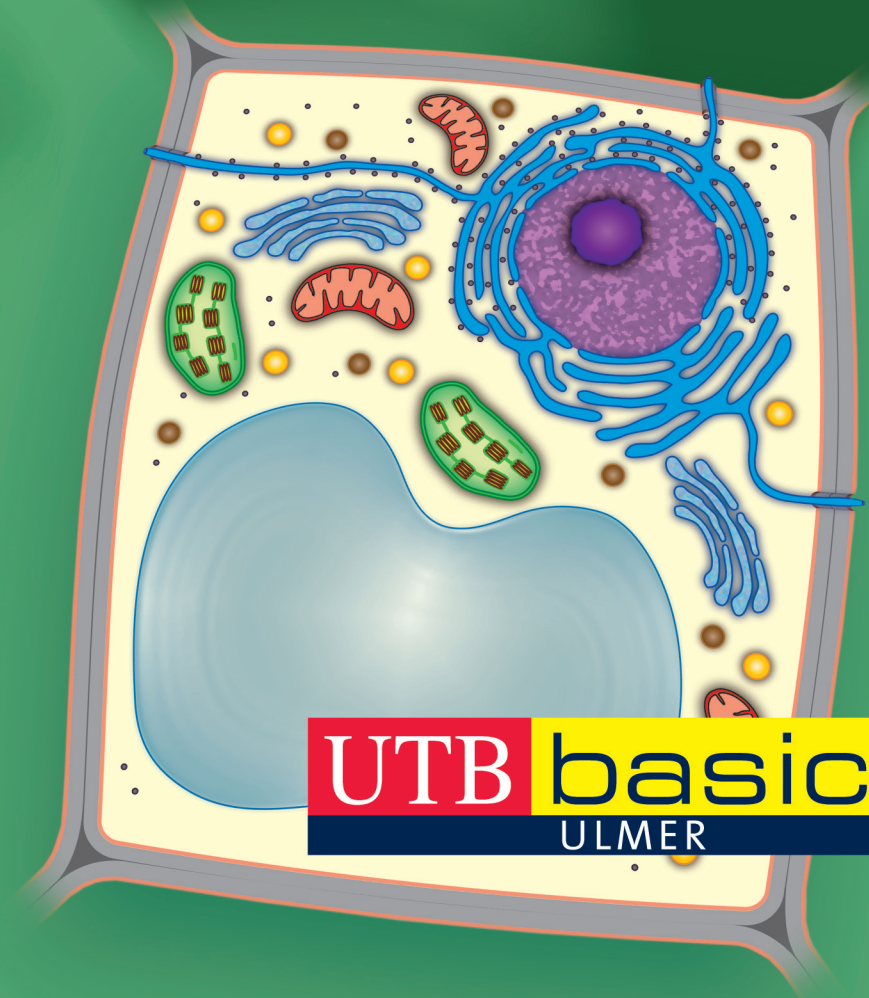
RALF R. MENDEL

Zellbiologie der Pflanzen



UTB basics
ULMER

UTB **3423**

Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage

Böhlau Verlag · Köln · Weimar · Wien
Verlag Barbara Budrich · Opladen · Farmington Hills
facultas.wuv · Wien
Wilhelm Fink · München
A. Francke Verlag · Tübingen und Basel
Haupt Verlag · Bern · Stuttgart · Wien
Julius Klinkhardt Verlagsbuchhandlung · Bad Heilbrunn
Lucius & Lucius Verlagsgesellschaft · Stuttgart
Mohr Siebeck · Tübingen
Orell Füssli Verlag · Zürich
Ernst Reinhardt Verlag · München · Basel
Ferdinand Schöningh · Paderborn · München · Wien · Zürich
Eugen Ulmer Verlag · Stuttgart
UVK Verlagsgesellschaft · Konstanz
Vandenhoeck & Ruprecht · Göttingen
vdf Hochschulverlag AG an der ETH Zürich

RALF-R. MENDEL

Zellbiologie der Pflanzen

233 Abbildungen

UTB basics

Verlag Eugen Ulmer Stuttgart

Inhaltsverzeichnis

1 Grundlagen der Biochemie 9
1.1 Die Bausteine der Zelle: Proteine 10
1.2 Die Bausteine der Zelle: Nucleinsäuren 24
1.3 Die Bausteine der Zelle: Kohlenhydrate 26
1.4 Die Bausteine der Zelle: Lipide 29

2 Die Zellbestandteile 32
2.1 Cytoplasma 32
2.2 Biomembranen 33
2.3 Kompartimentierung 39
2.4 Zellkern 41
2.5 Mitochondrien 48
2.6 Plastiden 57
2.7 Peroxisomen und Glyoxisomen 68
2.8 Oleosomen 74
2.9 Ribosomen 75
2.10 Endoplasmatisches Reticulum (ER) 81
2.11 Golgi-Apparat 89
2.12 Vakuole 96
2.13 Cytoskelett 102
2.14 Zellwand 119

3 Zellteilung 132
3.1 Interphase 132
3.2 Zellzykluskontrolle 133
3.3 Mitose 135
3.4 Cytoskelett und Mitose 140
3.5 Cytokinese 144

4 Proteine 148
4.1 Faltung von Proteinen 148
4.2 Chaperone 160
4.3 Posttranslationale Modifikationen und Proteinregulation 165

4.4 Membranproteine 171
4.5 Proteinabbau 181

5 Transportvorgänge in der Zelle 189
5.1 Transportproteine und Biomembranen 189
5.2 Proteinsortierung im Überblick 197
5.3 Proteintransport durch die Kernporen 199
5.4 Proteinimport in Plastiden und Mitochondrien 203
5.5 Proteinimport in Peroxisomen 208
5.6 Der zelluläre Vesikelverkehr 210
5.7 Vesikeltransport vom ER zum Golgi-Apparat 212
5.8 Vesikeltransport vom Golgi-Apparat zum Endosom 219
5.9 Exozytose und Endozytose 223

6 Autophagie und Zelltod 229

7 Endosymbionten-Theorie 231

8 Signaltransduktion 234
8.1 Rezeptoren 235
8.2 Signaltransduktion 237

9 Phytohormone 242
9.1 Auxine 243
9.2 Cytokinine 244
9.3 Gibberelline 245
9.4 Brassinosteroide 246
9.5 Abscisinsäure 246
9.6 Ethylen 247
9.7 Jasmonsäure 247
9.8 Weitere Signalstoffe 248

10 Besonderheiten der Pflanzenzelle im Vergleich zur tierischen Zelle 249

11 *Arabidopsis thaliana* als Modellpflanze 252

12 Das Abbild der Zelle 256
12.1 Lichtmikroskopie 256
12.2 Elektronenmikroskopie 259
12.3 Fluoreszierende Proteine 261
12.4 Analyse von Protein-Wechselwirkungen in lebenden Zellen 263

13 Zelltechnologie 268
13.1 Pflanzliche Zelltechnik 268
13.2 Genetische Veränderungen in der Zellkultur 273

14 Gentransfer 275
14.1 Genvektoren, Markergene, Reportergene 276
14.2 Transiente und stabile Transformation 280
14.3 *Agrobacterium tumefaciens* erzeugt Pflanzentumore 281
14.4 Agrobakterien-vermittelter Gentransfer 286
14.5 Direkter Gentransfer 288
14.6 Nachweiskriterien für einen stabilen Gentransfer 291
14.7 Zellbiologische Anwendungen des Gentransfers 292

Weiterführende Literatur 295
Bildquellen 295
Sachregister 296

Vorwort

Das vorliegende Buch hat seine Wurzeln in mehreren Vorlesungsreihen, jeweils begleitet von mehrwöchigen Praktika, die in den vergangenen zehn Jahren für Biologen und für Biotechnologen an der Technischen Universität Braunschweig stattfanden. Das Lehrbuch vermittelt in kompakter Form die wichtigsten Grundlagen der Zellbiologie am Beispiel der Pflanzenzelle. Es ist als Einführung für Bachelor konzipiert und setzt keine speziellen Kenntnisse voraus. Allerdings nehme ich an, daß die Leser über gut fundierte Abiturkenntnisse in Biologie und Chemie verfügen. Für ein kurzes, einführendes Lehrbuch erhebt sich das Problem und der Anspruch, aus der schier erdrückenden Fülle von explosionsartig anwachsendem Detailwissen die generellen Prinzipien des Faches in der gebotenen Kürze herauszuarbeiten. Gerade in der Zellbiologie sind dazu instruktive Farbabbildungen unerläßlich, auf die ich in diesem Buch großen Wert gelegt habe.

In den internationalen Standardwerken der Zellbiologie steht die Biologie der tierischen Zelle im Zentrum, die Pflanzenzelle wird nur ganz am Rande abgehandelt. Zwar gelten für tierische und pflanzliche Zellen dieselben Grundprinzipien von Molekularbiologie und Biochemie, aber in der Zellbiologie und Physiologie treten immer größere Unterschiede zutage, die in der unterschiedlichen Lebensweise begründet sind, denn Pflanzenzellen sind autotroph. Pflanzenzellen besitzen Zellorganellen und -strukturen, die es in tierischen Zellen nicht gibt, und sie haben denjenigen Organellen, die sie mit den Tieren gemeinsam haben, oft zusätzliche, neue Funktionen zugewiesen. Das Buch legt den Schwerpunkt auf die pflanzliche Zelle, ohne jedoch die Grundlagen der tierischen Zellbiologie auszuklammern; im Gegenteil, im Vergleich zur tierischen Zelle werden die besonderen Strukturen und Leistungen der Pflanzenzelle herausgearbeitet.

Das Schreiben eines Lehrbuches ist eine besondere Herausforderung. Ich habe mich dazu während eines Forschungsfreisemesters in ein kleines Dorf im Süden Frankreichs zurückgezogen und via Internet mit der Welt Kontakt gehalten. Das war eine wunderbare Zeit und Erfahrung für mich. An dieser Stelle danke ich vielen Kollegen, die bereitwillig

auf meine Fragen geantwortet haben oder Abbildungen zur Verfügung stellten. Besonderer Dank geht an meine Mitarbeiter Robert Hänsch, Jutta Schulze, Florian Bittner und Tobias Kruse für mikroskopische Originalaufnahmen und Abbildungsvorlagen. Mein ausdrücklicher Dank gilt der Zeichnerin Frau Sabine Seifert, die mit großer Professionalität und ästhetischem Einfühlungsvermögen meine Vorlagen für die Abbildungen dieses Buches digital umgesetzt hat. Schließlich danke ich Frau Alessandra Kreibaum im Lektorat und meiner Sekretärin Frau Andrea Kusserow für ihren unermüdlichen Einsatz.

