

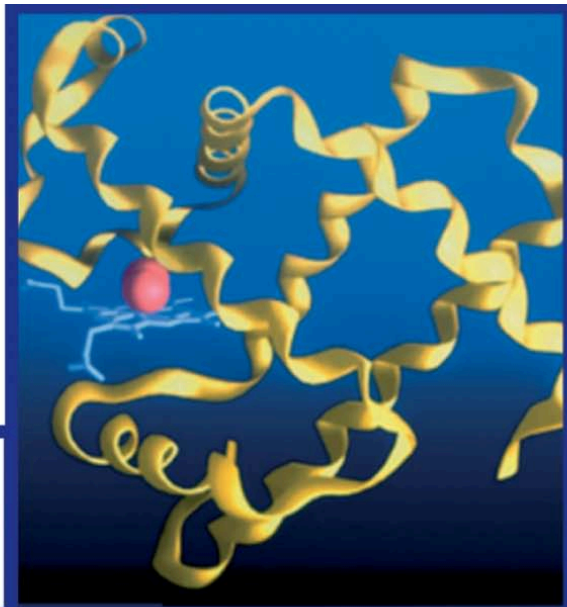
**bio**  
biologie

H. Robert Horton  
Laurence A. Moran  
K. Gray Scrimgeour  
Marc D. Perry  
J. David Rawn

# Biochemie

4., aktualisierte Auflage

**bio**  
biologie



H. Robert Horton  
Laurence A. Moran  
K. Gray Scrimgeour  
Marc D. Perry  
J. David Rawn

# Biochemie

4., aktualisierte Auflage

Aus dem Amerikanischen von Carsten Biele

Mit über 750 Abbildungen

PEARSON  
Studium

---

ein Imprint von Pearson Education  
München • Boston • San Francisco • Harlow, England  
Don Mills, Ontario • Sydney • Mexico City  
Madrid • Amsterdam

