

# Biochemie

## Teil II

# Spezielle und angewandte Biochemie

**Von Hans-Peter Kleber, Leipzig,  
und Dieter Schlee, Halle**

unter Mitarbeit von Herwart Ambrosius, Leipzig,  
Martin Luckner, Halle, Fritz Müller, Leipzig, und  
Peter Nuhn, Halle

Mit 160 Abbildungen und 54 Tabellen

# Inhaltsverzeichnis

|   |           |
|---|-----------|
| <b>Vorwort</b> .....  | <b>6</b>  |
| <b>Verzeichnis häufig gebrachter Abkürzungen</b> .....  | <b>17</b> |
| <b>1. Mikrobielle und technische Biochemie</b> .....  | <b>19</b> |
| <b>1.1. Einleitung</b> .....  | <b>19</b> |
| <b>1.2. Biochemische Grundlagen der Struktur und Funktion der Zelle von Prokaryoten</b> ..... | <b>21</b> |
| 1.2.1. Elementare Zusammensetzung und Bausteine .....   | 21        |
| 1.2.2. Vergleich zwischen pro- und eukaryotischen Zellen .....                                | 24        |
| 1.2.3. Zellwand .....   | 29        |
| 1.2.3.1. Aufbau .....   | 29        |
| 1.2.3.2. Biosynthese .....  | 34        |
| <b>1.3. Ernährungstypen</b> .....   | <b>36</b> |
| <b>1.4. Energiegewinnung in Mikroorganismen</b> .....   | <b>39</b> |
| 1.4.1. Besonderheiten der Energiekonservierung in Mikroorganismen .....                       | 39        |
| 1.4.2. Chemotrophe Organismen .....   | 44        |
| 1.4.2.1. Gärorganismen .....  | 44        |
| 1.4.2.2. Energiegewinnung organotropher Mikroorganismen .....                                 | 46        |
| 1.4.2.3. Energiegewinnung lithotropher Mikroorganismen .....                                  | 47        |
| 1.4.2.4. „Anaerobe Atmung“ .....  | 51        |
| 1.4.3. Phototrophe Bakterien .....  | 53        |
| <b>1.5. Abbau der Kohlenstoff- und Energiequelle</b> .....                                    | <b>58</b> |
| 1.5.1. Kohlenhydrate .....  | 58        |
| 1.5.2. Kohlenwasserstoffe .....   | 64        |
| 1.5.2.1. Methan und Methanol .....  | 64        |
| 1.5.2.2. Mittel- und langkettige n-Alkane .....   | 69        |
| 1.5.2.3. Cycloalkane .....  | 77        |
| 1.5.2.4. Aromatische Kohlenwasserstoffe .....   | 80        |
| <b>1.6. Mikrobielle Produkte</b> .....  | <b>88</b> |
| 1.6.1. Biomasse .....   | 91        |

