

Gertrud Rehner · Hannelore Daniel

Biochemie der Ernährung

3. Auflage

Inhaltsübersicht

Teil I Grundlagen der Stoffwechselregulation auf zellulärer Ebene 1

- 1 Die Ebenen der Stoffwechselregulation beim höheren Eukaryoten 3

Teil II Regulation des Metabolismus der Nährstoffe auf der Ebene des Organismus 175

- 2 Regulation der Nahrungsaufnahme 177
- 3 Wahrnehmung des Geschmacks und des Geruchs der Nahrung 199
- 4 Die Nährstoffe 217
- 5 Die Gewinnung biologischer Energie aus Nährstoffen 275
- 6 Die Entwicklung von Organen als evolutionärer Fortschritt 295
- 7 Der Gastrointestinaltrakt – Vermittler zwischen Außen- und Innenwelt des Organismus 307
- 8 Das Blut – Transportsystem und Vermittler der Homöostase 363
- 9 Die Leber als multifunktionelles Organ 409
- 10 Das Fettgewebe als Energiespeicher und Drehscheibe des Lipidstoffwechsels 493
- 11 Das Muskelgewebe – Energietransformator und Proteinspeicher 521
- 12 Die Niere als Ausscheidungsorgan 543

Inhaltsverzeichnis

Vorwort zur 3. Auflage VII

Vorwort zur 2. Auflage IX

Vorwort zur 1. Auflage XI

Teil I Grundlagen der Stoffwechselregulation auf zellulärer Ebene

1	Die Ebenen der Stoffwechselregulation beim höheren Eukaryoten	3
1.1	Die biologische Membran	5
1.1.1	Molekulare und strukturelle Organisation der biologischen Membran	5
1.1.2	Die biologische Membran als Voraussetzung eines selektiven Stoffaustausches	13
1.1.3	Rezeptoren der biologischen Membran als Empfänger und Übermittler von Signalen	27
1.2	Die Zellkompartimentierung	41
1.2.1	Der Zellkern	44
	EXKURS 1.1: Die Kern-DNA und ihre Replikation	45
	EXKURS 1.2: Die Transkription der DNA – Erster Schritt zur Expression der genetischen Information	51
1.2.2	Das endoplasmatische Reticulum	57
	EXKURS 1.3: Was ist ein Ribosom?	61
	EXKURS 1.4: Die Translation – Ein Prozess außerhalb des Kernraumes	66
1.2.3	Der Golgi-Apparat	71
1.2.4	Das Lysosom	77
1.2.5	Das Peroxisom	80
1.2.6	Das Mitochondrion	82
	EXKURS 1.5: Die mitochondriale DNA und ihre Leistung	83
1.2.7	Das Cytosol	96
1.3	Die enzymatische Regulation	103
1.3.1	Die Menge des Enzymproteins lässt sich sowohl durch Steuerung der <i>de novo</i> Synthese als auch durch Steuerung des Abbaus modifizieren	107

- 1.3.2 Die enzymatische Katalyse muss sich der Stoffwechsellage kurzfristig und auch ohne Änderung der Enzymmenge anpassen 112
- 1.3.3 Bei manchen Enzymen wird eine irreversible Aktivierung durch Proteolyse erreicht 129
- 1.3.4 Die Existenz von Isoenzymen ermöglicht unterschiedliche Steuerungsmöglichkeiten in verschiedenen Organen und verschiedenen Zellkompartimenten 131
- 1.4 Die hormonale Regulation 132
 - 1.4.1 Hormone können nach unterschiedlichen Gesichtspunkten klassifiziert werden 133
 - 1.4.2 Hormone stehen in Wechselwirkung miteinander und bilden in vielen Fällen hierarchische Systeme 138
 - 1.4.3 Synthese und Sekretion der Peptidhormone erfolgt in der Regel nach einem für alle Sekretproteine gültigen Muster 141
 - 1.4.4 Viele Hormone und sonstige Signalstoffe entstehen durch Modifikation von Aminosäuren 151
 - 1.4.5 Die Steroidhormone des Menschen und anderer Wirbeltiere sind Metaboliten des Cholesterins 161
 - 1.4.6 Auch Derivate des Vitamin A wirken als Hormone 169
 - 1.4.7 Eikosanoide sind Signalstoffe besonderer Art 171