# Biochemie

## Inhaltsverzeichnis

Biochemie - 4., aktualisierte Auflage

Inhaltsübersicht

Inhaltsverzeichnis

Vorwort

Für Studenten

Für Dozenten

Der Buchaufbau

Danksagungen

Korrektoren der vierten Auflage

Korrektoren früherer Auflagen

Didaktische Elemente und Zusatzinformationen

Die Exkurs-Kästen

Die Beispielrechnung-Kästen

Weitere Elemente und Zusatzinformationen

Die Companion Website

Die Autoren

I Einleitung

1 Einführung in die Biochemie

1.1 Biochemie: Eine moderne Wissenschaft

1.2 Die chemischen Elemente des Lebens

1.3 Viele wichtige Makromoleküle sind Polymere

1.3.1 Proteine

1.3.2 Polysaccharide

1.3.3 Nucleinsäuren

1.3.4 Lipide und Membranen

1.4 Die Energetik des Lebens

1.4.1 Reaktionsgeschwindigkeiten und Gleichgewichte

1.4.2 Thermodynamik

1.4.3 Gleichgewichtskonstanten und Änderungen der Gibbs'schen Freien Standardenthalpie

1.5 Biochemie und Evolution

1.6 Die Zelle als Basiseinheit des Lebens

1.7 Prokaryontische Zellen: Strukturelle Merkmale

1.8 Eukaryontische Zellen: Strukturelle Merkmale

1.8.1 Der Zellkern

1.8.2 Das endoplasmatische Reticulum und der Golgi-Apparat

1.8.3 Mitochondrien und Chloroplasten

1.8.4 Spezialisierte Vesikel

1.8.5 Das Cytoskelett

# Inhaltsverzeichnis

1.9 Ein Bild von der lebenden Zelle

1.10 Multidisziplinäre Biochemie

## 2 Wasser

2.1 Die Polarität des Wassermoleküls

2.2 Wasserstoffbrückenbindungen im Wasser

2.3 Wasser als hervorragendes Lösungsmittel

2.3.1 Löslichkeit von ionischen und polaren Substanzen in Wasser

2.3.2 Zelluläre Konzentrationen und Diffusion

2.3.3 Der osmotische Druck

2.4 Unpolare Substanzen sind in Wasser schwer löslich

2.5 Nichtkovalente Wechselwirkungen

2.5.1 Ladungs-Ladungs-Wechselwirkungen

2.5.2 Wasserstoffbrückenbindungen

2.5.3 Van-der-Waals-Kräfte

2.5.4 Hydrophobe Wechselwirkungen

2.6 Wasser als Nucleophil

2.7 Die Ionisierung (Autoprotolyse) von Wasser

2.8 Die pH-Skala

2.9 Säuredissoziationskonstanten schwacher Säuren

2.10 Pufferlösungen - Widerstand gegen pH-Änderungen

Übungsaufgaben

## II Struktur und Funktion

### 3 Aminosäuren und die Primärstruktur von Proteinen

3.1 Allgemeine Struktur von Aminosäuren

3.2 Strukturen der zwanzig Standard-Aminosäuren in Proteinen

3.2.1 Aliphatische Seitenketten

3.2.2 Aromatische Seitenketten

3.2.3 Schwefelhaltige Seitenketten

3.2.4 Seitenketten mit alkoholischen Gruppen

3.2.5 Basische Seitenketten

3.2.6 Saure Seitenketten und ihre Amidderivate

3.2.7 Die Hydrophobie der Seitenketten von Aminosäuren

3.3 Andere Aminosäuren und Aminosäurederivate

3.4 Ionisierung von Aminosäuren

3.5 Peptidbindungen zwischen Aminosäuren in Proteinen

3.6 Techniken der Proteinreinigung

3.7 Analysetechniken

3.8 Aminosäurezusammensetzung von Proteinen

3.9 Bestimmung der Aminosäuresequenz

3.10 Strategien zur Proteinsequenzierung

3.11 Bestimmung von evolutionären Beziehungen durch den Vergleich der Sequenz von Proteinen

Übungsaufgaben

# Inhaltsverzeichnis

## 4 Proteine: Dreidimensionale Struktur und Funktion

- 4.1 Die vier Organisationsebenen von Proteinstrukturen
- 4.2 Methoden zur Bestimmung der Proteinstruktur
- 4.3 Die Konformation der Peptidgruppe
- 4.4 Die -Helix
- 4.5 -Stränge und -Faltblätter
- 4.6 Loops und Turns
- 4.7 Die Tertiärstruktur von Proteinen
  - 4.7.1 Supersekundärstrukturen
  - 4.7.2 Domänen
  - 4.7.3 Domänenstruktur und Funktion
- 4.8 Die Quartärstruktur von Proteinen
- 4.9 Denaturierung und Renaturierung von Proteinen
- 4.10 Proteinfaltung und Stabilität
  - 4.10.1 Der hydrophobe Effekt
  - 4.10.2 Wasserstoffbrückenbindungen
  - 4.10.3 Van-der-Waals- und Ladungs-Ladungs-Wechselwirkungen
  - 4.10.4 Unterstützung der Proteinfaltung durch molekulare Chaperone
- 4.11 Kollagen, ein fibrilläres Protein
- 4.12 Die Strukturen von Myoglobin und Hämoglobin
- 4.12 Bindung von Sauerstoff an Myoglobin und Hämoglobin
  - 4.13.1 Reversible Bindung von Sauerstoff an Häm
  - 4.13.2 Sauerstoffbindungskurven von Myoglobin und Hämoglobin
  - 4.13.3 Allosterie des Hämoglobins
- 4.14 Bindung von spezifischen Antikörpern an Antigene
  - Übungsaufgaben

## 5 Enzyme

- 5.1 Die sechs Enzym-Klassen
- 5.2 Eigenschaften von Enzymen aus kinetischen Experimenten
  - 5.2.1 Chemische Kinetik
  - 5.2.2 Enzymkinetik
- 5.3 Die Michaelis-Menten-Gleichung
  - 5.3.1 Ableitung der Michaelis-Menten-Gleichung
  - 5.3.2 Die katalytische Konstante
  - 5.3.3 Die Bedeutung von KM
- 5.4 Kinetische Konstanten als Maß für Enzymaktivität und katalytische Effizienz
- 5.5 Messung von KM und Vmax
- 5.6 Kinetik von Multisubstrat-Reaktionen
- 5.7 Reversible Hemmung von Enzymen
  - 5.7.1 Kompetitive Hemmung
  - 5.7.2 Unkompetitive Hemmung
  - 5.7.3 Nichtkompetitive Hemmung
  - 5.7.4 Anwendungen der Enzymhemmung

