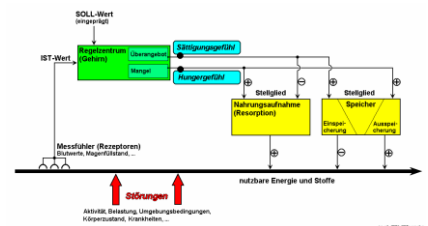
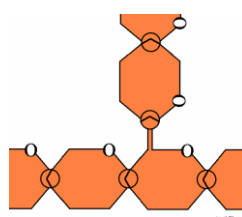
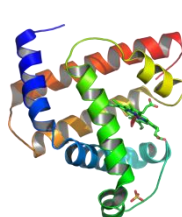
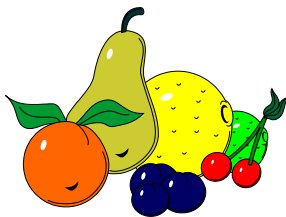
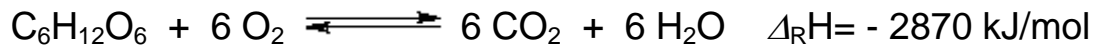


# Ernährungslehre

für die Sekundarstufe II  
(Fachoberschule, Fachgymnasium, Gymnasium)

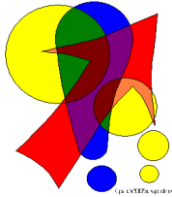
## Stoff- und Energiewechsel

Autor: L. Drews



V. 3.2. (2014)

**Legende:**  
mit diesem Symbol werden zusätzliche Hinweise, Tips und weiterführende Ideen gekennzeichnet



**Nutzungsbestimmungen / Bemerkungen zur Verwendung durch Dritte:**

- (1) Dieses Skript (Werk) wird zur freien Nutzung in der angebotenen Form durch den Anbieter (lern-soft-projekt) bereitgestellt. Es kann unter Angabe der Quelle und / oder des Verfassers gedruckt, vervielfältigt oder in elektronischer Form veröffentlicht werden.
- (2) Das Weglassen von Abschnitten oder Teilen (z.B. Aufgaben und Lösungen) in Teildrucken ist möglich und sinnvoll (Konzentration auf die eigenen Unterrichtsziele, -inhalte und -methoden). Bei angemessen großen Auszügen gehören das vollständige Inhaltsverzeichnis und die Angabe einer Bezugsquelle für das Originalwerk zum Pflichtteil.
- (3) Ein Verkauf in jedweder Form ist ausgeschlossen. Der Aufwand für Kopierleistungen, Datenträger oder den (einfachen) Download usw. ist davon unberührt.
- (4) Änderungswünsche werden gerne entgegen genommen. Ergänzungen, Arbeitsblätter, Aufgaben und Lösungen mit eigener Autorenschaft sind möglich und werden bei konzeptioneller Passung eingearbeitet. Die Teile sind entsprechend der Autorenschaft zu kennzeichnen. Jedes Teil behält die Urheberrechte seiner Autorenschaft bei. Die hinzukommenden Urheberrechte dürfen die ursprünglichen nicht verschärfen, aussetzen oder ihnen entgegenwirken.
- (5) Zusammenstellungen, die von diesem Skript - über Zitate hinausgehende - Bestandteile enthalten, müssen verpflichtend wieder gleichwertigen Nutzungsbestimmungen unterliegen.
- (6) Diese Nutzungsbestimmungen gehören zu diesem Werk.
- (7) Der Autor behält sich das Recht vor, diese Bestimmungen zu ändern.
- (8) Andere Urheberrechte bleiben von diesen Bestimmungen unberührt.

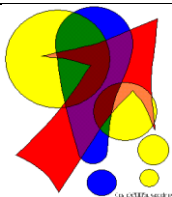
im Prinzip entsprechen diese Nutzungsbestimmungen: **cc creative commons** BY NC SA ND

**Rechte Anderer:**

Viele der verwendeten Bilder unterliegen verschiedensten freien Lizenzen. Nach meinen Recherchen sollten alle genutzten Bilder zu einer der nachfolgenden freien Lizenzen gehören. Unabhängig von den Vorgaben der einzelnen Lizenzen sind zu jedem extern entstandenen Objekt die Quelle, und wenn bekannt, der Autor / Rechteinhaber angegeben.

<b>public domain</b> (pd)	Zum Gemeingut erklärte Graphiken oder Fotos (u.a.). Viele der verwendeten Bilder entstammen Webseiten / Quellen US-amerikanischer Einrichtungen, die im Regierungsauftrag mit öffentlichen Mitteln finanziert wurden und darüber rechtlich (USA) zum Gemeingut wurden. Andere kreative Leistungen wurden ohne Einschränkungen von den Urhebern freigegeben.
<b>creative commons</b> (cc) 	od. neu  ... Namensnennung;  ... nichtkommerziell; ... unter gleichen Bedingungen;  ... in der gleichen Form
 <b>gnu free document licence</b> (GFDL; gnu fdl) copleft	Lizenz gestattet die Vervielfältigung, Verbreitung und Veränderung des Werkes – auch zu kommerziellen Zwecken. Im Gegenzug verpflichtet sich der Lizenznehmer zur Einhaltung der Lizenzbedingungen (Pflicht zur Nennung des Autors, Verpflichtung zum Copyleft-Prinzip; Nichteinhaltung führt zum Lizenzentzug).

Die meisten verwendeten Lizenzen schließen eine kommerzielle (Weiter-)Nutzung aus!



**Bemerkungen zur Rechtschreibung:**

Dieses Skript folgt nicht zwangsläufig der neuen **ODER** alten deutschen Rechtschreibung. Vielmehr wird vom Recht auf künstlerische Freiheit, der Freiheit der Sprache und von der Autokorrektur des Textverarbeitungsprogramms microsoft ® WORD ® Gebrauch gemacht.  
Für Hinweise auf echte Fehler ist der Autor immer dankbar.

<b>1. Grundbegriffe des Stoff- und Energiewechsels .....</b>	<b>5</b>
<b>2. Stoffwechsel der Zellen .....</b>	<b>6</b>
<b>3. Enzyme (Wirkstoffe) .....</b>	<b>9</b>
Exkurs: Katalyse .....	13
Enzymreaktionen mit Coenzymen .....	15
Exkurs: Coenzym A .....	18
Exkurs: Vitamine als Coenzyme .....	19
<b>3.1. Abhängigkeit der Enzymaktivität .....</b>	<b>20</b>
3.1.1. Substratabhängigkeit der Enzymaktivität .....	20
3.1.2. Temperaturabhängigkeit der Enzymaktivität .....	23
3.1.3. pH-Abhängigkeit der Enzymaktivität .....	25
<b>3.2. Regulation der Enzymaktivität (Modulation) .....</b>	<b>26</b>
3.2.1. Aktivierung / Inhibition (Hemmung) .....	26
3.2.1.1. isosterische Regulation (Modulation) .....	27
3.2.1.1.1. kompetitive Hemmung .....	27
3.2.1.1.2. unkompetitive Hemmung .....	29
3.2.1.2. nicht-isosterische Regulierung / nicht-kompetitive Modulation .....	30
3.2.1.3. allosterische Effekte (Modulation) nach MONOD .....	32
3.2.2. Modulation von Metabolismen .....	33
3.2.2.1. Produkt-Hemmung .....	33
3.2.2.2. Ausgangsstoff-Aktivierung .....	35
<b>3.3. Transport von Energie und Reduktionsäquivalenten .....</b>	<b>38</b>
Exkurs: Energie, Enthalpie und Entropie .....	39
3.3.1. Das ATP-System .....	44
Exkurs: Kopplung, Wirkungsgrad, Geschwindigkeit und Leistungsvermögen .....	46
3.3.1.1. Energie-Kopplungs-Mechanismen .....	47
3.3.2. Wasserstoff-Transport-Systeme (NAD <sup>+</sup> , NADP <sup>+</sup> und FAD) .....	49
<b>3.4. Experimente mit und zu Enzymen .....</b>	<b>53</b>
<b>4. Hormone .....</b>	<b>57</b>
<b>5. wichtige Stoffwechselfvorgänge .....</b>	<b>62</b>
<b>5.1. anaerobe Dissimilation (Gärungen) .....</b>	<b>64</b>
5.1.1. Glycolyse .....	65
5.1.2. Nach der Glycolyse ablaufende anaerobe Vorgänge .....	75
5.1.2.1. alkoholischen Gärung .....	76
5.1.2.1.1. Experimente zur alkoholischen Gärung .....	78
5.1.2.2. Milchsäure-Gärung .....	79
5.1.2.2.1. Milchsäure-Gärung bei Milchsäure-Bakterien .....	81
5.1.2.2.2. Bedeutung der Milchsäure-Gärung in der Lebensmittel-Produktion .....	83
5.1.2.2.3. Experimente zur Milchsäure-Gärung .....	84
5.1.2.3. Buttersäure-Gärung .....	85
5.1.2.4. Propionsäure-Gärung .....	85
5.1.2.5. Milchsäure-Gärung aus Apfelsäure (malolaktische Gärung) .....	85
5.1.2.6. Methan-Gärung .....	86
5.1.2.7. Homoacetat-Gärung .....	86
5.1.2.7. weitere Gärungen? .....	86
<b>5.2. aerobe Dissimilation (Zellatmung) .....</b>	<b>87</b>
5.2.1. Zitrat-Zyklus .....	88
5.2.2. Atmungskette (Endoxidation) .....	94
Exkurs: ATP-Synthase .....	98
<b>5.3. ausgewählte Assimilationsvorgänge .....</b>	<b>100</b>
5.3.1. heterotrophe Assimilation .....	101
5.3.1.1. heterotrophe Assimilation (auf zellulärer Ebene) .....	102
5.3.1.1.1. Gluconeogenese .....	104
5.3.2. heterotrophe Assimilation (auf Organ-Ebene) .....	105
5.3.2.1. besondere Stoffwechselabläufe beim Menschen .....	105
5.3.2.2. CORI-Zyklus .....	105
<b>5.4. heterotrophe Assimilation (auf Organismen-Ebene) .....</b>	<b>107</b>
5.4.1. das Verdauungssystem des Menschen .....	108
5.4.2. Erkrankungen des Verdauungs-Traktes – eine kurze Übersicht) .....	115
Karies .....	115
Sodbrennen .....	115
Magen-Geschwür .....	116

Zöliakie	117
Krebs	118
Exkurs: Parasiten im Verdauungstrakt.....	119

<b>6. ausgewählte Stoffgruppen-Metabolismen .....</b>	<b>122</b>
<b>6.1. Kohlenhydrat-Stoffwechsel.....</b>	<b>122</b>
6.1.1. zelluläre Regulation des Kohlenhydrat-Stoffwechsel .....	126
6.1.2. Kohlenhydrat-Stoffwechsel in verschiedenen Zelltypen .....	127
<b>6.2. Fett-Stoffwechsel (Lipid-Stoffwechsel).....</b>	<b>128</b>
<b>6.3. Eiweiß-Stoffwechsel (Protein-Stoffwechsel) .....</b>	<b>134</b>
<b>6.4. Metabolismen des Ethanol-Abbaus .....</b>	<b>135</b>
<b>7. Stoffwechsel unter besonderen Bedingungen .....</b>	<b>136</b>
7.1. Hunger-Stoffwechsel .....	136
7.2. Stoffwechsel-Veränderungen bei Diäten .....	136
7.3. Stoffwechsel bei sportlicher Belastung.....	136
<b>8. Stoffwechsel-Typen beim Menschen.....</b>	<b>138</b>
8.0. die griechischen Temperamente .....	138
8.1. Konstitutions-Typen .....	139
8.2. Konstitutions-, Körperbau- bzw. Stoffwechsel-Typen .....	140
8.3. weitere Typen-Systeme .....	143
8.3.1. Dosha.....	143
8.4. populäre Figur-Typen .....	145
8.4.1. Figur-Typen beim Mann.....	145
8.4.2. Figur-Typen bei der Frau .....	146
<b>9. Tabellen, Formeln und Übersichten .....</b>	<b>147</b>
<b>10. Anhänge und Tabellen.....</b>	<b>149</b>
10.1. wichtige physikalische und chemische Größen .....	149
10.2. Tabellen zur Chemie organischer Verbindungen .....	149
griechisches Alphabet.....	149
Vorsilben zu Zählungen (z.B.: Anzahl C-Atome) – Zahlwörter .....	150
wichtige funktionelle Gruppen.....	150
10.2. weitere Tabellen und Übersichten.....	151
<b>11. Literatur und Quellen.....</b>	<b>152</b>



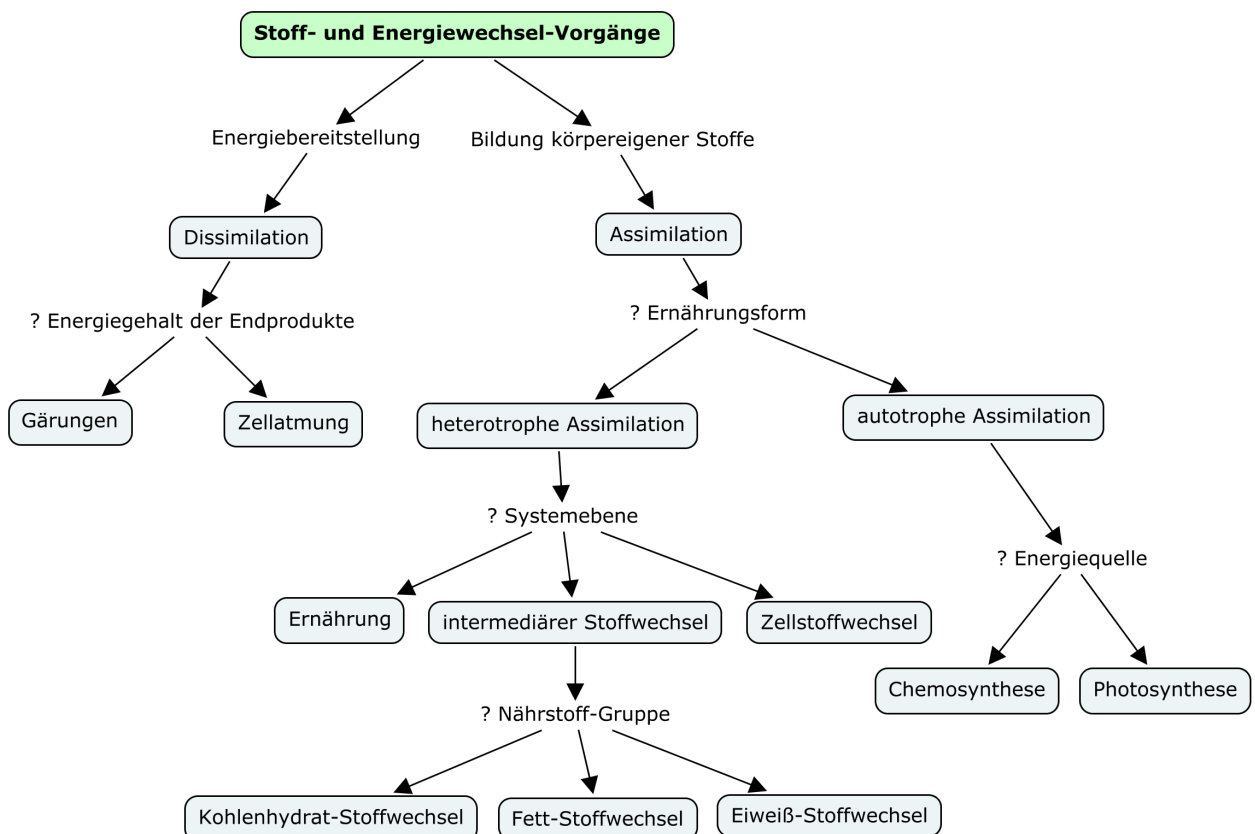
# 1. Grundbegriffe des Stoff- und Energie- wechsels

Einteilung der Stoffwechselvorgänge, Definitionen, ...

Ebenen

- Gesamt-Organismus
- Organsysteme (z.B. Verdauungs-System)
- Zelle / Zell-Bestandteil
- Stoffwechsel zwischen Organismus-Ebene und Zell-Ebene (Verteilung, Transport, Speicherung, ...)

intermediärer Stoffwechsel (Stoffwechsel zwischen Aufnahme der Nährstoffe und Ausscheidung der Endprodukte)



## 2. Stoffwechsel der Zellen

Chemische Reaktionen laufen unter den unterschiedlichsten Bedingungen ab. Es gibt endotherme (endergone) und exotherme (exergone) Reaktionen. Die bei einigen Reaktionen umgesetzten Energiemengen sind dabei recht erheblich (z.B. Verbrennung von Glucose mit Sauerstoff).

Typische chemische Reaktionen laufen in einem oder sehr wenigen Teilschritten ab. Die Chemiker nennen dies dann Reaktions-Mechanismus. Üblicherweise treffen sich die reagierenden Teilchen durch Bewegung (Wärme-Bewegung der Teilchen, BROWNSche Molekularbewegung, Diffusion). Ist die Energie des Zusammenstoßes ausreichend groß, dann wandeln sich die Teilchen in die eines anderen Stoffes.

Im nebenstehenden Beispiel ist dies für eine Reaktion von Kohlenstoff mit Sauerstoff dargestellt.

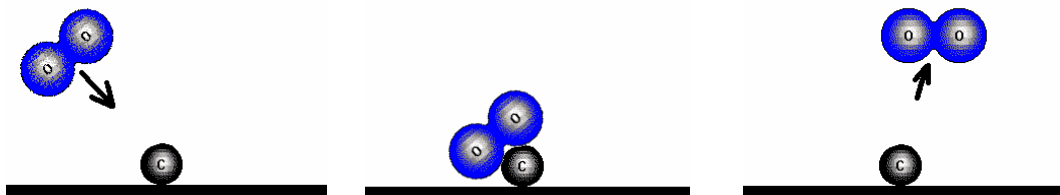
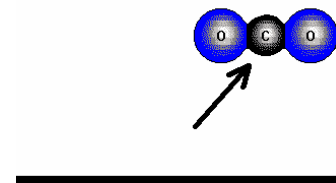
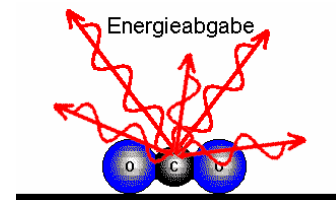
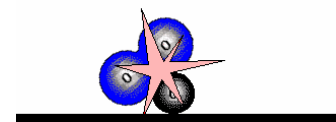
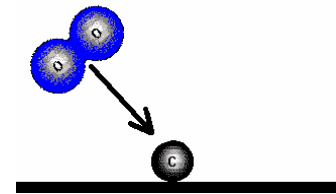
Als chemische Gleichung stellen wir das dann so dar:



Die meisten chemischen Reaktionen sind können auch umgekehrt ablaufen. Häufig ist aber eine Richtung deutlich bevorteilt, so dass man die andere Richtung vernachlässigen kann.



Treffen sich die Teilchen ohne die notwendige Energie für eine Reaktion (Aktivierungs-Energie), dann prallen sie von einander ab (untere Abbildungs-Reihe). Durch Zusammenstöße mit anderen Teilchen können sie Energie aufnehmen, bis diese irgendwann für eine Reaktion reicht.



Viele Reaktionen bräuchten sehr hohe Start-Temperaturen und extreme pH-Werte (z.B. Redoxreaktionen und viele Säure-Base-Reaktionen). Diese Bedingungen sind innerhalb einer Zelle aber kaum realisierbar. Alle Reaktionen laufen in den Zellen "friedlich" nebeneinander bei "Normalbedingungen" und auch ohne große energetische Erscheinungen ab. Wie kann das sein? Wie funktioniert denn sowas?

Alle chemischen Reaktionen in Zellen werden katalysiert. Dies bedeutet, dass sie nur unter Anwesenheit eines **Katalysator** ablaufen, der zwar an der Reaktion teilnimmt, aber nach der Reaktion unverändert vorliegt. Die Katalysatoren in den Zellen sind die unzähligen **Enzyme** (Fermente). Man spricht oft auch von Biokatalysatoren. Mit den Biokatalysatoren finden die Reaktionen nun alle unter zellulären Bedingungen (Körper-Temperatur, Normaldruck, durchschnittlicher pH-Wert) statt.

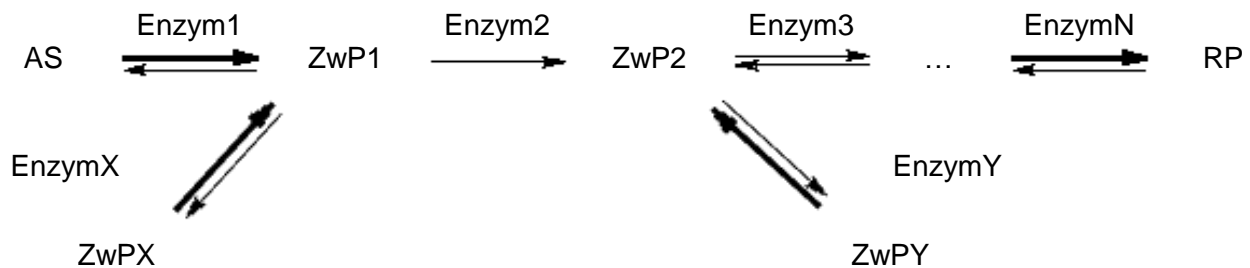
Praktisch laufen alle stofflichen und energetischen Umsetzungen in sehr kleinen Schritten ab. Der Ausgangsstoff (AS) – häufig einfach nur als Substrat bezeichnet – wird über verschiedene Zwischenprodukte (ZwP) in das Reaktionsprodukt gewandelt.



Für jede einzelne Teilreaktion (Einzelschritt) ist ein passendes Enzym notwendig. Auch hier sind Hin- und Rückreaktionen für die meisten Teilschritte beobachtbar. Nur in seltenen Fällen wird nur eine Richtung durch das Enzym realisiert oder Hin- und Rückreaktion laufen ungefähr gleichstark ab.



Manchmal sind für Hin- und Rückreaktion auch unterschiedliche Enzyme verantwortlich. In der Praxis kommen dann noch Verzweigungen und Zusammenführungen – bis hin zu Kreisläufen (Cyclen) – vor.



Die Summe solcher Reaktionsschritte (Reaktionsketten) nennt man **Metabolismus** (oder auch Stoffwechsel). Oft werden größere und typische Reaktionsabläufe unter einem speziellen Metabolismus geführt (z.B. Glykolyse-Metabolismus). Alle Metabolismen bilden ein bis heute nicht vollständig aufgeklärtes chemisches Netzwerk. Und gerade dies scheint aber das Leben an sich zu sein.

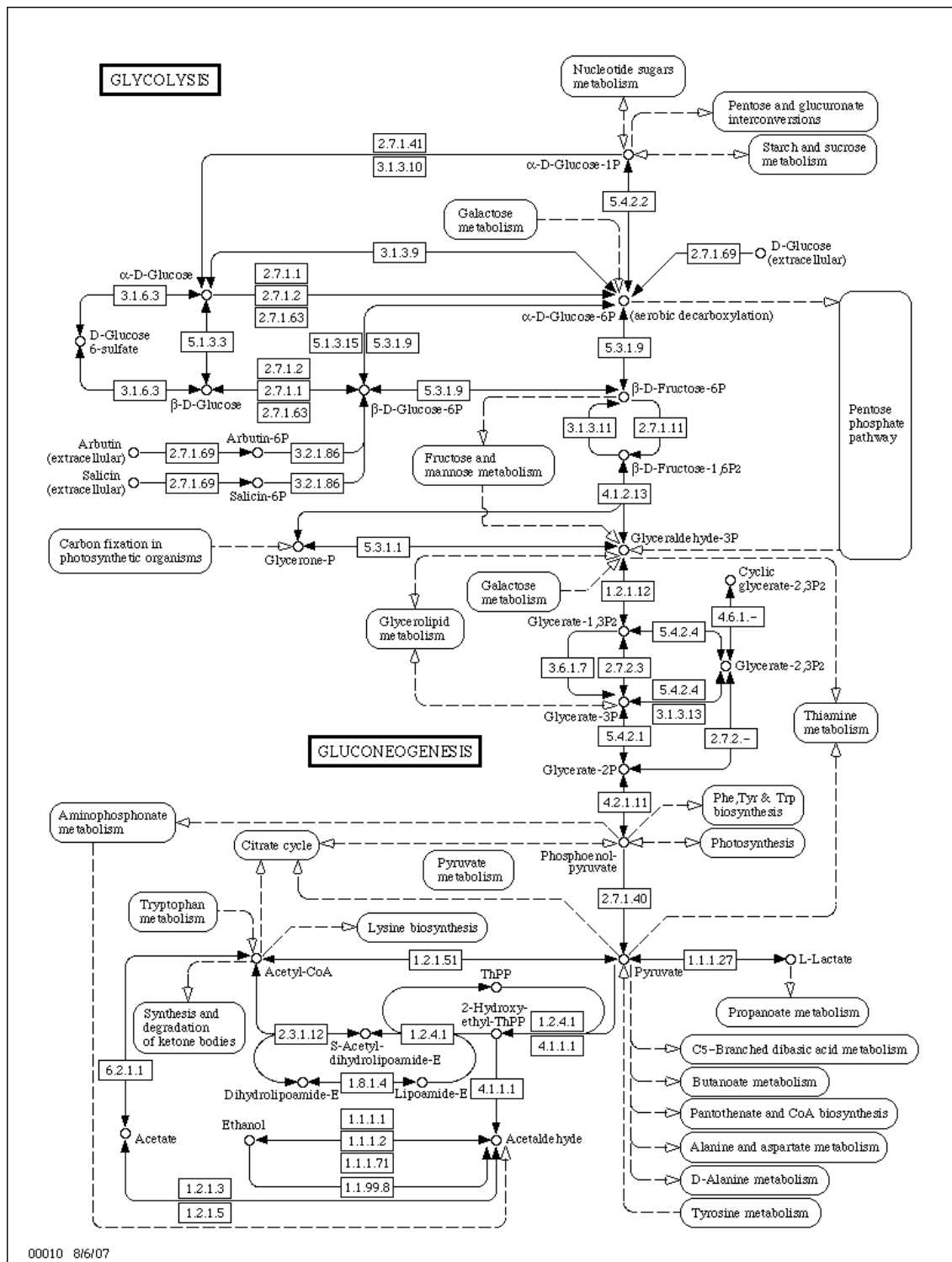
Grundsätzlich wird zwischen aufbauenden Vorgängen – also die Bildung körpereigener Stoffe – und abbauenden Vorgängen ((teilweiser) Abbau körpereigener Stoffe) unterschieden.