Das Buch ist meiner Ehefrau Renate gewidmet als Dank für ihre nie versiegende Geduld und Unterstützung.

Braunschweig, im Sommer 2010 Ralf-R. Mendel

Grundlagen der Biochemie

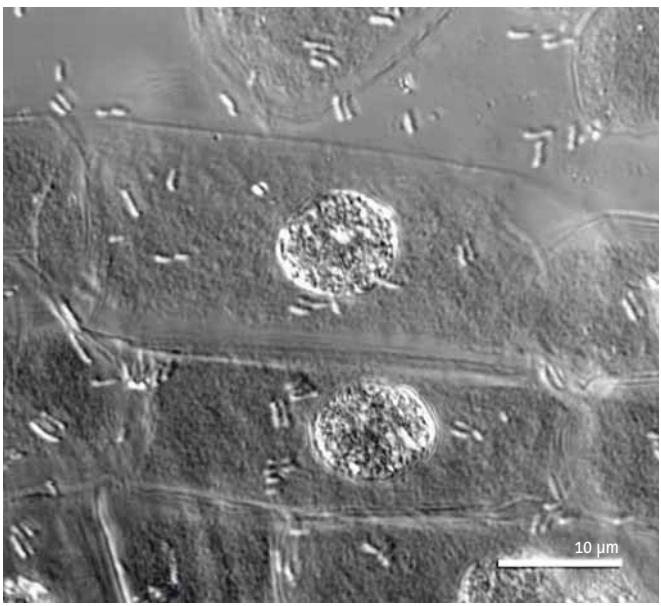
1

Inhalt

Pflanzen gehören zu den Eukaryonten, ihre Zellen besitzen einen Zellkern. Im Unterschied zu Tieren ernähren sich Pflanzen autotroph und haben eine sessile, also ortsgebundene Lebensweise. Daraus leiten sich erhebliche Unterschiede zur tierischen Zelle ab.

Drei Charakteristika der Pflanzenzellen sind ganz offensichtlich: Sie besitzen eine **Zellwand**, **Plastiden** und eine **Zentralvakuole**. Pflanzenzellen sind in der Regel erheblich größer als tierische Zellen und sie sind riesenhaft im Vergleich zur Prokaryontenzelle (**Abb. 1.1**). Pflanzenzellen sind **osmotroph**, das bedeutet, dass sie Stoffe nur in gelöster Form aufnehmen, im Gegensatz zu den phagotrophen tierischen Zellen, die ihre Nahrung auch in Form von Partikeln aufnehmen können. Pflanzenzellen sind **totipotent**, aus jeder Zelle der Pflanze kann eine neue intakte Pflanze regeneriert werden. Pflanzenzellen teilen sich auf an-

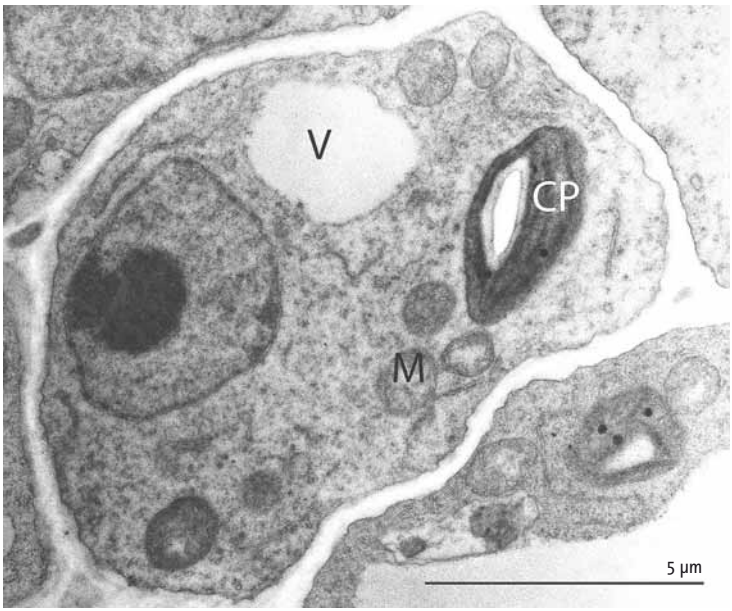
Abb. 1.1



Bakterien und Pflanzenzellen bei gleicher Vergrößerung.
Zellen der Zwiebelwurzel sind in Gegenwart von Agrobakterien (*Agrobacterium tumefaciens*) gezeigt. Am Marker für die Vergrößerung können die absoluten Größen leicht abgeschätzt werden (Originalaufnahme R. Hänsch, Braunschweig).

Abb. 1.2

Die Pflanzenzelle. **(A)** Zelle von *Arabidopsis thaliana* im elektronenmikroskopischen Bild. Eine junge Zelle ist gezeigt (die Vakuole ist noch klein), im Chloroplasten ist ein Stärkekorn erkennbar, im Kern ist der Nucleolus gut sichtbar. CP Chloroplasten, M Mitochondrien, V Vakuole, (Originalaufnahme R. Hänsch, Braunschweig).



dere Weise als tierische Zellen und verbleiben an dem Ort, wo sie gebildet wurden. Sie können also innerhalb von Gewebeverbänden nicht wandern so wie tierische Zellen. **Abbildung 1.2** zeigt eine Pflanzenzelle im elektronenmikroskopischen Bild und in der schematischen Darstellung mit ihren Kompartimenten.

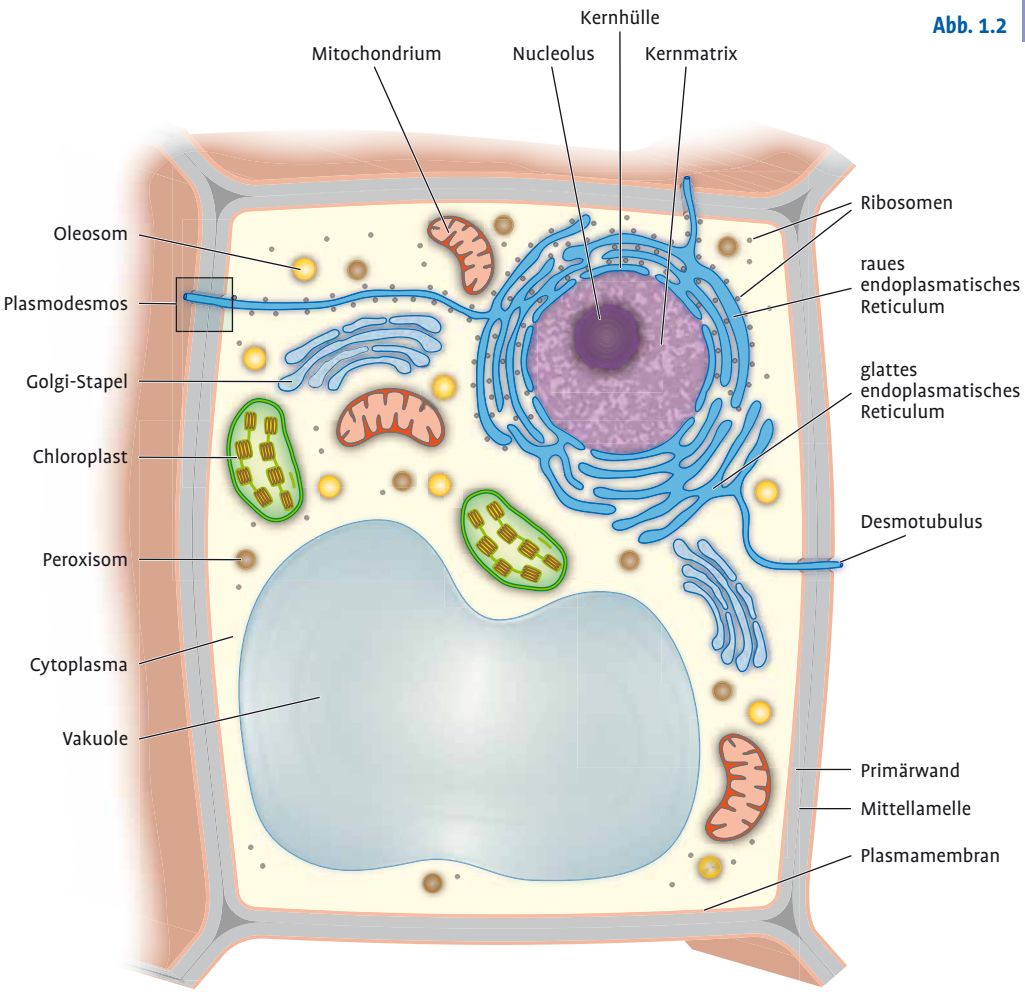
Alle Stoffwechselreaktionen laufen im wässrigen Milieu ab. Betrachtet man die Pflanzenzelle, so besteht das Cytoplasma zu 70 % aus Wasser, zu 10 % aus Metaboliten und Ionen und zu 20 % aus Proteinen, Nucleinsäuren, Lipiden und Polysacchariden.

1.1 | Die Bausteine der Zelle: Proteine

1.1.1 | Aminosäuren

Aminosäuren sind die Grundbausteine der Proteine. Wie ihr Name schon sagt, tragen sie als funktionelle Gruppen eine Aminogruppe (-NH_2) und eine Carboxylgruppe (-COOH). In der allgemeinen Darstellungsform (**Abb. 1.3 A**) steht R für einen Rest, also eine Seitenkette. Das α-C-Atom ist asymmetrisch substituiert, sodass Spiegelbild-Isomere auftreten (Spiegel-

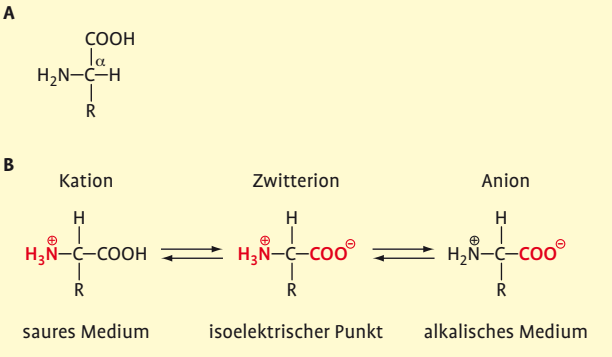
Abb. 1.2



(B) Schema der Pflanzenzelle mit ihren Kompartimenten. Eine noch junge, wenig vakuolisierte Zelle ist gezeigt.

bild-Isomere drehen polarisiertes Licht in entgegengesetzte Richtung, die L-Form nach links, die D-Form nach rechts). Alle in Proteinen vorkommenden Aminosäuren gehören zur L-Form. Durch den Besitz der Aminogruppe und der Carboxylgruppe sind Aminosäuren ionisierbar, wobei die Aminogruppe ein Proton aufnimmt (also als Base wirkt) und die Carb-

Abb. 1.3



Aufbau und Ladungszustände einer Aminosäure.
(A) Allgemeiner Aufbau einer Aminosäure. Das α-C-Atom ist asymmetrisch mit vier verschiedenen Gruppen substituiert. R bezeichnet die variable Seitenkette, die unterschiedlich lang, verzweigt oder aromatisch sein kann und auch verschiedene Ladungen tragen kann.
(B) Ladungszustände einer Aminosäure.