Teil II Regulation des Metabolismus der Nährstoffe auf der Ebene des Organismus

- 2 Regulation der Nahrungsaufnahme 177**
 - 2.1 Hunger und Sättigung sind Empfindungen mit sehr komplexen Auslösungsmechanismen 178
 - 2.1.1 Das Gehirn empfängt und prozessiert alle Signale, die die Empfindung von Hunger und Sättigung auslösen 179
 - 2.1.2 Signalträger für das Gefühl von Hunger und Sättigung entstehen auf unterschiedlichen Ebenen 180
 - 2.1.3 In der postsorptiven Phase steuern unter anderem die Makronährstoffe und ihre Metaboliten die Nahrungsaufnahme 181
 - 2.1.4 Pankreatische und gastrointestinale Hormone beteiligen sich ebenfalls an der Steuerung der Nahrungsaufnahme 186
 - 2.1.5 Einige Neurotransmitter und Neuromodulatoren steuern auf zentraler Ebene nicht nur die Energieaufnahme, sondern auch die Selektion der Makronährstoffe 188
 - 2.1.6 Gentechnologische Methoden eröffnen der Forschung über die Regulation der Nahrungsaufnahme und des Körpergewichts neue Möglichkeiten 191
 - 2.1.7 A never ending story? 195

- 3 Wahrnehmung des Geschmacks und des Geruchs der Nahrung 199**
- 3.1 Der Geschmack wird über im Mund und im Rachen lokalisierte
Geschmacksknospen wahrgenommen 200
- 3.2 Die einzelnen Geschmacksqualitäten kommen durch unterschiedliche
molekulare Prozesse zustande 201
- 3.3 Die Geschmacksinformationen werden durch mehrere afferente Nerven der
zentralen Verarbeitung zugeführt 205
- 3.4 Die Geruchsempfindung wird durch spezifische Sinneszellen der
Riechschleimhaut vermittelt 206
- 3.5 Auch bei der Geruchswahrnehmung spielen G-Protein-gekoppelte
Rezeptoren eine Schlüsselrolle 207
- 3.6 Die neurale Verarbeitung der Geruchsreize ist komplex 209
- 3.7 Die Wahrnehmung des *flavours* der Nahrung hat vielfältige physiologische
Konsequenzen 210
- 3.8 Die Grundgeschmacksqualitäten lassen sich in vielen Fällen mit
bestimmten molekularen Strukturen in Zusammenhang bringen 212
- 3.9 Die Zusammenhänge zwischen stereochemischer Struktur und
Geruchsqualität sind weitgehend ungeklärt 216
- 4 Die Nährstoffe 217**
- 4.1 Nur wenige Kohlenhydrate haben eine quantitative Bedeutung für die
Ernährung des Menschen 217
- 4.2 Die Lipide bilden eine außerordentlich heterogene Stoffklasse 221
- 4.2.1 Unter den alimentär zugeführten Lipiden überwiegen die
Triglyceride 221
- 4.3 Kein anderes Biomolekül übertrifft die funktionelle Vielfalt der
Proteine 224
- 4.3.1 Zwanzig proteinogene L-Aminosäuren sind Bausteine aller Proteine 226
- EXKURS 4.1: Von der Peptidkette zum biologisch aktiven Protein 228
- 4.3.2 Aminosäuren sind die Vorstufen fast aller stickstoffhaltigen Verbindungen
des Organismus 234

- 4.4 Vitamine sind essentielle Spurennährstoffe 235
- 4.4.1 Die vier fettlöslichen Vitamine haben unterschiedliche biochemische Funktionen 236
- 4.4.2 Alle wasserlöslichen Vitamine haben Coenzymfunktionen 242
- 4.5 Die Mineralstoffe werden auch als anorganische Nährstoffe bezeichnet 258
- 4.5.1 Nur etwa ein Viertel der Elemente des Periodensystems sind „Bioelemente“ 259
- 4.5.2 Die Mineralstoffe haben strukturbildende, katalytische und regulatorische Funktionen 262
- 4.6 Das Wasser ist ebenfalls ein essentieller Nährstoff 264
- 4.6.1 Wasseraufnahme und Wasserabgabe müssen im Gleichgewicht stehen 265
- 4.6.2 Der Wasserbestand des Organismus ist ungleichmäßig verteilt 266
- 4.6.3 Die Wasseraufnahme wird durch den Durst gesteuert, die Wasserabgabe hormonell auf renaler Ebene geregelt 269

