachten Sie, dass die Bildung von Wasserstoffbrücken nicht die R-Gruppen einbezieht, sondern stattdessen zwischen Atomen der Peptidbindungen stattfindet. (b)  $\beta$ -Faltblatt-Sekundärstruktur.

(Abbildung 3.16a). In dieser gedrehten Struktur nähern sich die Sauerstoff- und die Stickstoffatome der verschiedenen Aminosäuren so weit, dass Wasserstoffbrücken gebildet werden. Diese Möglichkeit der Wasser-

stoffbrückenbildung verleiht der  $\alpha$ -Helix ihre Stabilität (*Abbildung 3.16a*).

Die Primärstruktur einiger Polypeptide ermöglicht die Bildung einer anderen Sekundärstruktur, die man  $\beta$ -Faltblatt nennt. Im  $\beta$ -Faltblatt faltet sich die Aminosäurekette im Polypeptid in sich vor und zurück, anstatt eine  $\alpha$ -Helix zu bilden. Allerdings befähigt das  $\beta$ -Faltblatt ebenso wie die  $\alpha$ -Helix Wasserstoffatome, Wasserstoffbrücken zu bilden (*Abbildung 3.16b*). Normalerweise entsteht aus der  $\beta$ -Faltblatt-Sekundärstruktur ein eher festes Polypeptid, während eine  $\alpha$ -Helix-Sekundärstruktur biegsamer ist. Somit wird beispielsweise ein Enzym, dessen Aktivität von seiner Biegsamkeit abhängt, hauptsächlich eine  $\alpha$ -Helix-Sekundärstruktur aufweisen. Im Gegensatz dazu wird ein Strukturprotein, das an der zellulären Gerüstbildung beteiligt ist, große Regionen mit  $\beta$ -Faltblatt-Sekundärstruktur enthalten.

Viele Polypeptide enthalten Regionen mit  $\alpha$ -Helix- und Regionen mit  $\beta$ -Faltblatt-Sekundärstruktur. Das Faltungsmuster und die Position im Molekül werden von den Möglichkeiten zur Wasserstoffbrückenbildung und den hydrophoben Wechselwirkungen bestimmt (siehe *Abbildung 3.17*). Diese strukturellen Regionen, die man *Domänen* nennt, sind normalerweise Segmente des Polypeptids, die im endgültigen Proteinmolekül spezifische Funktionen übernehmen.

### 3.3.4 Proteine: Höhere Strukturordnung und Denaturierung

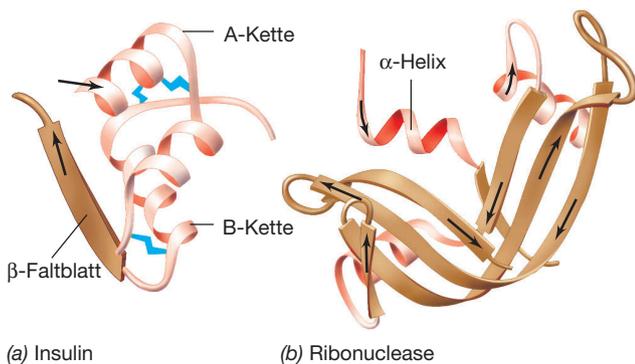
Wenn ein Protein eine Sekundärstruktur erreicht hat, dann faltet es sich weiter, um ein noch stabileres Molekül zu bilden. Diese Faltung führt zur Bildung einer einzigartigen dreidimensionalen Form, die man die *Tertiärstruktur* eines Proteins nennt.

Ebenso wie die Sekundärstruktur wird die **Tertiärstruktur** letztlich durch die Primärstruktur bestimmt. Allerdings wird die Tertiärstruktur in gewissem Maß auch von der Sekundärstruktur des Moleküls bestimmt, weil die Seitenkette jeder Aminosäure in dem Polypep-