|              |   |            |
|--------------|---|------------|
| 1.6.2.       | Gärungsprodukte   | 95         |
| 1.6.2.1.     | Alkoholische Gärung   | 95         |
| 1.6.2.2.     | Milchsäuregärung  | 97         |
| 1.6.2.3.     | Buttersäure- und Butanol-Aceton-Gärung  | 100        |
| 1.6.2.4.     | Propionsäuregärung  | 102        |
| 1.6.2.5.     | Gemischte Säuregärung und Acetoin-Butandiol-Gärung                                  | 106        |
| 1.6.3.       | Organische Säuren   | 109        |
| 1.6.3.1.     | Essigsäurebildung   | 109        |
| 1.6.3.2.     | Bildung von Hexonsäuren   | 111        |
| 1.6.3.3.     | Bildung von Citronensäure   | 112        |
| 1.6.4.       | Aminosäuren   | 113        |
| 1.6.4.1.     | L-Glutaminsäure   | 114        |
| 1.6.4.2.     | L-Lysin   | 115        |
| 1.6.5.       | Vitamine und Coenzyme   | T... 117   |
| 1.6.6.       | Nucleotide  | 118        |
| 1.6.7.       | Extrazelluläre Polysaccharide   | 120        |
| 1.6.8.       | Biotenside  | 122        |
| <b>1.7.</b>  | <b>Mikrobielle Stoffumwandlungen (Transformationen)</b>                             | <b>124</b> |
| <b>1.8.</b>  | <b>Enzyme</b>   | <b>126</b> |
| 1.8.1.       | Produktion und Isolierung   | 126        |
| 1.8.1.1.     | Stammauswahl und Produktion   | 126        |
| 1.8.1.2.     | Isolierung von Enzymen  | 128        |
| 1.8.2.       | Anwendung von Enzymen   | * 129      |
| 1.8.2.1.     | Industrielle Enzyme   | 129        |
| 1.8.2.2.     | Enzyme in der Therapie  | 133        |
| 1.8.2.3.     | Enzyme in der Analytik  | 134        |
| <b>1.9.</b>  | <b>Immobilisierte Biosysteme</b>  | <b>135</b> |
| 1.9.1.       | Immobilisierte Mikroorganismen  | 135        |
| 1.9.1.1.     | Immobilisierungsmethoden  | 135        |
| 1.9.1.2.     | Anwendung   | 139        |
| 1.9.2.       | Immobilisierte Enzyme   | 141        |
| 1.9.2.1.     | Immobilisierungsmethoden  | 141        |
| 1.9.2.2.     | Anwendung   | 143        |
| 1.9.3.       | Erweiterung der allgemeinen Immobilisierungsprinzipien und<br>Entwicklungstendenzen | 143        |
| 1.9.3.1.     | Cofaktor - Regenerierung  | 143        |
| 1.9.3.2.     | Coimmobilisierung   | 147        |
| 1.9.3.3.     | Entwicklungstendenzen   | 147        |
| 1.9.4.       | Biosensoren   | 148        |
| <b>1.10.</b> | <b>Energie- und Eohstoffgewinnung</b>   | <b>152</b> |
| 1.10.1.      | Ethanol   | 152        |
| 1.10.2.      | Methan  | 153        |
| 1.10.3.      | Wasserstoff   | 156        |

|              |   |     |
|--------------|---|-----|
| 1.10.4.      | Mikroorganismen bei Metall- und Ölgewinnung . . . . .   | 158 |
| 1.10.4.1.    | Mikrobielle Erzaufbereitung . . . . .   | 158 |
| 1.10.4.2.    | Anreicherung von Elementen durch Mikroorganismen. . . . .   | 160 |
| 1.10.4.3.    | Mikrobielle Erschließung von Erdöllagerstätten. . . . .   | 161 |
| <b>1.11.</b> | <b>Prinzipien der Gentechnik und Anwendungsbereiche</b> ——  | 162 |
| 1.11.1.      | Prinzipien der Gentechnik. . . . .  | 162 |
| 1.11.1.1.    | Gewinnung von Passagier-DNA. . . . .  | 162 |
| 1.11.1.2.    | Vektoren für die Übertragung der genetischen Information .  | 164 |
| 1.11.1.3.    | In-vivo-Transformation von Zellen. . . . .  | 167 |
| 1.11.2.      | Anwendungsbereiche der Gentechnik. . . . .  | 170 |
| 1.11.2.1.    | Neue Produkte. . . . .  | 170 |
| 1.11.2.2.    | Erhöhung der Produktivität von Hochleistungsstämmen . . .   | 173 |
| <b>2.</b>    | <b>Pflanzenbiochemie</b> . . . . .  | 176 |
| <b>2.1.</b>  | <b>Das pflanzliche System</b> . . . . .   | 176 |
| 2.1.1.       | Die pflanzliche Zelle und ihre Kompartimente. . . . .   | 176 |
| 2.1.1.1.     | Zellkern. . . . .   | 178 |
| 2.1.1.2.     | Chloroplasten und Chromoplasten. . . . .  | 178 |
| 2.1.1.3.     | Mitochondrien. . . . .  | 180 |
| 2.1.1.4.     | Endoplasmatisches Reticulum (ER). . . . .   | 181 |
| 2.1.1.5.     | Golgi-Apparat (Dictyosomen). . . . .  | 182 |
| 2.1.1.6.     | Vakuolen. . . . .   | 182 |
| 2.1.1.7.     | Microbodies. . . . .  | 183 |
| 2.1.2.       | Die pflanzliche Zellwand. . . . .   | 184 |
| 2.1.2.1.     | Chemische Zusammensetzung der Zellwand höherer Pflanzen   | 185 |
| 2.1.2.2.     | Chemische Zusammensetzung der Zellwand der Pilze und Algen. . . . .                                       | 193 |
| 2.1.2.3.     | Funktion von pflanzlichen Oberflächenzuckern. . . . .   | 193 |
| 2.1.3.       | Elektronentransportketten (ET) in pflanzlichen Mitochondrien und cyanidunempfindliche Endoxidase. . . . . | 195 |
| 2.1.4.       | Photokontrolle der Genexpression. . . . .   | 198 |
| 2.1.4.1.     | Phytochrom-System und Photomorphosen. . . . .   | 199 |
| 2.1.4.2.     | Photokontrolle der Chloroplastendifferenzierung . . . . .   | 203 |
| <b>2.2.</b>  | <b>Biochemie des autotrophen Stoffwechsels</b> . . . . .  | 209 |
| 2.2.1.       | C-Autotrophie. . . . .  | 209 |
| 2.2.1.1.     | Prozeß der Photosynthese - Lichtreaktion. . . . .   | 209 |
| 2.2.1.2.     | Prozeß der Photosynthese - Dunkelreaktion. . . . .  | 213 |
| 2.2.1.3.     | Photoassimilation der C <sub>3</sub> -Pflanzen (vgl. Bd. 1/4.2.2.). . . . .                               | 216 |
| 2.2.1.4.     | Photoassimilation der C <sub>4</sub> -Pflanzen. . . . .   | 216 |
| 2.2.1.5.     | Photoassimilation der CAM-Pflanzen. . . . .   | 221 |
| 2.2.1.6.     | Photorespiration. . . . .   | 222 |
| 2.2.1.7.     | Licht-, CO <sub>2</sub> - und Temperaturkompensation. . . . .   | 225 |