# Inhaltsverzeichnis

5.8 Irreversible Hemmung von Enzymen

5.9 Allosterische Enzyme mit kooperativer Substratbindung

5.10 Die Regulation der enzymatischen Aktivität

5.10.1 Phosphofruktokinase ein allosterisches Enzym

5.10.2 Allgemeine Eigenschaften von allosterischen Enzymen

5.10.3 Zwei Theorien der allosterischen Regulation

5.10.4 Regulation durch kovalente Modifizierung

5.11 Multienzymkomplexe und multifunktionelle Enzyme

Übungsaufgaben

## 6 Enzymatische Mechanismen

6.1 Terminologie der mechanistischen Chemie

6.1.1 Nucleophile Substitutionen

6.1.2 Spaltungsreaktionen

6.1.3 Redoxreaktionen

6.2 Stabilisierung von Übergangszuständen durch Katalysatoren

6.3 Grundlegende chemische Prozesse bei der enzymatischen Katalyse

6.3.1 Polare Aminosäurereste in aktiven Zentren

6.3.2 Säure-Base-Katalyse

6.3.3 Kovalente Katalyse

6.3.4 Einfluss des pH-Wertes auf enzymatische Reaktionsgeschwindigkeiten

6.4 Diffusionskontrollierte Reaktionen

6.4.1 Triosephosphat-Isomerase

6.4.2 Superoxid-Dismutase

6.5 Die Rolle der Substratbindung bei der enzymatischen Katalyse

6.5.1 Der Annäherungseffekt

6.5.2 Schwache Substratbindung

6.5.3 Induced fit

6.5.4 Stabilisierung des Übergangszustandes

6.6 Lysozym

6.7 Eigenschaften von Serin-Proteasen

6.7.1 Zymogene als inaktive Enzymvorstufen

6.7.2 Substratspezifität von Serin-Proteasen

6.7.3 Grundlagen der katalytischen Aktivität der Serin-Proteasen

Übungsaufgaben

## 7 Coenzyme und Vitamine

7.1 Anorganische Kationen als Cofaktoren vieler Enzyme

7.2 Klassifikation von Coenzymen

7.3 ATP und andere Nucleotid-Cosubstrate

7.4 NAD<sup>+</sup> und NADP<sup>+</sup>

7.5 FAD und FMN

7.6 Coenzym A

7.7 Thiaminpyrophosphat - TPP

7.8 Pyridoxalphosphat - PLP

7.9 Biotin

# Inhaltsverzeichnis

7.10 Tetrahydrofolat

7.11 Cobalamin

7.12 Liponamid

7.13 Fettlösliche Vitamine

7.13.1 Vitamin A

7.13.2 Vitamin D

7.13.3 Vitamin E

7.13.4 Vitamin K

7.14 Ubichinon

7.15 Proteine als Coenzyme

7.16 Cytochrome

Übungsaufgaben

## 8 Kohlenhydrate

8.1 Monosaccharide als chirale Verbindungen

8.2 Cyclisierung von Aldosen und Ketosen

8.3 Konformationen von Monosacchariden

8.4 Derivate von Monosacchariden

8.4.1 Zuckerphosphate

8.4.2 Desoxyzucker

8.4.3 Aminozucker

8.4.4 Zuckeralkohole

8.4.5 Zuckersäuren

8.4.6 Ascorbinsäure

8.5 Disaccharide und andere Glycoside

8.5.1 Strukturen von Disacchariden

8.5.2 Reduzierende und nichtreduzierende Zucker

8.5.3 Nucleoside und andere Glycoside

8.6 Polysaccharide

8.6.1 Stärke und Glycogen

8.6.2 Cellulose und Chitin

8.7 Glycokonjugate

8.7.1 Proteoglycane

8.7.2 Peptidoglycane

8.7.3 Glycoproteine

Übungsaufgaben

## 9 Lipide und Membranen

9.1 Strukturelle und funktionelle Vielfalt von Lipiden

9.2 Fettsäuren

9.3 Triacylglycerine

9.4 Glycerophospholipide

9.5 Sphingolipide

9.6 Steroide

9.7 Andere biologisch bedeutende Lipide

9.8 Aufbau biologischer Membranen aus Lipiddoppelschichten und Proteinen

# Inhaltsverzeichnis

9.8.1 Lipiddoppelschichten

9.8.2 Fluid-Mosaik-Modell der biologischen Membranen

9.9 Lipiddoppelschichten und Membranen als dynamische Strukturen

9.10 Die drei Membranprotein-Klassen

9.11 Membrantransport

9.11.1 Thermodynamik des Membrantransports

9.11.2 Poren und Kanäle

9.11.3 Passiver Transport

9.11.4 Aktiver Transport

9.11.5 Endocytose und Exocytose

Transduktion extrazellulärer Signale