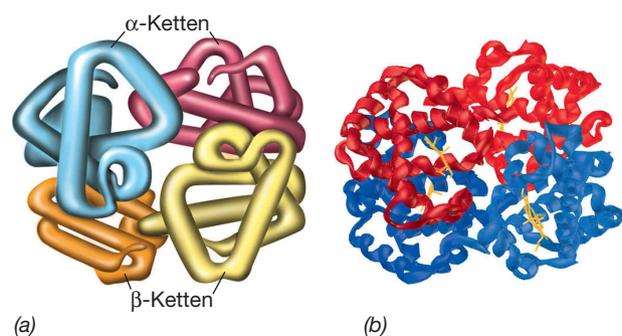
tid auf spezifische Weise angeordnet ist (*Abbildung 3.16*). Wenn noch weitere Wasserstoffbrücken, kovalente Bindungen, hydrophobe Wechselwirkungen oder Wechselwirkungen zwischen Atomen entstehen, dann wird sich das Polypeptid so falten, dass diese sich bilden können (*Abbildung 3.17*). Die Tertiärfaltung eines Polypeptids bildet Regionen oder Furchen im Molekül (*Abbildung 3.17* und *Abbildung 3.18*), die für die Bindung weiterer Moleküle wichtig sind (beispielsweise die Bindung eines Substrats an ein Enzym oder der DNA an ein spezifisches regulatorisches Protein) (siehe *Abschnitte 5.2.2* und *8.3.1*).

Sehr häufig faltet sich ein Polypeptid so, dass benachbarte Sulfhydrylgruppen von Cysteinresten exprimiert werden. Diese freien —SH-Gruppen können kovalente Bindungen eingehen, um *Disulfidbindungen* zwischen zwei Aminosäuren zu bilden. Wenn die Cysteinreste in verschiedenen Polypeptiden eines Proteins liegen, dann verknüpft die Disulfidbindung physikalisch die beiden Moleküle (*Abbildung 3.17a*). Ferner kann sich ein einzelnes Polypeptid spontan falten und selbst eine Disulfidbindung ausbilden, vorausgesetzt, dass in dem Molekül eine Disulfidbindung entstehen kann.

Wenn ein Protein aus zwei oder mehreren Polypeptiden besteht, und dies ist bei vielen Proteinen der Fall, dann bezeichnet man die Anzahl und den Typ der Polypeptide als **Quartärstruktur**, die das endgültige Proteinmolekül bildet (*Abbildung 3.18*). Bei Proteinen mit Quartärstruktur enthält jedes Polypeptid, das man *Untereinheit* nennt, eine Primär-, Sekundär- und Tertiärstruktur. Einige Proteine enthalten Vielfachkopien einer einzigen Untereinheit. Ein Protein, das beispielsweise zwei identische Untereinheiten besitzt, würde man *Homodimer* nennen. Andere Proteine können unterschiedliche Untereinheiten besitzen, wobei jede in einer oder mehreren Kopien vorliegt (ein *Heterodimer* zum Beispiel enthält jeweils eine Kopie von zwei verschiedenen Polypeptiden). Die Untereinheiten bei Proteinen mit vielen Untereinheiten werden durch nicht kovalente Wechsel-



**Abbildung 3.17:** Tertiärstrukturen von Polypeptiden mit Regionen der  $\alpha$ -Helix- oder der  $\beta$ -Faltblatt-Sekundärstruktur. (a) Insulin, ein Protein, das zwei Polypeptidketten besitzt (siehe *Abschnitt 31.2.1*); beachten Sie, dass die B-Kette sowohl eine  $\alpha$ -Helix- als auch eine  $\beta$ -Faltblatt-Sekundärstruktur enthält, und sehen Sie, wie Disulfidbindungen (blau) das Faltungsmuster mit bestimmen (Tertiärstruktur). (b) *Ribonuclease*, ein großes Protein mit mehreren Regionen mit  $\alpha$ -Helix- und  $\beta$ -Faltblatt-Sekundärstruktur.



**Abbildung 3.18:** Quartärstruktur eines menschlichen Hämoglobins. (a) Es gibt zwei Arten von Polypeptiden im Hämoglobin,  $\alpha$ -Ketten (blau und rot) und  $\beta$ -Ketten (orange und gelb), aber insgesamt vier Polypeptide in dem endgültigen Proteinmolekül ( $\alpha$  und  $\beta$  beziehen sich hier auf die Namen der Ketten, nicht auf die Sekundärstruktur des Polypeptids). Es wurden verschiedene Farben verwendet, um die vier Ketten zu unterscheiden. (b) Molekulare Struktur des menschlichen Hämoglobins, bestimmt durch Röntgenstrukturanalyse. In dieser Ansicht hat jede Kette ( $\alpha$  und  $\beta$ ) eine eigene Farbe.

wirkungen (Wasserstoffbrücken, Van-der-Waals-Kräfte und hydrophobe Wechselwirkungen) zusammengehalten oder durch kovalente Bindungen, normalerweise Disulfidbindungen zwischen Untereinheiten.