|             |  |            |
|-------------|--|------------|
| 2.2.1.8.    | Bakterielle Photosynthese. . . . .   | 226        |
| 2.2.1.9.    | Bildung der Transport- und Speicherform der Kohlenhydrate                                      | 226        |
| 2.2.1.10.   | Nichtautotrophe CO <sub>2</sub> -Fixierung bei höheren Pflanzen. . . . .                       | 229        |
| 2.2.2.      | N-Autotrophie. . . . .   | 230        |
| 2.2.2.1.    | Assimilatorische Nitratreduktion. . . . .  | 230        |
| 2.2.2.1.1.  | Nitratreduktion. . . . .   | 230        |
| 2.2.2.1.2.  | Nitritreduktion. . . . .   | 230        |
| 2.2.2.2.    | Ammoniumassimilation. . . . .  | 232        |
| 2.2.2.3.    | Fixierung von molekularem Luftstickstoff. . . . .  | 235        |
| 2.2.2.4.    | Stickstoffkreislauf. . . . .   | 238        |
| 2.2.3.      | S-Autotrophie. . . . .   | 240        |
| 2.2.3.1.    | Assimilatorische Sulfatreduktion. . . . .  | 240        |
| 2.2.3.2.    | Schwefelkreislauf. . . . .   | 242        |
| <b>3.</b>   | <b>Biochemie des Sekundärstoffwechsels. . . . .</b>  | <b>244</b> |
| <b>3.1.</b> | <b>Was ist Sekundärstoffwechsel 2. . . . .</b>   | <b>244</b> |
| <b>3.2.</b> | <b>Biosynthese sekundärer Naturstoffe. . . . .</b>   | <b>248</b> |
| <b>3.3.</b> | <b>Regulationsprinzipien im Sekundärstoffwechsel . . . . .</b>                                 | <b>250</b> |
| <b>3.4.</b> | <b>Einbindung des Sekundärstoffwechsels in Entwicklungsprogramme. . . . .</b>                  | <b>253</b> |
| <b>3.5.</b> | <b>Warum werden sekundäre Naturstoffe gebildet I. . . . .</b>                                  | <b>254</b> |
| <b>3.0.</b> | <b>Bedeutung sekundärer Naturstoffe für den Menschen. . . . .</b>                              | <b>257</b> |
| 3.6.1.      | Sekundärstoffe in Nahrungsmitteln und Getränken. . . . .                                       | 257        |
| 3.6.2.      | Sekundäre Naturstoffe als Arzneistoffe und Leitsubstanzen bei der Arzneistoffsynthese. . . . . | 258        |
| 3.6.3.      | Sekundärstoffe als Stimulantien und Narkotika . . . . .  | 259        |
| 3.6.4.      | Sekundärstoffe als Rohmaterialien für technische Prozesse . . . . .                            | 259        |
| <b>4.</b>   | <b>Ökologische Biochemie. . . . .</b>  | <b>261</b> |
| <b>4.1.</b> | <b>Einleitung . . . . .</b>  | <b>261</b> |
| <b>4.2.</b> | <b>Biochemische Anpassungen an abiotische Umweltfaktoren. . . . .</b>                          | <b>263</b> |
| 4.2.1.      | Anpassung an das verfügbare Wasserangebot . . . . .  | 263        |
| 4.2.1.1.    | Wasserstreß . . . . .  | 263        |
| 4.2.1.2.    | Anpassung an Trockenheit . . . . .   | 265        |
| 4.2.1.3.    | Anpassung durch Modifikation der Photosynthese. . . . .  | 267        |
| 4.2.1.4.    | Anpassung an Salinität . . . . .   | 268        |
| 4.2.2.      | Anpassung an das verfügbare Sauerstoffangebot . . . . .  | 269        |
| 4.2.3.      | Anpassung an die Temperatur. . . . .   | 271        |
| 4.2.4.      | Anpassung an Schwermetalle (Metallophyten). . . . .  | 274        |

