

# Zellbiologie der Pflanzen

Bearbeitet von  
Ralf R. Mendel

1. Auflage 2010. Taschenbuch. 304 S. Paperback  
ISBN 978 3 8252 3423 2

Weitere Fachgebiete > Chemie, Biowissenschaften, Agrarwissenschaften >  
Entwicklungsbiologie > Zellbiologie (Zytologie)

Zu Inhaltsverzeichnis

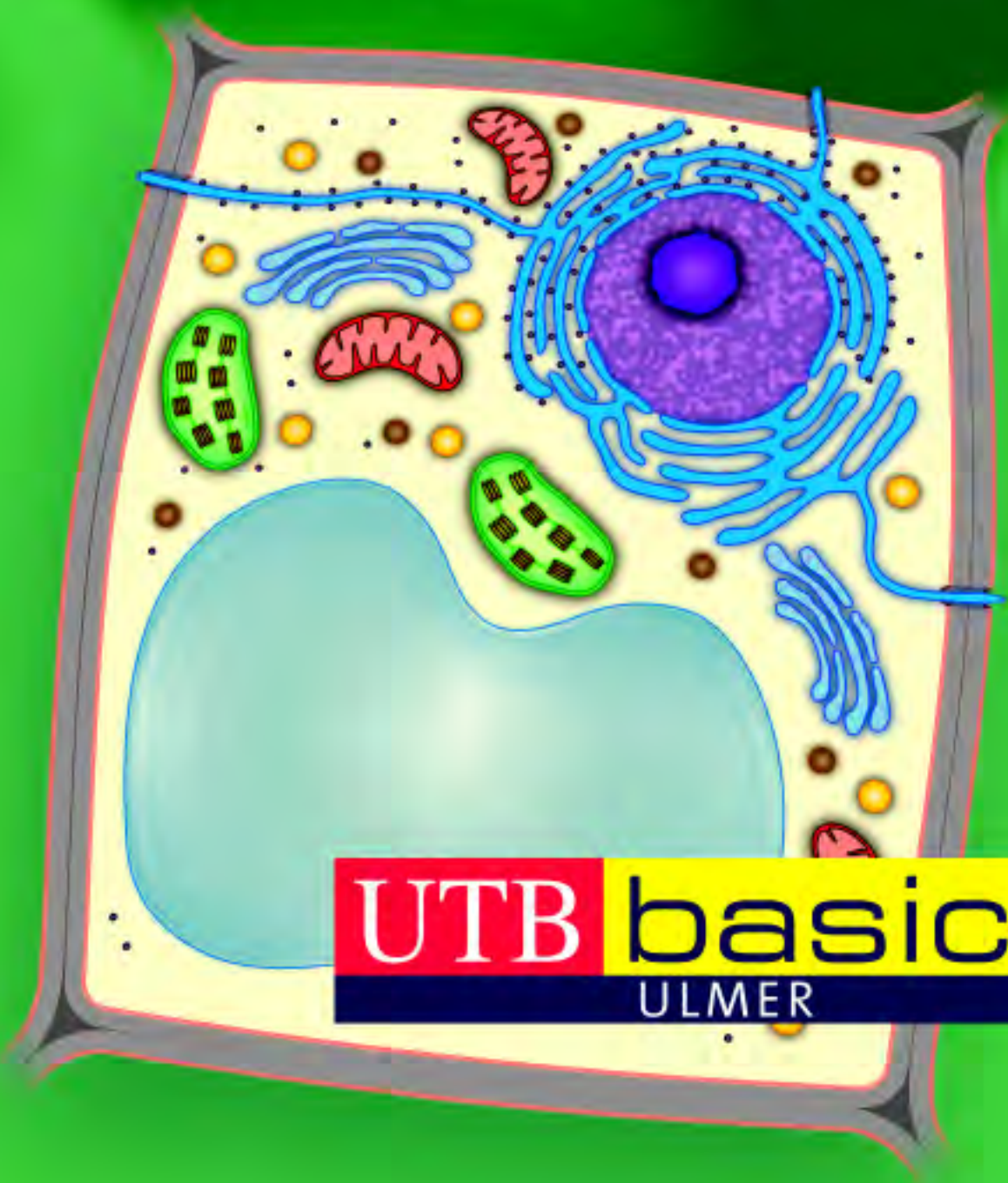
schnell und portofrei erhältlich bei

  
DIE FACHBUCHHANDLUNG

Die Online-Fachbuchhandlung beack-shop.de ist spezialisiert auf Fachbücher, insbesondere Recht, Steuern und Wirtschaft. Im Sortiment finden Sie alle Medien (Bücher, Zeitschriften, CDs, eBooks, etc.) aller Verlage. Ergänzt wird das Programm durch Services wie Neuerscheinungsdienst oder Zusammenstellungen von Büchern zu Sonderpreisen. Der Shop führt mehr als 8 Millionen Produkte.