5 Die Gewinnung biologischer Energie aus Nährstoffen 275

- 5.1 Beim anaeroben Abbau von Nährstoffen entsteht das ATP durch Substratkettenphosphorylierung 277
 - 5.2 Der überwiegende Teil nutzbarer biologischer Energie wird durch den oxidativen Abbau der Nährstoffe gewonnen 278
 - 5.2.1 Die Reaktionsfolge des Tricarbonsäurecyclus liefert den Hauptanteil der Reduktionsäquivalente für die Atmungskette 280
 - 5.2.2 Energiekonservierung durch Protonengradienten an der Innenmembran der Mitochondrien ist ein zentrales Prinzip der Bioenergetik 285
- EXKURS 5.1: Oxidativer Stress und Abwehrmechanismen 291

6 Die Entwicklung von Organen als evolutionärer Fortschritt 295

- 6.1 Zelldifferenzierung, Gewebeentwicklung und Organogenese sind Grundlagen einer effektiven Arbeitsteilung 295
- 6.2 Die Zellen bilden hochdifferenzierte Funktionseinheiten: Die Gewebe und Organe 299
- 6.3 Die morphologische Differenzierung wird von der Diversifizierung des Zellstoffwechsels begleitet 305

- 6.3.1 Der Stoffwechsel der Hauptnährstoffe hat organspezifische Charakteristika 306

- 7 Der Gastrointestinaltrakt – Vermittler zwischen Außen- und Innenwelt des Organismus 307**

 - 7.1 Die gastrointestinalen Funktionen werden komplex geregelt 308
 - 7.2 Die Nahrung wird in der Mundhöhle nicht nur zerkleinert 311
 - 7.2.1 Die Innervierung der Speicheldrüsen lässt „das Wasser im Munde zusammenlaufen“ 311
 - 7.3 Der Magen erfüllt in erster Linie Kontrollfunktionen 314
 - 7.3.1 Magenfunktionen werden mit intestinalen Sekretionsprozessen koordiniert 315
 - 7.3.2 Die Digestionsleistungen des Magens sind vermutlich nicht sehr bedeutend 319
 - 7.4 Verschiedene morphologische Strukturen führen zu einer extremen Vergrößerung der inneren Darmoberfläche 322
 - 7.4.1 Der obere Dünndarm funktioniert wie ein Bioreaktor mit Prozessüberwachung 324
 - 7.5 Das Gallensekret dient primär der Solubilisierung der Lipide des Chymus 328
 - 7.6 Die enzymatische Hydrolyse der Nährstoffpolymere im oberen Dünndarm hat eine luminal und eine membrangebundene Phase 330
 - 7.6.1 Die Digestion und Resorption von Kohlenhydraten erfolgt mit rasanter Geschwindigkeit 330
 - 7.6.2 Im menschlichen Dünndarm existiert während der Fettverdauung ein Zwei-Phasensystem 334
EXKURS 7.1: Die intestinale Resorption von Cholesterin wird durch spezifische Membranproteine begrenzt 340
 - 7.6.3 Die Digestion der Proteine liefert vielfältige Produkte 341
 - 7.6.4 Die Resorption von Aminosäuren erfolgt über eine Vielzahl von Transportsystemen 343
 - 7.6.5 Auch größere Oligopeptide und Proteine werden vom Darmepithel intakt aufgenommen 345
EXKURS 7.2: Gastrointestinales Schicksal von DNA und RNA 347
 - 7.7 Die Resorptionsprozesse von Elektrolyten und von Wasser sind osmotisch gekoppelt 349
 - 7.7.1 Die Resorption der Mengenelemente Calcium, Magnesium und Phosphat wird von Wechselwirkungen bestimmt 351