|             |  |            |
|-------------|--|------------|
| 4.2.5.      | Anpassung an Selen (Selenophyten) . . . . .  | 276        |
| 4.2.6.      | Anpassung an Fluor (Fluorophyten) . . . . .  | 276        |
| <b>4.3.</b> | <b>Anpassung an biotische Umweltfaktoren</b> . . . . .                                     | <b>276</b> |
| 4.3.1.      | AHelopathie. . . . .   | 278        |
| 4.3.2.      | Phytopathogene Toxine und Phytoalexine. . . . .  | 278        |
| 4.3.2.1.    | Pathotoxine. . . . .   | 279        |
| 4.3.2.2.    | Phytoalexine. . . . .  | 279        |
| 4.3.3.      | Toxine. . . . .  | 284        |
| 4.3.4.      | Pheromone. . . . .   | 284        |
| <b>5.</b>   | <b>Biochemie der Pharmaka</b> . . . . .  | <b>288</b> |
| <b>5.1.</b> | <b>Einleitung</b> . . . . .  | <b>288</b> |
| <b>5.2.</b> | <b>Biochemische Prozesse während der pharmakokinetischen Phase</b> . . . . .               | <b>289</b> |
| <b>5.3.</b> | <b>Biochemische Prozesse während der pharmakodynamischen Phase</b> . . . . .               | <b>291</b> |
| 5.3.1.      | Angriff an Hormon-Rezeptoren. . . . .  | 293        |
| 5.3.2.      | Angriff an der biologischen Membran. . . . .   | 296        |
| 5.3.3.      | Angriff an Enzymen. . . . .  | 297        |
| 5.3.4.      | Angriff an der Nucleinsäure- und Proteinsynthese. . . . .                                  | 298        |
| <b>6.</b>   | <b>Stoffwechselregulation im tierischen Gesamtorganismus - Organstoffwechsel</b> . . . . . | <b>300</b> |
| <b>6.1.</b> | <b>Stoff Wechselorganisation im Gesamtorganismus - allgemeine Prinzipien</b> . . . . .     | <b>300</b> |
| 6.1.1.      | Kompartimentierung . . . . .   | 300        |
| 6.1.2.      | Hormonelle Regulation. . . . .   | 302        |
| 6.1.3.      | Intermediärer Stoffwechsel und Substrataustausch zwischen den Organen. . . . .             | 305        |
| <b>6.2.</b> | <b>Glucoseumsatz</b> . . . . .   | <b>307</b> |
| 6.2.1.      | Übersicht . . . . .  | 307        |
| 6.2.2.      | Absorptive und postabsorptive Phase. . . . .   | 308        |
| 6.2.3.      | Gluconeogenese. . . . .  | 313        |
| 6.2.4.      | Regulation der Glucoseverwertung in der Muskulatur. . . . .                                | 316        |
| 6.2.5.      | Glucoseversorgung des zentralen Nervensystems. . . . .                                     | 318        |
| 6.2.6.      | Insulin und Glucagon - Übersicht ihrer Stoffwechselwirkungen. . . . .                      | 318        |
| <b>6.3.</b> | <b>Umsatz von Triglyceriden (Fettsäuren) und Cholesterol</b> . . . . .                     | <b>323</b> |
| 6.3.1.      | Übersicht . . . . .  | 323        |
| 6.3.2.      | Lipoproteine. . . . .  | 325        |
| 6.3.3.      | Transport der Nahrungslipide; Chylomikronen. . . . .                                       | 327        |