Aufbauende Prozesse werden **Anabolismus** genannt. Katabolismen (Einzahl: **Katabolismus**) beinhalten die abbauenden Prozesse. Der Auf- und Abbau einer Substanz wird auch als **Turnover** bezeichnet.

Anabolismus und Katabolismus laufen üblicherweise gleichzeitig ab und stehen in einem gewissen Gleichgewicht. Die Zelle steuert die Lage des Gleichgewichtes, in dem sie mal den Aufbau und mal den Abbau bevorzugt, je nachdem was gerade gebraucht wird.

Auf der nächsten Seite sehen wir ein Beispiel für einen Metabolismus. Hier handelt es sich vorrangig um die Glykolyse – ein zentraler Teil der Dissimilation. Die einzelnen Stoffe sind an den Knoten eingetragen. Die Pfeile kennzeichnen die Reaktionsrichtung. Die eckigen Kästchen mit den Nummern stehen für die gebrauchten Enzyme. Auf das Prinzip der Nummerierung gehen wir später kurz ein (→ [1.1. Enzyme und enzymatische Reaktionen](#)).

Wie man sieht – existieren neben den geraden Wegen (normale Reaktionsketten) – auch oft Alternativwege.



00010 8/6/07

Q: [www.kegg.com](http://www.kegg.com)

Glycolyse- u. Gluconeese

Dies macht die Flexibilität des zellulären Stoffwechsel aus, zum Anderen wird aber auch gerade dadurch die Erforschung und das Verständnis des Stoffwechsels so schwierig.

Aus evolutionärer Sicht ist der Stoffwechsel die Lebensader. Der Gesamt-Metabolismus (einer Zelle) kann sich scheinbar teilen und in neuen Zellen weiterlaufen. Einmal angehalten oder nachhaltig gestört – kommt ein Metabolismus nicht wieder in Gang. Das Leben ist dann ausgelöscht. Nur aus lebenden Zellen (Stoffwechseln / Metabolismen) können wieder lebende Systeme entstehen. So gesehen ist das Leben in unseren Zellen die Fortsetzung des Stoffwechsels der ersten lebenden Einheit. Natürlich haben sich in den vergangenen Milliarden von Jahren viele Änderungen und Anpassungen ergeben – viele können wir nachweisen, andere nur vermuten.

### 3. Enzyme (Wirkstoffe)

Enzyme sind die **Katalysatoren** der Zelle. Früher wurde für sie weitaus häufiger die Bezeichnung **Fermente** verwendet. Katalysatoren sind Stoffe, die das Reaktionsgeschehen beeinflussen (meist beschleunigen) und am Ende der Reaktion wieder (unverbraucht) vorliegen. Durch einen veränderten Reaktionsverlauf der **Katalyse** (Reaktionen mit Hilfe von Katalysatoren) ergibt sich eine geringere Aktivierungsenergie im Vergleich zur nicht-katalytischen Reaktion.

Alle Enzyme basieren auf Proteinen. Sie entstammen also prinzipiell biologischen Systemen. Was nicht heißen soll, dass sie nur innerhalb von Zellen usw. arbeiten können. Viele Enzyme können auch außerhalb und noch nach dem Tod der Zelle od. des Organismus weiter arbeiten. Sie sind die eigentlichen "Arbeiter" der Zelle. Die Objekte ("Werkstücke") an denen sie ihre Arbeit verrichten, nennt man Substrate. Enzyme heißen deshalb auch **Biokatalysatoren**.

Allen gemeinsam ist die Besonderheit, dass sie bei üblichen Lebensbedingungen funktionieren. In der chemischen Industrie ist so etwas nur mit wenigen Katalysatoren und auch nur bei relativ wenigen Reaktionen möglich. Die meisten Katalysatoren (oft sind es Metalle oder Metalloxide) müssen zum Arbeiten eine bestimmte Betriebstemperatur (typisch: zwischen 200 und 800 °C) haben.

Die Natur ist mit ihren Betriebstemperaturen im Bereich der "Zimmertemperatur" der technischen Chemie Millionen von Forschungsjahren voraus.

Enzyme erhalten Namen, die zumeist den bearbeiteten Stoff (das Substrat) und die Funktion (Aufgabe oder Art der chemischen Reaktion) anzeigen. Die Namen enden üblicherweise auf **-ase**. Viele Enzyme haben (zusätzliche) Trivial-Namen (z.B. Endopeptidase (Verdauungsenzym des Magens): Pepsin). Zur eindeutigen Kennzeichnung der Millionen verschiedener Enzyme und sicheren Unterscheidung wird heute ein Ziffern-Code verwendet (vergeben von der E.C. – Enzyme Commission). Die Einteilung ist künstlich und orientiert sich im Wesentlichen an der chemischen Funktion des Enzyms. Im E.C.-Code entsprechen die funktionsorientierten Gruppen den primären Nummern 1 bis 6.

Die Folgenummern beschreiben die Untergruppen bzw. Unterfunktionen eines Enzyms (2. und 3. Nummer). Die letzte Nummer ist die Reihennummer zum Aufzählen der Enzyme in der entsprechenden Sub-Sub-Klasse/-Gruppe.

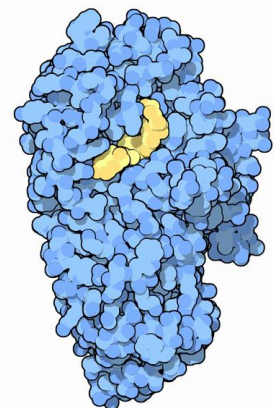
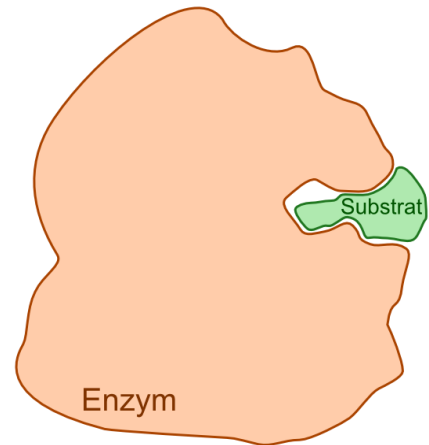
Durch die mehrfache Untergliederung erhält man letztendlich einen Vier-Zahlen-Code. Für Pepsin lautet er z.B.: 3.4.23.1 .

Daneben existiert noch ein Vier-Zeichen-Code, der in vielen Protein-Datenbanken (z.B.: RCSB PDB → [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)) verwendet wird. Hier wird dann das menschliche Pepsin unter 1PSO geführt. Weiterhin existiert noch eine gebräuchliche Benennung über die Gene, auf deren Basis die Proteine in der Zelle produziert werden. Bei Pepsin würde der Name dann PGA3 lauten.

Betrachtet man den Bau eines Enzym's genauer, dann stellt man fest, dass neben einem Protein-Teil auch noch ein kleinerer Nicht-Protein-Teil vorhanden ist

Alle Enzyme bestehen zum Großteil aus Eiweißen (Proteinen oder Proteiden). Sie haben deshalb auch sehr große molare Massen (typisch 200.000 g/mol (20000 d (d = Dalton =  $1,66 \cdot 10^{-24}$  g = 1 u) und schwerer). Die einatomigen, kleinmolekularen oder kristallinen Katalysatoren in der technischen Chemie sind im Vergleich dazu sehr klein.

Die Atompackungsdichte der Enzyme ist relativ hoch, obwohl in ihrem Inneren noch viele Hohlräume existieren.



$\alpha$ -Amylase (Kalotten-Modell:  
blau: Atome des Enzym-Eiweiß;  
gelb: Substrat)  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Gr.	Name	Funktion(en)	Beispiel(e) E.C.-Code Substrat: funktioneller Name ( <i>Enzym-Name</i> ) ( <i>Trivialname(n)</i> )
1.	<b>Oxireduktasen</b>	führen Redoxreaktionen durch	1.1.1.1 Alkohol: NAD-Oxidoreduktase ( <i>Alkoholdehydroxyreduktase</i> ) 1.9.3.1. Cytochrom c: O <sub>2</sub> -Oxireduktase ( <i>Zytochromoxydase</i> )
2.	<b>Transferasen</b>	übertragen funktionelle Gruppen / Molekülteile von einem Ort / Molekül zu / auf einem anderen	2.3.1.9. Acetyl-CoA: Acetyl-CoA-Acetyltransferase ( <i>Acetyl-CoA-Acetyltransferase, Azetoazetyl-CoA-Thiolase</i> ) 2.6.1.1. L-Aspartat: 2-Oxoglutarat-Aminotransferase ( <i>Aspartat-Aminotransferase</i> )
3.	<b>Hydrolasen</b>	spalten Bindungen mit Hilfe von Wasser auf	3.1.1.3. Glycerolesterhydrolase ( <i>Lipase</i> ) 3.2.1.1. α-1,4-Glukan-4-Glukan-Hydrolase ( <i>α-Amylase</i> )
4.	<b>Lyasen (Synthasen)</b>	spalten von komplexen Molekülen in kleine Produkte od. Aufbau von Molekülen ohne Wasser als Reaktionspartner (Bildung und Auflösung von Doppelbindungen)	4.1.1.1. 2-Oxosäure-Carboxylyase ( <i>Pyrovatdekarboxylase</i> )
5.	<b>Isomerasen</b>	umwandeln eines Isomeres in ein anderes	5.3.1.1. D-Glycerinaldehyd-3-Phosphat-Ketoisomerase ( <i>Triosephosphatisomerase</i> ) 5.3.1.9. D-Glucose-6-Phosphat-Ketoisomerase ( <i>Glucosephosphatisomerase</i> )
6.	<b>Ligasen (Synthetasen)</b>	zusammensetzen von komplexen Molekülen aus einfachen (meist unter Abbau von ATP)	6.1.1.7. L-Alanin: tRNS-Ligase (AMP) ( <i>Alanyl-tRNS-Synthetase</i> ) 6.4.1.1. Pyrovat: CO <sub>2</sub> -Ligase (ADP) ( <i>Pyrovatkarboxylase</i> )

Im Band-Modell (Bändermodell) kann man die Sekundärstruktur (Helikalisierung oder Faltung der Primärstruktur (Polypeptidkette)) und die Tertiärstruktur (Faltung der Sekundärstruktur) besonders gut erkennen.

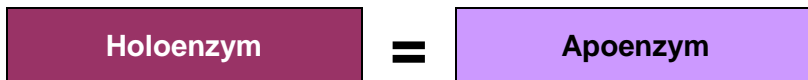
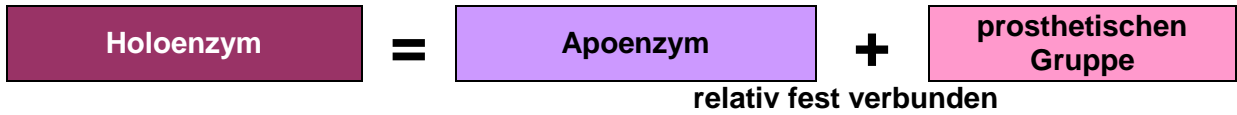
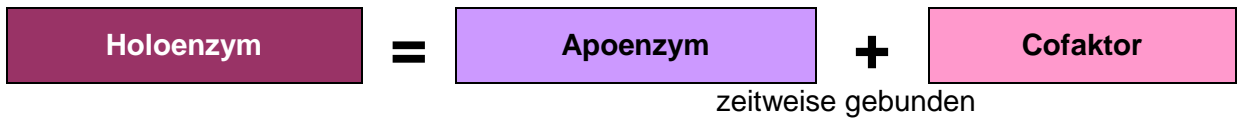
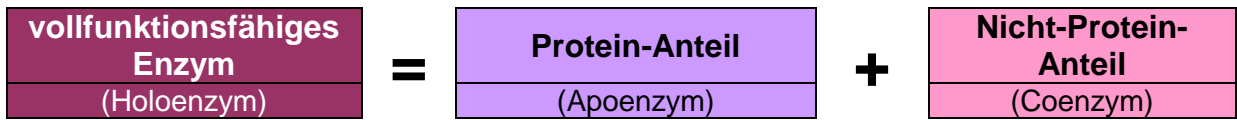
Neben dem eigentlichen Eiweiß-Körper ("**Apo**"-Enzym) gehört meist noch eine andere funktionelle Einheit dazu – das "**Co**"-Enzym. Zusammen nennt man alles "**Holo**"-Enzym. Ist das **Coenzym** ständig an den Eiweiß-Körper (**Apoenzym**) gebunden, spricht man von einer **prosthetischen Gruppe**. **Cosubstrate** oder auch **Cofaktoren** werden nur für den Verlauf der Reaktion kurzzeitig (temporär) an den Eiweißkörper gebunden. Nach der Stoffumwandlung werden diese dann wieder abgespalten.



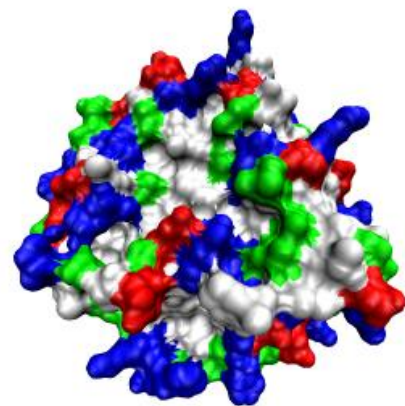
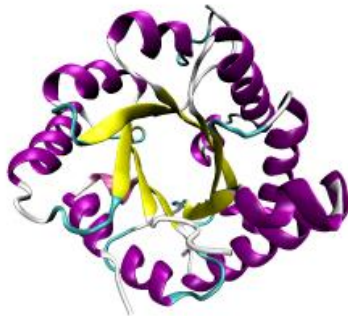
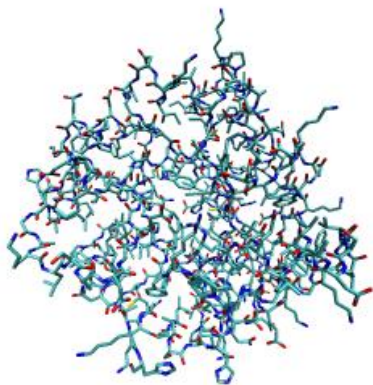
Myoglobin (Muskelfarbstoff), Band-Modell  
Q: de.wikipedia.org (Aza Toth)



mögliche Zusammensetzungen für ein Enzym:

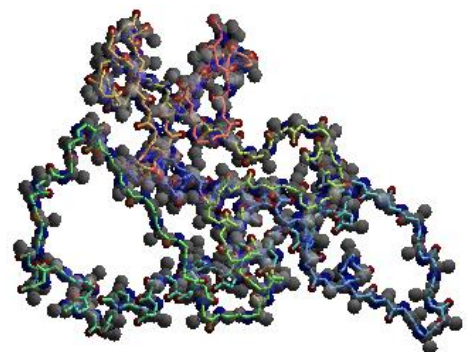
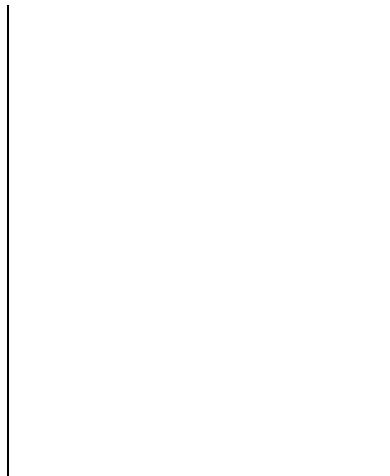


ein Enzym in verschiedenen Modell-Darstellungen:



Triose-Phosphat-Isomerase  
(Atom-Stab-, Band- u. Raum-Modell)  
Q: en.wikipedia.org

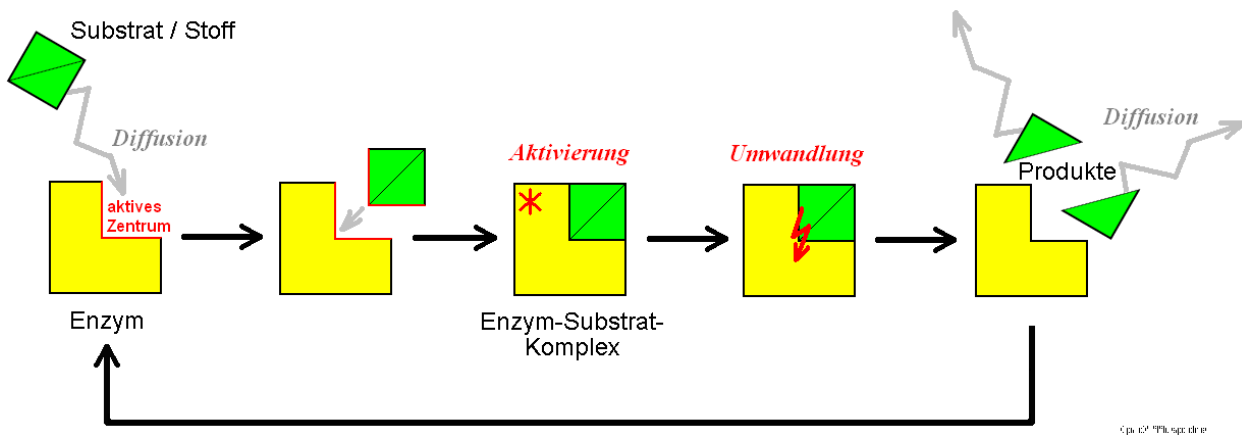
weitere Beispiele für Enzyme / Modell-Darstellungen:



menschliches Enzym  
(Atom-Gerüst ohne Wasserstoff)  
Q: BOINC WorldCommunityGrid  
HumanProteomeFolding-Project

In den nachfolgenden schematischen Modellen werden die Stoffe in primitiven geometrischen Formen gehalten, um ein Nachvollziehen / Abzeichnen / Experimentieren mit dem Modell möglichst einfach zu gestalten. Die realen Größenproportionen werden ebenfalls vernachlässigt.

Modellhaft kann man sich den Ablauf einer enzymatischen Reaktion etwa so vorstellen:



Das Substrat (der umzuwandelnde Stoff) gelangt durch Wärmebewegung (BROWNSche Molekularbewegung, Diffusion) zum Enzym. Das Substrat muss sich zuerst am aktiven Zentrum des Enzyms anlagern. Das aktive Zentrum ist der Teil des Enzyms, an dem dann nachfolgend die konkrete Aktivität des Enzyms (- die chemische Reaktion -) stattfindet. Substrat und aktives Zentrum passen räumlich zueinander. Auch andere Molekül-Eigenschaften, wie z.B. Ladungen und VAN-DER-WAALS-Beziehungen sorgen für eine sehr genaue Passung.

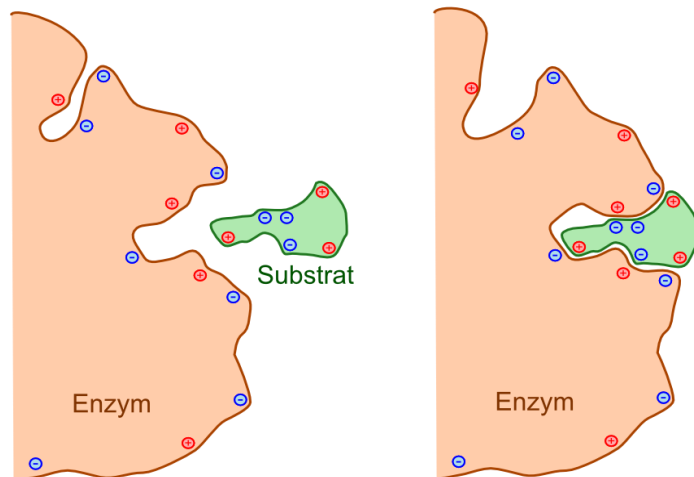
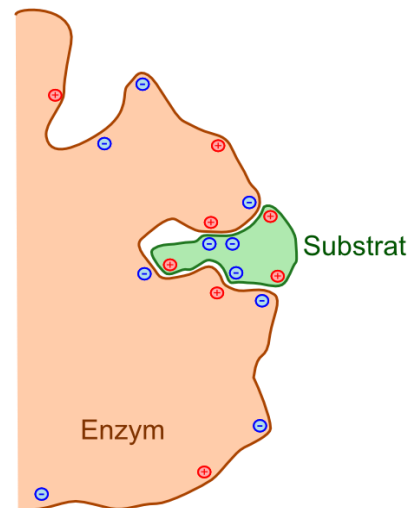
Der gebildete Enzym-Substrat-Komplex kann nun im nächsten Schritt die eigentliche Reaktion ausführen. Nach der Umwandlung des Substrates wandern die Produkte (eins od. mehrere) ab. Das Enzym wird wieder frei und steht für erneute Reaktionen zur Verfügung. Man spricht auch vom katalytischen Zyklus.

Voraussetzung für den Ablauf der enzymatischen Reaktion ist eine genaue Passung des Substrates in das aktive Zentrum. In der Biologie beschreibt man solche notwendigen räumlichen Übereinstimmungen mit dem **Schlüssel-Schloss-Prinzip**.

Nur wenn der Schlüssel (Substrat) exakt in das Schloss (Enzym) passt, dann kann das Schloss auch arbeiten – also das Enzym die Umwandlung durchführen.

Das Schlüssel-Schloß-Modell (-Prinzip) hat sich in der Praxis als nicht ganz realistisch herausgestellt.

Seit man die Raumstruktur von Substraten und Enzymen genauer bestimmen kann, weiß die Wissenschaft, dass besonders Enzyme während der Substrataufnahme eine deutliche Strukturveränderung durchmachen. Das Enzym besitzt im aktiven Zentrum also gar nicht die vorgefertigte "Schloß"-Struktur, sondern bildet diese erst mit der Aufnahme des Substrates selbst heraus.





Dadurch wiederum wird das Enzym in den "Arbeits-Modus" versetzt (Enzym-Substrat-Komplex) und vollzieht nun die entsprechende Umwandlung. Diese moderne Betrachtung wird im **Modell der induzierten Passform** (engl.: induced fit) zusammengefasst.

Mit diesem Modell lässt sich nun auch erklären, dass bestimmte Enzyme mit räumlich verschiedenen Substraten z.T. unterschiedliche Reaktionen durchführen.

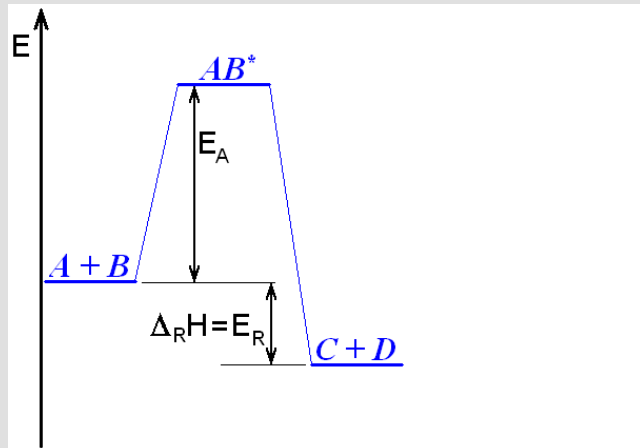
Ein Enzym ist also das praktisch ein (molekulares) Werkzeug. Durch besondere strukturelle Kniffe ist das Werkzeug leicht benutzbar, wie eine Zange mit langen Hebelgriffen. Das Substrat ist dann das Werkstück, an dem das Werkzeug arbeitet.

## Exkurs: Katalyse

Betrachten wir zuerst einmal den energetischen Verlauf einer "normalen" Reaktion. Die Ausgangsteilchen, der Stoffe A und B reagieren zu Teilchen von C und D (Reaktionsprodukte).

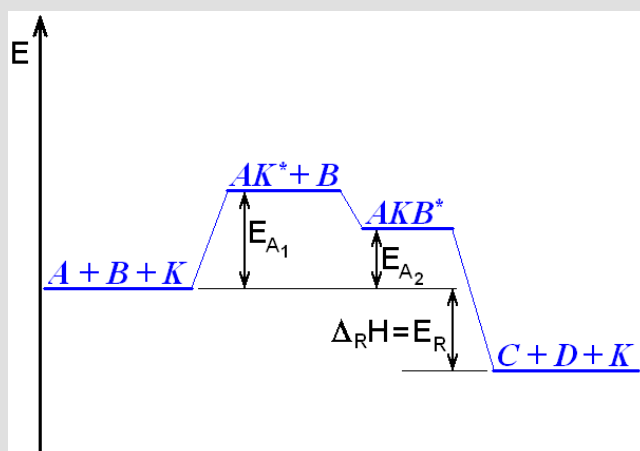


Die meisten chemischen Reaktionen laufen nicht bei Zimmertemperatur (Standardtemperatur: 20 °C) ab, weil die Teilchen nicht die notwendige Energie besitzen, um bei einem Zusammenstoß eine Umwandlung in die Reaktionsprodukte ablaufen zu lassen. Es besteht eine energetische Hürde für die Teilchen. Sie kommen sozusagen nicht über den Berg. Den notwendigen Energiewert für eine chemische Reaktion (die eigentliche Stoffumwandlung) nennt man **Aktivierungsenergie ( $E_A$ )**.