9.12.1 G-Proteine als Signaltransduktoren

9.12.2 Der Adenylat-Cyclase-Signalweg

9.12.3 Der Phosphoinositid-Signalweg

9.12.4 Rezeptor-Tyrosin-Kinasen

Übungsaufgaben

## III Stoffwechsel und Bioenergetik

### 10 Einführung in den Stoffwechsel

10.1 Der Stoffwechsel als Summe zellulärer Reaktionen

10.2 Stoffwechselwege

10.2.1 Stoffwechselwege - Sequenzen von Reaktionen

10.2.2 Der Stoffwechsel läuft über viele einzelne Schritte

10.2.3 Regulation von Stoffwechselwegen

10.2.4 Die Evolution von Stoffwechselwegen

10.3 Hauptstoffwechselwege in Zellen

10.4 Kompartimentierung und der Stoffwechsel verschiedener Organe

10.5 Tatsächliche Änderung der Gibbs'schen Freien Enthalpie - Spontaneität von Stoffwechselreaktionen

10.6 Die Freie Enthalpie von ATP

10.7 Die Rolle von ATP im Stoffwechsel

10.7.1 Übertragung von Phosphorylgruppen

10.7.2 Synthese von ATP durch Phosphorylgruppenübertragung

10.8 Hohe Freie Hydrolyseenthalpien von Thioestern

10.9 Speicherung der Energie aus biologischen Oxidationen in reduzierten Coenzymen

10.9.1 Die Gibbs'sche Freie Reaktionsenthalpie und das Reduktionspotenzial

10.9.2 Gewinnung von Freier Enthalpie aus der Oxidation von NADH

10.10 Experimentelle Methoden zur Untersuchung des Stoffwechsels

Übungsaufgaben

### 11 Glycolyse

11.1 Die enzymatischen Reaktionen der Glycolyse

11.2 Die zehn enzymatisch katalysierten Schritte der Glycolyse

11.2.1 Hexokinase

11.2.2 Glucose-6-phosphat-Isomerase



# Inhaltsverzeichnis

- 11.2.3 Phosphofruktokinase-1
- 11.2.4 Aldolase
- 11.2.5 Triosephosphat-Isomerase
- 11.2.6 Glycerinaldehyd-3-phosphat-Dehydrogenase
- 11.2.7 Phosphoglycerat-Kinase
- 11.2.8 Phosphoglycerat-Mutase
- 11.2.9 Enolase
- 11.2.10 Pyruvat-Kinase

## 11.3 Das Schicksal des Pyruvats

- 11.3.1 Umsetzung von Pyruvat zu Ethanol
- 11.3.2 Reduktion von Pyruvat zu Lactat

## 11.4 Änderung der Freien Enthalpie im Verlauf der Glycolyse

## 11.5 Regulation der Glycolyse

- 11.5.1 Die Regulation von Hexosetransportern
- 11.5.2 Regulation der Hexokinase
- 11.5.3 Regulation der Phosphofruktokinase-1
- 11.5.4 Regulation der Pyruvat-Kinase
- 11.5.5 Der Pasteur-Effekt

## 11.6 Eintritt anderer Zucker in die Glycolyse

- 11.6.1 Umwandlung von Fructose in Glycerinaldehyd- 3- phosphat
- 11.6.2 Umwandlung von Galactose in Glucose-1-phosphat
- 11.6.3 Umwandlung von Mannose in Fructose-6-phosphat

## 11.7 Der Entner-Doudoroff-Weg in Bakterien

Übungsaufgaben

# 12 Gluconeogenese, Pentosephosphatweg und Glycogenstoffwechsel

## 12.1 Gluconeogenese

- 12.1.1 Pyruvat-Carboxylase
- 12.1.2 Phosphoenolpyruvat-Carboxykinase
- 12.1.3 Fructose-1,6-bisphosphatase
- 12.1.4 Glucose-6-phosphatase

## 12.2 Vorstufen der Gluconeogenese

- 12.2.1 Lactat
- 12.2.2 Aminosäuren
- 12.2.3 Glycerin
- 12.2.4 Propionat und Lactat
- 12.2.5 Acetat

## 12.3 Die Regulation der Gluconeogenese

## 12.4 Der Pentosephosphatweg

- 12.4.1 Oxidative Phase
- 12.4.2 Nichtoxidative Phase
- 12.4.3 Reaktionen der Transketolase und der Transaldolase

## 12.5 Glycogenstoffwechsel

- 12.5.1 Glycogensynthese
- 12.5.2 Glycogenabbau

## 12.6 Regulation des Glycogenstoffwechsels

# Inhaltsverzeichnis

- 12.6.1 Regulation des Glycogenstoffwechsels durch Hormone
- 12.6.2 Reziproke Regulation von Glycogen-Phosphorylase und Glycogen-Synthase
- 12.6.3 Intrazelluläre Regulation des Glycogenstoffwechsels über interkonvertierbare Enzyme