Merksatz

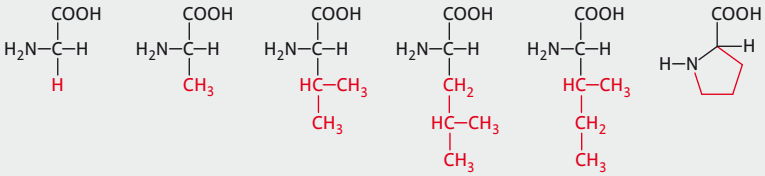
Aminosäuren besitzen eine Aminogruppe und eine Carboxylgruppe und sind damit Zwitterionen, die je nach pH-Wert basisch oder sauer reagieren.

oxylgruppe ein Proton abgibt (also als Säure wirkt) (**Abb. 1.3 B**). Eine Aminosäure hat demnach sowohl basischen als auch sauren Charakter und ist damit ein Zwitterion. Je nach pH-Wert kann die Gesamtladung einer Aminosäure positiv sein (bei niedrigem pH-Wert ist sie ein Kation) oder negativ sein (bei hohem pH-Wert ist sie ein Anion). Hebt sich bei einem bestimmten pH-Wert die Gesamtladung nach außen hin auf, so bezeichnet man diesen pH-Wert als isoelektrischen Punkt.

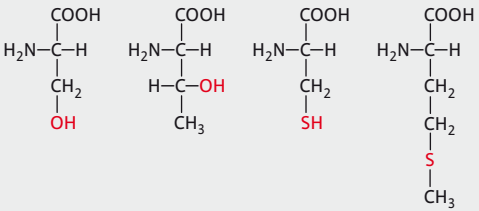
In der Natur kommen über 200 Aminosäuren vor, wobei nur 20 am Aufbau von Proteinen beteiligt sind. Sie werden als **proteinogene Aminosäuren** bezeichnet. Die Seitenkette „R" kann weitere funktionelle Gruppen tragen, welche die Eigenschaften und Reaktionen einer Aminosäure wesentlich bestimmen. Die Aminosäuren lassen sich deshalb in verschiedenen Gruppen zusammenfassen (**Abb. 1.4**). Sind die Seitenketten rein aliphatisch und damit unpolar, so sind diese Aminosäuren hydrophob (z. B. Leucin und Valin). Tragen sie zusätzliche geladene Gruppen (z. B. -COOH oder $-NH_2$), so sind diese Seitenketten polar und die Aminosäure ist hydrophil. Hierunter fallen die basischen (z. B. Lysin, Arginin) und die sauren (z. B. Glutaminsäure, Asparaginsäure) Aminosäuren. Solche polaren Gruppen in der Seitenkette können aber auch OH-Gruppen (Serin und Threonin) oder Schwefelgruppen (Cystein und Methionin) sein. Schließlich gibt es noch Aminosäuren mit aromatischen Seitenketten (Phenylalanin, Tyrosin, Tryptophan). Sehr selten wurden bei einigen Pflanzen modifizierte Aminosäuren in Proteinen gefunden. Dazu zählt das Hydroxyprolin aus speziellen Strukturproteinen der pflanzlichen Zellwand, das durch nachträgliche Oxidation von Prolin am fertigen Protein entsteht. Ein spezieller Fall ist das **Selenocystein**, bei dem der Cysteinschwefel durch ein Selenatom ersetzt ist. Bei Säugetieren kommt Selenocystein in

Abb. 1.4

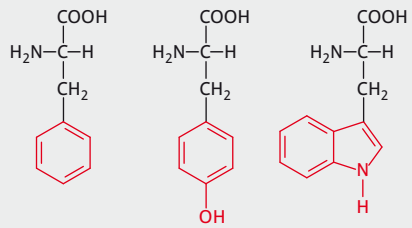
Aminosäuren mit aliphatischen Seitenketten



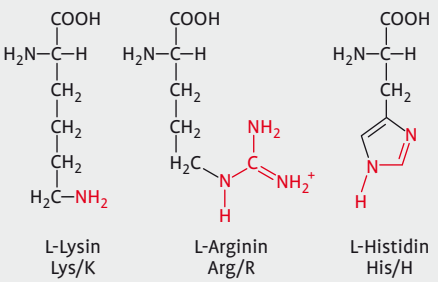
Aminosäuren mit aliphatischen O- bzw. S-haltigen Seitenketten



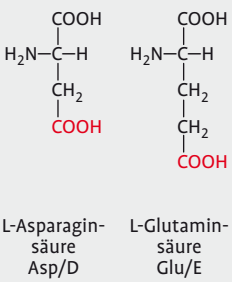
Aminosäuren mit aromatischen Seitenketten



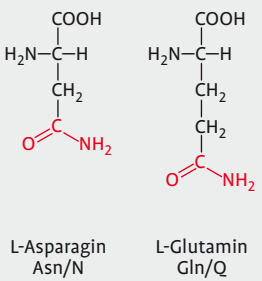
basische Aminosäuren



saure Aminosäuren



Aminosäuren mit Amidgruppen



Die 20 proteinogenen Aminosäuren. Die charakteristische Gruppe ist in rot dargestellt. Unter den Namen der Aminosäuren ist ihr Dreibuchstabencode angegeben. Dahinter steht ihr Einbuchstabencode, der in der Molekularbiologie notwendig wurde, um lange Aminosäuresequenzen übersichtlich darstellen zu können.

mehr als 25 Proteinen vor, bei höheren Pflanzen wurden jedoch bisher keine Proteine mit Selenocystein als Baustein gefunden. Lediglich bei der Grünalge *Chlamydomonas reinhardtii* gibt es eine Peroxidase, die Selenocystein enthält. Bei Säugern und dieser Alge wird Selenocystein in der DNA durch ein Stoppcodon codiert, das während der Translation durch einen speziellen Mechanismus zu Selenocystein umgedeutet wird. In diesem Sinn kann man Selenocystein als 21. proteinogene Aminosäure auffassen.

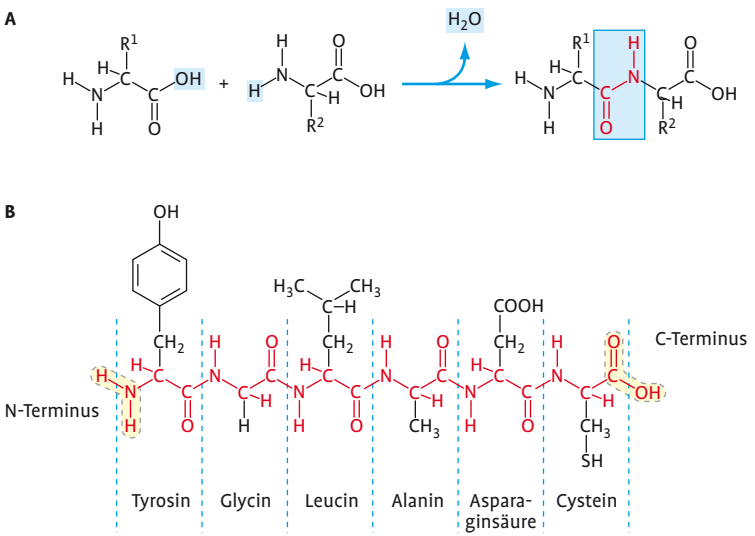
Merksatz

Die Seitenketten bestimmen den Charakter der Aminosäuren (hydrophob, polar, sauer, basisch).

1.1.2 Peptidbindung und Hydrathülle

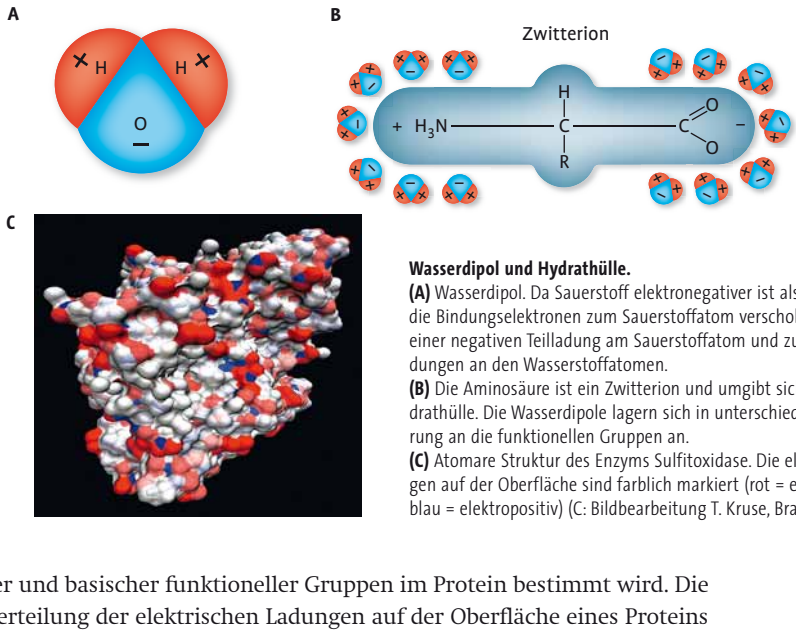
In Proteinen sind die Aminosäuren über Peptidbindungen linear miteinander verknüpft. Die α-Carboxylgruppe einer Aminosäure kann mit der α-Aminogruppe der nächsten Aminosäure unter Wasserabspaltung (was formal einer Kondensationsreaktion entspricht) eine Peptidbindung eingehen (**Abb. 1.5**). Das Reaktionsprodukt ist ein Dipeptid. Sind weniger als 30 Aminosäuren miteinander verknüpft, spricht man von einem Oligopeptid, alle größeren Einheiten sind Polypeptide. Ab ungefähr 70 Aminosäuren spricht man von Proteinen. Die monotone Abfolge von Peptidbindungen bildet ein stabiles und flexibles Rückgrat für das Protein, von dem die Seitenketten der verknüpften Aminosäuren abzweigen. Da die unterschiedlichen Seitenketten saure und basische Gruppen tragen können, trägt ein Protein je nach pH-Wert eine Gesamtladung und hat einen charakteristischen isoelektrischen Punkt, der vom Mengenverhältnis sau-

Abb. 1.5



Die Peptidbindung.
(A) Die Bildung eines Dipeptids.
(B) Darstellung eines Hexapeptids, also eines Oligopeptids aus sechs Aminosäuren. Die Aminosäurekette hat zwei Enden mit jeweils einer freien funktionellen Gruppe. Am Aminoterminus (N-Terminus) bleibt die Aminogruppe frei (daher der Name dieses Endes des Hexapeptids), am Carboxyterminus (C-Terminus) bleibt die Carboxylgruppe frei. Der Übersichtlichkeit halber sind alle Aminosäuren in ihrer undissoziierten Form dargestellt.