Die Teilchen bedürfen also einer Anregung – sprich Energiezufuhr. Um die Reaktion zu starten, können die Ausgangsstoffe (A + B) erwärmt oder gezündet od.ä. werden. Dadurch besitzen dann genug Teilchen die notwendige Energie für eine Umwandlung. Der kurzzeitig existierende Zwischenzustand (Zwischenprodukt, Intermediat) der angeregten Teilchen A und B (Der angeregte Zustand wird durch das Sternchen oder ein Doppelkreuz gekennzeichnet.) kann nun abreaktieren und wandelt sich unter Abgabe von Energie in die Reaktionsprodukte C und D um. Wird mehr Energie abgegeben als aufgenommen (z.B. durch die Erwärmung), dann spricht der Chemiker von einer **exothermen** Reaktion. Bei geringerer Energieabgabe nennt man es **endotherm**. Die Energieabgabe kann auch in einer anderen Form, als z.B. Wärmeenergie erfolgen. Als Vergleichsmaß wird aber immer auf Wärmeenergie (???-therm) bezogen. Die **Reaktionsenergie ( $E_R$ )** wird besser als  **$\Delta_RH$  (Reaktionsenthalpie)** bezeichnet.

Bei einer **katalytischen Reaktion** kommt ein zusätzlicher Stoff dazu – der **Katalysator**. Durch ihn nimmt die Reaktion einen anderen Verlauf! Bei einem Katalysator (steht im Allgemeinen für einen Reaktionsbeschleuniger, **Aktivator**) hat der neue Verlauf geringere Aktivierungsenergie-Werte. Schon bei Zimmertemperatur (oder einer geringeren Energiezufuhr) haben mehr Teilchen die notwendige Energie. Die Reaktion verläuft also schon vorher, stärker und schneller ab. Nach der Reaktion liegt der Katalysator unverändert vor und kann bei den nächsten Teilchen "helfend" in das Reaktionsgeschehen eingreifen.



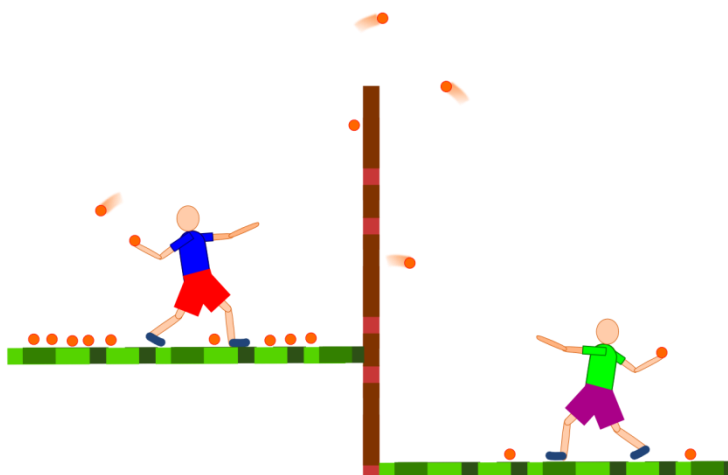
Das unveränderte Vorliegen nach der Reaktion und die Veränderung der Reaktionsgeschwindigkeit sind die begriffsbestimmenden Merkmale für einen Katalysator. Der Begriff wurde erstmals von BERZELIUS 1836 erwähnt und dann von Wilhelm OSTWALD (1853 – 1932) definiert.

Hemmt ein Stoff den Reaktionsverlauf, dann spricht man von einem **Inhibitor**.

Allgemein sind Inhibitoren und Aktivatoren also Katalysatoren (im weiteren Sinne). Wegen der größeren Bedeutung wird der Begriff Katalysator (im engeren Sinne) oft auch synonym zu Aktivator benutzt. Die Begriffsdefinition ist also nicht ganz eindeutig!

### Aufgaben:

1. Als Modell für den energetischen Verlauf einer Reaktion wird gern der sportliche Wettstreit zweier Personen verwendet, die sich über einen Zaun hinweg Äpfel auf das gegnerische Grundstück werfen. Um verschiedene Situationen zu erzeugen werden verschieden sportliche oder sich in der typischen Leistungsfähigkeit unterscheidende Personen (groß – klein; alt – jung; männlich – weiblich; schneller – langsamer) betrachtet, oder die Grundstücke liegen an einem Hang verschieden hoch. (Wir bedienen hier die üblichen Klischees!)

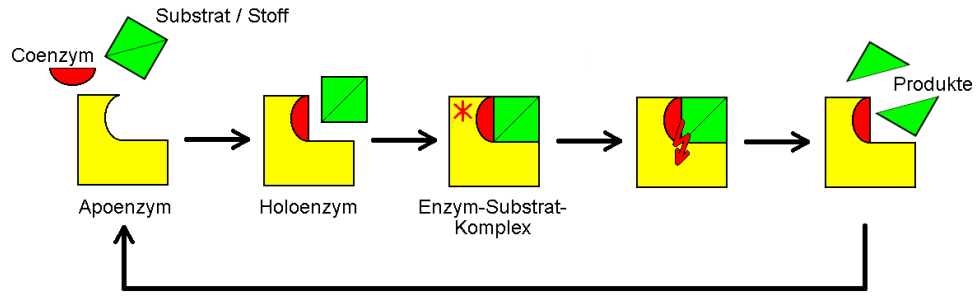


Welche Elemente der Realität sind genau durch welche Modell-Elemente repräsentiert? Erläutern Sie Ihre Auswahl!

2. Skizzieren Sie ein Modell für eine "normale" chemische Reaktion auf! Erläutern Sie anhand des Modells zu welchen stofflichen Verteilungen es nach einer recht langen Zeit kommt!
3. Wie müsste das Modell für eine katalysierte Reaktion aussehen! Beachten Sie, dass die "normale" Reaktion immer noch parallel ablaufen kann! Erläutern Sie Ihr Modell! Diskutieren Sie verschiedene Modelle aus Ihrer Gruppe | Ihrem Kurs!
4. Gesucht ist nun ein Modell für eine sicher inhibitierte Reaktion! Erläutern Sie Ihr Modell! Setzen Sie das Modell dann in ein Energie-Niveau-Schemata für den Reaktionsverlauf um!

# Enzymreaktionen mit Coenzymen

Bei den nachfolgenden Betrachtungen schauen wir uns an, wie ein Coenzym (z.B. ein Vitamin) in das Reaktionsgeschehen eingreift.



Zu Anfang liegen die einzelnen Komponenten (frei) im Cytoplasma vor. Durch Diffusionsvorgänge gelangen die Teile nach und nach an die passenden Stellen. Zumeist muss sich zuerst das Coenzym anlagern. Erst das fertige Holoenzym besitzt dann ein vollausgebildetes aktives Zentrum für das Substrat.

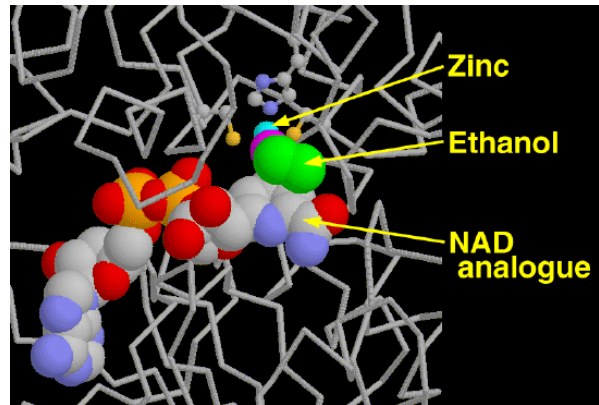
Die arbeitsfertige Gesamteinheit wird auch hier Enzym-Substrat-Komplex genannt. Sofort kommt eine interne Kettenreaktion in Gang.

Durch innermolekulare Umlagerungen und kleinere chemische Reaktionen (Zwischenschritte) wird das Substrat durch das Enzym umgewandelt.

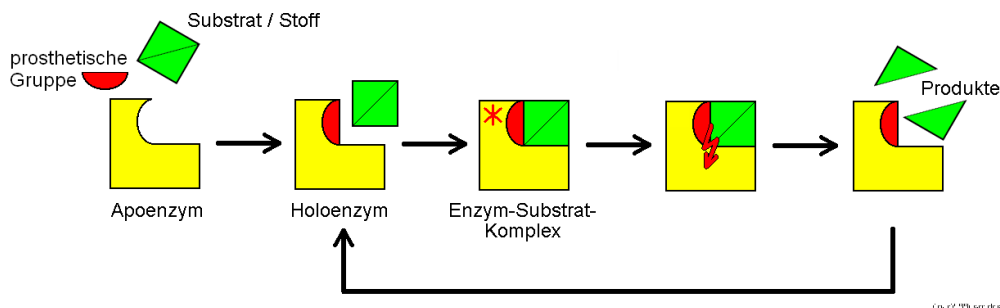
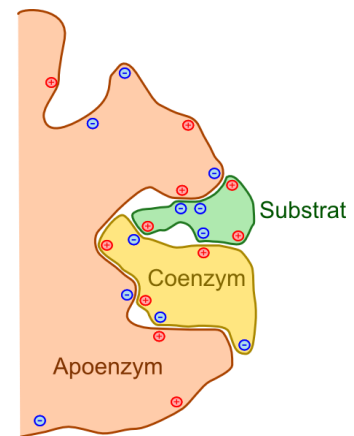
Die Reaktionsprodukte werden am Schluss abgespalten. Die Bindungskräfte zwischen Substrat und Enzym sind rund 10x bis 500x schwächer, als die innermolekularen Bindungen. Oft wird auch noch das Coenzym abgegeben und der Prozess kann nun wieder von vorne beginnen.

Man unterscheidet – wie wir schon kennen gelernt haben – bei den Coenzymen zwei verschiedene Arten.

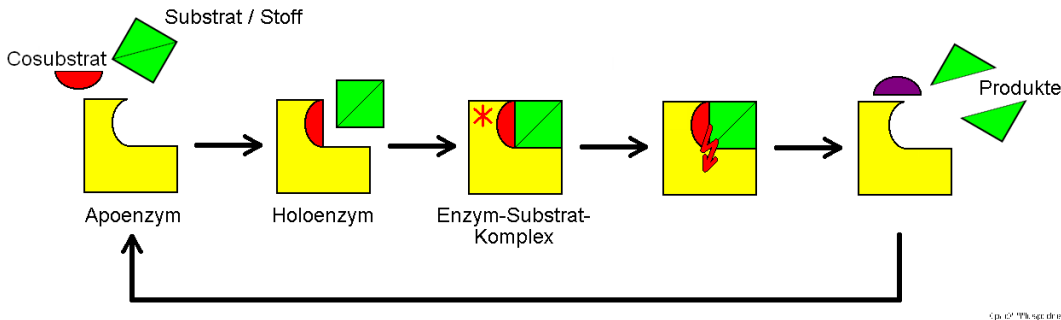
Die eine Art sind die sogenannten prosthetischen Gruppen. Sie verbleiben dauerhaft am Enzym. Ihre Aufgabe liegt dabei vorrangig darin, die Raumstruktur und das aktive Zentrum des Holo-Enzyms zu formen. Nur mit der entsprechenden Form ist das Enzym in der Lage das Substrat auch aufzunehmen:



aktives Zentrum der Alkohol-Dehydrogenase (Apoenzym-Eiweiß (grau; angedeutete Polypeptidkette (Primärstruktur)); NAD-analoge: Coenzym  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)



Bei der zweiten Art nimmt das Coenzym an der Enzym-Reaktion teil. Das Coenzym ist also gewissermaßen auch Substrat, weshalb man es auch Cosubstrat nennt. Ein häufig beobachtetes Cosubstrat ist z.B. ATP (Adenosintriphosphat).



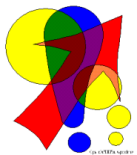
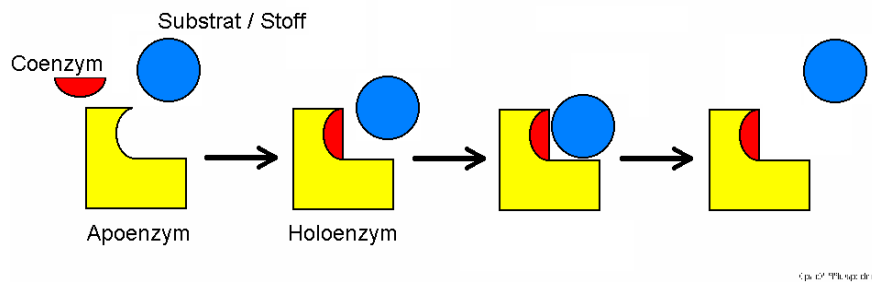
Das Cosubstrat wird mit verändert. Im Falle des ATP entstehen z.B. das ADP (Adenosindiphosphat) oder das AMP (Adenosinmonohosphat). Vielfach werden auch Teile des Cosubstrates auf das eigentliche Substrat übertragen. Bei Reaktionen mit beteiligtem ATP kann das z.B. ein Phosphat-Rest sein.

Nach vollzogener Reaktion spalten sich die / das Produkt(e) und auch das (verbrauchte) Cosubstrat ab. Für eine neue Reaktion muß neues Cosubstrat zur Verfügung gestellt werden. Jedes Holoenzym passt im Allgemeinen nur zu einem Substrat. Selten können ähnliche Substrate von dem gleichen Enzym umgewandelt werden. Das aus Eiweiß-Körper und Cosubstrat gebildete aktive Zentrum ist so gebaut, dass das Substrat hier genau hereinpasst.

Falsche Substrate können sich ev. in das aktive Zentrum einlagern - aber letztendlich keine Passung herstellen. Das Enzym setzt dann das falsche Substrat nicht um.

Biochemiker bezeichnen diese Eigenschaft von Enzymen auch als **Substratspezifität**. Nur das zugehörige (passende) Substrat wird umgewandelt. Alle anderen – zufällig auftauchenden Stoffe

– werden normalerweise nicht "beachtet".



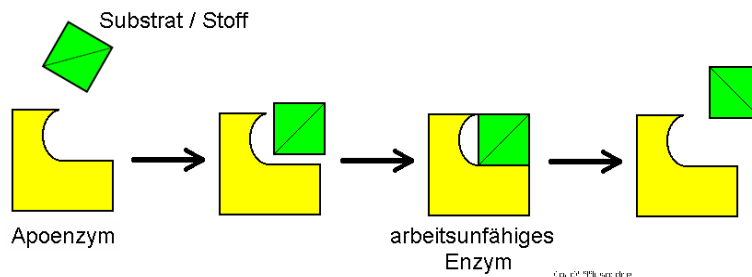
Beachten Sie bitte, dass wir in den folgenden Abbildungen zu Enzym-Reaktionen nicht immer alle Einzel-Schritte und das Schließen des Zykluses mit eingezeichnet haben. Es soll hier Wert auf das Wesentliche gelegt werden! Einige Reaktionen funktionieren auch ohne Coenzym, damit aber nicht jedes Mal zwei Schemata gezeichnet werden müssen, haben wir nur den – etwas komplizierteren – Fall mit Coenzym verwendet.

Unter der **Wirkspezifität** (Reaktionsspezifität) versteht der Biochemiker die Eigenschaft eines Enzyms immer die gleiche Reaktion (deshalb auch Reaktionsspezifität genannt) durchzuführen – es hat immer die gleiche Wirkung.

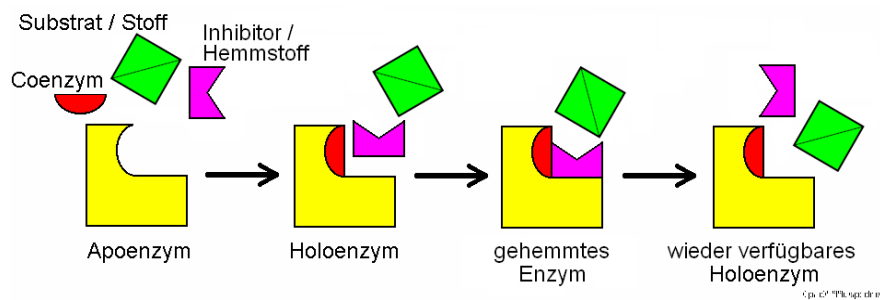
Substratspezifität und Wirkspezifität sind wesentliche Voraussetzungen für einen geordneten Stoffwechsel (Metabolismus).

Fehlt für einen Enzym-Substrat-Komplex das notwendige Coenzym (z.B. durch Vitamin-Mangel), dann bleibt die Reaktion stecken.

Die eigentlich passenden Substrate können so nicht umgesetzt werden.



Manchmal passen andere Substrate doch in das aktive Zentrum. Wegen irgendwelcher – größerer oder kleinerer – Abweichungen im Molekül-Bau kommt es aber nicht zur Umwandlung dieses "falschen Substrates".

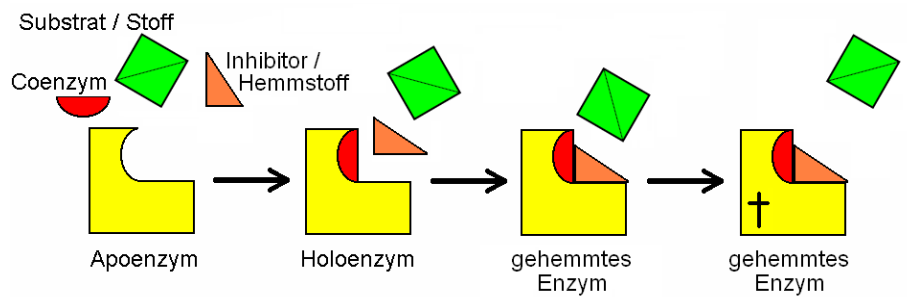


Da der "falsche" Stoff den normalen Prozeß aufhält / hemmt, wird er auch als Hemmstoff / Inhibitor (lat.: inhiereo = behindern, beschränken) bezeichnet.

Nachdem der Inhibitor abgewandert ist, beginnt die Konkurrenz um das aktive Zentrum wieder von vorn. Je nach Konzentration von Substrat und Inhibitor gelangt mal der eine oder das andere Stoff häufiger ins aktive Zentrum.

Dies nennen wir **reversible Hemmung**. Die Hemmung erfolgt nur solange der Hemmstoff das aktive Zentrum blockiert. Durch Abwanderung des Hemmstoffs ist der Hemmeffekt umkehrbar (reversibel).

Die Anlagerung des Hemmstoffs kann aber auch so fest sein, dass sich das "falsche" Substrat nicht wieder abtrennen kann. Es steckt im aktiven Zentrum fest. Das Enzym wird blockiert und kann im Weiteren keine Umwandlungen mehr durchführen.



Da diese Beeinflussung der Enzymaktivität nicht mehr umkehrbar ist, sprechen wir von **irreversibler Hemmung**. Sachlich entspricht das der Denaturierung (Gerinnung) der Enzym-Proteine. Diese können nur noch abgebaut werden.

Auch während der natürlichen Stoffwechsel-Vorgänge kommt es ständig zum Abbau von Enzymen. Die Abbau-Enzyme können ja nicht "wissen" / "erkennen", ob ein Enzym noch gebraucht wird. Durch Genexpression (einschließlich der Transkription) und Protein-Biosynthese (Translation) werden ständig neue Enzym-Moleküle nachgebildet (→ [Genetik](#)).

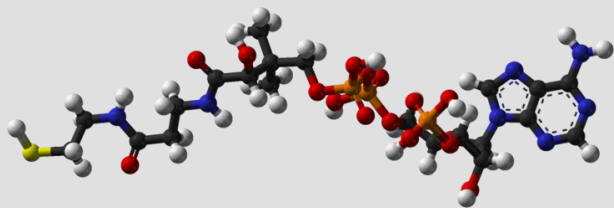
In der Natur hat man auch Enzyme gefunden, die durch einen anderen Stoff noch aktiver wurden. Meist liegt der Anlagerungsort für solche Stoffe aber nicht direkt am aktiven Zentrum. So aktivierte Enzyme arbeiten schneller. Man bezeichnet den aktivierenden Stoff deshalb als **Aktivator**. Prinzipiell können Coenzyme auch als Aktivatoren aufgefasst werden.

Die größte bekannte Steigerung (Aktivierung) der Reaktionsgeschwindigkeit für ein Enzym liegt bei einem Faktor von  $10^{21}$  (Trilliarden) im Vergleich zur normal ablaufenden Reaktion. Normalerweise sind es aber nur Steigerungen um das 1.000- bis 1.000.000-fache.

Genau so gibt es aber auch Stoffe, die an einem – vom aktiven Zentrum entfernten Ort anlagern und das Enzym hemmen. Mehr dazu finden Sie bei der Regulation der Enzymaktivität (→ [3.2. Regulation der Enzymaktivität \(Modulation\)](#)).

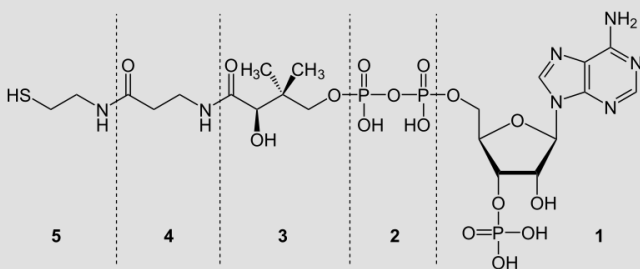
In der Evolution wurden und werden Enzyme hinsichtlich mehrerer Faktoren optimiert. Neben der Reaktionsgeschwindigkeit sind dies noch die Stoffspezifität und die die Bindungsstärke. Gerade die Bindungsstärke ist ein heikler Punkt. Ist sie zu stark, dann kann es zur Verzögerung der Reaktion kommen. Die Produkte bleiben zu lange am Enzym und blockieren so einen Neustart des enzymatischen Prozesses. Wenn die Bindungsstärke dagegen zu gering ist, dann kann das Substrat schon frühzeitig wieder abdiffundieren (vor der Umwandlung) und der Gesamtprozess verzögert sich unnötig, weil effektiv gerade kein Substrat-Umsatz erfolgen konnte.

## Exkurs: Coenzym A



### Coenzym A (Kugelstab-Modell)

Q: de.wikipedia.org (Benjah-bmm27)



### Coenzym A (Strukturformel)

Q: de.wikipedia.org (Benjah-bmm27)

### Reste:

- 1: 3'-phosphoryliertes-Adenosin
- 2: Phosphor-Säure
- 3: 3: Pantoinsäure (Dihydroxy-Dimethyl-Butansäure)
- 4:  $\beta$ -Alanin
- 5:  $\beta$ -Mercapto-ethylamin (Thioethanolamin, Cysteamin)

### Abschnitte:

- 1+2: 3'-phosphoryliertes-Adenosin-diphosphat
- 3+4: Pantothensäure
- 3+4+5: Pantethein

## Exkurs: Vitamine als Coenzyme

Die große Bedeutung der Vitamine für den Menschen ist jedem bewusst. Die Erklärung ihrer Notwendigkeit für unsere Gesundheit, liegt in ihrer Verwendung im Zell-Stoffwechsel. Vitamine sind zumeist Coenzyme. Somit sind sie für eine Vielzahl von enzymatischen Reaktionen unbedingt notwendig. Fehlen die Coenzyme, können Stoffe nicht ab- oder aufgebaut werden. Sammeln sich z.B. giftige Stoffe an, weil sie nicht schnell genug abgebaut werden, dann sind schädliche Wirkungen zu verzeichnen (die Zelle und wir werden krank).

Auch die Bildung von Stoffen kann lebensnotwendig sein. Fehlt der eine oder andere Stoff, dann bleibt der Stoffwechsel ev. stehen oder sucht sich andere Wege (Metabolismen) als Ausweg. Meist ist auch dies mit negativen Auswirkungen verbunden.

Wirkstoff	Funktion	Vitamin <i>andere essentielle St.</i>
Thiaminpyrophosphat (TPP)	Cocarboxylase (Coenzym der Decarboxylasen)	B <sub>1</sub> (Thiamin)
Flavinmononucleotid (FMN) Flavin-Adenin-Dinucleotid (FAD)	Coenzyme von Hydrogentransferasen und des Enzyms NADH-Dehydrogenase	B <sub>2</sub> (Riboflavin, Laktoflavin)
Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid (NAD) Nicotinamid-Adenin-Dinucleotidphosphat (NADP)	enzymatische Komplemente von Hydrogentransferasen	B <sub>3</sub> (Niacin)
Coenzym A (CoA)	enzymatische Komplemente der Acyltransferasen	B <sub>5</sub> (Pantothersäure)
Pyridoxal-5'-phosphat	Coenzym der Aminotransferasen	B <sub>6</sub> (Pyridoxin)
Tetrahydrofolsäure	Coenzym der Formiattransferasen	B <sub>9</sub> (Folsäure)
Ascorbinsäure	enzymatische Komplemente einer Hydrogentransferase	C (Ascorbinsäure)
Biotin	Coenzym der Carboxylasen	H (Biotin, Bios H)
Phyllochinon	wahrscheinlich an Redoxvorgängen beteiligt	K <sub>1</sub>
Ubichinon	an Redoxvorgängen in Mitochondrien beteiligt	Q
Plastochinon	an Redoxvorgängen in Plastiden beteiligt	
$\alpha$ -Liponsäure	enzymatische Komplemente einer Hydrogentransferase	$\alpha$ -Liponsäure

aus /14/ geändert

Internet-Links:



## 3.1. Abhängigkeit der Enzymaktivität

Die Aktivität von Enzymen ist im Wesentlichen von der Substratkonzentration, der Konzentration anderer Stoffe (Hemmstoffe oder Aktivatoren), der Temperatur und dem pH-Wert abhängig.