- 7.7.2 Die Resorption von Eisen zeigt eine eindrucksvolle Adaptation an die Versorgungslage des Organismus 352
- 7.8 Die gastrointestinalen Vorgänge bei der Resorption von wasserlöslichen Vitaminen sind so vielgestaltig wie deren chemische Struktur 355
 - 7.8.1 Die meisten wasserlöslichen Vitamine werden vor und nach der Resorption enzymatisch verändert 355
 - 7.8.2 Cobalamine der Nahrung werden über einen exklusiven Weg resorbiert 357
 - 7.8.3 Die Freisetzung der Vitamine aus den Coenzymformen erfordert vor allem membrangebundene Hydrolasen 358
 - 7.8.4 Die wasserlöslichen Vitamine sind überwiegend schwache Elektrolyte 358
- 7.9 Der Dickdarm dient als Fermentationskammer 359
 - 7.9.1 Die Stoffwechsellleistungen der Flora beeinflussen das Darmepithel 360
- 8 Das Blut – Transportsystem und Vermittler der Homöostase 363**
 - 8.1 Das Blut ist ein sehr effektives Verteilersystem 363
 - 8.2 Das Blut lässt sich in zwei Hauptfraktionen trennen 366
 - 8.3 Das Blutplasma enthält eine große Vielfalt unterschiedlicher Substanzen 367
 - 8.3.1 Die einzelnen Plasmaproteine haben verschiedene biologische Funktionen 368
 - 8.3.2 Das Blutplasma transportiert die Lipide in Form von Lipoprotein-Komplexen 372
 - 8.3.3 Die Lipoprotein-Komplexe werden im Blutplasma vielfältig modifiziert 375
 - 8.3.4 Im Plasmawasser sind zahlreiche hydrophile, organische Verbindungen gelöst 379
 - 8.3.5 Der Plasmaspiegel der meisten essentiellen Mineralstoffe wird in engen Grenzen konstant gehalten 380
 - 8.3.6 Die Konzentration der Elektrolyte ist im intravasalen, im interstitiellen und im intrazellulären Raum unterschiedlich 386
 - 8.3.7 Der pH-Wert des Blutes dient als Indikator für den Säure-Basen-Status des Organismus 389
 - 8.3.8 Die Puffersysteme des Blutes halten den pH-Wert im extrazellulären Kompartiment im physiologischen Bereich 391
 - 8.3.9 Um ihrer Aufgabe zu genügen, müssen die Puffersysteme des Blutes regeneriert werden 394

- 8.4 Die Erythrocyten sind auf den Transport von Sauerstoff und Kohlendioxid spezialisiert 396
- 8.4.1 Die Synthese des Hämoglobins erfolgt während der Erythropoese 396
- 8.4.2 Sauerstoffaufnahme und -abgabe werden von Änderungen der Quartärstruktur des Hämoglobins begleitet 398
EXKURS 8.1: Das Hämoglobin – Funktionieren eines O₂-transportierenden allosterischen Proteins 401
- 8.4.3 Der Transport von Sauerstoff und von Kohlendioxid sind aneinander gekoppelte Prozesse 404

- 9 Die Leber als multifunktionelles Organ 409**
- 9.1 Die Leber weist eine spezifische Feinstruktur auf 409
- 9.2 Die „Filterwirkung“ der Leber sorgt für eine weitgehend konstante Nährstoffkonzentration im peripheren Blut 411

- 9.3 In der Leber finden alle wichtigen anabolen und katabolen Prozesse des Kohlenhydrat-Stoffwechsels statt 414
- 9.3.1 Die Glykolyse ist der Hauptweg zur Verwertung von Glucose 416
- 9.3.2 Die Gluconeogenese ist zur Aufrechterhaltung der Glucose-Homöostase unerlässlich 418
- 9.3.3 Die Schlüsselreaktionen von Glykolyse und Gluconeogenese werden durch verschiedene Enzyme katalysiert 419
- 9.3.4 Die aerobe Verwertung der Glucose führt über das Acetyl-CoA 428
- 9.3.5 Die Leber speichert Glucose in Form von Glykogen 431
- 9.3.6 Der Abbau der Galactose findet ebenfalls in der Leber statt 437
- 9.3.7 Die Fructose ist als Bestandteil der Saccharose ein bedeutendes Kohlenhydrat der menschlichen Ernährung 438
- 9.3.8 Im Pentosephosphat-Weg wird die Glucose direkt zu CO₂ abgebaut 441

- 9.4 Die Leber ist auch die Drehscheibe des Proteinstoffwechsels 445
- 9.4.1 Der Hepatocyt katabolisiert und synthetisiert sowohl zelleigene als auch nicht-zelleigene Proteine 448
- 9.4.2 Ein Teil der Aminosäuren wird von allen Zellen abgebaut 450
- 9.4.3 Aus dem Kohlenstoffgerüst der Aminosäuren entstehen Intermediate des Tricarbonsäurecyclus 458

- 9.5 Die Leber spielt auch im Lipidstoffwechsel eine zentrale Rolle 471
- 9.5.1 Die Bildung von Ketonkörpern dient der Energiekonservierung 471
- 9.5.2 Die Leber synthetisiert einen großen Teil des endogenen Cholesterins 475
- 9.5.3 Das Cholesterin ist die Muttersubstanz der Gallensäuren 482