## 12.7 Aufrechterhaltung eines konstanten Glucosespiegels in Säugetieren

Übungsaufgaben

## 13 Der Citronensäurezyklus

- 13.1 Umwandlung von Pyruvat in Acetyl-CoA
- 13.2 Der Citronensäurezyklus und die Oxidation von Acetyl-CoA

### 13.3 Die Enzyme des Citronensäurezyklus

- 13.3.1 Citrat-Synthase
- 13.3.2 Aconitase
- 13.3.3 Isocitrat-Dehydrogenase
- 13.3.4 Der Ketoglutarat-Dehydrogenase-Komplex
- 13.3.5 Succinyl-CoA-Synthetase
- 13.3.6 Succinat-Dehydrogenase-Komplex
- 13.3.7 Fumarase
- 13.3.8 Malat-Dehydrogenase

### 13.4 Reduzierte Coenzyme als Energielieferanten für die ATP-Produktion

### 13.5 Regulation des Citronensäurezyklus

### 13.6 Azyklische Verläufe des Citronensäurezyklus

### 13.7 Der Glyoxylatzyklus

### 13.8 Evolution des Citronensäurezyklus

Übungsaufgaben

## 14 Elektronentransport und ATP-Synthese

### 14.1 Membrangebundener Elektronentransport und ATP-Synthese - ein Überblick

### 14.2 Mitochondrien

### 14.3 Die chemiosmotische Theorie und die protonenmotorische Kraft

- 14.3.1 Historischer Hintergrund der chemiosmotischen Theorie
- 14.3.2 Die protonenmotorische Kraft

### 14.4 Elektronentransport

- 14.4.1 Komplexe I bis IV
- 14.4.2 Cofaktoren beim Elektronentransport

### 14.5 Komplex I

### 14.6 Komplex II

### 14.7 Komplex III

### 14.8 Komplex IV

### 14.9 Komplex V: ATP-Synthase

### 14.10 Aktiver Transport von ATP, ADP und Pi durch die innere Mitochondrienmembran

### 14.11 Das P/O-Verhältnis

### 14.12 NADH-Shuttle-Systeme in Eukaryonten

### 14.13 Andere Elektronendonatoren und terminale Elektronenakzeptoren

# Inhaltsverzeichnis

## 14.14 Superoxid-Anionen

Übungsaufgaben

## 15 Photosynthese

### 15.1 Pigmente und Lichtsammelkomplexe

### 15.2 Bakterielle Photosysteme

15.2.1 Photosystem II

15.2.2 Photosystem I

15.2.3 Gekoppelte Photosysteme und Cytochrom

15.2.4 Reduktionspotenziale und Gibbs'sche Freie Enthalpien bei der Photosynthese

15.2.5 Photosynthetische Komplexe in innenliegenden Membranen

### 15.3 Photosynthese in Pflanzen

15.3.1 Chloroplasten

15.3.2 Photosysteme in Pflanzen

15.3.3 Organisation der Photosysteme in Chloroplasten

### 15.4 Fixierung von CO<sub>2</sub>: Der Calvin-Zyklus

15.4.1 Der Calvin-Zyklus

15.4.2 Rubisco: Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase

15.4.3 Oxygenierung von Ribulose-1,5-bisphosphat

15.4.4 Calvin-Zyklus: Reduktions- und Regenerationsphase

### 15.5 Saccharose- und Stärkestoffwechsel in Pflanzen

### 15.6 Zusätzliche Wege zur CO<sub>2</sub>-Fixierung

15.6.1 Der C<sub>4</sub>-Zyklus

15.6.2 Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM)