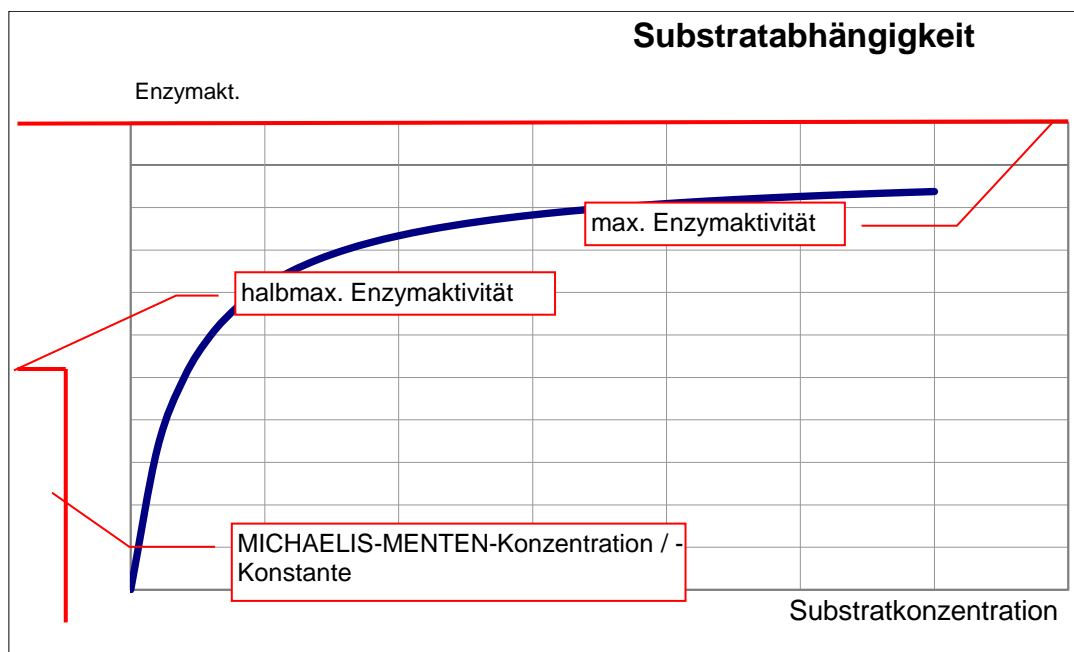
Die Beeinflussung der Enzymaktivität durch andere Stoffe wird Modulation genannt. Erst durch sie ist ein geregelter bzw. gesteuerter Ablauf von Stoffwechsel-Prozessen möglich.

Als Maß für die Enzymaktivität wird die Reaktionsgeschwindigkeit genutzt. In Experimenten werden dabei die unterschiedlichen Stoffumsätze je Zeiteinheit erfasst.

Im Lebensmittel-produzierenden und -verarbeitenden Bereich – einschließlich dem privaten Haushalt – ist die Beeinflussung der Enzymaktivität von ganz entscheidender Bedeutung. Letztendlich sind es die Enzyme aus den Lebensmitteln selbst oder solche aus Bakterien, Pilzen usw., die für Veränderungen an und in den Lebensmitteln verantwortlich sind.

### 3.1.1. Substratabhängigkeit der Enzymaktivität

Das die Aktivität eines Enzyms von der Substratkonzentration abhängen muss, ist jedem wohl klar. Ein Enzym, das kein Substrat "vorfindet", kann auch nichts leisten. Liegt genug Substrat vor, dann kann das Enzym arbeiten. Da liegt der Schluss nahe, dass je mehr Substrat da ist auch das Enzym schneller arbeiten müsste. Dem ist aber nicht so. Untersuchungen haben gezeigt, dass die meisten Enzyme eine hyperbolische Beziehung zwischen Substratkonzentration und Reaktionsgeschwindigkeit (Enzymaktivität) zeigen.



Der Anstieg im ersten Teil der Kurve ist durch den steigenden Umsatz bei steigender Konzentration gut zu erklären. Wenn nun aber zu viele Substrat-Moleküle da sind, dann "drängeln" sich die Moleküle vor dem aktiven Zentrum. Auch die Produkte müssen immer erst einmal abtransportiert werden. Die Teilchen behindern sich also gegenseitig. Dies wird umso stärker, je mehr Substrat zur Verfügung steht. Weiterhin benötigt jeder Substratumsatz auch eine bestimmte Zeit. Diese ist von der Konzentration des Substrates unabhängig – bestimmt aber den maximalen Umsatz in einer bestimmten Zeit.



Unter Beachtung aller Effekte und Bedingungen ergibt sich eine bestimmte Reaktionsgeschwindigkeit  $RG$  für das Enzym (Umsatzrate; Enzymaktivität). Praktisch wird diese durch die Veränderung der Substrat-Konzentration  $c[S]$  in einer bestimmten Zeit  $t$  gemessen.

$$RG = \frac{\Delta c[S]}{t} = \frac{c_2[S] - c_1[S]}{t_2 - t_1}$$

Wegen der räumlichen (sterischen) Behinderung und der begrenzten Arbeitsrate kann das Enzym seine maximale Arbeitsgeschwindigkeit fast niemals erreichen.

(Bei vielen Enzymen kommt es auch bei noch höherer Substratkonzentration zu einem Abfall der Aktivität.)

Als Kennwert für die Aktivität eines Enzyms wird die MICHAELIS-MENTEN-Konstante  $K_M$  benutzt. Sie ist als die Substratkonzentration  $c[S]$  definiert, die eine halbmaximale Reaktionsgeschwindigkeit ermöglicht.

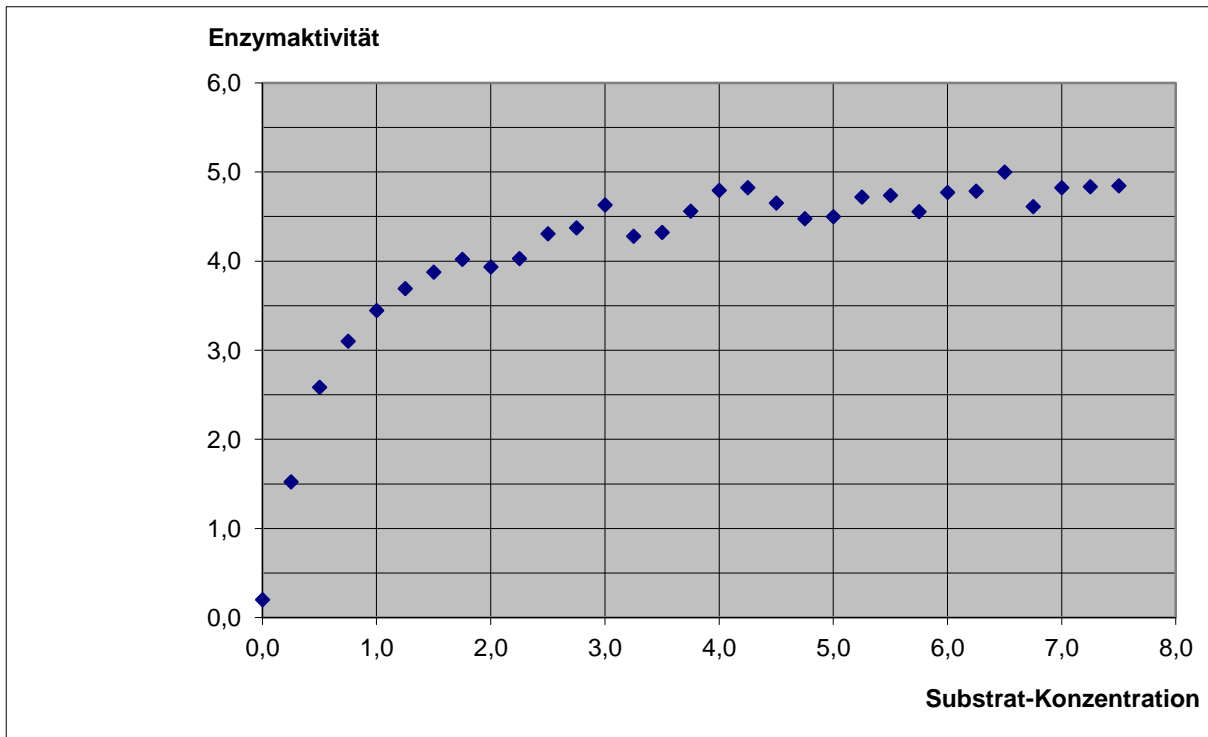
$$K_M = \frac{RG_{\max}}{2} c[S]$$

Der Deutsche Leonor MICHAELIS (1875 – 1949) und die Kanaderin Maud MENTEN (1879 – 1960) veröffentlichten 1913 ihre grundlegenden Arbeiten zur Enzym-Kinetik.

Enzym	Substrat	$K_M$ [ $\mu\text{M}$ ] = [ $\mu\text{mol} \cdot \ell^{-1}$ ]	Wechselzahl [ $\text{s}^{-1}$ ]	
Carboanhydrase	$\text{CO}_2$	8000	600000	
3-Ketosteroid-Isomerase			280000	
Acetylcholinesterase			25000	
Lactat-Dehydrogenase			1000	
Chymotrypsin		5000	100	
Threonin-Desaminase		5000		
$\beta$ -Galactosidase	Lactose	4000		
Pyrovat-Carboxylase	$\text{HCO}_3^-$	1000		
Pyrovat-Carboxylase	Pyrovat	400		
Arginyl-tRNA-Synthetase	ATP	300		
DNA-Polymerase I			15	
Pyrovat-Carboxylase	ATP	60		
Penicillinase	Benzylpenicillin	50	2000	
Tryptophan-Synthetase			2	
Lysozym		6	0,5	
Arginyl-tRNA-Synthetase	Arginin	3		
Arginyl-tRNA-Synthetase	tRNA	0,4		

Aufgaben (für die gehobene Ansprachebene):

1. Bestimmen Sie die Maximalaktivität des Enzym aus dem im Diagramm dargestellten Versuchsergebnissen! Stellen Sie Ihren Wert für eine statistische Auswertung an der Tafel zur Verfügung! Berechnen Sie den Mittelwert der Vorschläge!
2. Erstellen Sie sich eine Wertetabelle mit den Werten aus dem Diagramm!
3. Ergänzen Sie nun zwei Spalten und berechnen Sie darin die reziproken Werte für die Enzymaktivität und die Substratkonzentration!
4. Stellen Sie die letzten beiden Spalten in einem Diagramm dar!
5. Bestimmen Sie  $m$  und  $n$  Ihrer interpolierten linearen Funktion! Geben Sie die Maximalaktivität und die MICHAELIS-MENTEN-Konstante an!
6. Stellen Sie Ihren Wert für eine statistische Auswertung an der Tafel zur Verfügung! Bestimmen Sie den Mittelwert der berechneten Werte! Vergleichen Sie die Mittelwerte von der Ablesung aus dem gegebenen Diagramm (Aufg. 1) und Ihren Berechnungen (Aufg. 5)!

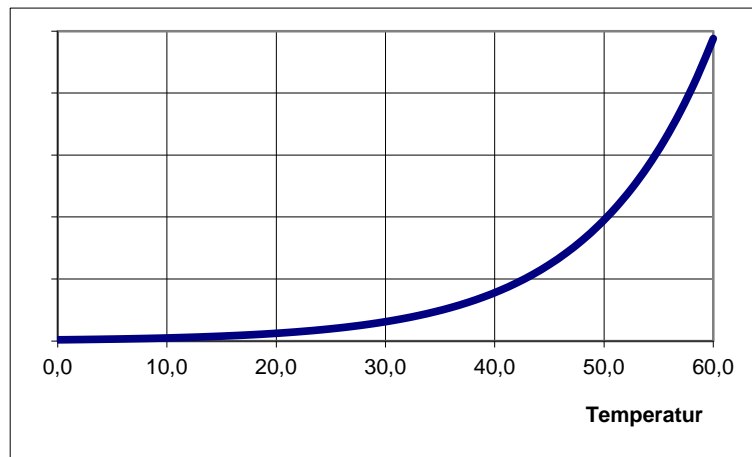


### 3.1.2. Temperaturabhängigkeit der Enzymaktivität

Aus der Chemie kennen wir die RGT-Regel (**R**eaktions**G**eschwindigkeits-**T**emperatur-Regel).

Sie besagt, dass bei einer Erhöhung der Temperatur um 10 Grad (bzw. K) die Reaktionsgeschwindigkeit um das 2- bis 3-fache steigt. Selten kann es aber auch das 10-fache sein.

Graphisch dargestellt ergibt sich für jede chemische Reaktion eine exponentielle Kurve für die Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit von der Temperatur.

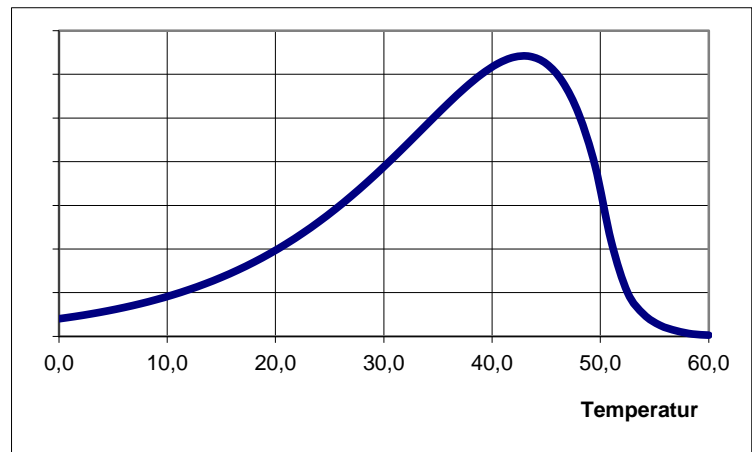


Untersucht man nun die Temperaturabhängigkeit der Enzymaktivität, dann erhält man eine stark abweichende Kurve.

Im ersten Abschnitt stimmt die Kurvenform mit der "normalen" chemischen Reaktion überein. Ab einer bestimmten Temperatur wird der Anstieg geringer und nimmt nach dem Erreichen eines Maximalwertes für die Enzymaktivität ab.

Wie kann diese Kurve interpretiert werden?

Prinzipiell muss ja die RGT-Regel auch für Enzyme gelten. Schließlich sind es ja auch nur chemische Reaktionen, die hier ablaufen.



Natürlich gilt die RGT-Regel auch hier. Bei Enzymen kommt zur reinen Umsatzreaktion eine zweite Reaktion dazu, die unbedingt mit betrachtet werden muss – die Zerstörungsreaktion (Denaturierung) des Enzyms selbst. Beide Reaktionen zusammen ergeben die effektive Reaktionsgeschwindigkeit des Enzyms, welche wir in Experimenten normalerweise messen.

Enzyme – als typische Proteine – unterliegen der Denaturierung. Bei steigenden Temperaturen nimmt diese zu. In gleichwarmen Organismen werden die meisten Enzyme schon kurz über der normalen Körpertemperatur zerstört. Beim Menschen beobachtet man die ersten messbaren Denaturierungen kurz oberhalb von 40 °C. Manche Enzyme werden ab 42 °C schnell und dauerhaft zerstört (man beachte die Steilheit des Aktivitätsabfalls in diesem Bereich) – der Mensch stirbt letztendlich daran.

Von besonderem wissenschaftlichen Interesse sind Organismen, die bei extremen Temperaturen (über 100 °C) in heißen Quellen oder in den heißen, rauchenden Schloten (Smoker) der Tiefsee leben. Ihre Enzymbestecke dürften sich für viele (bio-)chemische Produktionen besonders gut eignen.

Aufgaben:

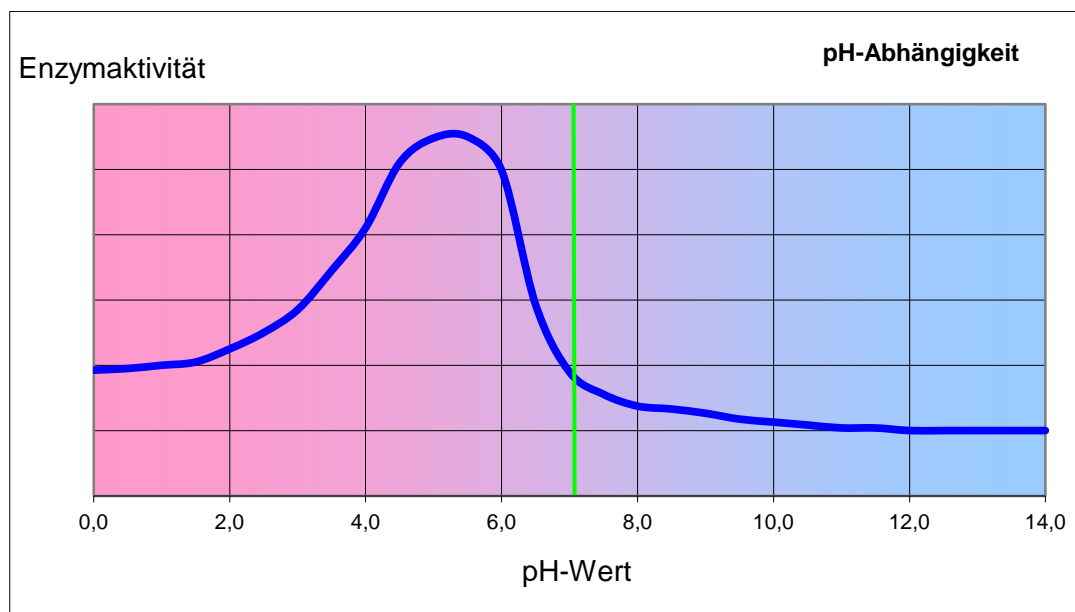
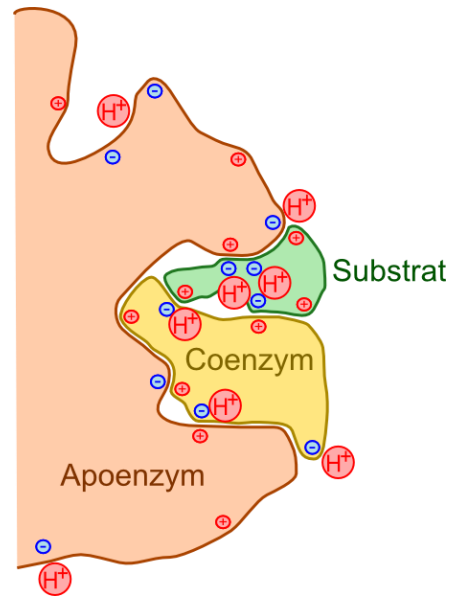
1. Bestimmen Sie den  $Q_{10}$ -Faktor für die "normale" chemische Reaktion (oberes Diagramm)! Erklären Sie, wie Sie vorgegangen sind!
2. Bestimmen Sie den  $Q_{10}$ -Faktor der Enzymreaktion (unteres Diagramm) für den Bereich von 0 bis 30 °C!

### 3.1.3. pH-Abhängigkeit der Enzymaktivität

Viele Enzyme funktionieren nur in bestimmten Medien – sauer, neutral oder basisch. In anderen Medien sinkt die Enzymaktivität sehr stark oder hört ganz auf. Neben direkten chemischen Einflüssen z.B. bei Säuren- oder Basen-Reaktionen sind aber auch Auswirkungen auf das aktive Zentrum zu erwarten. Gehört z.B. eine basische Gruppe zum aktiven Zentrum, die einen sauren Molekülteil des Substrates "erkennt", dann kann in einem sauren Milieu die basische Gruppe neutralisiert sein. Dem aktiven Zentrum fehlen dann u.U. die Erkennungspunkte. Das Substrat wird nicht richtig erkannt oder eingelagert. Der Enzym-Substrat-Komplex kann nicht entstehen und die notwendigen internen Konformationsänderungen im Enzym bleiben aus. Letztendlich verlangsamt sich dadurch die Umsatzgeschwindigkeit. Neben der veränderten Erkennung (Passung) des Substrates kommt es auch zu einer geringeren Bindungskraft. Dies hat ebenfalls negativen Einfluß auf die Enzymaktivität.

In das veränderte aktive Zentrum kann sich u.U. auch ein anderes – "falsches" – Substrat setzen. Dieses wird normalerweise nicht umgewandelt und verstopft mehr oder weniger nachhaltig das aktive Zentrum.

Veränderungen des pH-Wertes bewirken zumeist eine reversible Beeinflussung der Enzymaktivität. Nachdem wieder das bevorzugte Milieu vorliegt, funktioniert das Enzym wieder uneingeschränkt.



#### Aufgaben:

1. Interpretieren Sie die obige graphische Darstellung!
2. Warum beeinflusst eine geringere Bindungskraft zwischen Enzym und Substrat – z. B. durch einen veränderten pH-Wert – die Enzymaktivität? Erklären Sie das Phänomen!

## 3.2. Regulation der Enzymaktivität (Modulation)

Ein großes Geheimnis des zellulären Stoffwechsels liegt in der Fähigkeit der Zellen, die einzelnen Enzymreaktionen (Metabolismus (Gruppen von Enzymreaktionen)) zielgerichtet zu beeinflussen – also zu steuern und zu regulieren. Diese Beeinflussung wird auch **Modulation** genannt.

Viele der Wirkmechanismen sind noch ungeklärt. Nur für wenige Beispiel-Prozesse oder – Reaktionen sind die genauen Zusammenhänge bekannt. Besonders bei den Eukaryonten sind die Forschungen erst am Anfang.

Die wohl wichtigste Möglichkeit der Beeinflussung der Enzymaktivität ergibt sich für die Zelle über die Genexpression. Nur wenn genügend Enzyme gebildet wurden, dann kann der jeweilige Reaktionsschritt überhaupt ablaufen. Wird sehr viel Enzym nachgebildet, dann erhöht sich die Chance für ein Zusammentreffen von Enzym und Substrat in der Zelle. In der Konsequenz steigt die effektive Enzymaktivität. Zur Genexpression findet der Leser weitere Ausführungen im Skript "Genetik".

### 3.2.1. Aktivierung / Inhibition (Hemmung)

Bei den Aktivierungen und Hemmungen geht es zumeist um die Beeinflussung der Enzymaktivität direkt am einzelnen Enzym. Dazu muss klar gestellt werden, dass Aktivierungen relativ selten sind. Die meisten Beeinflussungen (Modulationen) sind Hemmungen. Der Einfachheit wegen beschränken wir uns auch auf diese. Die Grundsätze sind aber auch auf Aktivierungen anzuwenden, obwohl hier dann viele Parameter (Enzymaktivität,  $R_{G_{max}}$ ,  $K_M$ ) in entgegengesetzter Richtung verändert werden.

Die Beeinflussung durch andere Stoffe kann entweder **reversibel** oder **irreversibel** sein. Reversibel bedeutet, der Vorgang befindet sich in einem Gleichgewicht. Wenn viel vom Hemmstoff vorhanden ist, verschiebt sich das Gleichgewicht in Richtung einer stärkeren Hemmung. Verschwindet der Hemmstoff (z.B. durch Abtransport oder Abbau), dann verschiebt sich das Gleichgewicht wieder hin zur "normalen" Enzymaktivität. Der Hemmstoff wird nicht fest an die Ankoppelstelle gebunden. Er kann dort – abhängig von verschiedensten Bedingungen – jederzeit wieder abkoppeln.

Bei irreversiblen Hemmungen bindet der Inhibitor fest an. Er kann nicht wieder abkoppeln. Solche Inhibitoren "vergiften" das Enzym. Es fällt dauerhaft aus. Es handelt sich um eine Denaturierung des Eiweiß-Bestandteils. Man spricht in der Ernährungslehre auch von Koagulation oder Gerinnung. Die Zelle kann sich nur noch durch eine Neuproduktion des Enzyms (→ Proteinbiosynthese) über den Engpass hinweghelfen.

Eine weitere Einteilung der Modulationen erfolgt anhand des Wirkortes eines Modulators (Aktivator oder Inhibitor). Ist der Modulator dem eigentlichen Substrat räumlich (sterisch) ähnlich und lagert sich dieser im aktiven Zentrum an, dann spricht man von **isosterischer** (raumgleicher) **Modulation**.

Interessant wird die Enzym-Modulation, wenn z.B. das Endprodukt einer Enzymreaktions-Kette (Metabolismus) auf seine eigenen Enzyme einwirkt. So etwas nennt man Endprodukt-Hemmung und wird später noch ausführlicher erläutert. In einigen Metabolismen konnte man feststellen, dass z.B. ein Ausgangsstoff (Ausgangs-Substrat) seinen eigenen Abbau aktiviert. Auch zu solch einer Ausgangsstoff-Aktivierung später mehr.

Liegt der Bindungsort für den Modulator vom aktiven Zentrum entfernt, dann liegt eine **nicht-isosterische Modulation** vor. Der Modulator hat eine völlig andere räumliche Struktur, als das Substrat.

Durch immer bessere Aufklärung der Enzym-Strukturen konnte man erkennen, dass viele Enzyme in mehrfacher Anzahl zusammen – als ein Komplex – agieren. Dabei sind gegenseitige Beeinflussungen beobachtet worden, die als **allosterische Modulation** bezeichnet werden.

### 3.2.1.1. isosterische Regulation (Modulation)

Die isosterische Hemmung umfasst die Hemmungen, bei denen Stoffe einen Einfluss auf die Enzymaktivität haben, die dem Substrat ähnlich sind. Im Prinzip handelt es sich immer um eine mehr oder weniger direkte Konkurrenz um das aktive Zentrum. Wir unterscheiden kompetitive und unkompetitive Hemmung. Zusätzlich kann jede Hemmung – wie oben erwähnt reversibel oder irreversibel erfolgen. Wir betrachten hier vorrangig den häufigsten Fall: die reversible Hemmung.

Der aufmerksame Leser wird sich fragen, warum spricht man nur von Hemmungen? Sind nicht auch Aktivierungen möglich? Ein solcher Fall ist aber theoretisch auszuschließen, da ein anderer Stoff im aktiven Zentrum eher störend (behindernd) wirken wird. Auch ist kaum anzunehmen, dass dadurch das eigentliche Substrat besser in das katalytische Zentrum passt und auch noch schneller umgewandelt wird.