- 9.6 Der Leberstoffwechsel weist eine periportal-perivenöse Zonierung auf 487

EXKURS 9.1: Ethanol – Energielieferant, Genussmittel, Suchtdroge 488

10 Das Fettgewebe als Energiespeicher und Drehscheibe des Lipidstoffwechsels 493

- 10.1 Das histologische Bild widerspiegelt die spezifische Aufgabe des Fettgewebes 493
 - 10.1.1 Die Entwicklung des Fettgewebes ist für die Pathogenese der Adipositas von größtem Interesse 495
- 10.2 Im Fettgewebe finden fast alle anabolen und katabolen Prozesse des Lipidstoffwechsels statt 495
 - 10.2.1 Die Biosynthese der Fettsäuren findet im Cytosol statt 496
 - 10.2.2 Der katabolen und anabolen Verwertung der Fettsäuren geht stets eine Aktivierung voraus 503
 - 10.2.3 Die Verwertung der Fettsäuren zur Energiegewinnung beginnt mit ihrem intramitochondrialen Abbau zu Acetyl-CoA 504
 - 10.2.4 Eine β -Oxidation von Fettsäuren findet auch in den Peroxisomen statt 508
- 10.3 Im Fettgewebe werden die Fettsäuren vorwiegend zur Synthese der Triglyceride verwendet 509
 - 10.3.1 Zur Biosynthese der Triglyceride dienen aktiviertes Glycerin und aktivierte Fettsäuren 509
 - 10.3.2 Der Abbau der Triglyceride wird durch Lipasen katalysiert 510
 - 10.3.3 Synthese und Abbau der Triglyceride werden in einer konzertierten Aktion von Hormonen gesteuert 512
- 10.4 Die Phosphatidsäure ist auch die Vorstufe der meisten Phospholipide 515
- 10.5 Im braunen Fettgewebe findet eine „zitterfreie Thermogenese“ statt 517
- 10.6 Das Fettgewebe entpuppt sich als endokrines Organ 519

11 Das Muskelgewebe – Energietransformator und Proteinspeicher 521

- 11.1 Die Kontraktion der Muskelzelle kommt durch die Interaktion der Myofilamente zustande 523
 - 11.1.1 Bei der Muskelkontraktion spielen mehrere Proteine eine Rolle 524
 - 11.1.2 Grundlage der Muskelkontraktion ist die Interaktion des Myosinkopfes mit dem Actinfilament 526
 - 11.1.3 Calciumionen wirken als Mediatoren zwischen der Membranerregung und der Kontraktion und Relaxation der Myofibrillen 527

- 11.2 Die Energieversorgung der Muskulatur ist durch mehrere ATP-Quellen gesichert 531
- 11.2.1 Der Muskel kann das ATP aus Glucose anaerob oder aerob gewinnen 532
- 11.2.2 Der Muskel speichert Glykogen als Energiereserve und mobilisiert das Glucosepolymer bei Bedarf 534
- 11.2.3 Fettsäuren und Ketonkörper werden von der Muskelzelle zur aeroben Energiegewinnung verwendet 536
- 11.2.4 Zur schnellen Regenerierung von ATP dienen Transphosphorylierungen 537
- 11.3 Die Skelettmuskulatur enthält die größte Proteinreserve des Organismus 539

12 Die Niere als Ausscheidungsorgan 543

- 12.1 Der spezifische histologische Aufbau ist die Grundlage der renalen Funktionen 543
- 12.2 Die Hauptaufgabe der Nieren ist die Ausscheidung von Wasser und wasserlöslichen Substanzen mit dem Harn 547
- 12.2.1 Die glomeruläre Filtration ist ein druckabhängiger passiver Prozess 548
- 12.2.2 Für die Resorption und Sekretion der Harnbestandteile haben die einzelnen Tubulusabschnitte vielfältige Transportmechanismen 548
- 12.2.3 Der Organismus des Menschen kann Protonen ausschließlich über die Nieren eliminieren 560
- 12.2.4 Die Nieren sind sowohl für die Ausscheidung zahlreicher Kataboliten des Stoffwechsels als auch für die Exkretion von Xenobiotica zuständig 565
EXKURS 12.1. Woher stammt die Harnsäure? 567
- 12.3 Der renale Stoffwechsel weist einige Besonderheiten auf 570
- 12.4 Die Nieren haben auch endokrine Funktionen 571

Literaturempfehlungen 573

Index 577