RALF R. MENDEL

# Zellbiologie der Pflanzen



UTB

basics

ULMER



**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 Farabbildungen 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

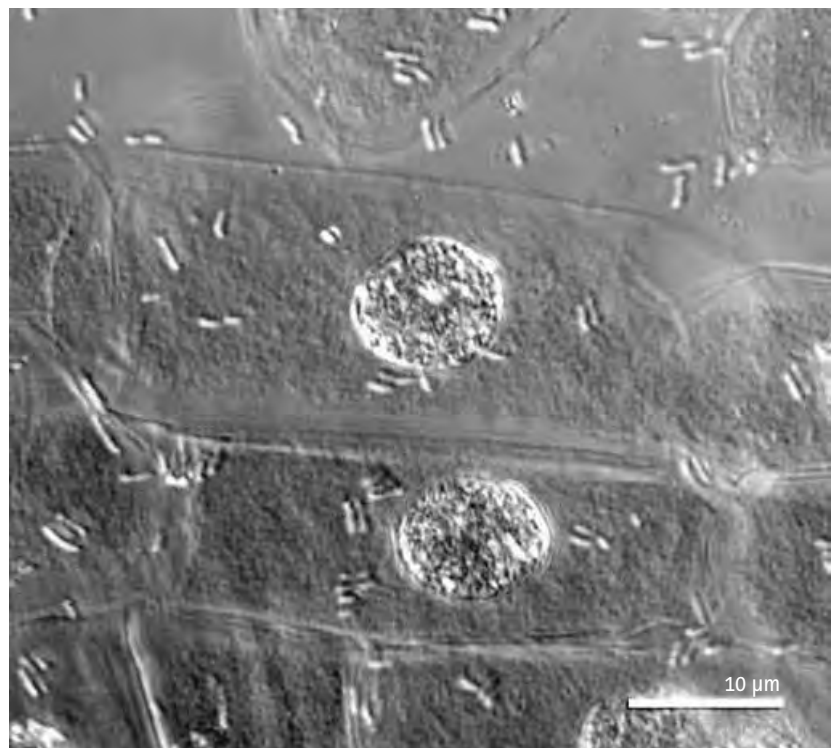
## 1

### 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**

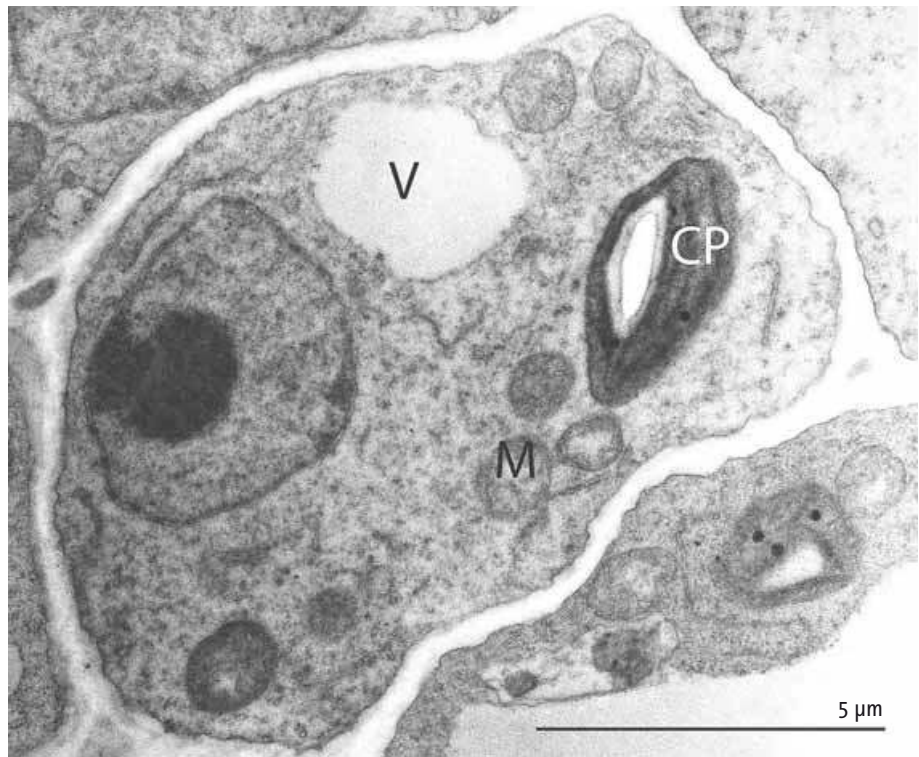