Abb. 1.6



Wasserdipol und Hydrathülle.
(A) Wasserdipol. Da Sauerstoff elektronegativer ist als Wasserstoff, sind die Bindungselektronen zum Sauerstoffatom verschoben. Das führt zu einer negativen Teilladung am Sauerstoffatom und zu positiven Teilladungen an den Wasserstoffatomen.
(B) Die Aminosäure ist ein Zwitterion und umgibt sich mit einer Hydrathülle. Die Wasserdipole lagern sich in unterschiedlicher Orientierung an die funktionellen Gruppen an.
(C) Atomare Struktur des Enzyms Sulfitoxidase. Die elektrischen Ladungen auf der Oberfläche sind farblich markiert (rot = elektronegativ, blau = elektropositiv) (C: Bildbearbeitung T. Kruse, Braunschweig).

rer und basischer funktioneller Gruppen im Protein bestimmt wird. Die Verteilung der elektrischen Ladungen auf der Oberfläche eines Proteins führt dazu, dass sich eine Hydrathülle um das Protein ausbildet. Wassermoleküle sind elektrische Dipole (**Abb. 1.6 A**), die sich mit ihrem negativen Pol in Richtung positiver Ladungen (also zur Aminogruppe) orientieren und mit ihrem positiven Pol in Richtung negativer Ladungen (also Carboxyl-, Carbonyl-, Hydroxylgruppen) (**Abb. 1.6 B**). Unpolare Moleküle (also aliphatische Seitenketten) hingegen stoßen Wassermoleküle ab und sind deshalb hydrophob und damit wasserunlöslich. Damit Proteine gut wasserlöslich sind, tragen sie auf ihrer Oberfläche vor allem polare und geladene Aminosäuren (**Abb. 1.6 C**).

Merksatz

Proteine tragen auf ihrer Oberfläche vor allem polare und geladene Aminosäuren, sodass sich eine Hydrathülle um das Protein bildet.

Proteine

1.1.3

Die vielfältigen Eigenschaften von Proteinen werden nicht vom Rückgrat der Peptidbindungen bestimmt, sondern von der Abfolge der Aminosäureseitenketten, die am Rückgrat herausragen und den sich daraus ergebenden strukturellen Konsequenzen.

Primärstruktur: Die Reihenfolge der Aminosäuren in der linearen Polypeptidkette bezeichnet man als Primärstruktur des Proteins. Man spricht heute von der Aminosäuresequenz, wenn man die Primärstruktur eines Proteins meint. Da das Genom vieler Organismen in seiner Sequenz aufgeklärt ist, kann man aus der bekannten Gensequenz eines Proteins seine Aminosäuresequenz ableiten. Die Darstellung von Aminosäuresequen-

Box 1.1

Molekülmasse und N-/C-Terminus eines Proteins

Molekülmasse

Die Masse eines Proteins wird in Dalton angegeben. 1 Dalton (Da) entspricht einer Atommasse von 1. 1000 Da sind ein Kilodalton (kDa). Die meisten Proteine haben eine Masse zwischen 10 und 100 kDa. Aus der Masse eines Proteins kann man die Anzahl der beteiligten Aminosäuren recht einfach annähernd berechnen (und umgekehrt!). Die mittlere Molekülmasse eines Aminosäurerestes innerhalb einer Polypeptidkette beträgt 110 Da. Ein Protein mit 500 Aminosäuren besitzt demnach eine Molekülmasse von 55 kDa.

N-Terminus und C-Terminus

Jede über Peptidbindungen verknüpfte Aminosäurekette (egal welcher Länge) hat zwei Enden, mit jeweils einer funktionellen Gruppe: das Aminoende mit einer freien NH_2-Gruppe und das Carboxylende mit einer freien COOH-Gruppe. Man spricht vom N-Terminus und vom C-Terminus eines Proteins. Es ist für die Darstellung von Aminosäuresequenzen verbindlich festgelegt, dass der N-Terminus immer links steht. Das hat eine natürliche Ursache, denn eine mRNA wird bei der Translation in 5'→3'-Richtung abgelesen und damit wird zuerst der N-Terminus des neuen Proteins synthetisiert.

zen folgt bestimmten Konventionen (**vgl. Box 1.1 Molekülmasse**). Durch Datenbankabgleiche kann man verwandte Proteine aufgrund ihrer Sequenzähnlichkeiten identifizieren. Vergleicht man die Aminosäuresequenz solcher Proteine (z. B. des Enzyms Sulfitoxidase aus **Abbildung 1.6 C**, das in allen Eukaryonten vorkommt), so findet man, dass in bestimmten Positionen immer dieselbe Aminosäure auftaucht, während in anderen Positionen ganz verschiedene Aminosäuren auftreten. Man spricht hier von hoch konservierten Aminosäuren, die wesentlich sind für die Funktion oder Struktur des jeweiligen Proteins und deshalb im Laufe der Evolution durch keine andere Aminosäure ersetzt worden sind. Ist eine solche Aminosäure von einer Mutation betroffen, so hat das oft schwerwiegende Konsequenzen für die Funktion des betroffenen Proteins und kann, sofern das Protein eine Schlüsselposition in der Zelle einnimmt, zum Tod des Organismus führen. Die Anzahl solcher hoch konservierter Aminosäuren, die in der gleichen Position auftauchen, kann man in Sequenzvergleichen prozentual ermitteln und daraus stammesgeschichtliche Verwandtschaften von Organismen ermitteln (sogenannte molekulare Stammbäume). In höheren Pflanzen kommen etwa 20 000–60 000 verschiedene Proteine vor (**vgl. Box 1.2 Omics-Technologien und Systembiologie**).

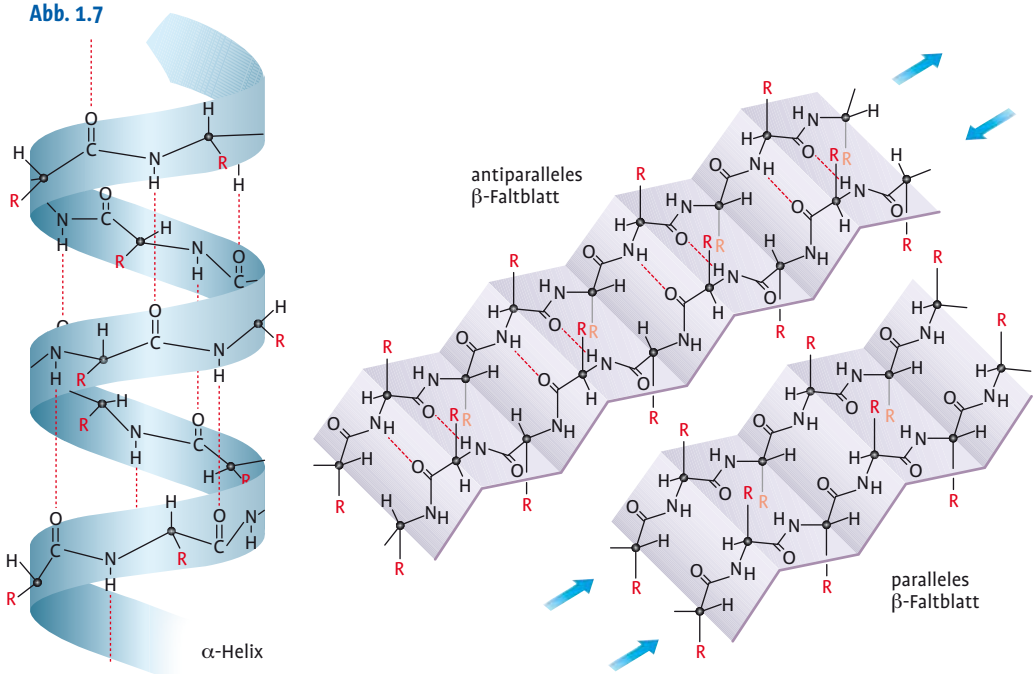
Box 1.2

Omics-Technologien und Systembiologie

Die in großem Maßstab durchgeführte Sequenzierung der DNA von Pro- und Eukaryonten hat es ermöglicht, ganze Genome verschiedener Arten miteinander zu vergleichen. Dazu war es notwendig, die enorme Datenflut wohl durchdacht in Datenbanken zu katalogisieren und Gen für Gen zu interpretieren. Bioinformatik-Programme vergleichen die DNA-Sequenzen und die daraus abgeleiteten Aminosäureabfolgen mit solchen Proteinen, deren Funktion schon eindeutig aufgeklärt worden ist (automatische **Annotation**, die allerdings nachfolgend von Hand überprüft werden muss). Damit ist es möglich geworden, das zelluläre Leben aus einem zunehmend umfassenden und ganzheitlichen Blickwinkel zu untersuchen, um schließlich mit mathematischen Modellen das Verhalten ganzer Systeme (Zellen, Organismen) zu erfassen und deren Dynamik vorhersagen zu können (= Aufgabe der Systembiologie). Den **Systembiologen** interessiert nicht das einzelne Gen, sondern der Vergleich ganzer Genome (**Genomics**). War es anfänglich nur der Vergleich von Genen, so hat die Systembiologie mittlerweile auch alle nachfolgenden Ebenen der Expression und des Stoffwechsels in ihre Untersuchungen einbezogen. Diese systembiologischen Ansätze haben eine ganze Reihe neuer molekularer und bioinformatorischer Arbeitsrichtungen hervorgebracht, die als **Omics-Technologien** bezeichnet werden. Ihnen allen ist gemeinsam, dass sie immer die Gesamtheit der jeweiligen Parameter und Daten einer Zelle zum gewählten Zeitpunkt erfassen wollen. Den Systembiologen interessiert weniger die Expression eines einzelnen oder einiger weniger Gene, als vielmehr die gleichzeitige Erfassung aller Transkripte einer Zelle zu einem gegebenen Zeitpunkt (**Transkriptom; Transkriptomics**). Ihn interessiert die Erfassung der Gesamtheit aller Proteine, die zum Analysezeitpunkt in der Zelle vorhanden sind (**Proteom; Proteomics**). Da alle Proteine miteinander in Wechselwirkung stehen und Interaktionsnetzwerke ausbilden, versucht man auch die Gesamtheit dieser Interaktionen innerhalb der Zelle zu erfassen (**Interaktom; Interaktomics**). Die nächstfolgende Ebene bilden die Metabolite. Die Gesamtheit aller Metabolite, die sich zu einem gegebenen Zeitpunkt in der Zelle befinden, nennt man das Metabolom (ihre gleichzeitige Erfassung heißt **Metabolomics** oder **metabolic profiling**). Da sich die Metabolitkonzentrationen dynamisch ändern, untersucht der Systembiologe auch das **Fluxom** (**Fluxomics**). Die Erfassung der Gesamtheit aller zum Analysezeitpunkt in der Zelle vorhandenen Phytohormone wird **hormone profiling** genannt. Diese Fülle attraktiv klingender Bezeichnungen darf nicht darüber hinwegtäuschen, dass es in den meisten Fällen derzeit technisch noch nicht möglich ist, tatsächlich *alle* Proteine oder Metabolite oder Hormone einer Zelle gleichzeitig zu erfassen. Wohl aber können alle Transkripte einer Zelle identifiziert werden und man kann sogar ihre Menge in einer Einzelzelle quantitativ erfassen.