15.6.3 CO<sub>2</sub>-Fixierung in Bakterien

Übungsaufgaben

## 16 Lipidstoffwechsel

### 16.1 Biosynthese von Fettsäuren

16.1.1 Synthese von Malonyl-ACP und Acetyl-ACP

16.1.2 Die Startreaktion der Fettsäurebiosynthese

16.1.3 Die Reaktionen der Elongationsphase der Fettsäuresynthese

16.1.4 Aktivierung von Fettsäuren

16.1.5 Elongasen und Desaturasen

### 16.2 Synthese von Triacylglycerinen und Glycerophospholipiden

### 16.3 Synthese von Eicosanoiden

### 16.4 Synthese von Etherlipiden

### 16.5 Synthese von Sphingolipiden

### 16.6 Synthese von Cholesterin

16.6.1 Phase 1: Vom Acetyl-CoA zum Isopentenylpyrophosphat

16.6.2 Phase 2: Vom Isopentenylpyrophosphat zum Squalen

16.6.3 Phase 3: Vom Squalen zum Cholesterin

16.6.4 Andere Produkte des Isoprenoidstoffwechsels

### 16.7 Fettsäureoxidation

16.7.1 Die Reaktionen der -Oxidation

16.7.2 Vergleich von Fettsäuresynthese und -Oxidation

# Inhaltsverzeichnis

- 16.7.3 Transport von Fettsäureacyl-CoA in die Mitochondrien
- 16.7.4 ATP-Produktion durch die Fettsäureoxidation
- 16.7.5 -Oxidation von ungesättigten Fettsäuren und Fettsäuren mit ungerader Kohlenstoffzahl

## 16.8 Produktion von eukaryontischen Lipiden an einer Vielzahl von Orten

## 16.9 Hormonelle Regulation des Lipidstoffwechsels in Säugetieren

## 16.10 Absorption und Mobilisierung von Brennstofflipiden in Säugetieren

- 16.10.1 Absorption von Nahrungslipiden
- 16.10.2 Lipoproteine
- 16.10.3 Serumalbumin

## 16.11 Ketonkörper als Brennstoffmoleküle

- 16.11.1 Synthese der Ketonkörper in der Leber
  - 16.11.2 Oxidation von Ketonkörpern in Mitochondrien
- Übungsaufgaben

# 17 Aminosäurestoffwechsel

## 17.1 Stickstoffkreislauf und Stickstofffixierung

## 17.2 Assimilation von Ammoniak

- 17.2.1 Einbau von Ammoniak in Glutamat und Glutamin
- 17.2.2 Transaminierungen

## 17.3 Synthese von Aminosäuren

- 17.3.1 Aspartat und Asparagin
- 17.3.2 Lysin, Methionin und Threonin
- 17.3.3 Alanin, Valin, Leucin und Isoleucin
- 17.3.4 Glutamat, Glutamin, Arginin und Prolin
- 17.3.5 Serin, Glycin und Cystein
- 17.3.6 Phenylalanin, Tyrosin und Tryptophan
- 17.3.7 Histidin

## 17.4 Aminosäuren als Vorstufen im Stoffwechsel

- 17.4.1 Von Glutamat, Glutamin und Aspartat abgeleitete Produkte
- 17.4.2 Von Serin und Glycin abgeleitete Produkte
- 17.4.3 Synthese von Stickstoffmonoxid aus Arginin

## 17.5 Proteinumsatz

## 17.6 Aminosäurekatabolismus

- 17.6.1 Alanin, Asparagin, Aspartat, Glutamat und Glutamine
- 17.6.2 Arginin, Histidin und Prolin
- 17.6.3 Glycin und Serin
- 17.6.4 Threonin
- 17.6.5 Verzweigt-kettige Aminosäuren
- 17.6.6 Methionin
- 17.6.7 Cystein
- 17.6.8 Phenylalanin, Tryptophan und Tyrosin
- 17.6.9 Lysin

## 17.7 Umwandlung von Ammoniak in Harnstoff im Harnstoffzyklus

- 17.7.1 Synthese von Carbamoylphosphat
- 17.7.2 Die Reaktionen des Harnstoffzyklus
- 17.7.3 Versorgung des Harnstoffzyklus mit Stickstoffsubstraten