**Bakterien und Pflanzenzellen bei gleicher Vergrößerung.**

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.

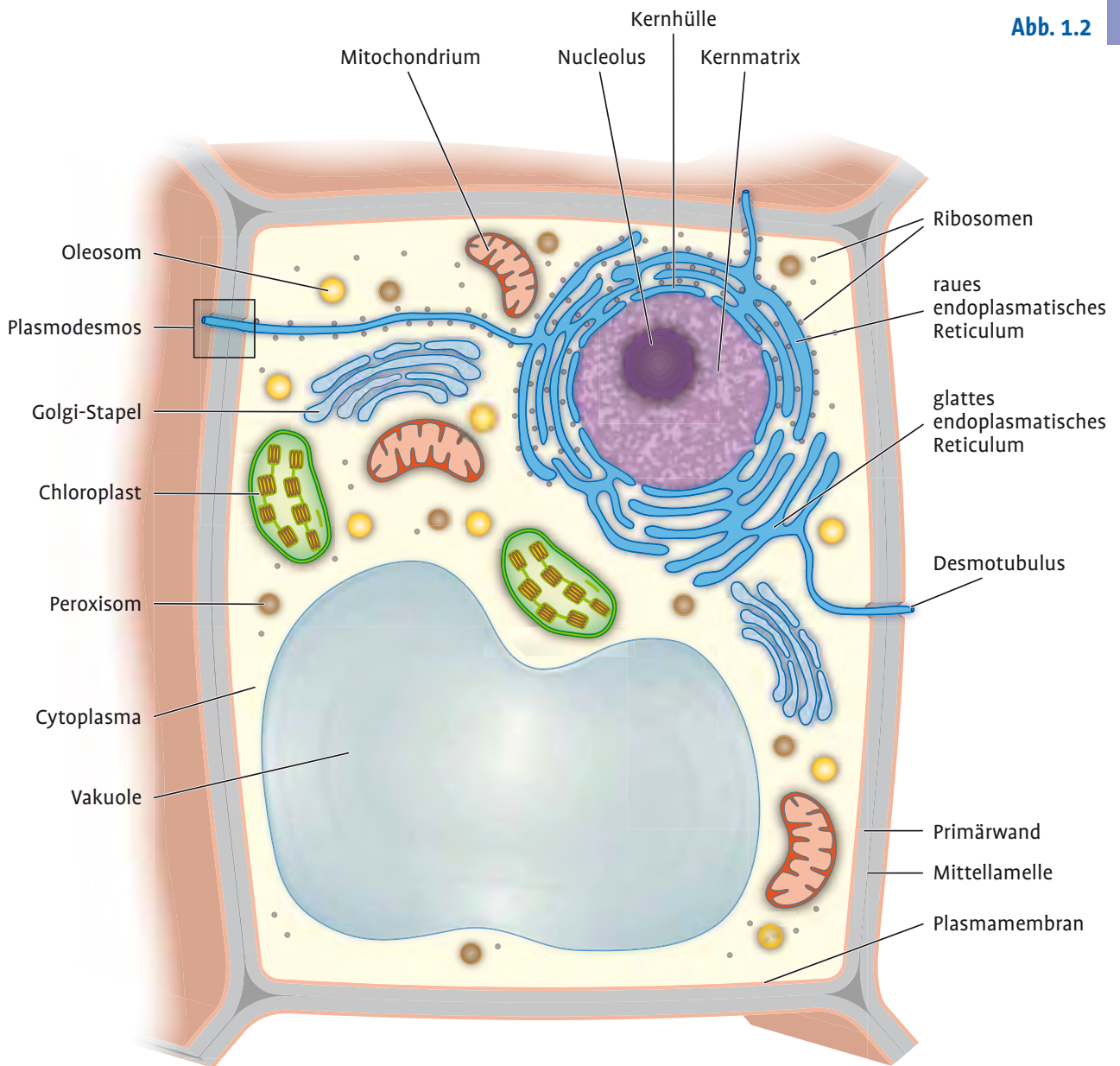
Alle Stoffwechselreaktionen laufen im wässrigen Milieu ab. Betrachtet man die Pflanzenzelle, so besteht das Cytoplasma zu 70 % aus Wasser, zu 10 % aus Metaboliten und Ionen und zu 20 % aus Proteinen, Nucleinsäuren, Lipiden und Polysacchariden.