In der Literatur findet man als weiteres Unterscheidungs-Merkmal noch, ob eine Hemmung vollständig oder nur partiell – also teilweise – erfolgt. Dabei wird die Geschwindigkeit der Weiterreaktion des gehemmten Enzym-(Substrat-)Komplex (EH bzw. ESH) ausgewertet. Ist die Geschwindigkeit gleich Null, dann sprechen wir von einer vollständigen (od. totalen) Hemmung. Bei partiellen Hemmungen wird immer ein Substrat-Umsatz verzeichnet. Die Geschwindigkeit ist dann größer als Null und kleiner als die, des ungehemmten Enzyms.

#### 3.2.1.1.1. kompetitive Hemmung

Bei einer kompetitiven Hemmung konkurrieren Substrat S und Hemmstoff H um das aktive Zentrum des Enzyms E. Ein Coenzym kann – muß aber nicht – an der Enzym-Reaktion beteiligt sein.

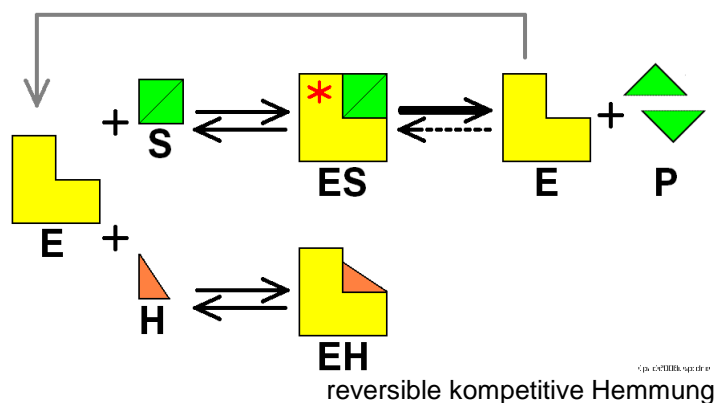
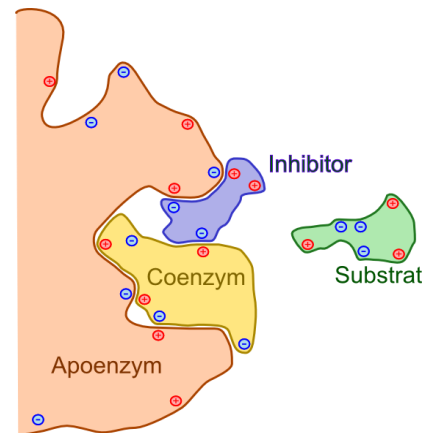
Gelangt das Substrat in das aktive Zentrum (obere Reaktionsreihe) wird das Substrat im Normal-Fall umgewandelt (dicker Reaktions-Pfeil). Es besteht aber auch die Möglichkeit, dass das Substrat unumgewandelt wieder abkoppelt (Rück-Pfeil). Es bildet sich ein Gleichgewicht (Hin- und Rückreaktion verlaufen gleichzeitig).

Wird der Enzym-Substrat-Komplex ES gebildet, erfolgt umgehend (dicker Pfeil) die Umwandlung des Substrates in das/die Produkte P. (Die Rückreaktion ist nur selten möglich (gestrichelter Pfeil).)

Gelangt alternativ (untere Reaktionsreihe) zum Substrat ein Hemmstoff (H) ins aktive Zentrum bleibt die Aktivität des Enzyms aus. Das Substrat kann nicht andocken, da das aktive Zentrum blockiert ist.

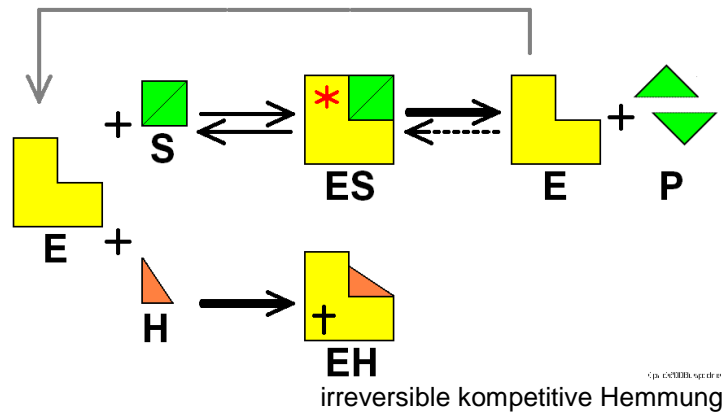
Der Hemmstoff kann nun ev. wieder aus dem aktiven Zentrum abwandern (- dann handelt es sich um eine reversible Hemmung -) und das Enzym steht wieder für die Konkurrenz von Substrat und Hemmstoff bereit.

Der ganze Wettstreit geht nun wieder von vorne los.



Möglich ist auch, dass der Hemmstoff im aktiven Zentrum verbleibt. Solche Enzyme sind dann nicht mehr gebrauchsfähig (Enzym-Tod). Für sie bleibt nur noch die Zell-interne Entsorgung durch den Eiweiß-Abbau. Neue Enzyme müssen durch Biosynthese (Protein-Biosynthese) nachgebildet werden.

Insgesamt ist der hemmende Effekt von der Art und der Konzentration des Hemmstoffes und vom Verhältnis Substrat zu Hemmstoff abhängig.



### Aufgaben:

1. *Skizzieren Sie die schematische Darstellung der kompetitiven Hemmung ab und verändern Sie diese so, dass jetzt eine irreversible Hemmung vorliegt!*
2. *Erläutern Sie die Abhängigkeit der Enzymaktivität von der Konzentration des Hemmstoffes! Erstellen Sie ein Diagramm (Kurve skizziert), das die Abhängigkeit darstellt!*
3. *Erläutern Sie die Abhängigkeit der Enzymaktivität vom Verhältnis von Substrat und Hemmstoff!*



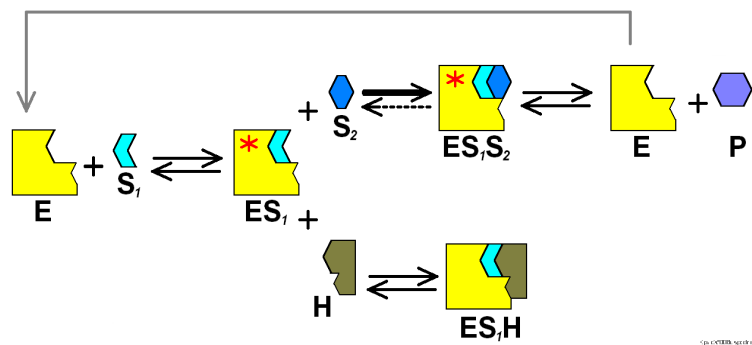
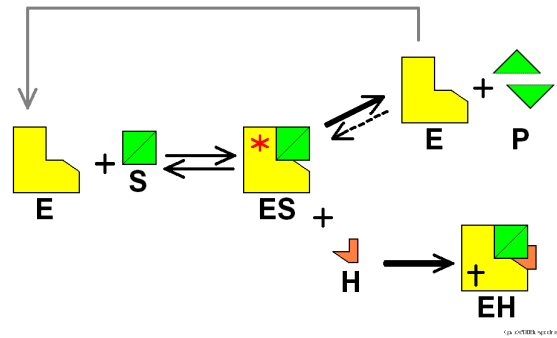
### 3.2.1.1.2. unkompetitive Hemmung

Eine unkompetitive Hemmung kann als Spezialfall der kompetitiven aufgefasst werden. Der Hemmstoff reagiert dabei nicht mit dem freien Enzym sondern erst mit dem Enzym-Substrat-Komplex. Nur wenn der Hemmstoff nicht andockt, dann reagiert der Komplex ab.

Das obere Reaktions-Scheme zeigt eine irreversible unkompetitive Hemmung. Könnte der Hemmstoff wieder abwandern, dann läge eine reversible Hemmung vor.

Unkompetitive Hemmungen treten z.B. bei Redoxketten (Oxidasen) auf. Der Hemmstoff kann erst andocken, wenn eine bestimmte Oxidationsstufe (ein bestimmtes Redoxpotential) erreicht wurde.

Ein anderes Beispiel sind Zwei-Substrat-Enzyme. Nach dem Andocken des ersten Substrates ( $\rightarrow$  Enzym-Substrat-Komplex) konkurriert ein Hemmstoff um das zweite bzw. erweiterte aktive Zentrum. Ein solcher Fall ist als reversibler Vorgang im unteren Reaktions-Schema zu sehen.



#### Aufgaben für die gehobene Anspruchsebene:

1. Skizzieren Sie die schematische Darstellung der unkompetitiven Hemmung ab und verändern Sie diese so, dass jetzt eine irreversible Hemmung vorliegt!
2. Von welchen Stoffkonzentrationen oder Stoff-Verhältnissen ist eine unkompetitive Hemmung (obiges Beispiel) abhängig? Erläutern Sie die verschiedenen Abhängigkeiten!

### 3.2.1.2. nicht-isosterische Regulierung / nicht-kompetitive Modulation

Von einer **nicht-kompetitive (nicht-isosterischer) Hemmung** spricht man, wenn der Hemmstoff nicht am aktiven Zentrum ankoppelt und meist auch in seiner räumlichen Form (sterisch) vom Substrat abweicht. Für den Hemmstoff gibt es einen weiteren – vom aktiven Zentrum entfernten – Ankoppelort. (In der breiten Schulliteratur wird diese Hemmung auch als allosterische Hemmung geführt! (allosterisch – anderer Ort / Raum))

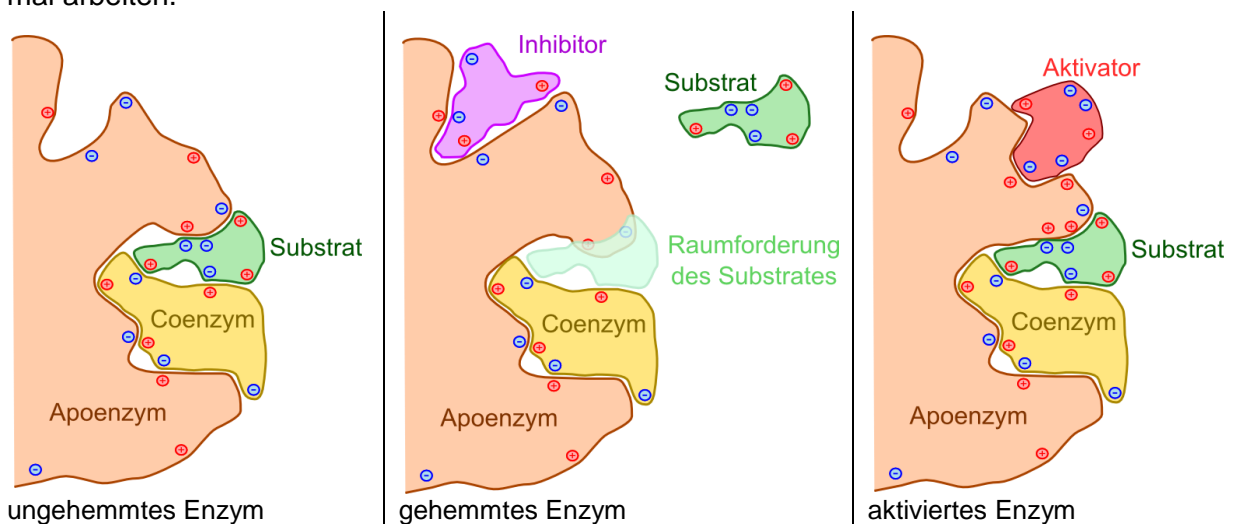
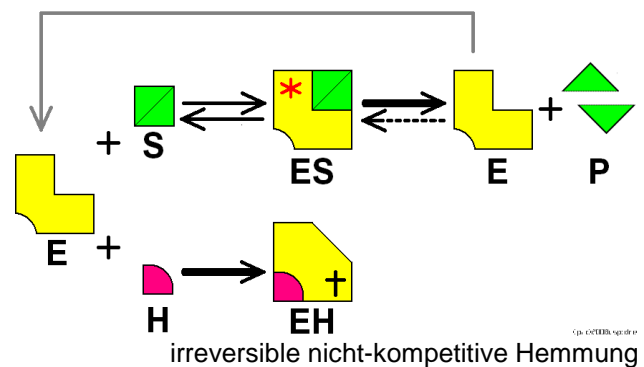
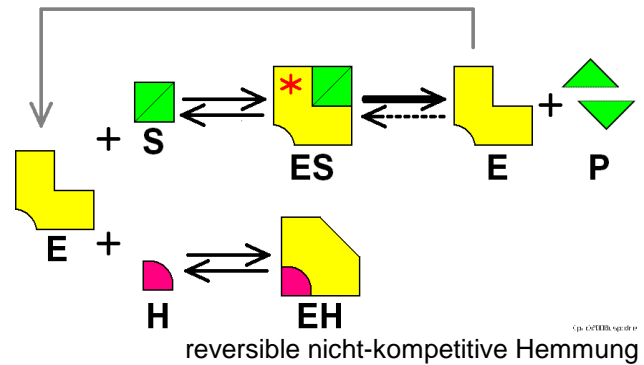
In den meisten Fällen verhalten sich nicht-kompetitiv gehemmte Enzyme ohne Hemmstoff genau so, wie "normale" Enzyme (obere Reaktionszeile) und erfüllen ihre Aufgabe.

Gelangt der Hemmstoff an sein spezifisches Ankoppelzentrum, dann wird die Struktur des Enzyms (vorrangig die, des aktiven Zentrums) geändert. Das Substrat kann nicht mehr ankoppeln. Die Enzymaktivität ist ausgesetzt.

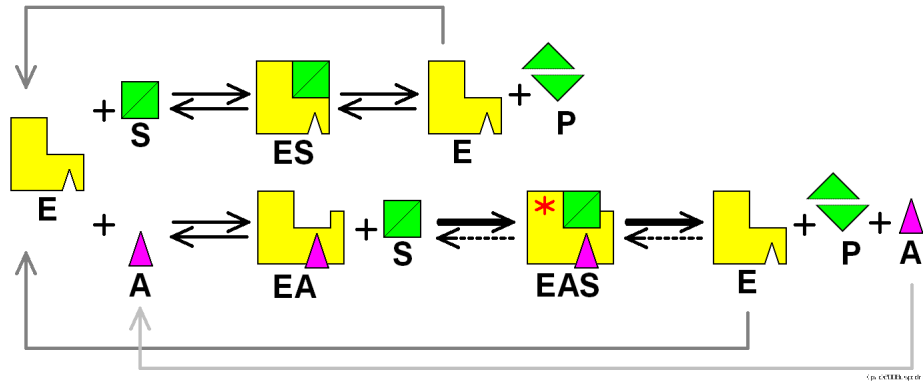
Je nachdem, ob der Hemmstoff wieder abdiffundieren kann oder nicht, handelt es sich um eine reversible oder irreversible nicht-kompetitive Hemmung

(Prinzipiell ist es auch möglich, dass an einen Enzym-Hemmstoff-Komplex noch das Substrat andockt. Es kommt dann meist erst zur Umwandlung des Substrates, wenn der Hemmstoff wieder abgewandert ist. Kommt es dagegen zu einem Stoffumsatz über die Zwischenstufe Enzym-Substrat-Hemmstoff-Komplex, dann nennt man diese Hemmung partiell kompetitiv.)

Bei einer reversiblen Hemmung kann der Hemmstoff wieder abwandern – das Enzym (/das aktive Zentrum) erhält seine ursprüngliche räumliche Struktur zurück und kann dann wieder normal arbeiten.



An einem Enzym mit einem entfernten zweiten Ankoppel-Zentrum kann auch ein Aktivator angreifen. Dieser verbessert das aktive Zentrum noch mehr und optimiert es weiter für die Aufnahme des Substrates.



Auch bei der nicht-kompetitiven Aktivierung sind reversible und irreversible Vorgänge möglich. In der oberen Abbildung finden Sie eine reversible Aktivierung dargestellt.

Aufgaben für die gehobene Anspruchsebene:

1. Skizzieren Sie das Reaktions-Schema für eine irreversible nicht-kompetitive Aktivierung!
2. Ist eigentlich auch eine unkompetitive Version der nicht-kompetitiven Enzym-Modulation denkbar? Wenn ja, wie müsste das Reaktions-Schema dann aussehen? Wenn nein, dann legen Sie Gründe für Ihre Voraussage dar!

### 3.2.1.3. allosterische Effekte (Modulation) nach MONOD

**Wichtiger Hinweis!** In vielen Schulbüchern – aber auch in einigen Fachbüchern – wird die nicht-kompetitive Hemmung begriffsäquivalent als allosterische bezeichnet. Kompetitive Effekte werden dann als orthosterisch betrachtet.

Wir verwenden allosterisch in diesem Skript für die Modulation an oligomeren Enzymen. Bei der Nutzung anderer Literatur solle man immer zuerst die verwendeten Begriffsdefinitionen prüfen!

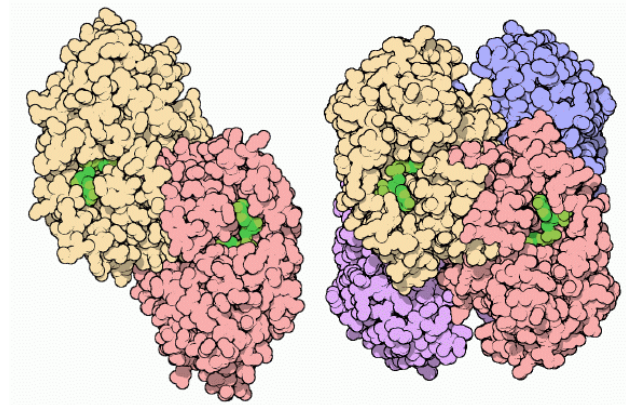
Von MONOD (1910 - 1976) et. al. stammt eine weitere – etwas andersartige – Modulation. Diese wurde von ihm als allosterisch bezeichnet. MONOD benutzt allosterisch in Bezug auf oligomere Enzyme benutzt, die aus mehreren gleichartigen Teilen (meist 2 (dimer) oder 4 (tetramer)) bestehen. Ein solcher Zusammenschluss von Enzymen oder Enzym-Teilen (Tertiär-Strukturen) ist weitaus üblicher, als man das vielleicht erwartet. Die Teile arbeiten meist mehr oder weniger synchron.

Die allosterische Modulation nach MONOD ergibt sich durch Veränderungen der Quartär-Struktur des oligomeren Enzyms.

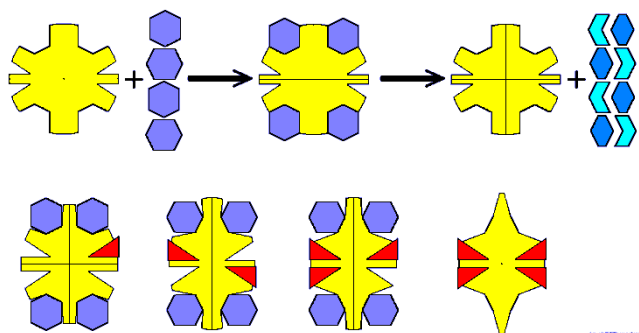
Eine Ankopplung eines Modulators an einem Monomer verändert die Raumstrukturen an allen anderen Monomere mit. Sind an allen Monomeren die Modulator-Stellen besetzt, ergibt sich der maximale Effekt (Symmetrie-Effekt).

Die Modulations-Effekte können natürlich sowohl fördernd (aktivierend) oder hemmend (inhibierend) sein.

Weiterhin sind natürlich sowohl reversible, als auch irreversible Modulationen möglich.



Enzym (Alkoholdehydrogenase),  
Dimer und Tetramer



oben: Reaktionsschema für ein tetrameres Enzym  
unten: verschiedene allosterische Hemm-Situationen

## 3.2.2. Modulation von Metabolismen

Bei der Modulation von Metabolismen beeinflussen gebildete oder verbrauchte Stoffe (Metaboliten) den Gesamtverlauf des Metabolismus. In Einzelfällen sind auch Beeinflussungen über Metabolismen-Grenzen hinweg bekannt geworden. Die Anwesenheit bestimmter Produkte bestimmt dann über das Umlenken von Stoff-Flüssen an Stoffwechsel-Verzweigungen (Verzweigungshemmung).

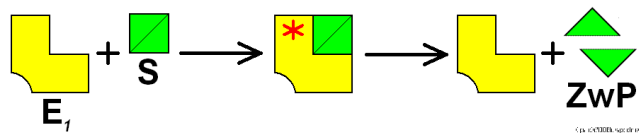
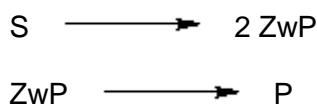
### 3.2.2.1. Produkt-Hemmung

Ein besonderer Fall der Hemmung (Modulation) ist die Produkt-Hemmung. Hier wirkt ein (Zwischen- od. End-)Produkt der Reaktionskette (/ des Metabolismus) als Hemmstoff auf den ersten Reaktionsschritt (dieses Metabolismus). In der Folge werden alle nachfolgenden Reaktionsschritte dann auch langsamer.

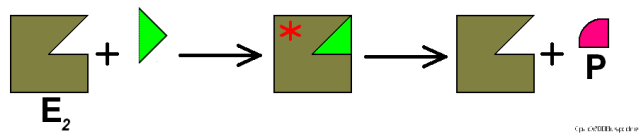
Manche Biochemiker unterscheiden zwischen einer Produkt- und der Endprodukt-Hemmung. Bei einer Produkt-Hemmung wirkt der gebildete Metabolit auf sein eigenes Bildungs-Enzym zurück. Diese Art der Hemmung ist zumeist kompetitiv. Bei einer Endprodukt-Hemmung wirkt ein entfernter Metabolit auf ein frühes Enzym des Metabolismus.

Als Beispiel gehen wir von einem zweischrittigen Modell-Metabolismus mit eben zwei Enzymen ( $E_1$  und  $E_2$ ) aus.

Die Anzahl weiterer Zwischenschritte beeinflusst das Prinzip in keiner Weise. Lediglich der Zeitpunkt für den Effekt wird verzögert.

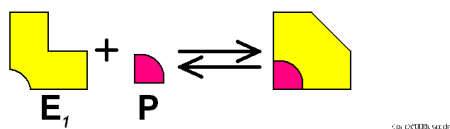


Das Substrat wird vom Enzym  $E_1$  in ein Zwischenprodukt (ZwP) umgewandelt. Dieses lagert sich im nächsten Metabolismus-Schritt am Enzym 2 an und wird zum Produkt dieses Metabolismus. (Meist sind es natürlich viel mehr Schritte.)



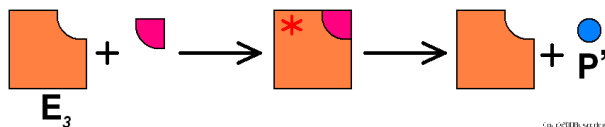
Genau dieses Produkt ist gleichzeitig der Hemmstoff für das erste Enzym ( $E_1$ ) des Metabolismus.

Steht genug (End-)Produkt zur Verfügung, kann es am ersten Enzym andocken und dieses nichtkompetitiv hemmen.



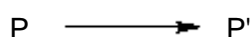
Damit ist keine weitere Produktion in diesem Metabolismus möglich.

Erst, wenn das nun (hemmende) Produkt abgebaut oder in einen nachfolgenden Metabolismus eingeschleust wird (hier durch das Enzym  $E_3$  gekennzeichnet), wird das Enzym 1 wieder frei und kann mit seiner Funktion fortfahren.



Da der Metabolismus nun wieder anläuft, wiederholt sich der Vorgang ständig. Wird zuviel Produkt hergestellt, blockiert dies automatisch den eigenen Metabolismus.

Sinkt die Konzentration des Produkts/Hemmstoffs wieder, weil der (überschüssige) Stoff abgebaut wurde, dann kann die Produktion erneut einsetzen.

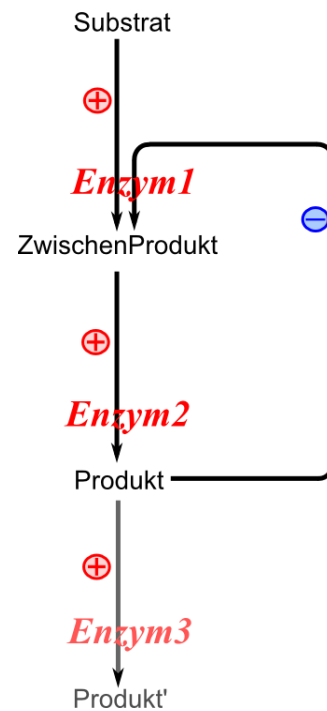


Der Prozess regelt sich bzw. die Stoffkonzentration selbsttätig (Selbstregulation, selbstbegrenzender Prozess, Substratüberschusshemmung).

Das nebenstehende Fließschema stellt die Koppelwirkungen dar. Ein (+) bedeutet positive oder gleichgerichtete Kopplung. Wenn die Menge des Substrates steigt, dann steigt auch die Menge des Zwischenproduktes. Umgekehrt gilt genauso: Wenn die Menge des Substrates sinkt, sinkt auch die Menge des Zwischenproduktes. Bei einem (-) handelt es sich um eine negative oder entgegengesetzte Kopplung. Je mehr Produkt vorhanden ist, umso weniger Zwischenprodukt entsteht. Natürlich gilt hier auch die Umkehrung.

Da ein rückwärtswirkender Effekt (des Produktes auf den Start) vorliegt, spricht man auch von Rückwärtskopplung oder feedback.

Beispiele für Produkthemmungen sind die Valin-Synthese aus Brenztraubensäure (Endprodukt-Hemmung) bzw. in der Glycolyse die Beeinflussung der Hexokinase durch ihr Produkt Glucose-6-phosphat (Produkt-Hemmung).