# Inhaltsverzeichnis

17.8 Erzeugung von Hydrogencarbonat im renalen Glutaminstoffwechsel

Übungsaufgaben

## 18 Nucleotidstoffwechsel

18.1 Synthese von Purinnucleotiden

18.2 Synthese anderer Purinnucleotide aus IMP

18.3 Synthese von Pyrimidinnucleotiden

18.3.1 Der Pyrimidinnucleotid-Biosyntheseweg

18.3.2 Regulation der Pyrimidinsynthese

18.4 Synthese von CTP aus UMP

18.5 Reduktion von Ribonucleotiden zu Desoxyribonucleotiden

18.6 Methylierung von dUMP zu dTMP

18.7 Wiederverwertung von Purin- und Pyrimidinbasen

18.8 Purinkatabolismus

18.9 Der Purinnucleotidzyklus im Muskel

18.10 Pyrimidinkatabolismus

Übungsaufgaben

## IV Biologischer Informationsfluss

### 19 Nucleinsäuren

19.1 Nucleotide als Bausteine von Nucleinsäuren

19.1.1 Ribose und Desoxyribose

19.1.2 Purin- und Pyrimidinbasen

19.1.3 Nucleoside

19.1.4 Nucleotide

19.2 Die doppelsträngige Struktur der DNA

19.2.1 3'5'-Phosphodiester-Brücken zwischen Nucleotiden

19.2.2 Eine Doppelhelix aus zwei antiparallelen Strängen

19.2.3 Stabilisierung der Doppelhelix durch schwache Wechselwirkungen

19.2.4 Konformationen doppelsträngiger DNA

19.3 Superspiralisierte DNA

19.4 RNA-Klassen

19.5 Chromatin - Organisation von DNA in eukaryontischen Zellen

19.5.1 Nucleosomen

19.5.2 Höhere Organisationsebenen der Chromatinstruktur

19.5.3 DNA-Verpackung in Bakterien

19.6 Nucleasen und die Hydrolyse von Nucleinsäuren

19.6.1 Alkalische Hydrolyse von RNA

19.6.2 RNA-Hydrolyse durch Ribonucleasen

19.6.3 Restriktionsendonucleasen

19.6.4 Die Bindung von EcoRI an DNA

19.7 Nutzung von Restriktionsendonucleasen

Übungsaufgaben

### 20 DNA: Replikation, Reparatur und Rekombination

20.1 Bidirektionale chromosomale DNA-Replikation

# Inhaltsverzeichnis

## 20.2 DNA-Polymerase

- 20.2.1 Elongation durch Nucleotidylgruppenübertragungen
- 20.2.2 Die Bindung der DNA-Polymerase III an die Replikationsgabel
- 20.2.3 Korrektur von Replikationsfehlern

## 20.3 Simultane Synthese von zwei Strängen durch die DNA-Polymerase

- 20.3.1 Die diskontinuierliche Synthese des Folgestrangs
- 20.3.2 RNA-Primer bei der Synthese der Okazaki-Fragmente
- 20.3.3 Verknüpfung der Okazaki-Fragmente durch die DNA-Polymerase I und die DNA-Ligase

## 20.4 Modell des Replisoms

## 20.5 Initiation und Termination der DNA-Replikation

## 20.6 Die DNA-Replikation in Eukaryonten

## 20.7 DNA-Reparatur

- 20.7.1 Reparatur nach einer Photodimerisierung - ein Beispiel für eine direkte Reparatur
- 20.7.2 Nucleotid-Excisionsreparatur

## 20.8 Homologe Rekombination

- 20.8.1 Das Holliday-Modell der allgemeinen Rekombination
  - 20.8.2 Rekombination in *E. coli*
  - 20.8.3 Rekombination als Form der Reparatur
- Übungsaufgaben

## 21 Transkription und RNA-Prozessierung

### 21.1 RNA-Typen

### 21.2 RNA-Polymerase

- 21.2.1 RNA-Polymerase - ein oligomeres Protein
- 21.2.2 Die Kettenverlängerung

### 21.3 Initiation der Transkription

- 21.3.1 Die 5'→3'-Orientierung der Gene
- 21.3.2 Zusammenbau des Transkriptionskomplexes am Promotor
- 21.3.3 Erkennung des Promotors durch die -Untereinheiten
- 21.3.4 Konformationsänderung der DNA durch die RNA-Polymerase

### 21.4 Termination der Transkription

### 21.5 Transkription in Eukaryonten

- 21.5.1 Eukaryontische RNA-Polymerasen und Transkriptionsfaktoren
- 21.5.2 Eukaryontische Transkriptionsfaktoren
- 21.5.3 Die Rolle des Chromatins bei der eukaryontischen Transkription

### 21.6 Regulation der Transkription

### 21.7 Das lac-Operon als Beispiel negativer und positiver Regulation

- 21.7.1 Blockade der Transkription durch den lac-Repressor
- 21.7.2 Die Struktur des lac-Repressors
- 21.7.3 Aktivierung der Transkription durch das Katabolitaktivatorprotein