## 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 ( $-\text{NH}_2$ ) und eine Carboxylgruppe ( $-\text{COOH}$ ). In der allgemeinen Darstellungsform (**Abb. 1.3 A**) steht R für einen Rest, also eine Seitenkette. Das  $\alpha$ -C-Atom ist asymmetrisch substituiert, sodass Spiegelbild-Isomere auftreten (Spiegel-

Abb. 1.2



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

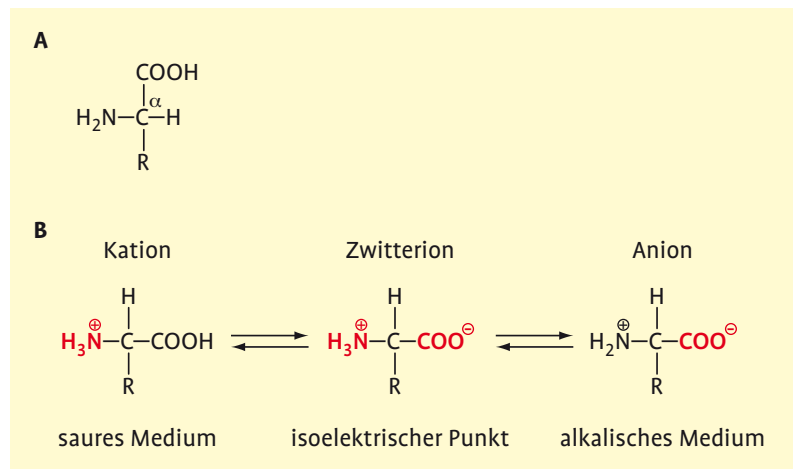
bild-Isomere drehen polarisiertes Licht in entgegengesetzte Richtung, die L-Form nach links, die D-Form nach rechts). Alle in Proteinen vorkommenden Aminosäuren gehören zur L-Form. Durch den Besitz der Aminogruppe und der Carboxylgruppe sind Aminosäuren ionisierbar, wobei die Aminogruppe ein Proton aufnimmt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

Abb. 1.3

**Aufbau und Ladungszustände einer Aminosäure.**

(A) Allgemeiner Aufbau einer Aminosäure. Das  $\alpha$ -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**

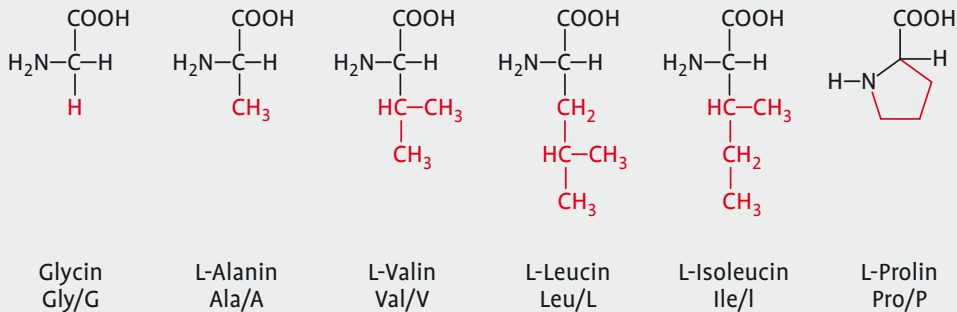
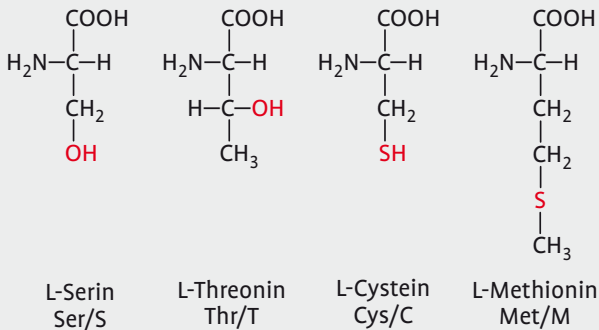
**Aminosäuren besitzen eine Aminogruppe und eine Carboxylgruppe und sind damit Zwitterionen, die je nach pH-Wert basisch oder sauer reagieren.**

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.