### Aufgaben:

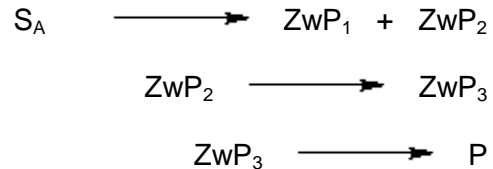
1. Erstellen Sie ein vollständiges Fließschema mit allen beteiligten Stoffen für eine Produkt-Hemmung (im engen Sinne)! Erläutern Sie Ihr Schema!

### 3.2.2.2. Ausgangsstoff-Aktivierung

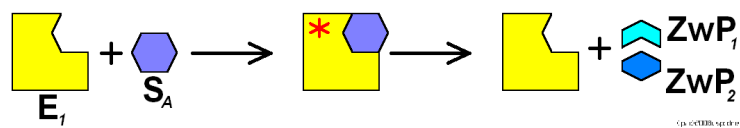
Viele Substrate (Ausgangsstoffe) kommen nur kurzzeitig und/oder kurzfristig gehäuft vor. Haben diese dann vielleicht auch noch einen gewissen vergiftenden Effekt, dann muss der Stoff schnellstmöglich abgebaut werden. Bei der Erforschung der Metabolismen fand man diverse Reaktionsketten, bei denen ein Ausgangsstoff als Aktivator für ein Enzym im Verlauf der Kette fungierte.

Sachlich unterscheidet man zwischen Substrat-Aktivierung und Produkt-Aktivierung. Bei der Substrat-Aktivierung ist es das Substrat selbst, das ihr eigenes Abbau-Enzym aktiviert. In der Produkt-Aktivierung ist es ein späteres Enzym, dass durch das Substrat aktiviert wird.

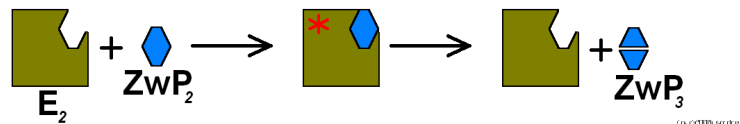
Als Modell verwenden wir einen dreischrittigen Metabolismus. Im ersten – ganz normal ablaufenden – Schritt wird das Substrat (Ausgangsstoff  $S_A$ ) in zwei Zwischenprodukte abgebaut.



Das erste Zwischen-Produkt ( $ZWP_1$ ) geht irgendwo in einen anderen Metabolismus ein und spielt hier keine weitere Rolle mehr. (Auch diese Reaktion läuft mit der "normalen" Geschwindigkeit – spielt aber für unsere Betrachtungen hier überhaupt keine Rolle.)



Das zweite Zwischen-Produkt ( $ZWP_2$ ) wird durch ein weiteres Enzym  $E_2$  in reichlich Zwischenprodukt 3 ( $ZWP_3$ ) abgebaut.

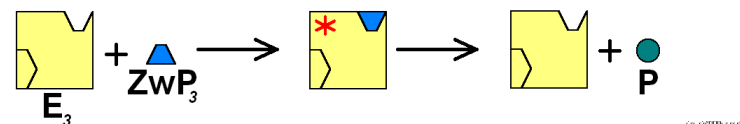


Der Metabolismus kann noch weitere Teilschritte beinhalten. Diese verzögern nur das Eintreten des Effektes – nicht den Effekt selbst.

Enzym 3 ( $E_3$ ) baut das Zwischen-Produkt 3 zum entgültigen Produkt dieses Metabolismus um. Nicht alle Enzyme eines Metabolismus arbeiten gleich schnell. Nicht selten sind es langsam arbeitende Enzyme, die in der Mitte oder am Ende des Metabolismus liegen und dort den Stoffumsatz des gesamten Metabolismus begrenzen.

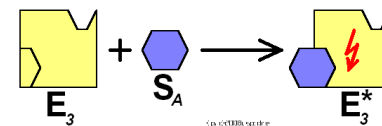
Das Enzym 3 ( $E_3$ ) soll in unserem Beispiel langsamer arbeiten, als die anderen Enzyme.

Geht man davon aus, dass die anderen Enzyme relativ schnell arbeiten, dann würde vor Enzym 3 ein Stoffstau entstehen.



Enzym 3 verfügt über ein zusätzliches Zentrum, über das es aktiviert werden kann.

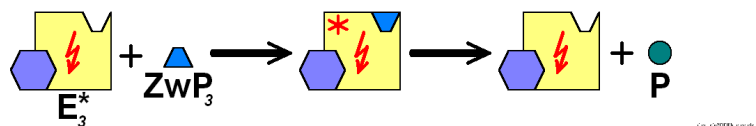
Als Aktivator dient der Ausgangsstoff selbst.



Dieser aktiviert umso mehr, je mehr von ihm vorhanden ist.

Das aktivierte Enzym ist nun in der Lage, die Zwischen-Produkte schneller abzubauen.

Dadurch sinkt die Konzentration der Zwischen-Produkte ( $ZWP_3$ ) schneller als normal.



Der Produkt-Stau (des  $ZWP_3$ ) vor dem Enzym  $E_3$  wird so abgebaut.

Da alle Enzymreaktionen Gleichgewichtsreaktionen sind, fördert der Abbau des Zwischen-Produkts 3 auch den Abbau aller vorgelagerten Stoffe. (Es entsteht so eine Art Sogwirkung.)

Letztendlich wird so der Ausgangsstoff schneller abgebaut. Ist dieser dann abgebaut, koppelt auch das "letzte" Molekül des Ausgangsstoffes vom Enzym 3 ab, um abgebaut zu werden. Der Ausgangsstoff wird so vollständig beseitigt.



Wir haben es hier mit einer Vorkopplung (Vorauswirkung, feedforward) zu tun. Der Ausgangsstoff wirkt schon einige Schritte voraus. Der Vorgang ist selbstaktivierend (besser: selbstbeschleunigend).

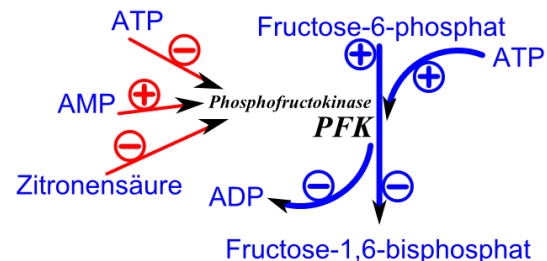
Als Beispiel kann man das gebildete Fructose-1,6-Diphosphat (3. Metabolit) in der Glycolyse nehmen. Es aktiviert die Pyruvatkinase (letztes Enzym der Glucolyse).

Enzym	Substrat	Inhibitor	Aktivator	
Threonin-Desaminase	Threonin	Isoleucin	Valin	
Aspartat-Transcarbamylase	Asparaginsäure	CTP	ATP	
Phosphorylase	Glycogen	ATP	AMP	
Fructose-1,6-bisphosphatase	Fructose-1,6-bisphosphat (FBP)	FBP AMP ADP	ATP	
Phosphofruktokinase	Fructose-6-phosphat	ATP Citronensäure	AMP ADP	

Q: /21, S. 107/

Sehr komplex sind die Regulations-Effekte am Enzym Phosphofruktokinase (PFK) aus der Glycolyse. Den Vorgang als solchen sehen wir uns später noch genauer an. Dann werden wir aber nicht so ausführlich die einzelnen Regulations-Mechanismen besprechen, da dann alles zu kompliziert wird. Hier soll exemplarisch nur dieser eine Schritt analysiert werden.

Die Phosphofruktokinase katalysiert die Umwandlung von Fructose-6-phosphat (F6P, Fruc-6-P) in das Fructose-1,6-bisphosphat (FBP). Dieser Vorgang ist eine Phosphorylierung, bei der ein Phosphat-Rest auf das Molekül (F6P) übertragen wird. Dadurch wird das Fructose-6-phosphat noch stärker aktiviert (Reaktions-freudiger). Der Phosphat-Rest stammt häufig aus ATP (Adenosintriphosphat). Als Nebenprodukt entsteht ADP (Adenosindiphosphat).



Jeder der Ausgangsstoffe sorgt mit seiner Anwesenheit für eine "Aktivierung" des Enzyms. Das ATP ist ein Co-Enzym (Cosubstrat) dieser Reaktion. Eine Ansammlung von Reaktions-Produkten (FBP und ADP) blockiert die Enzym-Aktivität. Die Ausgangsstoffe können dann z.B. nicht mehr zum aktiven Zentrum gelangen.

Sehr interessant sind nun die weiteren bekanntgewordenen Regulationsmöglichkeiten. Zitronensäure und AMP (Adenosinmonophosphat) wirken nichtkompetitiv. Die Zitronensäure stammt aus einem nachgelagerten Metabolismus und zeigt ein Übermaß an Reaktionsprodukten an. Hier handelt es sich also um eine Endprodukt-Hemmung. Das AMP zeigt einen starken Energie-Mangel an. Das ursprüngliche Energie-reiche ATP hat alle seine Energie / Phosphat-Reste abgegeben und ist nun als AMP sehr Energie-arm. Tritt viel AMP auf muß dringend neues ATP gebildet werden. Im gewissen Sinne haben wir es hier also mit einer kombinierten Endprodukte- und Ausgangsstoff-Aktivierung zu tun.

Eine Sonder-Rolle nimmt das ATP ein. Bei einem Übermaß, wie es z.B. bei reichlicher Energie-Produktion (ATP-Bildung) entsteht – hemmt die Phosphofruktokinase und damit die weitere Vorbereitung einer zusätzlichen ATP-Bildung.

Unter dem PASTEUR-Effekt versteht man die Beschleunigung der Glycolyse, wenn z.B. kein Sauerstoff zur Verfügung steht. Es wird weniger ATP in der Atmungskette gebildet und die Konzentrationen von ADP und AMP steigen. Normalerweise würden sie ja zu ATP umgesetzt werden. Auch ein Überschuß an Zitronensäure zeigt eine fehlende Endoxidation (Atmungskette) an. Zu viele Abbauprodukte der Glucose gelangen in den Zitronensäure-Zyklus.

Der Zelle oder dem Organismus bleibt nun nur die Umstellung auf Gärung. Hierfür wird kein Sauerstoff gebraucht. Aber auch die Energie-Ausbeute ist deutlich reduziert. Nur rund 5 bis 10 % der möglichen ATP-Menge werden in der Gärung aus der Glucose erzeugt. Um die gleiche Menge Energie bereitzustellen, muß deutlich mehr Glucose umgesetzt werden. Dies beobachtet PASTEUR zuerst bei Hefen. Der Effekt tritt aber – ganz allgemein – bei allen Organismen auf.

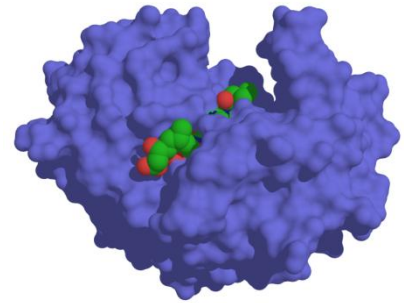


## Aufgaben:

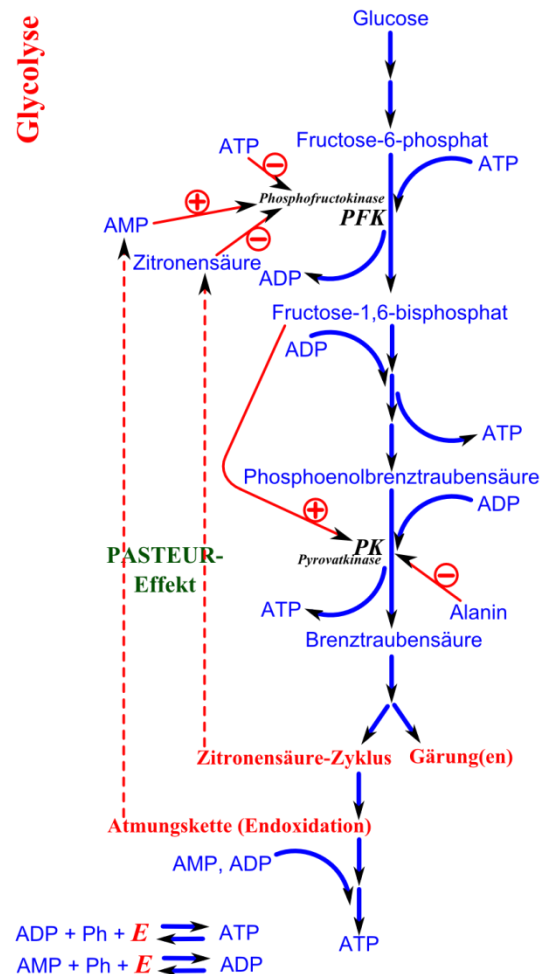
1. Erläutern Sie das Fließschema der Endprodukt-Hemmung!
2. Was würde passieren, wenn die negative Kopplung bei der Endprodukt-Hemmung durch eine gleichgerichtete ersetzt wäre? Stellen Sie eine These auf und begründen Sie diese!
3. Um welche Art der Enzym-Modulation handelt es sich bei der besprochenen Endprodukt-Aktivierung? Begründen Sie ihre Aussage!
4. Erstellen Sie ein vollständiges Fließschema mit allen beteiligten Stoffen für die Ausgangsstoff-Aktivierung! Erläutern Sie Ihr Schema!
5. Wie kann die Zelle auf das Handycap langsamer Enzyme reagieren? Begründen Sie Ihre Thesen!

## für die gehobene Anspruchsebene:

6. Pepsin wird von Pepstatin gehemmt. Bei  $\text{pH}$ -Werten von 1 bis 3 arbeitet das Enzym optimal. Oberhalb von  $\text{pH}=6$  wird das Enzym irreversibel inaktiviert. Die Arbeitstemperatur reicht bis an die  $60^\circ\text{C}$  ran. Bei der oberen Tasche (Abb. rechts) handelt es sich um die Reaktionsstelle. Um welche Art der Hemmung handelt es sich beim Pepstatin? Begründen Sie Ihre Meinung!
  7. Gegeben ist der nebenstehende Metabolismus mit Kopplungen auf die Enzyme. Identifizieren Sie die verschiedenen Kopplungsarten und begründen Sie Ihre Auswahl! Achten Sie auch auf weitere direkte Kopplungen!
  8. Prüfen Sie, wie sich eine gesteigerte ATP-Produktion (z. B. im Anschluß des Zitronensäure-Zyklus) auf den Verlauf der Glycolyse auswirken müsste!
- In einigen Zellen bzw. Organismen gibt einen reversen Prozeß zur Glycolyse – die Neubildung von Glucose (Gluconeogenese). Identifizieren und prüfen Sie anhand des Fluß-Schema's auf der nächsten Seite die gleichen Sachverhalte!



Pepsin (violett); Pepstatin (rot + grün)  
Q: de.wikipedia.org (Ayacop) / www.rcsb.org



### 3.3. Transport von Energie und Reduktionsäquivalenten

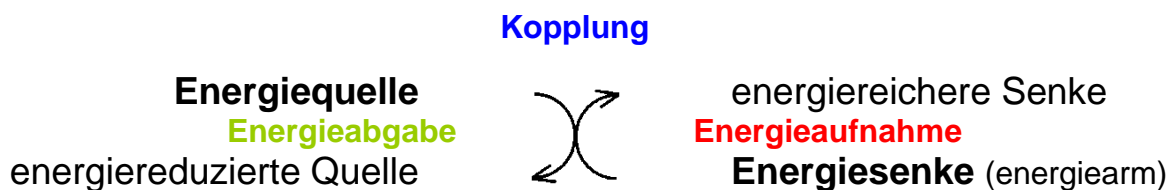
Bevor wir uns in die Vielzahl biochemischer Vorgänge stürzen, müssen wir noch einiges zu den Grundprinzipien dieser Vorgänge und vor allem zur Energieübertragung in Zellen sagen. Bei der Größe – oder besser Kleine der Zellen – können schon kleinste Mengen freierwerdender Energie (z.B. als Wärme) Katastrophen, z.B. den Zelltod auslösen.

Die Energie kann in Zellen für andere Prozesse nur in Form von chemischer Energie genutzt werden. Energieträger(-transporteure) sind z.B. phosphorylierte Stoffe. Die bekanntesten und universellsten in der Zelle sind das sehr energiereiche **Adenosin**triphosphat (ATP) und das etwas energieärmere **Adenosin**diphosphat (ADP). Neben dem Glycosid Adenosin (A von der Stickstoffbase Adenin im Nucleosid) spielen noch andere Glycoside (Guanosin (G), Cytidin (C) und Uridin (U)) eine Rolle. Das energetische Prinzip ist dabei immer gleich.

Ansonsten kommt als "Energietransporter" auch noch der Wasserstoff in atomarer oder molekularer Form in Frage. In Zellen kann Wasserstoff aber nicht frei vorkommen und durch die Zellen wandern. Spezielle Transport-Stoffe binden den Wasserstoff und transportieren ihn zu den Gebrauchsarten. In den von uns später besprochenen Stoffwechsel-Vorgängen sind dies vorrangig **Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid** (NAD<sup>+</sup>), **Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid**phosphat (NADP<sup>+</sup>) und das **Flavin-Adenin-Dinucleotid** (FAD).

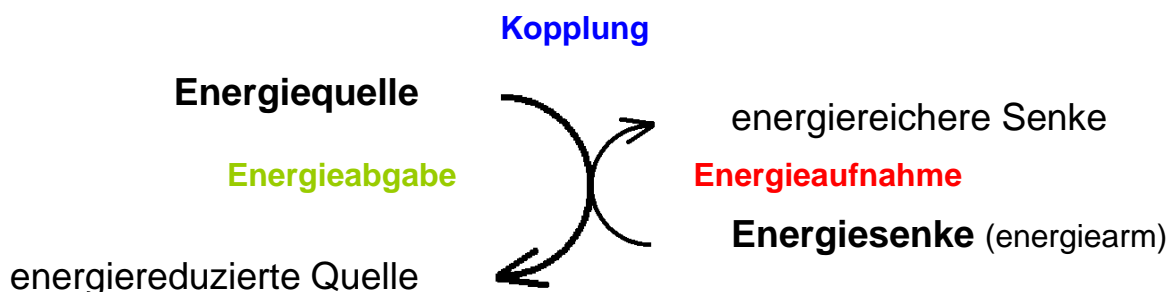
Jedes energetische System muss immer unter dem Grundsatz der Energieerhaltung funktionieren. Die aufgenommene Energie ist immer genauso groß, wie die irgendwo abgegebene. Prinzipiell wird es dabei natürlich zu "Übertragungsverlusten" – meist in Form von Wärme kommen. Aber auch Wärme ist bekanntermaßen eine Energieform. Energieverluste bzw. auch die unkontrollierte Abgabe von Wärme, sind in einer Zelle fast immer unerwünscht. Deshalb sind energetische Prozesse in der Zelle fast immer direkt gekoppelt.

Dies bedeutet, Energieabgabe und -aufnahme sind unmittelbar miteinander verbunden.



Zumeist wird die Energie in Form von chemischer Energie (Bindungsenergie) abgegeben / aufgenommen. Beim Kontakt der Stoffe (Energiequelle und Energiesenke) kommt es zumeist zum Austausch von Stoffgruppen oder Knüpfen neuer Bindungen.

Betrachtet man nur die Übertragung der nutzbaren Energie von einer Struktur auf die andere, dann müsste das Schema etwa so aussehen.



Die rechts "fehlende" Energie-Differenz geht in Form von Wärme "verloren".

## Exkurs: Energie, Enthalpie und Entropie

Jedes System beinhaltet Materie und eine bestimmte Menge **Energie E**. Zur Beschreibung eines Systems gibt es sehr viele physikalische Größen. Zu ihnen gehören die Masse  $m$ , die Teilchenanzahl  $N$  usw. Sie bleiben im Normalfall konstant bzw. verändern sich unabhängig von den anderen Größen. Daneben gibt es Größen, wie die Temperatur  $T$ , den Druck  $p$ , die Konzentration  $c$  oder das Volumen  $V$ , um nur einige zu nennen, die sich gegenseitig beeinflussen. Sie beschreiben immer nur den aktuellen Zustand des System (für bestimmte Temperatur-, Druck-, Volumen-, ... -Verhältnisse) und werden deshalb auch als Zustandsgrößen (Zustandsfunktionen) bezeichnet. Um in der Wissenschaft aber trotzdem Daten vergleichen oder auszutauschen zu können, wurden sogenannte Standard-Bedingungen definiert. Für die Temperatur sind das meist  $0\text{ °C}$  ( $273\text{ K}$ ) oder  $25\text{ °C}$  ( $298\text{ K}$ ) und beim Druck  $101,325\text{ hPa}$  ( $1\text{ atm}$ ,  $0\text{ atü}$ ,  $1013,25\text{ mmHg}$ ,  $1,013\text{ bar}$ ).

Die Gesamtheit der systemeigenen Energie wird **innere Energie U** genannt. Die innere Energie der Stoffe eines Systems setzt sich insgesamt aus enthaltener Wärmemenge (basiert z.B. auf kinetischer Energie, Rotations- und Schwingungsenergie), potentieller Energie, chemischer (Bindungs-)Energie und ev. auch noch diversen anderen Energieformen (elektrische, magnetische Energie usw. usf.) zusammen.

$$U = E_{\text{kin}} + E_{\text{pot}} + E_{\text{chem}} + E_{\text{elektr}} + E_{\text{magn}} + E_x + \dots + E_z$$

Die meisten Energieformen können ineinander umgewandelt werden. Dabei bleibt der Gesamtbetrag der Energie immer gleich. Energie kann nicht neu entstehen oder irgendwo verloren gehen. Diesen Sachverhalt beschreibt der Energieerhaltungssatz ( $\rightarrow$  1. Hauptsatz der Thermodynamik).

Reagieren zwei Teilchen / Stoffe miteinander (chemische Reaktion), dann kann dabei z.B. Energie abgegeben oder aufgenommen ( $\Delta U$ ) werden.

$$\Delta U = U_{\text{RP}} - U_{\text{AS}}$$

Hatten die Ausgangsstoffe (AS) eine höhere innere Energie ( $E_{\text{AS}}$ ), als die Reaktionsprodukte (RP), muss also Energie abgegeben worden sein.

Grundsätzlich wird in der Thermodynamik die Abgabe von Energie usw. mit einem negativem Vorzeichen versehen. Die Aufnahme dementsprechend immer mit einem positiven Vorzeichen. Die Betrachtung folgt vom System aus (nicht vom Standpunkt des Betrachters!).

Der Wert für die Änderung der inneren Energie  $\Delta U$  ist damit kleiner Null. Dementsprechend ist im umgekehrten Fall (Reaktionsprodukte haben höhere innere Energie) die Differenz größer als Null. Energie wurde also aufgenommen.

Das ev. zum Aktivieren einer Reaktion erst Energie (meist Wärmeenergie) zugeführt werden muss, spielt letztendlich für die Energiebilanz keine Rolle. Die Wärmeenergie wird – ev. abzüglich der Energiedifferenz  $\Delta U$  bei Reaktion unter Energieaufnahme – wieder abgegeben. Energie kann z.B. in Form von Wärme abgegeben werden. Aber auch andere Energieformen sind möglich, z.B. elektrische, chemische und mechanische Energie (Arbeit).

Praktisch ist es nicht möglich, die inneren Energien ( $U_{\text{AS}}$  bzw.  $U_{\text{RP}}$ ) exakt zu ermitteln. Was man aber gut messen kann, sind die Energieänderungen  $\Delta U$ . In der Praxis kann man jede Energieabgabe auf die Abgabe von **Wärme Q** und **Arbeit W** einschränken oder anpassen. Werden vom umgebenden System (Umwelt) Wärme und / oder Arbeit an das betrachtete System übertragen oder von diesem aufgenommen, dann entspricht die Zunahme beim einen System der Abnahme beim anderen.

$$\Delta U_S = \Delta U_U$$

Die übertragene Energie – und damit die Veränderung der inneren Energie – entspricht der Summe aus der Veränderung der Wärme und der geleisteten Arbeit des anderen Systems.

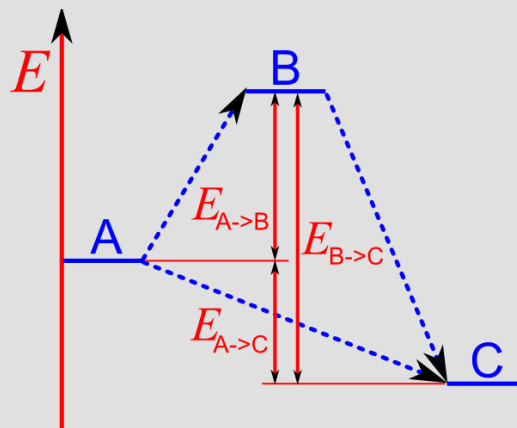
$$\Delta U_S = \Delta W_U + \Delta Q_U \quad \text{bzw.} \quad \Delta W_S + \Delta Q_S = \Delta U_U$$

Allgemein gilt somit:

$$\Delta U = \Delta W + \Delta Q$$

Die Gesamtmenge der Energie ist vom Reaktionsweg unabhängig (Satz von HESS; HESSscher Satz). Dies ergibt zwangsläufig aus dem Energieerhaltungssatz.

In der nebenstehenden Abbildung ist dieser Sachverhalt für eine Reaktion von A nach C dargestellt. Die Reaktion läuft unter Energieabgabe. Geht man einen alternativen Weg, z.B. erst über B, dann läuft die Reaktion von A nach B zwar zuerst einmal unter Energieaufnahme. Die nachfolgende Reaktion von B nach C setzt dann aber erheblich mehr Energie frei. Betragsmäßig ergänzen sich die Energiedifferenzen.



$$E_{A \rightarrow C} = E_{A \rightarrow B} - E_{B \rightarrow C}$$

Die Anteile an Wärme und Arbeit sind dabei für die einzelnen Teilwege u.U. sehr unterschiedlich und auch recht variabel.