|             |   |            |
|-------------|---|------------|
| 6.3.4.      | Funktion des Fettgewebes. . . . .   | 330        |
| 6.3.5.      | Freie Fettsäuren. . . . .   | 333        |
| 6.3.6.      | Umsatz von Cholesterol. . . . .   | 335        |
| <b>6.4.</b> | <b>Aminosäure- und Proteinumsatz</b> . . . . .                                    | <b>339</b> |
| 6.4.1.      | Besonderheiten des Aminosäure-Stoffwechsels. . . . .                              | 339        |
| 6.4.2.      | Proteinumsatz des Gesamtorganismus. . . . .                                       | 343        |
| 6.4.3.      | Aminosäure- und Proteinumsatz einiger Organe. . . . .                             | 344        |
| 6.4.3.1.    | Dünndarmschleimhaut. . . . .  | 344        |
| 6.4.3.2.    | Leber. . . . .  | 445        |
| 6.4.3.3.    | Muskulatur. . . . .   | 347        |
| 6.4.3.4.    | Niere. . . . .  | 349        |
| 6.4.4.      | Stoffwechsel der NH <sub>2</sub> -Gruppe. . . . .                                 | 349        |
| <b>6.5.</b> | <b>Hilfsmechanismen des Stoffwechsels</b> . . . . .                               | <b>351</b> |
| 6.5.1.      | Säure-Basen-Haushalt. . . . .   | 351        |
| 6.5.2.      | O <sub>2</sub> -Transport im Blut. . . . .  | 356        |
| 6.5.3.      | CO <sub>2</sub> -Transport. . . . .   | 358        |
| 6.5.4.      | Wasser- und Elektrolythaushalt. . . . .   | 360        |
| 6.5.5.      | Funktionsprinzipien der Nierentätigkeit. . . . .                                  | 362        |
| 6.5.6.      | Koordinierung von Stoffwechsel und Kreislauf. . . . .                             | 367        |
| <b>6.6.</b> | <b>Funktionen des Magen-Darm-Kanals. Verdauung und Resorption</b> . . . . .       | <b>367</b> |
| 6.6.1.      | Speichel. . . . .   | 369        |
| 6.6.2.      | Magensaft. . . . .  | 369        |
| 6.6.3.      | Pankreassekretion. . . . .  | 372        |
| 6.6.4.      | Monosaccharid- und Aminosäureresorption. . . . .                                  | 372        |
| 6.6.5.      | Galle, enterohepatischer Kreislauf der Gallensäuren und des Cholesterols. . . . . | 376        |
| 6.6.6.      | Verdauung der Fette. . . . .  | 377        |
| 6.6.7.      | Resorption von Wasser und Elektrolyten. . . . .                                   | 378        |
| <b>6.7.</b> | <b>Stoffwechselregulation im Hungerzustand</b> . . . . .                          | <b>379</b> |
| 6.7.1.      | Frühes Hungerstadium. . . . .   | 380        |
| 6.7.2.      | Mittleres Hungerstadium. . . . .  | 381        |
| 6.7.3.      | Spätes Hungerstadium. . . . .   | 383        |
| <b>6.8.</b> | <b>Stoffwechsel bei muskulärer Arbeit</b> . . . . .                               | <b>385</b> |
| 6.8.1.      | Fasertypen. . . . .   | 385        |
| 6.8.2.      | Kurzzeitbelastung. . . . .  | 386        |
| 6.8.3.      | Dauerleistung. . . . .  | 387        |
| <b>6.9.</b> | <b>Gesamtstoffwechsel</b> . . . . .   | <b>389</b> |
| 6.9.1.      | Energiebilanz. . . . .  | 390        |
| 6.9.2.      | Essentielle Nahrungsbestandteile. . . . .   | 392        |
| 6.9.3.      | Regulation von Nahrungsaufnahme <i>und</i> Energiedissipation . . . . .           | 394        |