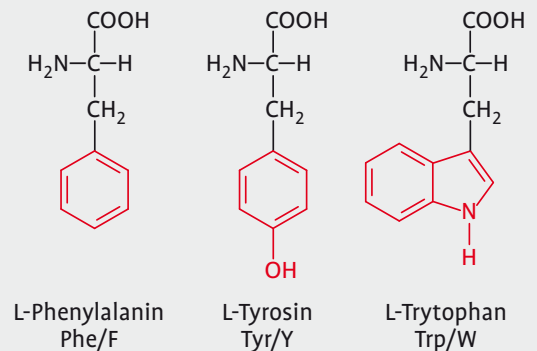
In der Natur kommen über 200 Aminosäuren vor, wobei nur 20 am Aufbau von Proteinen beteiligt sind. Sie werden als **proteinogene Aminosäuren** bezeichnet. Die Seitenkette „R“ kann weitere funktionelle Gruppen tragen, welche die Eigenschaften und Reaktionen einer Aminosäure wesentlich bestimmen. Die Aminosäuren 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<sub>2</sub>), 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

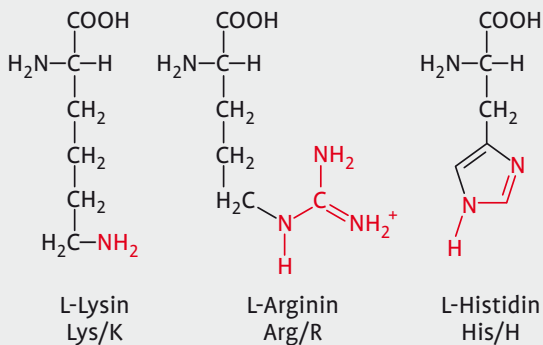
## Aminosäuren mit aliphatischen Seitenketten

Aminosäuren mit aliphatischen  
O- bzw. S-haltigen Seitenketten

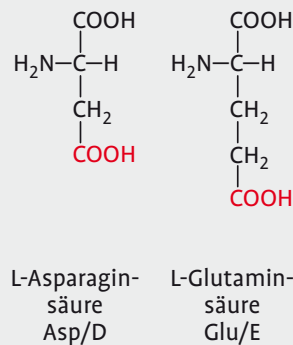
## Aminosäuren mit aromatischen Seitenketten



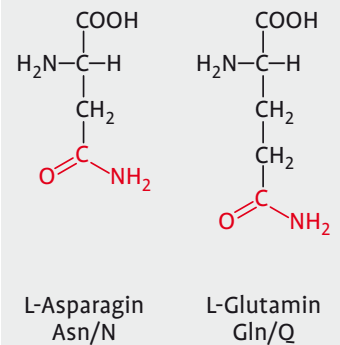
## basische Aminosäuren



## 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.



**Merksatz**

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

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.

### 1.1.2 | Peptidbindung und Hydrathülle

In Proteinen sind die Aminosäuren über Peptidbindungen linear miteinander verknüpft. Die  $\alpha$ -Carboxylgruppe einer Aminosäure kann mit der  $\alpha$ -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.