### Denaturierung

Wenn Proteine extremen Temperaturen, pH-Werten, bestimmten Chemikalien oder Metallen ausgesetzt werden, die auf ihre Faltung einwirken, dann können sie **denaturiert** werden (► *Abbildung 3.19*). Infolge der Denaturierung entfalten sich die Proteine, wobei die höhere Strukturordnung (Sekundärstruktur, Tertiärstruktur und Quartärstruktur, wenn von Bedeutung) des Moleküls zerstört wird. Je nach Intensität der Denaturierung kann das Polypeptid, nachdem das Denaturierungsmittel entfernt wurde, wieder gefaltet werden (*Abbildung 3.19*).

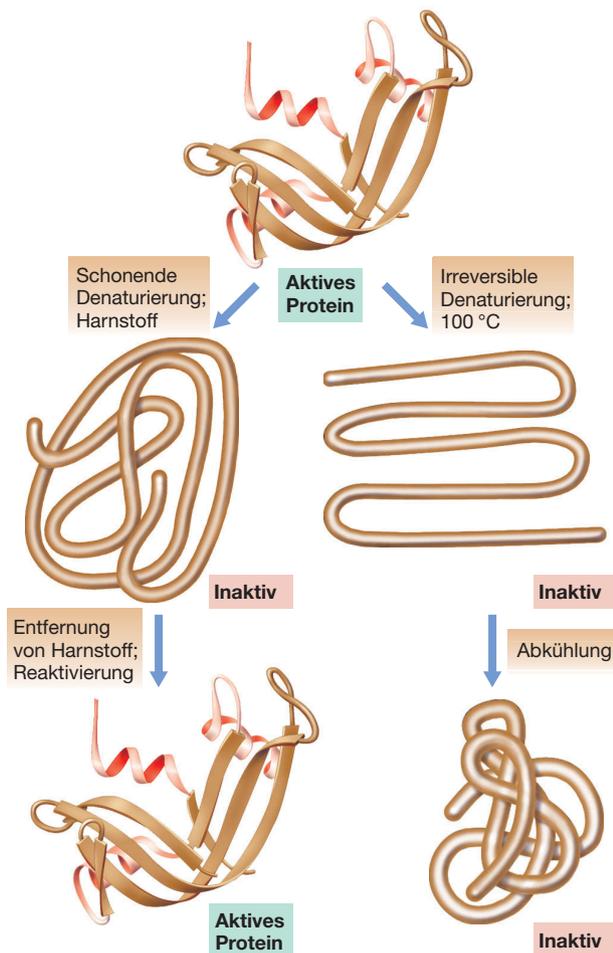
Normalerweise gehen die biologischen Eigenschaften eines Proteins bei der Denaturierung verloren. Die Peptidbindungen (*Abbildung 3.13*) sind allerdings nicht betroffen und so *behält* ein denaturiertes Molekül *seine Primärstruktur*. Dies beweist, dass die biologische Aktivität nicht in der Primärstruktur eines Proteins liegt, sondern

vielmehr von der einzigartigen Form des gefalteten Moleküls abhängt, die in letzter Konsequenz von der Primärstruktur bestimmt wird. Mit anderen Worten: Die Faltung eines Polypeptids verleiht ihm eine einzigartige Struktur, die mit einer *spezifischen* biologischen Funktion einhergeht.

Denaturierung ist nicht allein von akademischem Interesse, denn der Prozess ist eine der wichtigsten Methoden, um Mikroorganismen zu zerstören. So sind beispielsweise Alkohole wie Phenol und Ethanol wirkungsvolle Desinfektionsmittel, weil sie leicht in Zellen eindringen und deren Proteine irreversibel denaturieren. Daher sind diese chemischen Mittel nützlich, um leblose Gegenstände zu desinfizieren wie zum Beispiel Oberflächen und sie sind im Haushalt, im Krankenhaus und in der Industrie von großem praktischem Wert (siehe *Kapitel 20*).