Die Arbeitsleistung eines chemischen Systems ist häufig Volumenarbeit. Durch freiwerdende Gase werden geschlossene Systeme unter Druck gesetzt, oder durch Druckaufbau wird etwas bewegt (z.B. Kolben im Verbrennungsmotor). Die Volumenarbeit ist recht einfach zu berechnen:

$$W = \Delta p * V \quad \text{oder} \quad W = p * \Delta V$$

Nebenbei wird immer Wärme frei. Eine chemische Reaktion läuft also immer unter Abgabe von Wärme und Aufnahme / Abgabe einer od. mehrerer anderer Energieformen. (z.B. bei einer Batterie: chemische Energie  $\rightarrow$  elektrische Energie + Wärme-Energie)

Verhindert man z.B. bei einer chemischen Reaktion, dass Arbeit verrichtet wird, dann entspricht die freiwerdende Wärmemenge genau der Änderung der inneren Energie. Praktisch ist dies bei einem räumlich abgeschlossenen System ( $V = \text{const.} \Rightarrow \Delta V = 0$ ; isochore Prozessführung) möglich.

Den gleichen Energiewert erhält man, wenn man unter isobaren Bedingungen ( $p = \text{const.} \Rightarrow \Delta p = 0$ ) arbeitet. Es wird dann keine Arbeit verrichtet (weil auch hier:  $p * \Delta V = 0$ ). Die gesamte Energie wird in Form von Wärme frei.

Egal, wie man den Wert der Energieaufnahme bzw. -abgabe ermittelt hat, den Wert nennt man Enthalpie (Reaktionswärme).

Die Enthalpie entspricht somit dem Betrag der inneren Energie, wenn keine Arbeit geleistet wurde (also alles in Wärmeenergie umgewandelt wurde).

$$H = U - p * V$$

oder für Änderungen:

$$\Delta H = \Delta U - p * \Delta V$$

$$\text{bzw.} \quad \Delta H = \Delta U - \Delta p * V$$

Aus:	$\Delta U = \Delta W + \Delta Q$
erhält man durch umstellen:	$\Delta Q = \Delta U - \Delta W$
Über das einsetzen von:	$W = p * \Delta V$
bzw.:	$W = \Delta p * V$
folgt:	$\Delta H = \Delta U - p * \Delta V$
bzw.:	$\Delta H = \Delta U - \Delta p * V$

In Physik und Chemie benutzt man zur Messung der abgegebenen Wärmemenge ein Kalorimeter. Die Verrichtung von Volumenarbeit verhindert man im Kalorimeter durch einen geschlossenen Reaktionsraum (Probenraum). Da man die – sich im Kalorimeter befindliche Wassermenge kennt – kann man aus der Temperaturveränderung die aufgenommene oder abgegebene Wärmemenge errechnen.

$$\Delta U = m [\text{H}_2\text{O}] * c [\text{H}_2\text{O}] * \Delta T \Rightarrow \Delta H$$

c ... spezifische Wärmekapazität

Negative Werte für die Enthalpie-Änderung heißen exotherm, positive Werte endotherm.

Selbst wenn eine energieabgebende Reaktion direkt mit einer energieaufnehmenden verbunden / gekoppelt ist, kann niemals der gesamte Energiedifferenzbetrag übergeben werden. Ein kleiner (oder größerer) Teil der Energie wird immer als Wärme (Abwärme) frei.

Insgesamt ist natürlich die abgegebene Energiemenge gleich der von anderen Systemen aufgenommenen Energiemenge (**Energierhaltungssatz** od. **1. Hauptsatz der Thermodynamik**).

Der Anteil einer Reaktionsenergie, die maximal in Arbeit umwandelbar ist, wird **freie Enthalpie G** genannt. Sie ist betragsmäßig immer kleiner als der Betrag der Enthalpie. Hier nennt man die negativen Änderungswerte exergon und die die positiven endergon. Exergone Reaktionen laufen immer freiwillig ab. Dementsprechend müssen endergone Reaktionen erzwungen werden. Dies ist unabhängig von der abgegebenen oder aufgenommenen Wärmemenge. Eine exergone Reaktion kann also auch endotherm sein. Dies ist aber mit einer übermäßigen Vergrößerung der sogenannten Entropie S verbunden.

Mit Hilfe des Turbinen-Modells lassen sich die verschiedenen Energien gut erklären. Der obere Prozeß läuft exergon ab. Das Wasser strömt aus dem hohen Behälter freiwillig in den unteren. Die Turbine wird dabei angetrieben es wird also Energie frei (hier als Licht). Daneben entsteht sicher noch Abwärme usw.

Befindet sich das Gefäß mit dem Wasser zu Anfang auf einem tiefen Level (untere Abb.), dann kann der Transport nur unter Energie-Aufwand (hier durch eine Batteriegetriebene Pumpe) erreicht werden. Auch hierbei entsteht Abwärme. Dadurch ist mehr elektrische Energie aus der Batterie für den Prozeß notwendig, als für den reinen Stoff-Transport eigentlich gebraucht würde. Das Hochpumpen muß erzwungen werden – es handelt sich also um einen endergonen Vorgang.

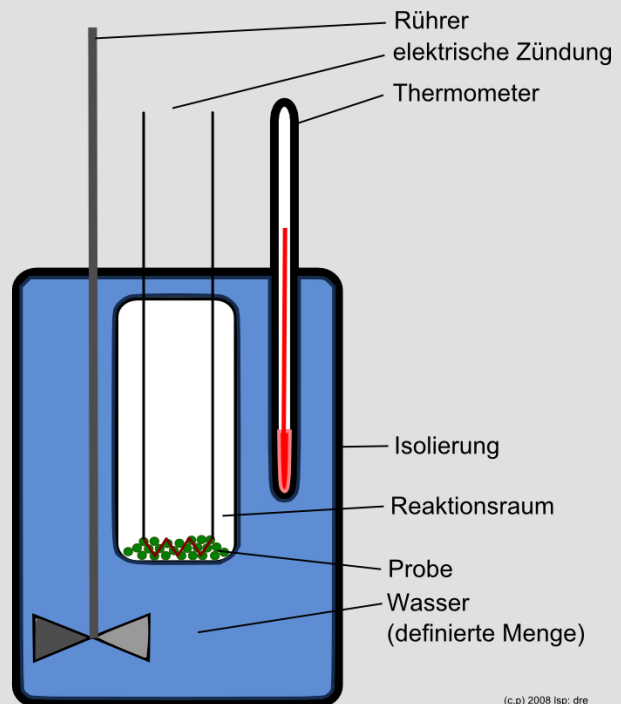
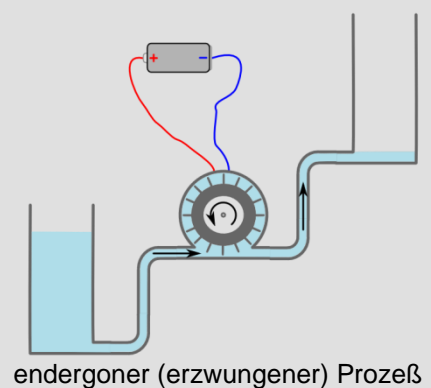
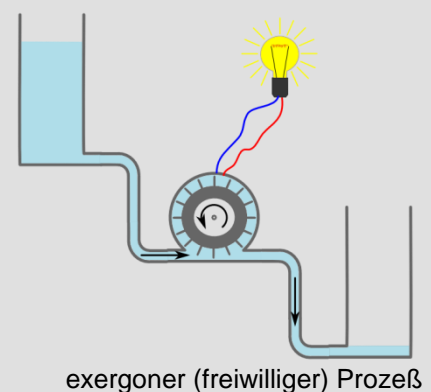


Abb. Kalorimeter



$$\Delta H = \Delta G + T \cdot \Delta S \quad \text{bzw.} \quad \Delta G = \Delta H - T \cdot \Delta S \quad \text{GIBBS-HELMHOLTZ-Gleichung}$$

Neben der Freiwilligkeit einer chemischen Reaktion (Energieprinzip) spielen auch noch weitere Faktoren eine Rolle, die über den Ablauf der Reaktion mitbestimmen. Dazu gehören das Entropieprinzip und die Reaktionskinetik (Lehre von der Reaktionsgeschwindigkeit).

Die **Entropie S** ist das Maß für die Unordnung. Hohe Werte besagen, dass ein System eine große Unordnung hat.

Freie Prozesse streben immer eine größere Entropie an (denken Sie nur mal an Ihr eigenes Zimmer oder die Wohnung). Niedrige Werte – also eine kleinere Entropie – müssen erzwungen werden (Sie müssen sich zwingen, aufzuräumen). Ein solcher Vorgang benötigt Energie (Aufräumen).

Über alle Systeme hinweg, ist es nicht möglich, eine kleinere Entropie zu erreichen. Dies ist zwar lokal (z.B. in einem Untersystem) erreichbar, dann wird in einem anderen System gleichzeitig aber mehr Unordnung erzeugt (**2. Hauptsatz der Thermodynamik**).

$$\Delta H = T \cdot \Delta S$$

**(Beispiel: Kühlschrank**

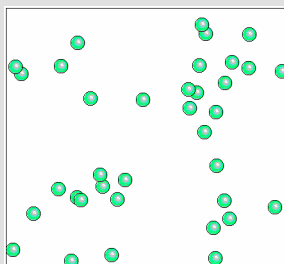
Um niedere Temperaturen in einem Kühlschrank zu erreichen, muss diesem elektrische Energie zugeführt werden. Diese wird dazu benutzt, um die Wärme aus dem Innenraum auf die Rückseite zu pumpen. Die Herabsetzung der Wärme im Inneren entspricht betragsmäßig lange nicht der abgegebenen Wärme. Sie setzt sich aus der entzogenen Wärmemenge und den Arbeitsverlusten des Kühlschrankaggregates zusammen. Für die Erzeugung der Energie wurde irgendwo Ordnung zerstört (z.B.: in der Sonne; an einer Talsperre, in einem Kohlekraftwerk). Die Abprodukte / Endsituationen repräsentieren eine höhere Unordnung als die Ausgangsstoffe / -situationen)

Gleichgewichtszustände eines Systems sind mit der maximalen Entropie des Systems (größtmögliche Unordnung) verbunden. Da hier nicht Überraschendes mehr passiert, besitzt dieses System wenig Information. Dagegen hat ein vom Gleichgewicht entfernter Systemzustand viel Information (viel Überraschendes, Unbekanntes). Information und Entropie sind also entgegengesetzte Zustandsgrößen. Information selbst definiert man als die Unsicherheit des Wissens über ein System. Je mehr man über etwas weiss, umso weniger Information steckt noch für einen im System drin.

**Beziehungen und Verhältnisse von Entropie, Wahrscheinlichkeit und Information**

**Beispiel: gelöster(!) Stoff**

alle gelösten Teilchen zufällig (im Raum) verteilt

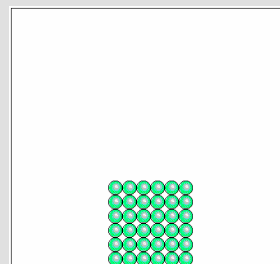


hohe Wahrscheinlichkeit  
(sehr wahrscheinlich)

große Entropie  
(große Unordnung, geringe Ordnung)

wenig Information  
(entspricht der Erwartung, erwartete Situation)

alle gelösten Teilchen zufällig (!!!) an einer Stelle angeordnet



geringe Wahrscheinlichkeit  
(sehr unwahrscheinlich)

geringe Entropie  
(geringe Unordnung, hohe Ordnung)

viel Information  
(unerwartete Situation)

**alternative Formulierungen der Hauptsätze der Thermodynamik:**

**0. Hauptsatz**

Haben zwei verschieden warme Körper die Möglichkeit (Wärme-)Energie auszutauschen, dann gleichen sich die Temperaturen (nach beliebiger Zeit) an.

**1. Hauptsatz**

Wärme ist eine spezielle Energieform, die in bestimmten Proportionen in andere Energieformen umwandelbar ist. Die Summe der Energie in einem (abgeschlossenen) System bleibt gleich (Energieerhaltungssatz, Prinzip von der Erhaltung der Energie).

**2. Hauptsatz**

Wärme(energie) kann nicht von allein von einem kälteren auf einen wärmeren Körper übergehen.

**3. Hauptsatz**

Der absolute Nullpunkt der Temperatur ( $0\text{ K} = -273,15\text{ °C}$ ) ist prinzipiell nicht erreichbar.



### 3.3.1. Das ATP-System

**Adenosin**triphosphat (ATP) ist der Energieträger der Zelle schlechthin. Das Molekül besteht aus drei Bauteilen. Da ist zum Ersten das Adenin – eine organische Stickstoffbase (N-Base; auf Purin-Basis). Zentral im ATP-Molekül liegt ein Zucker (Ribose). (Diese Konstellation finden wir später in der Molekulargenetik auch als Baustein für die DNS wieder.) An das Adenosin (Nucleosid = Zucker + N-Base) sind in Reihe hintereinander drei Phosphorsäure-Reste gebunden.

Die etwas energieärmeren Moleküle ADP (**A**denosin**d**iphosphat) und AMP (**A**denosin**m**onophosphat) beinhalten nur zwei bzw. ein Phosphat-Rest.

Die Energiespeicherung erfolgt durch Anlagerung jeweils von einem oder zwei Phosphat-Rest an ein energieärmeres Molekül.

ATP ist eigentlich chemisch recht stabil und könnte gut gespeichert werden. Es kommt in der Zelle aber nur in katalytischen Mengen (wenig überschüssiger Menge) vor. Die Bildung der energiereichen Version (ATP) erfolgt vorrangig bedarfsgesteuert.

Beim Menschen werden täglich rund 40 kg ATP umgesetzt, obwohl nur wenige Gramm vorhanden sind. Die Bildung aller Stoffe einer Bakterienzelle benötigt 20 – 60 Mrd. (entspr.  $10^9$ ) Molekülen ATP. Für menschliche Zellen müsste man den Wert 1000x größer ansetzen – dies entspräche 20 – 60 Bill. (entspr.  $10^{12}$ ) Molekülen ATP.

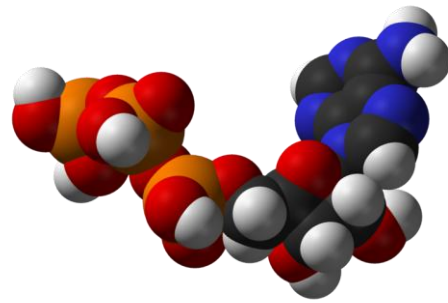
Im nächsten Reaktionsschema stellt das blaue Sechseck das Nucleosid (z.B. Adenosin) dar.

Die Phosphat-Reste sind durch die roten Kreise repräsentiert.

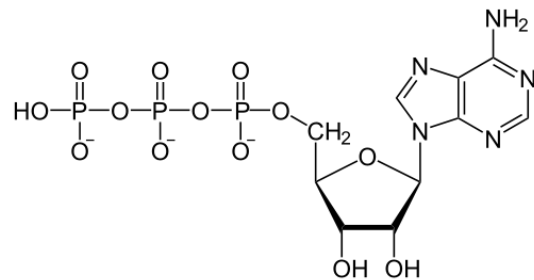
Bei einem Reaktionsschritt geht es jeweils um eine Energiedifferenz von 14 kJ/mol (Bindungsenthalpie). Die Hinreaktion ist endergon – also muss die Reaktion durch eine Energiezufuhr erzwungen werden (entspricht endotherm).

Bei der Rückreaktion - der Abspaltung jeweils eines Phosphat-Restes – wird Energie frei.

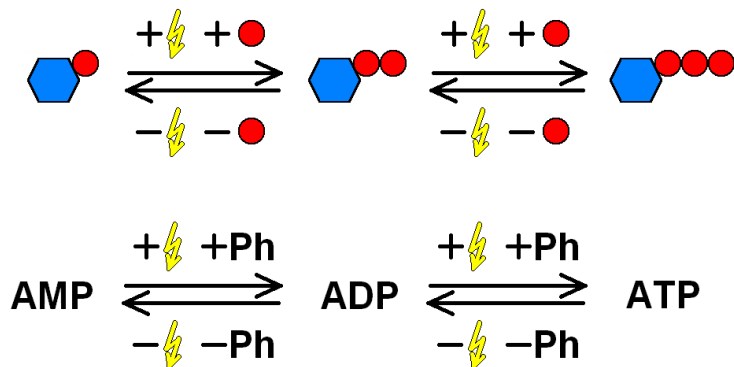
(Beachten Sie die besondere Kennzeichnung des Phosphat-Restes mit Ph. In der Literatur wird häufig auch nur P benutzt. Dies könnte theoretisch zu Verwechslungen mit Phosphor kommen – praktisch ist dies aber meist ausgeschlossen. Viele Bücher nutzen deshalb eine eingekreiste (P) als Symbol. Zur Sicherheit benutzen wir in diesem Skript Ph.)



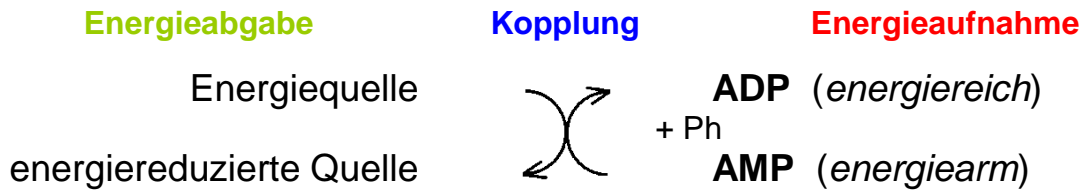
ATP-Molekül; Kalotten-Modell  
Q: de.wikipedia.org (Benjah-bmm27)



Triphosphat      Ribose      Adenin  
ATP-Molekül; Strukturformel  
Q: de.wikipedia.org (NEUROtiker)

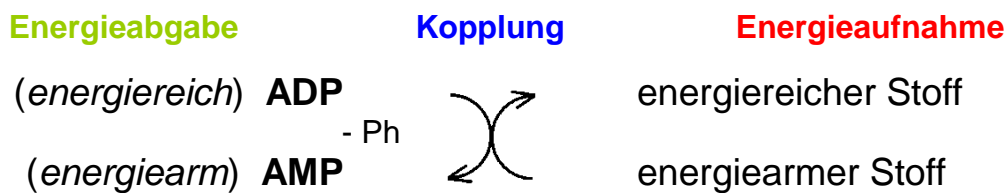


Die Kopplung von Energieabgabe und –aufnahme lässt sich so darstellen:

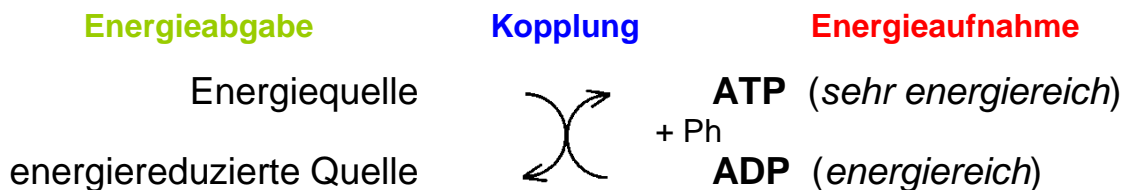


Von einer Energiequelle (meist energiereiche Stoffe) wird die Energie direkt auf das energiearme AMP übertragen. Unter Einbeziehung eines Phosphat-Restes wird die Energie in die Bindung zwischen Phosphat und AMP gesteckt.

Bei der Energieabgabe verläuft der Vorgang entgegengesetzt.



Für den zweiten Schritt (ADP → ATP) ergibt sich das nachfolgende Auflade-Schema:



Aufgaben:

1. Stellen Sie die Bildung von ATP aus AMP in einem Kopplungsschema dar!
2. Stellen Sie ein Energieniveau-Schema für die Reaktion von ADP zur ATP auf!  
für die gehobene Anspruchsebene:
3. Stellen Sie ein Energieniveau-Schema auf, das alle energetischen Übergänge von AMP bis ATP enthält!

## Exkurs: Kopplung, Wirkungsgrad, Geschwindigkeit und Leistungsvermögen

Die Israeler O.KEDEM und R. S. CAPLAN veröffentlichten 1965 ihre Kopplungstheorie. Dabei stellten sie fest, dass nicht nur die Thermodynamik bei der Kopplung eine Rolle spielt, sondern auch die Zeit.

Sind Prozesse thermodynamisch möglich, dann bestimmt die verfügbare Zeit entscheidend über den erreichbaren Wirkungsgrad mit. Das Erreichen eines 100 %igen Wirkungsgrades ist vielfach an eine unendliche Zeit gebunden. Unendlich langsame Prozesse sind aber selten gewünscht.

In technischen Systemen versucht der Mensch einen Kompromiß zwischen Wirkungsgrad und Geschwindigkeit zu erreichen. In der Natur wird der Kompromiß von der Auslese bestimmt.

Die Leistungsfähigkeit von technischen wie auch die von biologischen Systemen scheint einem begrenzenden Faktor zu unterliegen. Allgemein gilt, dass ein System – unabhängig von seiner eigenen Größe – ungefähr 57 N / kg (Eigenmasse) erzeugen kann.

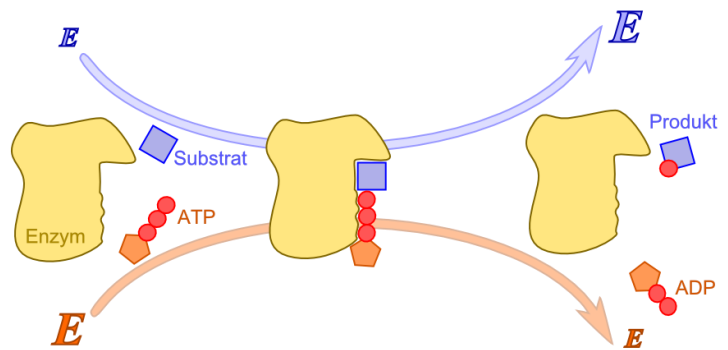
Die stärkste – je gemessene – Kraft pro Eigenmasse wird von der molekularen "Verpackungsmaschine" des Virus Phi29 entwickelt. Mittels eines ATP-getriebenen Rotors wird die von der Wirtszelle unfreiwillig produzierte DNA-Kopie in die ebenfalls von dieser hergestellten Viren-Hülle (Capsid) gepresst. Im Inneren des Capsids entsteht durch das Einpressen der DNA ein Überdruck von 60 bar. Für das Einpressen von 7 µm DNA in das 0,05 µm große Capsid werden 10.000 ATP-Moleküle verbraucht. Der Wirkungsgrad liegt bei 30 %. Zum Vergleich: Bei Elektromotoren erreichen die Techniker heute 65 bis 93 %, Verbrennungsmotoren liegen bei 20 bis 25 %.

### 3.3.1.1. Energie-Kopplungs-Mechanismen

Das oben beschriebene ATP-System ist eine klassische **chemo-chemische Kopplung**. Sowohl beim Energie-liefernden als auch beim –auf-nehmenden Teil-Prozess handelt es sich um einen chemischen Prozess. Beide sind über ein Enzym miteinander gekoppelt. Es wird die freie Energie des einen Prozesses zur Aktivierung des anderen benutzt.

In der nebenstehenden Abbildung liefert das ATP die Energie um das Substrat zu aktivieren ( / zu phosphorylieren).

Solche Kopplungen sind sehr häufig. Wir finden sie z.B. bei allen Substraten-umsetzenden enzymatischen Prozessen, bei denen ATP als Energie-Quelle dient.

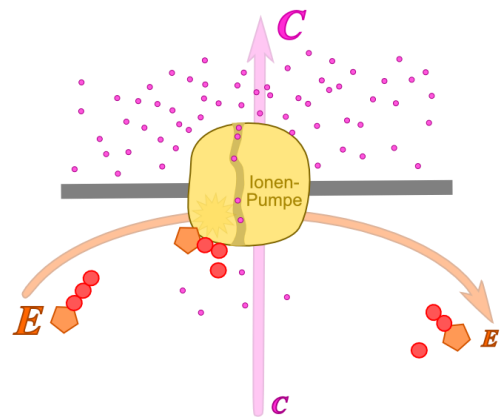


chemo-chemische Kopplung  
(E .. Energie (große Schrift steht für große Quantität))

#### **chemo-osmotische Kopplung**

Bei dieser Art der Kopplung wird chemische Energie (in der Abb. ATP) zur Herausbildung des Protonen-Gradienten ( / eines osmotischen Potentials) genutzt. Das nebenstehende Bild zeigt einen aktiven Stoff-Transport gegen das vorhandene Konzentrations-Gefälle. Bei Zellen macht dies z.B. dann Sinn, wenn ein giftiges Abfall-Produkt (in der Abb. violett) nach Außen entsorgt werden soll.

Ein Beispiel ist auch das Pumpen der Protonen an der inneren Mitochondrien-Membran. Die Energie stammt in diesem Fall aus Energie-reichen Elektronen (Redox-Systeme I, III, IIII), die schrittweise Teile ihrer Energie an das Pump-Protein abgeben. Dieses bringt dann weitere Protonen in den Zwischen-Membran-Bereich des Mitochondriums, in dem die Protonen-Konzentration sowieso schon stark erhöht.



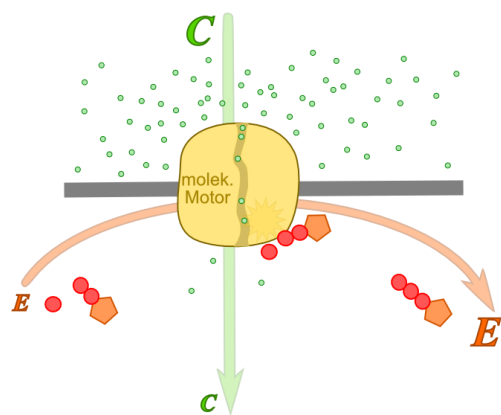
chemo-osmotische Kopplung  
(c .. Konzentration)

#### **osmo-chemische Kopplung**

Quasi ist diese die Umkehrung der chemo-osmotischen Kopplung (siehe oben). Es kommt hier zur Nutzung eines Konzentrations-Gefälles für Stoff-Umwandlungen oder zur Energie-Gewinnung.