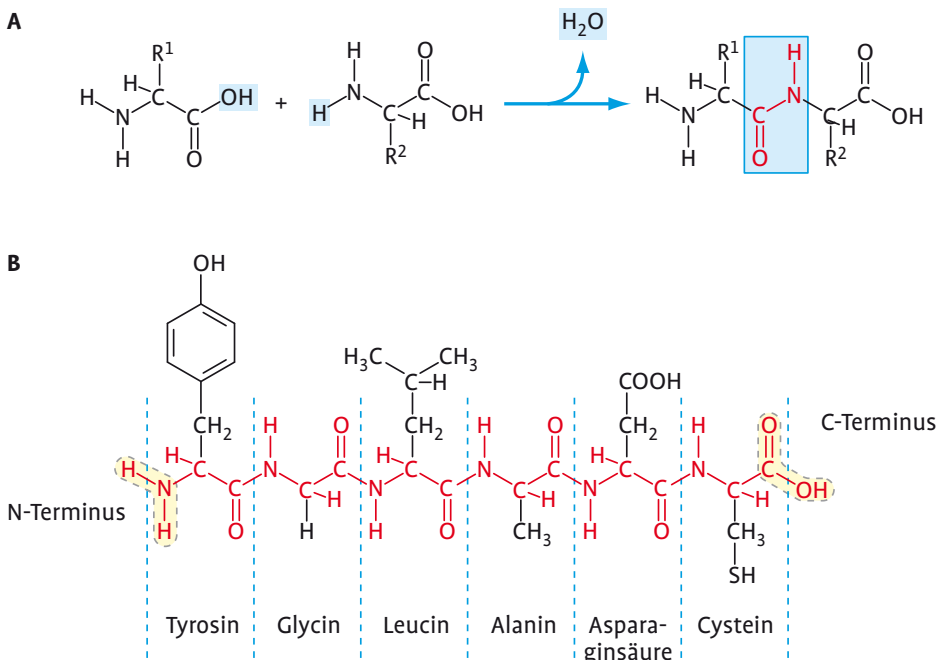
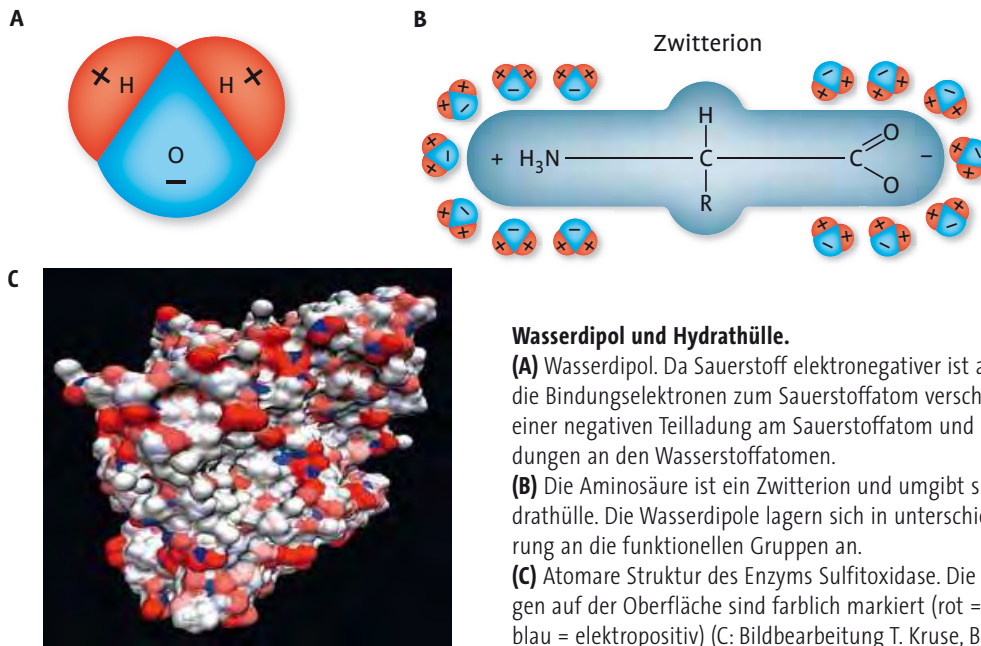


Abb. 1.6



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**).

## Proteine

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-

### Merksatz

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

### 1.1.3



**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 1.000 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  $\text{NH}_2$ -Gruppe und das Carboxylende mit einer freien  $\text{COOH}$ -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  $5' \rightarrow 3'$ -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**).