### 21.8 Posttranskriptionale RNA-Prozessierung

- 21.8.1 Prozessierung von tRNA
- 21.8.2 Prozessierung von rRNA

### 21.9 Eukaryontische mRNA-Prozessierung

# Inhaltsverzeichnis

21.9.1 Modifizierte Enden von eukaryontischen mRNA-Molekülen

21.9.2 Spleißen eukaryontischer mRNA

Übungsaufgaben

## 22 Proteinbiosynthese ò Translation

22.1 Der genetische Code

22.2 Transfer-RNA

22.2.1 Die dreidimensionale Struktur von tRNA-Molekülen

22.2.2 Basenpaarungen zwischen tRNA-Anticodons und mRNA-Codons

22.3 Aminoacyl-tRNA-Synthetasen

22.3.1 Die Reaktion der Aminoacyl-tRNA-Synthetasen

22.3.2 Spezifität von Aminoacyl-tRNA-Synthetasen

22.3.3 Korrekturleseaktivität von Aminoacyl-tRNA-Synthetasen

22.4 Ribosomen

22.4.1 Der Aufbau von Ribosomen aus ribosomaler RNA und Proteinen

22.4.2 Aminoacyl-tRNA-Bindungsstellen in Ribosomen

22.5 Initiation der Translation

22.5.1 Initiator-tRNA

22.5.2 Zusammenlagerung des Initiationskomplexes am Initiationscodon

22.5.3 Initiationsfaktoren

22.5.4 Initiation der Translation in Eukaryonten

22.6 Die Elongation

22.6.1 Bindung der Aminoacyl-tRNA in der A-Stelle

22.6.2 Transpeptidierung - Bildung der neuen Peptidbindung

22.6.3 Translokation

22.7 Termination der Translation

22.8 Die hohen Energiekosten der Proteinbiosynthese

22.9 Regulation der Proteinbiosynthese

22.9.1 Kopplung der Synthese ribosomaler Proteine an den Zusammenbau von Ribosomen in E. coli

22.9.2 Kontrolle der Globinsynthese durch die Verfügbarkeit von Häm

22.9.3 Regulation des E. coli-trp-Operons durch Repression und Attenuation

22.10 Posttranslationale Prozessierung

22.10.1 Die Signalthypothese

22.10.2 Glycosylierung von Proteinen

Übungsaufgaben

## 23 Methoden der Gentechnik

23.1 Herstellung rekombinanter DNA

23.2 Klonierungsvektoren

23.2.1 Plasmidvektoren

23.2.2 Der Bakteriophage

als Vektor

23.2.3 Shuttle-Vektoren

23.2.4 Künstliche Hefechromosomen als Vektoren

23.3 Identifizierung von transformierten Wirtszellen

23.3.1 Selektion mit Marker-Genen

# Inhaltsverzeichnis

23.3.2 Selektion in Eukaryonten

23.3.3 Sichtbare Farbmarker: Insertionsinaktivierung des -Galactosidase-Gens

23.4 Genombibliotheken

23.5 cDNA-Bibliotheken

23.6 Screening einer Bibliothek

23.7 Chromosomenwanderung (Chromosome Walking)

23.8 Expression von Proteinen mithilfe der Technik der rekombinanten DNA

23.8.1 Prokaryontische Expressionsvektoren

23.8.2 Expression von Proteinen in Eukaryonten

23.9 Anwendungen der Technik der rekombinanten DNA

23.9.1 Pflanzen-Gentechnik

23.9.2 Prokaryonten-Gentechnik

23.10 Humanmedizinische Anwendungen

23.11 Die Polymerasekettenreaktion

23.12 Ortsspezifische Mutagenese klonierter DNA

## Anhang

A Glossar biochemischer Fachbegriffe

B Index

C Bildnachweis

Gebräuchliche Abkürzungen in der Biochemie

## Copyright



# Copyright

Daten, Texte, Design und Grafiken dieses eBooks, sowie die eventuell angebotenen eBook-Zusatzdaten sind urheberrechtlich geschützt. Dieses eBook stellen wir lediglich als **persönliche Einzelplatz-Lizenz** zur Verfügung!

Jede andere Verwendung dieses eBooks oder zugehöriger Materialien und Informationen, einschließlich

- der Reproduktion,
- der Weitergabe,
- des Weitervertriebs,
- der Platzierung im Internet, in Intranets, in Extranets,
- der Veränderung,
- des Weiterverkaufs und
- der Veröffentlichung

bedarf der **schriftlichen Genehmigung** des Verlags. Insbesondere ist die Entfernung oder Änderung des vom Verlag vergebenen Passwort- und DRM-Schutzes ausdrücklich untersagt!

Bei Fragen zu diesem Thema wenden Sie sich bitte an: **info@pearson.de**

## Zusatzdaten

Möglicherweise liegt dem gedruckten Buch eine CD-ROM mit Zusatzdaten oder ein Zugangscode zu einer eLearning Plattform bei. Die Zurverfügungstellung dieser Daten auf unseren Websites ist eine freiwillige Leistung des Verlags. **Der Rechtsweg ist ausgeschlossen.** Zugangscodes können Sie darüberhinaus auf unserer Website käuflich erwerben.

## Hinweis

Dieses und viele weitere eBooks können Sie rund um die Uhr und legal auf unserer Website herunterladen:

**<https://www.pearson-studium.de>**