Sekundärstruktur: Die Peptidbindung ist aufgrund ihres partiellen Doppelbindungscharakters starr und unbeweglich, jedoch sind die Bindungen zu den benachbarten C-Atomen links und rechts von der Peptidbindung frei drehbar, sodass sich die Aminosäurekette im Raum falten kann. In begrenzten Bereichen dieser Kette bilden sich lokale Strukturen aus, die durch Wasserstoffbrücken-Bindungen zwischen C=O- und NH-Gruppen stabilisiert werden und die Gestalt einer Schraube (α-**Helix**) oder eines β-**Faltblattes** annehmen können (**Abb. 1.7**). Man spricht hier von der Sekundärstruktur. α-Helix und β-Faltblatt sind die häufigsten Sekundärstrukturen, es gibt aber noch weitere nicht so häufige Faltungsmuster, z. B. die β-Schleife. Sie ist ein kurzes Strukturelement, das zu einer 180°-Wendung in der Polypeptidkette führt. Wasserstoffbrücken zwischen der ersten und der letzten Aminosäure stabilisieren diese Schleife. Man findet β-Schleifen oft auf der Proteinoberfläche, wo sie die Polypeptidkette in einer engen

Abb. 1.7



Sekundärstrukturen von Proteinen. Die α-Helix (links) ist eine rechtsgängige Schraube mit 3,6 Aminosäuren je Windung. Das Rückgrat der Helix besteht aus Peptidbindungen und α-C-Atomen, die Aminosäurereste R weisen nach außen. Wasserstoffbrücken zwischen den C=O- und NH-Gruppen übereinander stehender Peptidbindungen stabilisieren die Helix. Das β-Faltblatt (rechts) hat die Form von Wellblech. Hier bilden sich Wasserstoffbrücken zwischen den C=O- und NH-Gruppen verschiedener Abschnitte der Aminosäurekette, den sogenannten β-Strängen. Die β-Stränge können sich entweder parallel oder antiparallel aneinander lagern. Ihre Seitenketten R stehen alternierend oberhalb bzw. unterhalb der Strangebene.

Kurve wieder zurück ins Molekülinnere führen. Bereits in der Aminosäuresequenz des Proteins ist festgelegt, welche Sekundärstruktur ein Kettenabschnitt ausbildet. Nicht alle Bereiche einer Aminosäurekette bilden Sekundärstrukturen aus. So kommt es, dass die α-Helices und β-Faltblätter einer Aminosäurekette durch wenig geordnete, aber räumlich sehr bewegliche Bereiche miteinander verbunden sind, deren Flexibilität die Sekundärstrukturbereiche in die richtige räumliche Anordnung zueinander bringt.

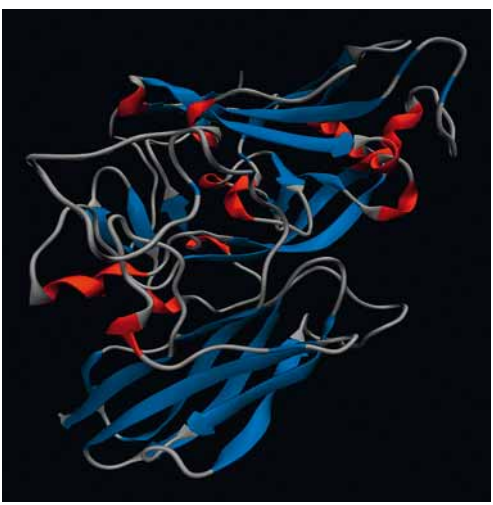
Tertiärstruktur: Unter der Tertiärstruktur eines Proteins versteht man die dreidimensionale räumliche Anordnung der sekundär strukturierten Peptidkette. **Abbildung 1.8** zeigt die Verteilung von α-Helices und β-Faltblättern in einem fertig gefalteten Enzymprotein. Wie kommt es zu dieser Faltung? Die Seitenketten der Aminosäuren ragen aus den Bereichen der α-Helices und der β-Faltblätter heraus und gehen Bindungen miteinander ein, wenn sie sich im Faltungsprozess räumlich nähern. Mit Ausnahme der Disulfidbrücken handelt es sich durchweg um nichtkovalente Bindungen, die erheblich schwächer als kovalente Bindungen sind. Das hat den Vorteil, dass sie lokal leicht gelöst werden können, was dem Protein ausreichende Flexibilität für seine Funktion oder für die Wechselwirkung mit anderen Proteinen und Liganden gibt.

- **Disulfidbrücken** entstehen beim Kontakt von SH-Gruppen zweier Cysteine unter Abspaltung von zwei Protonen (**Abb. 1.9**). Die beiden Cysteinreste müssen sich in der Tertiärstruktur in räumlicher Nähe zueinander befinden, das heißt aber nicht, dass sie in der Peptidkette benachbart sein müssen. Sie können an ganz verschiedenen Positionen in der Aminosäurekette liegen und kommen oft erst im Faltungsprozess in räumliche Nachbarschaft. Nur wenige Cysteinreste einer Amino-säurekette sind für die Ausbildung von Disulfidbrücken vorgesehen. Die Disulfidbrücke ist als kovalente Bindung sehr fest und stabilisiert dadurch in erheblichem Maße die Ausbildung der Tertiärstruktur. Ist die Faltung abgeschlossen, so fixieren oft Disulfidbrücken diesen Endzustand.
- **Ionische Bindungen** sind schwächer als kovalente Bindungen. Sie treten zwi-

Merksatz

Die Eigenschaften von Proteinen werden nicht vom Rückgrat der Peptidbindungen bestimmt, sondern von der Abfolge der Aminosäureseitenketten, die am Rückgrat herausragen und miteinander in Wechselwirkung treten. Man unterscheidet die Primär-, Sekundär- und Tertiärstruktur eines Proteins.

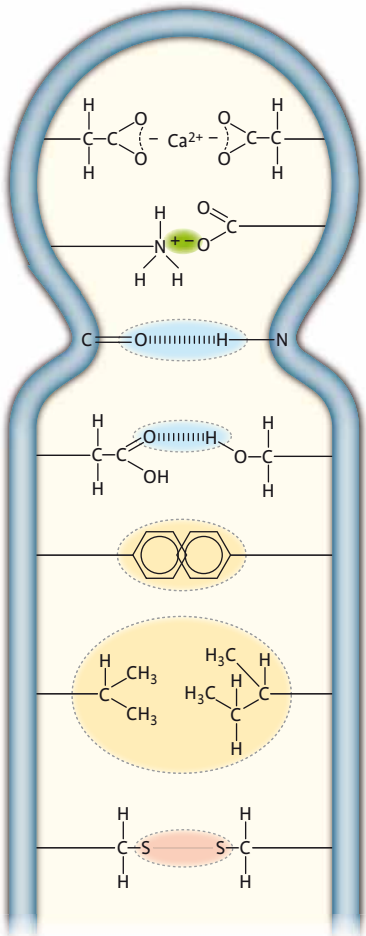
Abb. 1.8



Tertiärtruktur des Enzyms Sulfitoxidase. Die verschiedenen α-Helices und β-Faltblätter sind durch unstrukturierte Abschnitte der Aminosäurekette miteinander verbunden und haben sich zur Tertiärstruktur zusammengelagert (Bildbearbeitung T. Kruse, Braunschweig).

Abb. 1.9

Bindungsarten zwischen Aminosäureresten. Die Aminosäureseitenketten ragen aus dem Rückgrat der Peptidbindungen heraus und gehen verschiedene Wechselwirkungen miteinander ein.



schen ionisierten funktionellen Gruppen auf, z. B. zwischen der positiv geladenen Aminogruppe und der negativ geladenen Carboxylgruppe, die in den Seitenketten der sauren und basischen Aminosäuren vorkommen (**Abb. 1.9**). Auch zwei Carboxylgruppen können über ein zweiwertiges Kation eine ionische Brückenbindung eingehen.

- **Wasserstoffbrücken** sind elektrostatische Wechselwirkungen, die zwischen einem Wasserstoffatom, das an ein elektronegatives Atom gebunden ist, und einem Atom mit einem freien Elektronenpaar (z. B. O- oder N-Atom in der Peptidbindung) auftreten. Im Vergleich zur

kovalenten Bindung liegt ihre Stärke nur bei einem Zehntel. Jedoch treten Wasserstoffbrücken sehr häufig im Protein auf, sodass sie in ihrer Gesamtheit einen entscheidenden Beitrag zur Bildung und Aufrechterhaltung von Sekundär- und Tertiärstrukturen leisten.

- **Hydrophobe Wechselwirkungen** entstehen, wenn apolare, ungeladene Seitenketten miteinander in Kontakt treten. Sie treten nur dann auf, wenn sich die Atome dieser Gruppen sehr nahe kommen. Dann wirken Van-der-Waals-Kräfte aufgrund fluktuierender elektrischer Ladungen zwischen den Atomen. Hydrophobe Wechselwirkungen treten vor allem im Inneren von Proteinen auf, wo sich die apolaren Seitenketten der Aminosäurereste vor der Wasserhülle an der Oberfläche des Proteins abkapseln. Obwohl sie noch schwächer als Wasserstoffbrücken sind, stabilisieren sie in ihrer Gesamtheit den hydrophoben Kern vieler globulärer Proteine, während polare und geladene Aminosäurereste auf der Proteinoberfläche die Wasserlöslichkeit fördern.

Merksatz

Die Seitenketten der Aminosäuren gehen Bindungen miteinander ein, wenn sie sich im Faltungsprozess räumlich nähern. Man unterscheidet ionische Bindungen, Wasserstoffbrücken, Disulfidbrücken und hydrophobe Wechselwirkungen.