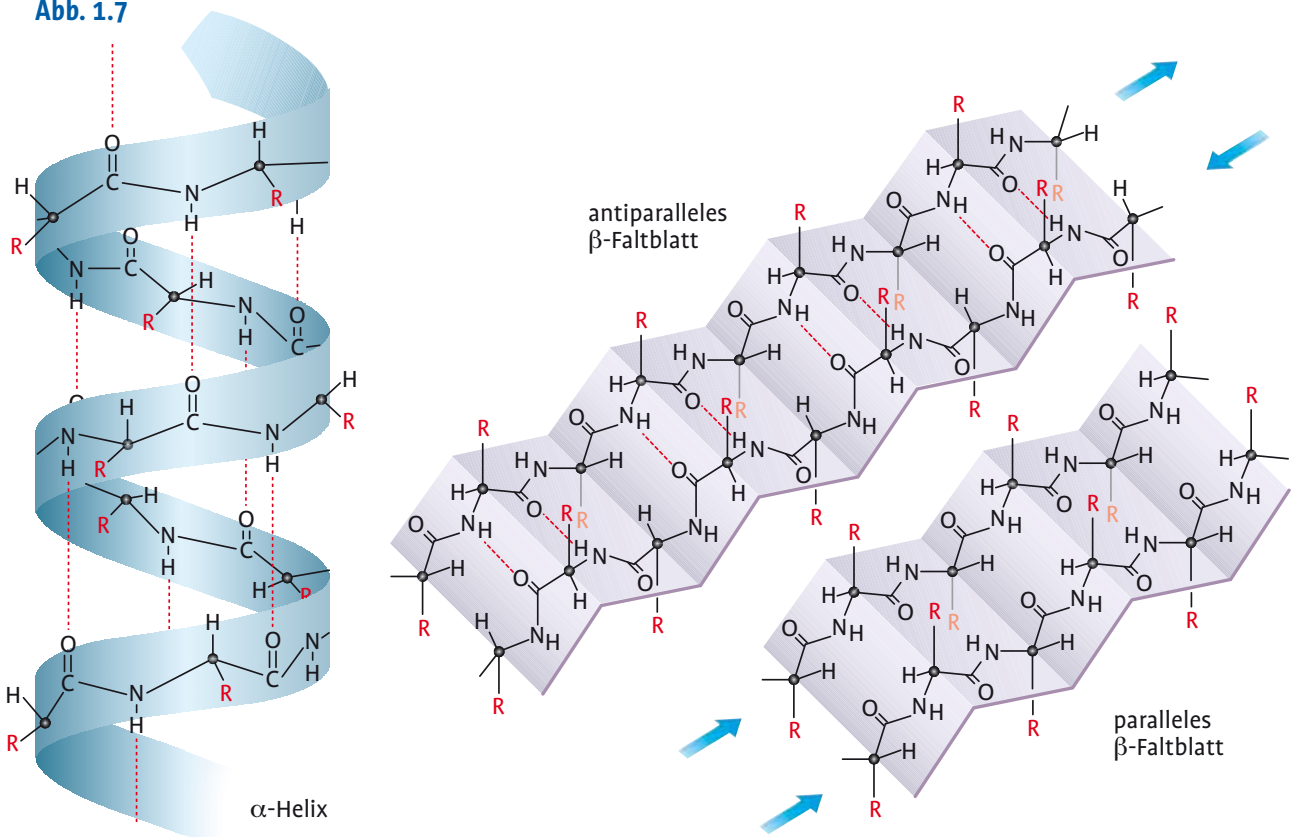
## Box 1.2

## 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 bioinformatischer 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 ( $\alpha$ -Helix) oder eines  $\beta$ -Faltblattes annehmen können (Abb. 1.7). Man spricht hier von der Sekundärstruktur.  $\alpha$ -Helix und  $\beta$ -Faltblatt sind die häufigsten Sekundärstrukturen, es gibt aber noch weitere nicht so häufige Faltungsmuster, z. B. die  $\beta$ -Schleife. Sie ist ein kurzes Strukturelement, das zu einer  $180^\circ$ -Wendung in der Polypeptidkette führt. Wasserstoffbrücken zwischen der ersten und der letzten Aminosäure stabilisieren diese Schleife. Man findet  $\beta$ -Schleifen oft auf der Proteinoberfläche, wo sie die Polypeptidkette in einer engen

Abb. 1.7



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

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  $\alpha$ -Helices und  $\beta$ -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.