### Was wir noch vorhaben

Nachdem wir uns mit der Chemie des Lebens beschäftigt haben, können wir die strukturellen Beziehungen in Zellen besser verstehen. Im nächsten Kapitel werden wir sehen, wie sich verschiedene Makromoleküle zu wesentlichen Teilen der Zelle verbinden; dazu gehören die Membran, die Zellwand und die Geißel. Anschließend werden wir in Kapitel 5 die metabolischen Eigenschaften der Zelle erörtern. Der Metabolismus, die *Maschinenfunktion* einer Zelle, treibt die Biosynthese und den Zusammenbau der Makromoleküle an, die *Kodierungsfunktion* einer Zelle (siehe *Abschnitte 1.1.2* und *1.1.4*). Das Zusammenspiel dieser Prozesse führt zum Zellwachstum (*Kapitel 6*). Das Zellwachstum führt zur Bildung von *Zellpopulationen* und Gruppen von Populationen bilden *mikrobielle Gemeinschaften*. Mikroorganismen haben im Allgemeinen als Gemeinschaften die größten ökologischen Auswirkungen auf ihre Habitate.



**Abbildung 3.19: Denaturierung des Proteins Ribonuclease.** Die Struktur der Ribonuclease ist in *Abbildung 3.17b* dargestellt. Beachten Sie, dass infolge der irreversiblen Denaturierung eine falsche Faltung entsteht, aus der ein für immer zerstörtes Molekül resultiert (vom Standpunkt der biologischen Funktionsfähigkeit aus betrachtet).

### Zusammenfassung und Wiederholungsfragen

Die Primärstruktur eines Proteins wird von seiner Aminosäuresequenz bestimmt, aber die Faltung der Polypeptide (höhere Strukturordnung) bestimmt die Funktion des Proteins in der Zelle.

- Definieren Sie die Begriffe Primär-, Sekundär- und Tertiärstruktur im Hinblick auf die Proteinstruktur.
- Worin unterscheidet sich ein Polypeptid von einem Protein?
- Welche sekundären Strukturmerkmale bewirken, dass  $\beta$ -Faltblätter stabiler als  $\alpha$ -Helices sind?
- Nennen Sie Anzahl und Arten der Polypeptide in einem homotetrameren Protein.
- Beschreiben Sie die strukturellen und biologischen Effekte der Denaturierung eines Proteins. Welchen praktischen Nutzen hat das Wissen von der Denaturierung der Proteine?

Auf unserer Reise durch dieses Buch kann es sich als sinnvoll erweisen, gelegentlich zu Kapitel 3 zurückzukehren, um sich die Grundprinzipien der Chemie des Lebens wieder vor Augen zu führen. Obwohl die Gemeinschaft der Mikroorganismen eine nahezu unbegrenzte Diversität von Makromolekülen entwickelt hat, basiert diese Diversität doch im Grunde auf Variationen der vier Klassen von Makromolekülen, die in diesem Ka-

pitel besprochen wurden. Wie jeder erfolgreiche Mikrobiologe weiß, ist das Verständnis der Biochemie von Proteinen, Lipiden, Nucleinsäuren und Polysacchariden außerordentlich wichtig und zahlt sich bestens aus, wenn man die Grundlagen und die darüber hinausgehenden Prinzipien der Mikrobiologie in den Griff bekommen möchte.