Quartärstruktur: Bestehen Proteine aus der Zusammenlagerung mehrerer Polypeptidketten, so wird die räumliche Anordnung dieser Peptidketten als Quartärstruktur bezeichnet. Man spricht dann von den **Untereinheiten** oder **Monomeren** des Proteins. Ein Protein kann gleichartige oder unterschiedliche Untereinheiten haben. Viele Proteine tragen zudem nichtpeptidische niedermolekulare Gruppen, die sogenannten **prosthetischen Gruppen**, die sie z. B. zur Katalyse benötigen (**vgl. Box 1.3 Prosthetische Gruppen**). Prosthetische Gruppen werden während des Faltungsprozesses in das Protein eingebaut. Auch andere Molekülgruppen wie Zucker (Glycoproteine), Lipide (Lipoproteine), Phosphatreste (Phosphoproteine) und Metallionen (Metalloproteine) können an Proteine gebunden sein. Hat ein solches Protein seine zusätzliche Molekülgruppe noch nicht erhalten, so spricht man von einem Apoprotein. Liegt es in fertig gefaltetem Zustand zusammen mit seiner zusätzlichen Molekülgruppe vor, so wird es als Holoprotein bezeichnet. Weitere Details in **Kapitel 4.**

Merksatz

Proteine können aus mehreren Polypeptidketten bestehen, man spricht dann von den Untereinheiten oder Monomeren des Proteins. Zudem tragen viele Proteine prosthetische Gruppen und andere kleine Molekülgruppen, die während des Faltungsprozesses in das Protein eingebaut werden.

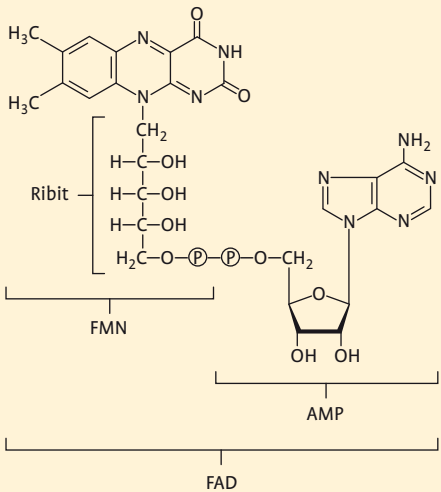
Proteinarten: Proteine haben vielfältige Funktionen. Man kann sie dementsprechend in Klassen einteilen. **Enzymproteine** sind am häufigsten in der Zelle anzutreffen. **Strukturproteine** sind die Bestandteile des Cytoskeletts und der Zellwand. **Motorproteine** sind verantwortlich für intrazellulläre Bewegungen. **Regulatorproteine** sind zumeist Transkriptionsfaktoren. **Rezeptorproteine** erkennen spezielle Liganden (z. B. Phytohormone). **Transportproteine** sind Teil von Membrankanälen oder vermitteln den Transport durch das Cytoplasma. **Speicherproteine** dienen als Stickstoffreserven und werden in Samen gespeichert.

Box 1.3

Prosthetische Gruppen

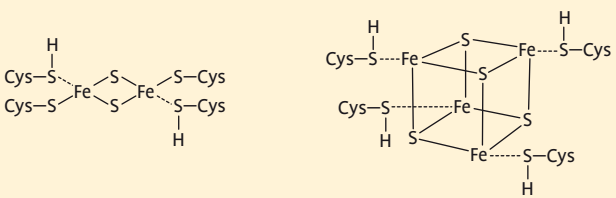
Viele Proteine haben eine niedermolekulare organische Gruppe gebunden, die sie für ihre Funktion (Katalyse, Elektronentransport) oder zur Stabilisierung ihrer Struktur benötigen. Diese zumeist **redoxaktive** Gruppe ist **fest** an das Protein gebunden und dissoziiert nicht vom Protein ab. Beispiele für prosthetische Gruppen sind das Häm, Eisen-Schwefel-Zentren (auch die Bezeichnung Fe-S Cluster ist geläufig), Flavin-Adenin-Dinucleotid (FAD), Flavin-Mononucleotid (FMN) und der Molybdän-Cofaktor. Manche übertragen nur Elektronen (Häm und F-S Cluster), andere Elektronen und Protonen (FAD und FMN). Außerdem unterscheidet man je nach Zahl der Elektronen zwischen Ein-Elektronen-Überträgern (Häm und Fe-S Cluster) und Zwei-Elektronen-Überträgern (FAD, FMN, Molybdän-Cofaktor).

Abb. 1.10
FAD und FMN.



Flavin-Adenin-Dinucleotid (FAD) und **Flavin-Mononucleotid (FMN)** besitzen als redoxaktiven Teil das Ringsystem Isoalloxazin. Daran ist der Zuckeralkohol Ribit gekoppelt, gefolgt von einem Phosphat-Rest. FAD entsteht aus FMN durch Anfügung von AMP an den terminalen Phosphat-Rest.

Abb. 1.11
Fe-S-Zentren.



Fe_2S_2-Zentrum Fe_4S_4-Zentrum

Fe-S-Zentren bestehen aus Fe-Ionen, die mit anorganischem Schwefel (Sulfidionen, S^{2-}) zu käfigartigen Strukturen verbunden sind. Die Strukturen von zwei Arten von Fe-S-Zentren sind hier gezeigt. Fe-S-Zentren sind mit ihren Fe-Ionen über organischen Schwefel (Cysteinreste des Proteins) an das Protein gebunden. Beim Elektronentransport wechselt die Oxidationsstufe von Eisen reversibel zwischen Fe^{2+} und Fe^{3+}.

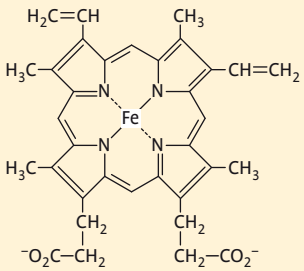


Abb. 1.12
Häm-Gruppe.

Das Grundgerüst der **Häm-Gruppe** ist das Porphyrin, ein aus vier Pyrrol-Ringen bestehendes zyklisches Tetrapyrrol mit als Eisen-Zentralatom. Je nach Substituent am Porphyrinring lassen sich mehrere Varianten des Häms unterscheiden (hier ist der b-Typ gezeigt). Die Häm-Gruppe bindet in O_2-transportierenden Proteinen (Hämoglobin) den Sauerstoff, wobei sich die Oxidationsstufe ihres Eisens nicht verändert. Die Häm-Gruppe ist auch zentrale Funktionsgruppe einer großen Familie von Elektronentransport-Proteinen, die den Namen **Cytochrome** tragen. Hier ist der reversible Wechsel der Oxidationsstufe des Eisenions zwischen Fe^{2+} und Fe^{3+} Voraussetzung für das Funktionieren der Cytochrome.

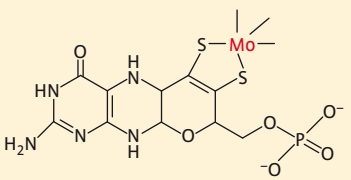


Abb. 1.13
Molybdän-Cofaktor.

Der **Molybdän-Cofaktor** besteht aus dem trizyklischen Ringsystem Molybdopterin, das über seine Schwefel-Atome ein Molybdän bindet. Der Molybdän-Cofaktor ist über eine Vielzahl von Wasserstoffbrücken fest mit dem Protein verbunden.

1.2 | Die Bausteine der Zelle: Nucleinsäuren

Die Desoxyribonucleinsäure (DNA) ist der Speicher der genetischen Information, während die verschiedenen Arten der Ribonucleinsäure (RNA) an der Umsetzung der genetischen Information in die Aminosäuresequenz der Proteine beteiligt sind. Aufbau und Funktionsweise der DNA sind schulisches Grundwissen. An dieser Stelle wird nur kursorisch darauf eingegangen und für mehr Details von DNA-Replikation, -Transkription und -Spleißen auf die einschlägigen Genetiklehrbücher verwiesen.

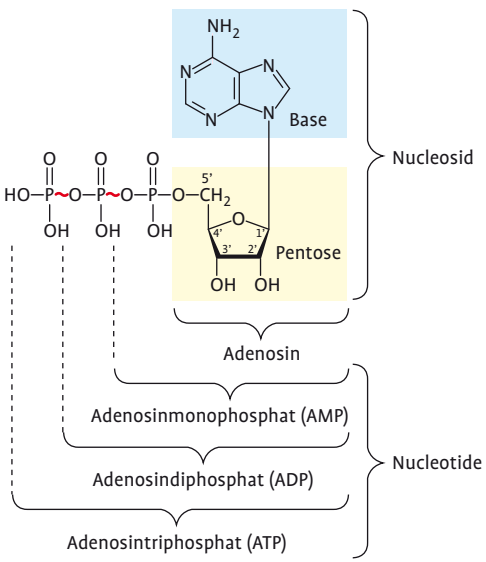
1.2.1 | Nucleotide

Merksatz

Nucleoside bestehen aus einem Zucker (Pentose) und einer Base (A, T, G, C oder U). Nucleotide sind Nucleoside, deren Pentose mit ein bis drei Phosphatresten verestert ist, sodass Mono-, Di- und Triphosphate entstehen.

Nucleotide sind die Bausteine der Nucleinsäuren. Sie setzen sich aus drei Komponenten zusammen: einer N-haltigen Base, einer Pentose (= Zucker mit fünf C-Atomen) und einem Phosphatrest (**Abb. 1.14**). Die Nucleinsäuren unterscheiden sich in der Art der Zucker. RNA enthält eine Ribose, DNA eine 2'-Desoxyribose, das bedeutet, dass die Ribose am 2'C-Atom keine OH-Gruppe trägt, sondern lediglich ein H-Atom. Die Verbindung aus Zucker und Base wird als **Nucleosid** bezeichnet. Bei den Basen handelt es sich um die **Purine** Adenin (A) und Guanin (G) und um die **Pyrimidine** Cytosin (C), Thymin (T) und Uracil (U). Uracil kommt nur in der RNA vor, Thymin nur in der DNA. Die entsprechenden Nucleoside heißen Adenosin, Guanosin, Cytidin, Thymidin und Uridin. Die OH-Gruppe des C5-Atoms der Pentose kann mit Phosphorsäure zu einem **Nucleotid** verestert sein. Je nach Zahl der Phosphatreste werden Mono-, Di- und Triphosphate unterschieden, die im Falle des Adenins mit AMP, ADP und ATP abgekürzt werden (**Abb. 1.14**). Entsprechendes gilt für die Guanosinphosphate GMP, GDP und GTP. Als Energieträger sind ATP und GTP an vielen Stoffwechselreaktionen und zellbiologischen Vorgängen beteiligt.