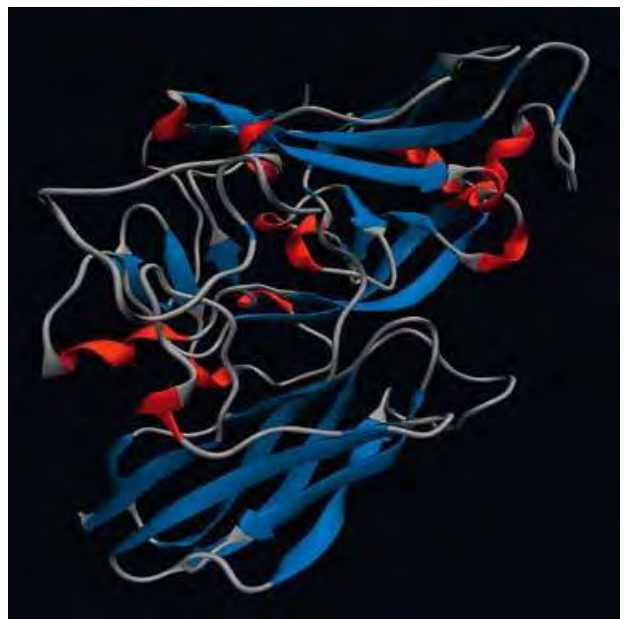
**Tertiärstruktur:** Unter der Tertiärstruktur eines Proteins versteht man die dreidimensionale räumliche Anordnung der sekundär strukturierten Peptidkette. **Abbildung 1.8** zeigt die Verteilung von  $\alpha$ -Helices und  $\beta$ -Faltblättern in einem fertig gefalteten Enzymprotein. Wie kommt es zu dieser Faltung? Die Seitenketten der Aminosäuren ragen aus den Bereichen der  $\alpha$ -Helices und der  $\beta$ -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 Aminosäurekette 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.**

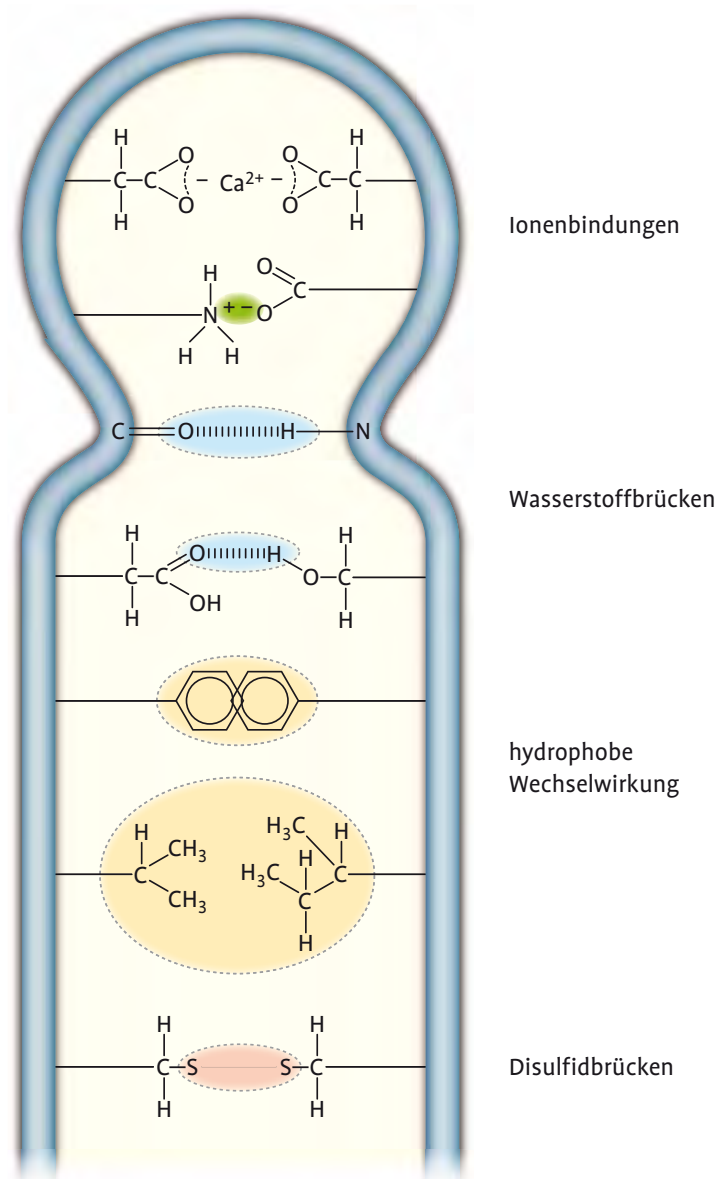
**Abb. 1.8**



**Tertiärstruktur des Enzyms Sulfinoxidase.** Die verschiedenen  $\alpha$ -Helices und  $\beta$ -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