### Verständnisfragen

1. Welches sind die wichtigsten Elemente in lebenden Organismen? Warum können Sauerstoff und Wasserstoff besonders in lebenden Organismen in sehr großen Mengen vorhanden sein (siehe *Abschnitt 3.1.1*)?
2. Definieren Sie den Begriff *Molekül*. Aus wie vielen Atomen besteht ein Molekül des Gases Wasserstoff? Aus wie vielen Atomen besteht ein Glucosemolekül (siehe *Abschnitte 3.1.1* und *3.2.1*)?
3. Betrachten Sie die Struktur der Stickstoffbase *Cytosin* in *Abbildung 3.1*. Zeichnen Sie die Struktur und beschriften Sie die Positionen aller Einfach- und Doppelbindungen im Cytosinmolekül (siehe *Abschnitt 3.1.1*).
4. Vergleichen und unterscheiden Sie die Begriffe *Monomer* und *Polymer*. Nennen Sie drei Beispiele biologisch bedeutender Polymere und listen Sie die Monomere auf, aus denen sich diese zusammensetzen. Welche Klassen von Makromolekülen kommen (nach Gewicht) am häufigsten in der Zelle vor (siehe *Abschnitt 3.1.1* und *3.1.2*)?
5. Nennen Sie die Bestandteile eines einfachen Lipids. Wie unterscheidet sich ein Triglycerid von einem komplexen Lipid (siehe *Abschnitt 3.2.2*)?
6. Betrachten Sie die Strukturen des Triglycerids und von Phosphatidyl-Ethanolamin in *Abbildung 3.7*. Wie würde die Substitution von Phosphat und Ethanolamin durch eine Fettsäure die chemischen Eigenschaften des Lipids verändern (siehe *Abschnitt 3.2.2*)?
7. RNA und DNA sind ähnliche Arten von Makromolekülen, die allerdings auch unterschiedliche Eigenschaften besitzen. Nennen Sie drei Beispiele, worin sich RNA und DNA chemisch und physikalisch unterscheiden. Welche Funktionen haben DNA und RNA in der Zelle (siehe *Abschnitt 3.3.1*)?
8. Erklären Sie den Namen *Aminosäuren*. Schreiben Sie die allgemeine Strukturformel einer Aminosäure auf. Erklären Sie die Bedeutung der R-Gruppe für die endgültige Proteinstruktur. Warum ist die Aminosäure *Cystein* von besonderer Bedeutung für die Proteinstruktur (siehe *Abschnitt 3.3.2*)?
9. Welche Art der chemischen Reaktion zwischen zwei Aminosäuren führt zur Bildung einer Peptidbindung (siehe *Abschnitt 3.3.2*)?
10. Definieren Sie die Begriffe Primär-, Sekundär-, Tertiär- und Quartärstruktur im Hinblick auf Proteine. Auf welche dieser Struktur(en) wirkt der Denaturierungsprozess?
11. Bitte setzen Sie die fehlenden Wörter ein. Eine *glycosidische* Bindung ist für ein \_\_\_\_\_, was eine \_\_\_\_\_ Bindung für ein Polypeptid und eine \_\_\_\_\_ für eine Nucleinsäure ist. Diese Bindungen sind Beispiele für \_\_\_\_\_ Bindungen, die chemisch wesentlich stärker sind als schwache Bindungen wie beispielsweise \_\_\_\_\_ und \_\_\_\_\_ (siehe *Kapitel 3*).

### Transferaufgaben

1. Betrachten Sie bitte die folgenden RNA-Nucleotidsequenzen: (a) GUCAAAGAC, (b) ACGUAACC. Kann eines dieser RNA-Moleküle eine Sekundärstruktur besitzen? Wenn dies der Fall sein sollte, zeichnen Sie bitte die mögliche(n) Sekundärstruktur(en).
2. Einige wenige lösliche (cytoplasmatische) Proteine enthalten einen hohen Anteil an hydrophilen Aminosäuren. Wie würde Ihrer Meinung nach die Tertiärstruktur dieser Proteine aussehen? Begründen Sie Ihre Meinung.
3. Zellen der Gattung *Halobacterium*, eines Archaeons, das in sehr salzigen Lebensräumen vorkommt, enthalten mehr als fünf Mol (M) Kalium ( $K^+$ ). Infolge dieses hohen Gehalts an  $K^+$  sind viele cytoplasmatische Proteine der Zellen von *Halobacterium* mit zwei spezifischen Aminosäuren angereichert, die in den Proteinen von *Halobacterium* in wesentlich größeren Mengen vorkommen als in funktionell ähnlichen Proteinen von *Escherichia coli* (dessen Cytoplasma nur eine sehr geringe Konzentration von  $K^+$  enthält). Welche Aminosäuren sind in den Proteinen von *Halobacterium* angereichert und warum? (*Hinweis*: Welche Aminosäuren könnten am besten die *positiven* Ladungen von  $K^+$  neutralisieren?)
4. Wenn man eine Kultur des Bakteriums *Escherichia coli*, eines Bewohners des menschlichen Darms, in ein Becherglas mit kochendem Wasser gibt, geschehen fast sofort bedeutende Veränderungen. Wenn man allerdings eine Kultur von *Pyrodictium*, einem hyperthermophilen Bakterium, das am besten in heißen Quellen wächst, in das gleiche Becherglas gibt, finden diese Veränderungen nicht statt. Bitte erklären Sie dieses Phänomen.
5. Schauen Sie sich *Abbildung 3.6b* an und beschreiben Sie dann die Unterschiede, die die Einzigartigkeit jedes dieser Polymere ausmachen. Wenn man alle glycosidischen Bindungen in diesen Polymeren hydrolysierte, welche Moleküle blieben übrig?
6. Schauen Sie sich *Abbildung 3.12b* an. Welche chemische Eigenschaft aller blau gekennzeichneten Aminosäuren eint diese zu einer „Familie“?