Abb. 1.14



Nucleotide des Adenosins. Im AMP ist der Phosphatrest mit der Pentose über eine einfache Esterbindung verknüpft, während im ATP die beiden weiteren Phosphatreste über energiereiche Anhydridbindungen (rote Wellenlinie) gebunden sind.

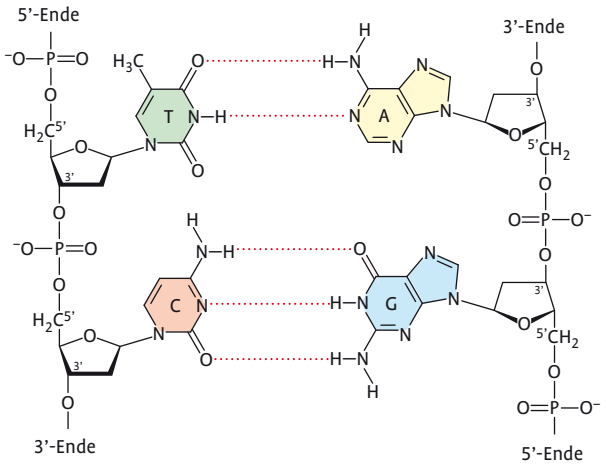


Abb. 1.15

Ausschnitt aus einer DNA-Sequenz. Zwischen benachbarten Amino- und Oxogruppen bilden sich Wasserstoffbrückenbindungen aus, wobei die G-C-Paarung mit drei Wasserstoffbrücken stabiler ist als die A-T-Paarung mit nur zwei Bindungen.

Nucleinsäuren

1.2.2

Nucleinsäuren sind **Polynucleotide**. Die 3'-OH-Gruppe einer Pentose ist mit der 5'-OH-Gruppe der nächsten Pentose über einen Phosphatrest (genauer: eine Phosphodiester-Bindung) verknüpft. Es entsteht das kovalente Rückgrat der Nucleinsäuren aus alternierend vorkommenden Phosphatgruppen und Pentosen. Somit trägt das eine Nucleinsäureende eine freie 3'-OH-Gruppe und das andere eine freie 5'-OH-Gruppe, die Nucleinsäure weist also Polarität auf. Aus dem Rückgrat ragen die vier verschiedenen Basen heraus.

DNA

1.2.3

In der DNA bilden zwei Polynucleotidstränge eine rechtsgewundene **Doppelhelix**, in der die Basen senkrecht zur Längsachse nach innen angeordnet sind und miteinander Wasserstoffbrückenbindungen eingehen, wobei immer eine Purinbase mit einer Pyrimidinbase paart, also A-T bzw. G-C (**Abb. 1.15**). Die beiden Polynucleotidstränge weisen entgegengesetzte Polarität auf, das heißt der eine Strang verläuft in 5'→3'-Richtung, der andere in 3'→5'-Richtung. Aufgrund der Basenpaarung A-T und G-C sind die beiden Stränge komplementär (nicht identisch). Die Basensequenz ist die Primärstruktur eines DNA-Moleküls, die Doppelhelix seine Sekundärstruktur. Kern-DNA liegt linear vor, hingegen ist die DNA in Plastiden und Mitochondrien zirkulär geschlossen.

Merksatz

Jede Nucleinsäure weist Polarität auf: Das eine Ende trägt eine freie 3'-OH-Gruppe und das andere eine freie 5'-OH-Gruppe. In der DNA-Doppelhelix sind die beiden Stränge antiparallel angeordnet: Der eine Strang verläuft in 5'→3'-Richtung, der andere in 3'→5'-Richtung.

1.2.4 RNA

Im Gegensatz zur doppelsträngigen DNA liegen RNA-Moleküle zumeist einzelsträngig vor. Durch intramolekulare Basenpaarung bilden sich jedoch häufig Sekundärstrukturen aus (z. B. die charakteristische Kleeblattstruktur der tRNA), die die Stabilität des RNA-Moleküls erhöhen. Man unterscheidet vier RNA-Arten (**vgl. Kapitel 2.9**):

- **Messenger-RNA** (**mRNA**) überträgt die genetische Information von der DNA zur Proteinbiosynthese an den Ribosomen. Je nach Größe der Gene können mRNAs ganz unterschiedlich lang sein, sehr kurze mRNAs umfassen nur etwa 200 Nucleotide, sehr lange etwa 4000 Nucleotide.
- **Transfer-RNA** (**tRNA**) liefert die für die Proteinbiosynthese benötigten Aminosäuren zu den Ribosomen. Für die 20 proteinogenen Aminosäuren gibt es mehr als 60 spezifische tRNAs, die mit ihrem Anticodon entsprechend dem genetischen Code an die mRNA binden. tRNAs sind mit 70–90 Nucleotiden sehr kurze Moleküle.
- **Ribosomale RNA** (**rRNA**) ist entscheidend am Aufbau und der Funktion der Ribosomen beteiligt. Es gibt vier rRNA-Typen in den cytoplasmatischen Ribosomen der Eukaryonten.
- **Mikro-RNA** (**miRNA**). Erst kürzlich wurde eine weitere RNA-Art entdeckt, die Mikro-RNA (miRNA). miRNA-Moleküle sind nur 21 oder 22 Nucleotide lang und entstehen durch Spaltung aus Vorstufen, die von Kerngenen codiert werden. Sie binden an basenkomplementäre Abschnitte von mRNAs, wodurch kurze doppelsträngige RNA-Bereiche entstehen, die von speziellen RNA abbauenden Enzymen erkannt und degradiert werden. miRNAs erfüllen also regulatorische Aufgaben, indem sie mRNA-Moleküle identifizieren, die abgebaut werden sollen, bevor sie zur Translation gelangen.

Merksatz

Man unterscheidet zwischen folgenden RNA-Arten: mRNA, tRNA, rRNA, miRNA, snRNA und RNA im Signalerkennungspartikel.

Schließlich gibt es die kleinen nucleären RNAs (**snRNA**), die im Kern am Spleißen von mRNA beteiligt sind, und eine weitere RNA, die Bestandteil des Signalerkennungspartikels ist (**vgl. Kapitel 2.10**). Einige RNAs können auch als **Ribozyme** wirken. Hierbei handelt es sich um katalytisch aktive RNAs, die Aufgaben erfüllen beim Spleißen von mRNAs und bei der Reifung von tRNA-Vorstufen (beides sind Prozesse im Zellkern) und bei der Proteinbiosynthese an den Ribosomen im Cytoplasma (**vgl. Kapitel 2.9**).

1.3 Die Bausteine der Zelle: Kohlenhydrate

Unter dem Begriff Kohlenhydrate fasst man sowohl die einfachen Zucker als auch die aus Zuckern gebildeten Polymere, die Polysaccharide, zusammen. Kohlenhydrate sind die häufigsten Biomoleküle auf der Erde. Sie

sind Bestandteil von Zellwänden, Nucleinsäuren und Biomembranen und sie dienen als Energiespeicher. Die Biochemie und Nomenklatur der Kohlenhydrate ist sehr komplex und es werden hier nur die für das Verständnis der Zellbiologie relevanten Grundbegriffe besprochen.

Monosaccharide

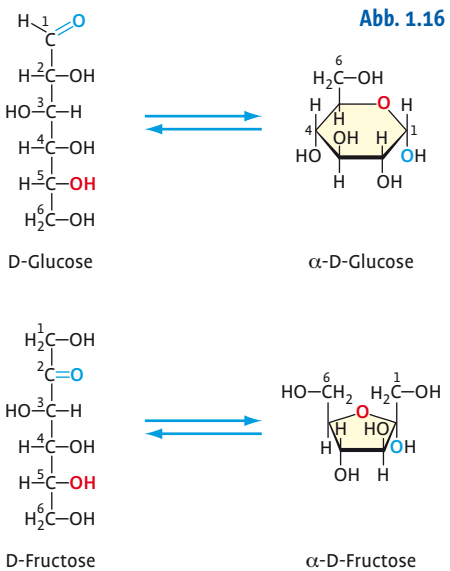
1.3.1

Monosaccharide sind die Bausteine der Polysaccharide. Je nach Anzahl der C-Atome von 3–7 unterscheidet man Triosen, Tetrosen, Pentosen, Hexosen und Heptosen. In chemischer Hinsicht sind die Monosaccharide Polyhydroxycarbonyl-Verbindungen, das heißt, sie besitzen mehrere OH-Gruppen und eine Carbonylgruppe. Je nachdem ob die Carbonylgruppe eine Aldehydgruppe oder Ketogruppe ist, unterscheidet man Aldosen und Ketosen (**Abb. 1.16**). Glucose ist eine Hexose und besitzt eine Aldehydgruppe, zählt also zu den Aldosen. Fructose ist auch eine Hexose, trägt aber eine Ketogruppe am C2-Atom und ist demnach eine Ketose. Bekannte Pentosen sind die Ribose als Bestandteil der RNA und die Ribulose als wichtiges Zwischenprodukt bei der Photosynthese. Pentosen und Hexosen können einen intramolekularen Ringschluss durchführen (die Carbonlygruppe reagiert mit einer OH-Gruppe), wodurch sauerstoffhaltige Ringstrukturen entstehen. In Lösung liegt das chemische Gleichgewicht zwischen der offenkettigen linearen Form und der Ringform stark auf Seiten der Ringbildung (**Abb. 1.16**). Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass man je nach Stellung der OH-Gruppe am untersten asymmetrischen C-Atom eines Monosaccharids zwischen der D- und L- Reihe der Zucker unterscheidet und nach erfolgtem Ringschluss zwischen den α- und β-Isomeren.

Merksatz

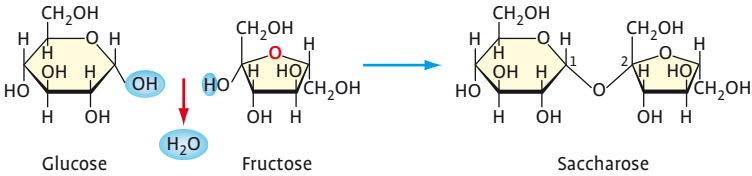
Monosaccharide können eine Aldehydgruppe tragen (Aldosen) oder eine Ketogruppe (Ketosen). Bekannte Hexosen sind Glucose (eine Aldose) und Fructose (eine Ketose). Pentosen und Hexosen können auch als Ringstrukturen vorliegen.