|                           |  |      |
|---------------------------|--|------|
| <b>7.</b>                 | <b>Immunchemie</b> .....   | 396  |
| <b>7.1.</b>               | <b>Gliederung des Immunsystems und Grundprinzipien seiner Funktion</b> ..... | 396  |
| <b>7.2.</b>               | <b>Antigene und Haptene</b> .....  | 400  |
| 7.2.1.                    | Immunogenität .....  | 400  |
| 7.2.2.                    | Antigendeterminanten .....   | 402  |
| 7.2.3.                    | Antigenstruktur von Proteinen .....  | 404  |
| <b>7.3.</b>               | <b>Struktur und Funktion der Immunglobuline</b> .....                        | 407  |
| 7.3.1.                    | Grundstruktur der Immunglobuline .....                                       | 407  |
| 7.3.2.                    | Raumstruktur der Immunglobuline .....  | 413  |
| 7.3.3.                    | Immunglobulinklassen .....   | 414  |
| 7.3.3.1.                  | Immunglobulin G .....  | 416  |
| 7.3.3.2.                  | Immunglobulin M .....  | 416* |
| 7.3.3.3.                  | Immunglobulin A .....  | 417  |
| 7.3.3.4.                  | Immunglobulin D .....  | 418  |
| 7.3.3.5.                  | Immunglobulin E .....  | 418  |
| <b>7.4.</b>               | <b>Prinzip der Spezifität der Immunreaktion</b> .....                        | 419  |
| 7.4.1.                    | Bindungskräfte bei der Immunreaktion .....                                   | 420  |
| 7.4.2.                    | Spezifität der Antigen-Antikörper-Reaktion .....                             | 420  |
| 7.4.3.                    | Multispezifität von Antikörpern ? .....                                      | 422  |
| <b>7.5.</b>               | <b>Antikörperbiosynthese und ihre Regulation</b> .....                       | 424  |
| 7.5.1.                    | Ablauf der humoralen Immunantwort .....                                      | 424  |
| 7.5.2.                    | Regulation der humoralen Immunantwort .....                                  | 425  |
| 7.5.2.1.                  | Antigehaufnahme, -Verarbeitung und -Präsentierung .....                      | 425  |
| 7.5.2.2.                  | Mechanismus der Produktregulation .....                                      | 427  |
| 7.5.2.3.                  | T-Lymphocyten als Regulatoren .....  | 427  |
| <b>7.6.</b>               | <b>Antikörperheterogenität und ihre genetische Grundlage ..</b>              | 430  |
| <b>7.7.</b>               | <b>Immuntechnik - Herstellung monoklonaler Antikörper ..</b>                 | 434  |
| 7.7.1.                    | Antiseren und monoklonale Antikörper .....                                   | 434  |
| 7.7.2.                    | Prinzip der Herstellung monoklonaler Antikörper .....                        | 437  |
| 7.7.3.                    | Anwendung monoklonaler Antikörper .....                                      | 441  |
| <b>Literatur</b> .....    |  | 443  |
| <b>Sachregister</b> ..... |  | 449  |