Abb. 1.16



Lineare Form und Ringform von Hexosen. Oben ist der Ringschluss von Glucose gezeigt. Glucose und besitzt eine Aldehydgruppe und ist daher eine Aldose. C1 reagiert mit dem Sauerstoff (rot) am C5, und dieser Sauerstoff wird Teil des Ringes. Der Sauerstoff der Aldehydgruppe (blau) wird zur OH-Gruppe. Unten ist der Ringschluss von Fructose gezeigt. Fructose besitzt eine Ketogruppe am C2-Atom. C2 reagiert mit dem Sauerstoff (rot) am C5, und dieser Sauerstoff wird Teil des Ringes. Der Sauerstoff der Ketogruppe (blau) wird zur OH-Gruppe. Obwohl Fructose genau wie Glucose eine Hexose ist, entsteht kein sechsgliedriger sondern nur ein fünfgliedriger Kohlenstoffring, weil die Ketogruppe nicht am C1- sondern am C2-Atom sitzt.

Abb. 1.17



Bildung der Saccharose. Glucose und Fructose reagieren unter Wasserabspaltung (Dehydratisierungsreaktion) zu Saccharose.

1.3.2 Glycosidische Bindung

Monosaccharide können unter Wasserabspaltung zu Disacchariden reagieren. Diese Kondensationsreaktion führt zu einer kovalenten Bindung, die als glykosidische Bindung bezeichnet wird. Das bekannteste Disaccharid ist die Saccharose, die aus einem Glucose- und einem Fructosemonomer besteht (**Abb. 1.17**). Reagiert ein Monosaccharid mit einem Nichtzucker, so nennt man die entstehende Verbindung ein Glycosid. Wichtige Glycoside sind die Glycolipide als Bestandteil der Biomembranen (**vgl. Kapitel 2.2**) und die Glycoproteine. Glycoproteine werden im Lumen des ER durch Übertragung von Zuckern auf die freie Aminogruppe von Asparaginresten gebildet (N-glycosidische Bindung, **vgl. Kapitel 2.10**) Sie entstehen auch im Golgi-Apparat durch Verknüpfung von Zuckern mit der OH-Gruppe von polaren Aminosäuren (O-glycosidische Bindung, **vgl. Kapitel 2.11**). Zucker können auch Derivate bilden und zum Beispiel eine Carboxylgruppe tragen, es liegt dann eine Zuckersäure vor. Häufige Zuckersäuren sind die Glucuronsäure und die Galacturonsäure als Bestandteil der pflanzlichen Zellwand (**vgl. Kapitel 2.14**). Reagiert ein Monosaccharid mit einem anderen Monosaccharid, so entstehen je nach Zahl der verknüpften Zucker Di-, Tri-, Tetrasaccharide usw. Bis $n < 30$ spricht man von Oligosacchariden, ab $n = 30$ von Polysacchariden.

Merksatz

Monosaccharide können über eine Kondensationsreaktion unter Wasserabspaltung zu Di-, Tri- und Polysacchariden reagieren. Die dabei auftretende kovalente Bindung wird als glykosidische Bindung bezeichnet.

1.3.3 Polysaccharide

Polysaccharide bestehen aus mehreren hundert bis einigen tausend glycosidisch verknüpften Monomeren. Man unterscheidet Strukturpolysaccharide und Reservepolysaccharide. Zu den **Strukturpolysacchariden** zählt die Cellulose, der wichtigste Bestandteil der pflanzlichen Zellwand. Hier sind β-Glucosemoleküle 1,4-glycosidisch verknüpft (**vgl. Kapitel 2.14, Abb. 2.51**) und bilden lange, unverzweigte Ketten. Cellulose ist die häufigste organische Verbindung auf der Erde. Auch Chitin (Hauptbestandteil der Zellwand von Pilzen und des Exoskeletts der Insekten) und Murein (Hauptbestandteil der bakteriellen Zellwand) sind Polysaccharide. Das wichtigste **Reservepolysaccharid** ist die Stärke, die aus 1,4-glycosidisch verbundenen α-Glucosemolekülen besteht (**vgl. Kapitel 2.14, Abb. 2.51**) und

im Stroma von Plastiden gelagert wird. Stärke kann Verzweigungen über 1,6-glycosidische Verknüpfungen ausbilden. Glycogen ist die Bezeichnung für die tierische Stärke, Glycogen ist jedoch häufiger verzweigt als die pflanzliche Stärke und kann bis zu 100 000 Monomere umfassen.

Die Bausteine der Zelle: Lipide | 1.4

Unter dem Sammelbegriff Lipide werden Fette und fettähnliche Verbindungen zusammengefasst. Sie haben keine gemeinsame Grundstruktur und bilden auch keine kovalent verbundenen Polymere. Ihre gemeinsame Eigenschaft ist jedoch ihr hydrophober Charakter: Lipide sind in Wasser unlöslich, dagegen gut löslich (lipophil) in organischen Lösungsmitteln. Lipide erfüllen vielfältige Funktionen im Leben einer Zelle. Sie dienen als Energiespeicher, sind Bestandteil der Biomembranen und bilden eine große Gruppe der sekundären Pflanzenstoffe, zu denen auch einige Phytohormone zählen. Man unterscheidet Speicherlipide, Strukturlipide und Steroide.

Speicherlipide (Fette) | 1.4.1

Fette bestehen aus zwei Komponenten: aus Glycerin und Fettsäuren. **Glycerin** ist ein Alkohol, dessen drei C-Atome je eine OH-Gruppe tragen. Somit kann jede OH-Gruppe des Glycerins mit einer Fettsäure verestert sein und man spricht dementsprechend von Mono-, Di- und Triglyceri-

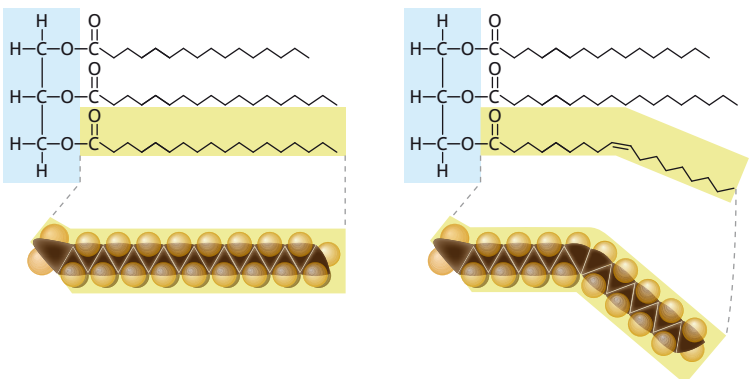


Abb. 1.18

Gesättigte und ungesättigte Fette. Fette sind Ester des Glycerins (blau eingerahmt) mit drei Fettsäuren. Links ist ein gesättigtes Fett dargestellt, keine seiner Fettsäuren besitzt eine Doppelbindung. Es enthält ein Molekül Palmitinsäure (C_{16}) und zwei Moleküle Stearinsäure (C_{18}). Dieses Fett ist bei Raumtemperatur fest. Im rechten Bildteil ist ein ungesättigtes Fett gezeigt. Es enthält mit der Ölsäure eine Fettsäure, die eine Doppelbindung besitzt, was zur Krümmung des Fettsäureschwanzes führt. Dieses Fett liegt bei Raumtemperatur als Öl vor.

den. Fette sind Triglyceride, deren drei Fettsäurereste in der Regel verschieden sind (**Abb. 1.18**). **Fettsäuren** sind langkettige, aliphatische Carbonsäuren, am häufigsten kommen Längen von 16 und 18 C-Atomen vor. Die natürlichen Fettsäuren sind geradzahlig, da sie aus C_2-Einheiten (Acetyl-CoenzymA) während der Fettsäuresynthese zusammengesetzt werden. Der lange apolare Bereich der aliphatischen Kohlenwasserstoffkette macht die Fettsäuren hydrophob, da sie keine Wasserstoffbrückenbindungen mit Wassermolekülen ausbilden können. Man unterscheidet gesättigte und ungesättigte Fettsäuren. **Gesättigte Fettsäuren** enthalten keine Doppelbindungen, sondern nur Einfachbindungen (z. B. Palmitinsäure [C_{16}] und Stearinsäure [C_{18}]). **Ungesättigte Fettsäuren** weisen mindestens eine Doppelbindung auf und werden dementsprechend als einfach oder mehrfach ungesättigte Fettsäuren bezeichnet (z. B. Ölsäure [C_{18}, 1 Doppelbindung], Linolsäure [C_{18}, 2 Doppelbindungen], Linolensäure [C_{18}, 3 Doppelbindungen]). Die Doppelbindung hat für die Fettsäure eine strukturelle Konsequenz: Die ansonsten gerade Struktur des Fettsäuremoleküls knickt an dieser Stelle ab. Diese Abknickungen verhindern, dass sich die Fettsäuremoleküle dicht genug zusammenlagern können, wodurch Fette mit ungesättigten Fettsäuren bei Raumtemperatur flüssig bleiben. Hingegen lassen sich gesättigte (also lang gestreckte) Fettsäuren dicht zusammenpacken, wodurch solche Fette bei Raumtemperatur in festem Zustand vorliegen. Der Begriff „Öl" bezeichnet keine chemische Verbindung, sondern beschreibt lediglich die flüssige Zustandsform eines Fettes. Speicherfette akkumulieren in der Zelle an zwei Orten: Zum einen im Cytoplasma als **Oleosomen**, auf die in **Kapitel 2.8** genauer eingegangen wird, und im Stroma der Plastiden in Form von kleinen Öltröpfchen, den **Plastoglobuli**. Speicherfette stellen die kompakteste Form eines Energiespeichers dar. Ein Gramm Fett liefert nach vollständiger Oxidation doppelt soviel Energie wie die gleiche Menge des Speicherpolysaccharids Stärke. Deshalb verwenden kleinsamige Pflanzen vornehmlich Fette als Energiespeicher für den Embryo, während sich großsamige Pflanzen (z. B. Mais) die voluminösere Stärke leisten können.

Merksatz

Speicherfette sind Triglyceride, in denen jede OH-Gruppe des Glycerins mit (in der Regel) verschiedenen Fettsäuren verestert ist. Ungesättigte Fettsäuren besitzen ein bis drei Doppelbindungen. Der Begriff „Öl" bezeichnet keine chemische Verbindung, sondern beschreibt lediglich die flüssige Zustandsform eines Fettes.

1.4.2 Strukturlipde

Strukturlipide sind der Hauptbestandteil von Biomembranen. Im Unterschied zu den hydrophoben Speicherlipiden haben die Strukturlipide polare Eigenschaften, denn lediglich zwei der drei OH-Gruppen des Glycerins sind mit Fettsäuren verestert, während die dritte OH-Gruppe über einen Phosphatrest mit einer polaren Kopfgruppe (z. B. Cholin) verbunden ist. Diese Strukturlipide, die man als Phospholipide bezeichnet, besitzen mit ihrer Kopfgruppe einen hydrophilen Teil und mit ihren Fettsäureschwänzen einen hydrophoben Teil. Sie sind amphiphil, also hydrophob