So werden z.B. durch die innere Mitochondrien-Membran die Protonen (aus dem Zwischen-Membran-Bereich) wieder zurück in die Matrix gelassen. Aus diesem Rückstrom wird die Energie für die ATP-Produktion an der sogenannten ATP-Synthase (Redox-System V) gewonnen.

Das Ganze entspricht praktisch einer Turbine durch die das Wasser mit großer Energie strömt und dadurch elektrische Energie produziert. Man spricht im Allgemeinen von einem molekularen Motor.



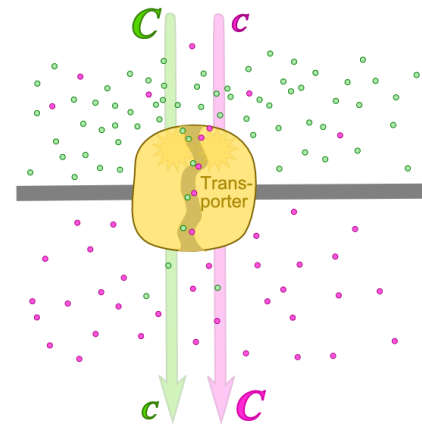
osmo-chemische Kopplung

### osmo-osmotische Kopplung

Diese Kopplung stellt die letzte Kombinations-Möglichkeit von chemischen und / oder osmotischen Prozessen dar.

Ein antreibendes Konzentrations-Gefälle (in der Abb. grün) wird zum Erzwingen des Transportes eines anderen Stoffes (violett) genutzt. Bei solchen Transporten ist zu-  
meist so, dass die Stoffe immer 1 : 1 durch den Transporter wandern. Fehlt einer der beiden, dann bleibt dieses Transport-System stehen.

Ein Beispiel für eine osmo-osmotische Kopplung ist die Glucose-Aufnahme an der Darmzellen-Membran durch einen Na<sup>+</sup>-Ionen-Gradienten.



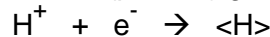
osmo-osmotische Kopplung

### Aufgaben:

1. Erläutern Sie kurz den Ablauf der einzelnen Kopplungen! Gehen Sie dabei auf die Energie-Quelle und die Energie-Senke ein!
2. Vergleichen Sie die vier Kopplungen entweder gemeinsam in einer Tabelle oder in (selbstgewählten) Zweier-Gruppen in zwei getrennten Tabellen!

### 3.3.2. Wasserstoff-Transport-Systeme (NAD<sup>+</sup>, NADP<sup>+</sup> und FAD)

Wie schon erwähnt, werden im Stoffwechsel auch Reduktionsäquivalente benötigt. Diese Rolle spielt in der organischen Chemie zumeist der Wasserstoff. Genau genommen sind es natürlich Elektronen, die bei Redoxreaktionen gehandelt werden. Diese sind frei viel zu gefährlich, so dass sie an Protonen ( $p^+ = H^+$ ) gebunden (also Wasserstoff) zum Einsatz kommen.

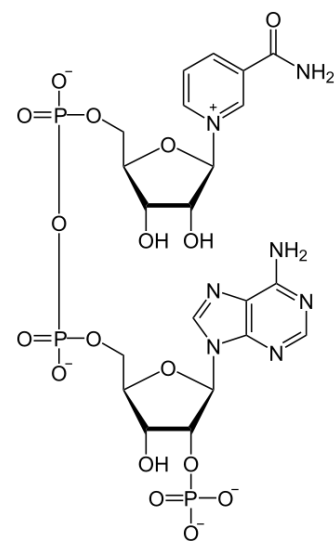


Elementarer – aber auch molekularer – Wasserstoff wären im zellulären Stoffgewirr immer noch viel zu reaktiv (gefährlich). Wasserstoff wird deshalb in gebundener Form transportiert und verwertet. Auch hier sind es spezielle Stoffe, die Wasserstoff händeln. Im Wesentlichen sind es drei Stoffe mit jeweils unterschiedlichen Wirkungsbereichen.

Nicotinamid-Adenin-Dinucleotidphosphat (NADP<sup>+</sup>, Coenzym II, TPN) ist ein schnell verfügbares Reduktionsmittel.

NADP wurde von Otto WARBURG im Jahre 1931 entdeckt. Von ihm stammt der Name Triphosphopyridinnucleotid (TPN). In der älteren Fachliteratur findet man auch die Namen Codehydrase II, Codehydrogenase II bzw. Coenzym II für eben den gleichen Stoff.

Es dient als Elektronen-Donator in vielen reduktiven Biosynthesen (→ Assimilation).

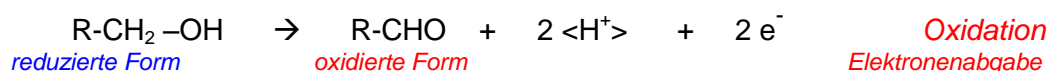


Q: de.wikipedia.org (NEUROtiker)



Energieniveau: 1200 mV = 1,2 V;  $\Delta H = 55 \text{ kcal/mol}$

Das NADP<sup>+</sup> nimmt zwei Elektronen und zwei Protonen auf. Die Elektronen und die Wasserstoff-Ionen (= Protonen) stammen z.B. aus der Oxidation eines Alkohols zu einem Aldehydes:

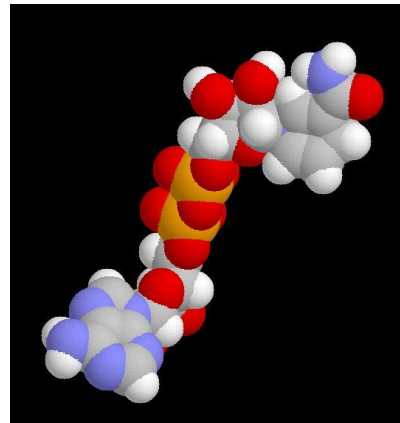
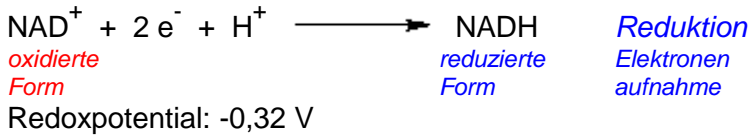


Die Elektronen werden von einem Stoff / einer Reaktion direkt auf den anderen Stoff / die andere Reaktion übertragen (Redoxreaktion = Reduktion + Oxidation).

Wir werden das NADP<sup>+</sup> später in der Photosynthese wiederfinden. NADPH<sub>2</sub><sup>+</sup> ist in den Zellen das vor allem Reduktionsmittel. Dies kann man aus dem vorliegenden Verhältnis von NADPH<sub>2</sub><sup>+</sup> zu NADP<sup>+</sup> (reduzierte : oxidierte Form) ableiten. Es ist meist deutlich größer als 1.

Von den Nomenklatierungs-Organisationen IUPAC und IUBMB werden die Abkürzungen **NADP<sup>+</sup>** für die oxidierte Form, **NADPH** für die reduzierte Form vorgegeben. **NADP** sollte auch für allgemeine Aussagen und Stoffnennungen verwendet werden.

**Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid (NAD<sup>+</sup>)** ist ein weiterer – sehr verbreiteter – Wasserstoff-Überträger. In diesem Skript werden wir es z.B. bei den Dissimilations-Vorgängen sehr häufig wiederfinden. Im Zytoplasma oder in der Matrix der Mitochondrien kommt es zumeist reduziert (NADH<sup>+</sup>) vor und dient als Elektronen- und Protonen-Akzeptor (Wasserstoff-Akzeptor).



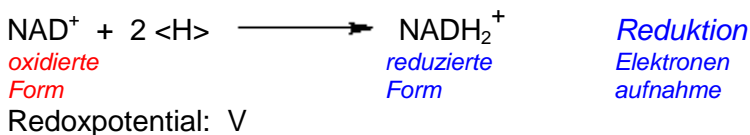
NAD-Molekül (Kalotten-Modell)  
Q: [www.steve.gb.com](http://www.steve.gb.com)

Proton und Elektron ergeben faktisch ein Wasserstoff-Atom (H). Dieser ist am (Co-)Enzym NAD<sup>+</sup> angekoppelt. Wir sprechen deshalb auch von enzymgebundenen Wasserstoff.

Das zweite Elektron aus der obigen Gleichung stammt aus einem anderen Wasserstoff-Atom, dieses geht dann als Ion in die Lösung über (und wird nicht direkt am Enzym gebunden). Aus stöchiometrischen Gründen wird es aber meist mitgeschleppt (je nach Autor und Literatur: NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> bzw. NADH + H<sup>+</sup>)

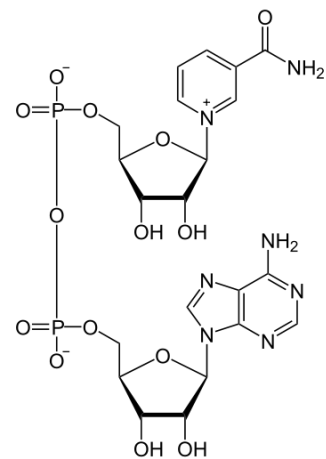


Zusammengefasst ergeben beide Gleichungen:



Der gebundene Wasserstoff und die (energiereichen) Elektronen werden vorrangig zur Bildung von ATP und für stoffliche Umwandlungen (Hydrierungen, Reduktionen) verwendet.

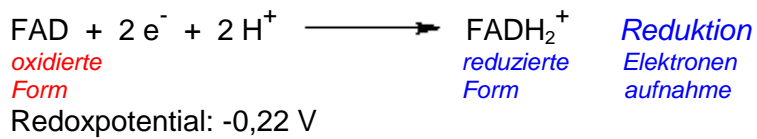
NAD<sup>+</sup> ist im Stoffwechsel der Zellen hauptsächlich Oxidationsmittel. Um das nötige optimale Redoxpotenzial aufrecht zu erhalten, liegt das Verhältnis von NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> : NAD<sup>+</sup> (red. : oxid. Form) immer sehr weit unter 1.



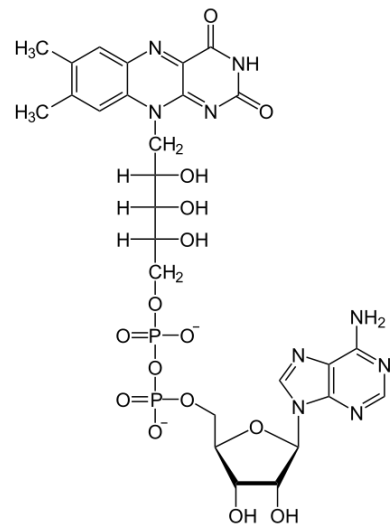
Q: de.wikipedia.org (NEUROtiker)



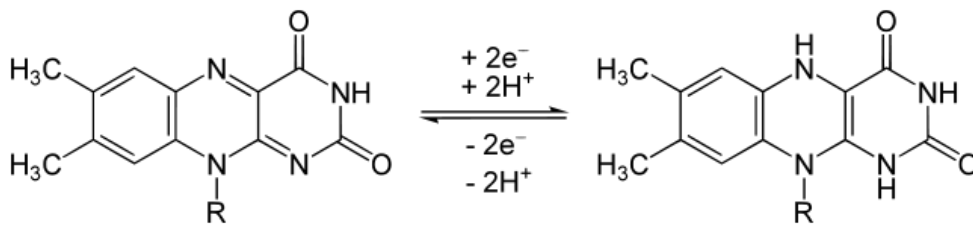
Flavinadeninucleotid (FAD) unterscheidet sich neben dem Bau nur unwesentlich von den anderen Wasserstoff-Transporteuren. Besonders erwähnenswert ist bei FAD, dass es eine geringere oxidative Kraft hat.



Bei seiner Nutzung – z.B. in der Atmungskette – kann es nur Energie für die Bildung von zwei, statt sonst drei (bei  $\text{NADH}_2^+$ ) ATP-Molekülen abgeben.



Q: de.wikipedia.org (NEUROtiker)



entscheidende Vorgänge am Flavin-Teil  
 (Gleichgewicht zwischen oxidiertem und reduziertem Form)  
 Q: de.wikipedia.org (Yikrazuul)

Alle Reduktionsäquivalente sind sehr stabil. Sie werden kaum direkt mit Sauerstoff umgesetzt (was ja dem chemischen Hauptanwendungszweck entspräche) und sie unterliegen kaum der zerstörenden Hydrolyse. Die wasserstoffbindenden Enzyme stellen gewissermaßen Speicher für Wasserstoff dar.

In der Zelle ist aber die Speicherkapazität der Redox-Äquivalente durch das jeweils eigene Vorkommen begrenzt. Alle wasserstoffbindenden Enzyme kommen nur in geringen – katalytischen – Mengen vor. So bleibt vorrangig die Transportfunktion für die Reduktionsäquivalente (H-Aufnahme → H-Transport → H-Abgabe → Rückwanderung (ohne H) → und wieder alles von vorne).

### übergreifende und komplexe Aufgaben zum Thema "Enzyme"

1.

3. Warum werden in der Natur nicht L- und D-Kohlenhydrate (oder L- und D-Aminosäuren) nebeneinander verwendet? Wieso entschied sich die Natur für jeweils eine Reihe bei den Stoffen? Nach welchem Kriterium fiel die Entscheidung?

### für die gehobene Anspruchsebene:

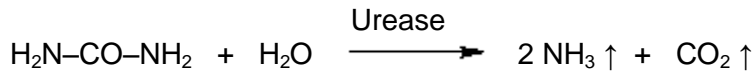
6.

## 3.4. Experimente mit und zu Enzymen

### Konzentrationsabhängigkeit der Enzymaktivität

#### **Grundlagen / Prinzipien:**

Die Umwandlung von Harnstoff in Ammoniak wird durch das Enzym Urease katalysiert:



Bromthymolblau schlägt ausgehend von einer sauren Lösung bei pH= 6 von gelb nach grün und bei pH=7,6 von grün nach blau um

#### **Materialien / Geräte:**

Citrat-Puffer-Lösung (pH=6): 0,1 mol = 19,2 g Citronensäure im 1l-Maßkolben zuerst in gut 900 ml Wasser lösen, mit Natriumhydroxid den gewünschten pH-Wert einstellen, dann bis 1 l auffüllen); Urease; Bromthymolblau; Uhr mit Sekundenzeiger; Wasserbad (temperiert auf 37 °C)  
Arbeitsreagenz (Harnstoff-Puffer-Lösung): 10 g Harnstoff in 100 ml Citrat-Puffer lösen und mit jeweils 1M HCl bzw. NaOH wieder auf pH=6 korrigieren  
Indikator-Lösung: 20 mg (0,5 ml) Bromthymolblau auf 50 ml mit Wasser aufgefüllt

#### **Durchführung / Ablauf:**

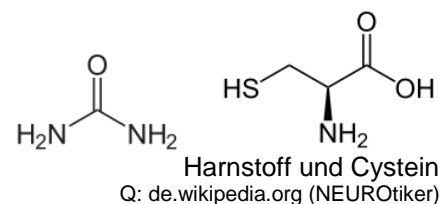
- in die Reagenzgläser (RG) die folgende Mengenreihe geben: 0,05; 0,1; 0,2; 0,5; 1,0; 2,0 und 5,0 ml Arbeitseagenz; die ersten RG mit Citrat-Puffer auf 5 ml auffüllen; 0,5 ml der Indikator-Lösung hinzugeben; im Wasserbad temperieren
- alle 0,5 od. 1 min ein RG mit 0,1 ml der Urease-Lösung versetzen und wieder in das Wasserbad geben; Start-Zeit notieren
- als Reaktionsende die Zeit notieren, wenn der Indikator umschlägt
- in einem Diagramm (Konzentrations-Zeit-Diagramm) Messwerte darstellen und dann interpretieren

### Beeinflussung der Enzymaktivität durch externe Einflüsse (I)

#### **Grundlagen / Prinzipien:**

s.a. Experiment: Konzentrationsabhängigkeit der Enzymaktivität

Cystein und Harnstoff sind vom Bau her recht ähnliche Stoffe



#### **Materialien / Geräte:**

Harnstoff-Puffer-Lösung und Indikator-Lösung (siehe vorlaufendes Exp.); Citrat-Puffer (pH=6); Cupfersulfat-Lösung (gesättigt); Cystein-Lösung (0,1 M); temperiertes Wasserbad (37 ° C)

#### **Durchführung / Ablauf:**

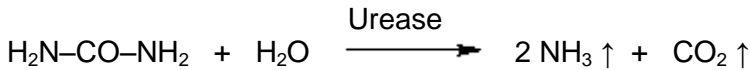
- Vergleichsexperiment:
  - im Reagenzglas (RG) 1 ml der Harnstoff-Puffer-Lösung auf 3 od. 5 ml mit Citrat-Puffer auffüllen; 0,5 ml der Indikator-Lösung hinzugeben; im Wasserbad temperieren (Substrat-Lösung)
  - 0,1 ml der Urease-Lösung zusetzen und im Wasserbad Zeit messen, bis Indikator umschlägt
- Experimente zu den Einflüssen: (den nachfolgenden Versuch können Sie abbrechen, wenn die anderen Versuch durchgelaufen (mit Farbveränderung) sind, zusätzlich + 5 min)
- 1 ml der Urease-Lösung kurz erwärmen (80 – 90 ° C); im Wasserbad wieder auf 37 ° C temperieren und dann für Exp. 0,1 ml dieser Urease-Lösung zusetzen

- 1 Tr. Cupfersulfat-Lösung in die Substrat-Lösung
- 0,5 ml Cystein-Lösung und 1 Tr. Cupfersulfat-Lösung zugeben (weniger Puffer zum Volumenangleichen verwenden!)
- Temperatur des Wasserbades auf + bzw. – 5 °C

**Beeinflussung der Enzymaktivität durch externe Einflüsse (II)**

**Grundlagen / Prinzipien:**

Die Umwandlung von Harnstoff in Ammoniak wird durch das Enzym Urease katalysiert:



N-Methylharnstoff ist ein Harnstoff-Derivat:  $\text{H}_2\text{N}-\text{CO}-\text{NH}-\text{CH}_3$   
 Phenolphthalein (farblos) ist Basen-zeigender Indikator (violett)

**Materialien / Geräte:**

2 %ige Harnstoff-Lösung; 50 %ige Harnstoff-Lösung; Urease; 0,1 %ige Urease-Suspension; Phenolphthalein-Lösung (🔥); 2 %ige N-Methylharnstoff-Lösung (✘); Reagenzgläser; RG-Ständer; Tropfpipetten; Spatel; Brenner; Wasserbad (90 °C); Wasserbad mit Eiswürfeln (0 °C)

**Durchführung / Ablauf:**

Inhalt	Maß	Reagenzglas Nr.											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2 %ige Harnstoff-Lsg.	ml		2	2	2	1		2	1		2	2	2
50 %ige Harnstoff-Lsg.	ml					1	2						
Harnstoff	Spatelspitze	3											
Phenolphthalein-Lsg.	Tropfen		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<b>Zusatz / Bedingungen</b>													
N-Methylharnstoff-Lsg.	✘ ml								1	2			
Temperatur-Erhöhung	90 °C											✓	
Temperatur-Erniedrig.	0 °C												✓
<b>Start-Zusatz / -Bed.</b>													
Urease-Suspension	ml			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
erhitzen		✓											
gleichzeitiger Ablauf				zeitgl.		zeitgleich		zeitgleich		zeitgleich		zeitgleich	
<b>Hinweise:</b> nach dem Schema können auch noch untersucht werden: 1. die pH-Abhängigkeit (Zusatz von HCl- bzw. NaOH-Lsg.) 2. Enzym-Gifte (z.B. $\text{CuSO}_4$ -Lösung) als Bezug sollte immer die Zusammensetzung aus Reagenzglas 4 (≙ 7, 10) gelten!		Vorprobe (Geruchsprobe)	Blindprobe (Abhängigkeit vom Enzym)	Normalreaktion	Untersuchung der Abhängigkeit von der Substrat-Konzentration	Untersuchung der Hemmung durch andere Stoffe (kompetitive Hemmung)	Untersuchung der Temperatur-Abhängigkeit						

## Bestimmung des Temperatur- und pH-Optimums von Pepsin

### **Materialien / Geräte:**

Eiklar-Lösung; Pepsin-Lösung; verdünnte Salzsäure; verdünnte Natronlauge (Natriumhydroxid-Lösung)

### **Durchführung / Ablauf:**

- Eiklar-Lösung wird langsam erwärmt bis das Eiweiß zu einer milchigen Suspension gerinnt; auf Zimmertemperatur abkühlen lassen

#### **Bestimmung des pH-Optimums:**

- in 7 Reagenzgläsern (RG) werden je 2 ml der geronnenen Eiklar-Lösung und 2 ml Pepsin-Lösung gemischt
- RG 1: 10 Tropfen verd. Salzsäure
- RG 2: 3 Tropfen verd. Salzsäure
- RG 3: 1 Tropfen verd. Salzsäure
- RG 4: unverändert
- RG 5: 1 Tropfen verd. Natronlauge
- RG 6: 1 Tropfen verd. Natronlauge
- RG 7: 1 Tropfen verd. Natronlauge
- es wird in Abständen von 5 min beobachtet (max. 15 min)

#### **Bestimmung des Temperatur-Optimums:**

- in 6 Reagenzgläsern (RG) werden mit 2 ml der geronnenen Eiklar-Lösung befüllt
- in 6 weiteren RG werden 2 ml Pepsin-Lösung und 3 Tropfen Salzsäure gemischt
- immer ein Paar der RG wird temperiert:
- RG 1: 0 °C (Eiswasser)
- RG 2: 20 °C (Zimmertemperatur)
- RG 3: 40 °C
- RG 4: 60 °C
- RG 5: 80 °C
- RG 6: 95 °C
- es wird in Abständen von 5 min beobachtet (max. 45 min)

## Beeinflussung der Enzymaktivität durch die Temperatur

### **Grundlagen / Prinzipien:**

Das "Braun"-Werden vieler angeschnittener Früchte, Kartoffeln usw. wird durch die Reaktion von Sauerstoff mit den pflanzlichen Phenolen verursacht. Das Enzym Phenoloxidase katalysiert den Prozeß.

### **Materialien / Geräte:**

2 Bananen; Wasserbad (100 °C); BUNSEN-Brenner

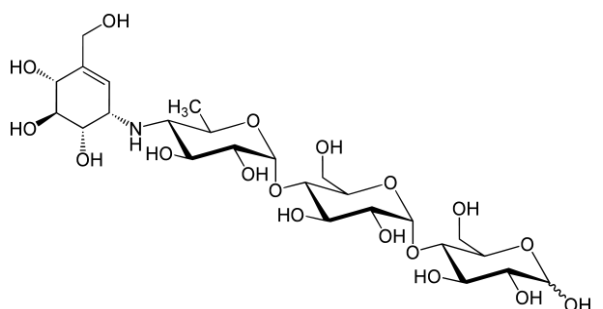
### **Durchführung / Ablauf:**

- Banane 1 für ungefähr 10 s in das Wasserbad tauchen
- Banane 2 für ungefähr 10 s über die leuchtende Flamme halten (Abstand so wählen, dass Schale nicht verkohlt!)

**Modulation der Enzymaktivität**

**Grundlagen / Prinzipien:**

Die  $\alpha$ -Glycosidase und die Amylase katalysieren im Verdauungstrakt den Abbau von Poly- und Oligosacchariden zu Glucose. Das Pseudotetrasaccharid Acarbose (Precose) beeinflusst die Enzymaktivität beider Enzyme. In der medizinischen Praxis wird Acarbose als Antidiabetikum eingesetzt, da bei dessen Einnahme der Blutzucker-Spiegel (Glucose) nicht so schnell steigt. Weiterhin reduziert sich auch die aufgenommene Glucose-Menge, da relativ viel Stärke den Dünndarm passiert ohne abgebaut zu werden.



Acarbose (Strukturformel)  
Q: de.wikipedia.org (Yikrazuul)

**Materialien / Geräte:**

1 %ige Amylose-Lösung (Stärke-Lösung; lösliche Stärke); 1 % Amylase-Lösung; 1 Tablette Glycobay® (Bayer);  
Reagenzgläser; Mörser + Pistill; Bechergläser; Mikropipetten

**Durchführung / Ablauf:**

- Acarbose-Tablette (Glucobay) zermörsern und in 20 ml (deminerl.) Wasser aufschlänmen
- Reagenzgläser nach der Tabelle befüllen (die Amylase zuletzt!)
- dann 5 min Reaktion laufen lassen und zur Beobachtung die Iod-Kaliumiodid-Lsg. zusetzen

Inhalt	Maß	Reagenzglas Nr.								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Amylose-Lsg.	ml	5	5	5	5	5	5	5		
Acarbose-Suspension	$\mu$ l			25	50	100	200			
Iod-Kaliumiodid-Lsg.	Tropfen	2	2	2	2	2	2			
<b>Start-Zusatz / -Bed.</b>										
Amylase-Lsg.			0,5	0,5	0,5	0,5	0,5			
gleichzeitiger Ablauf	min	zeitgleich, 5 min warten						zeitgleich		

**Modulation der Enzymaktivität**

**Grundlagen / Prinzipien:**

**Materialien / Geräte:**

**Durchführung / Ablauf:**

-

**Zusatzuntersuchung:**

-

**Hinweise:**

-

## 4. Hormone

Hormone sind Stoffe, die im Wesentlichen Informationen übertragen. Sie arbeiten nicht selbst, wie die Enzyme, sondern sie lösen über Signalketten bestimmte Enzymreaktionen aus. Dabei werden oft verschiedene Enzymreaktionen gleichzeitig gestartet oder unterbrochen. Alle Reaktionen dienen aber meist einem bestimmten Zweck, z.B. der Senkung des Blutzuckerspiegels. Von dem auslösenden Hormon mit dem Namen Insulin hat jeder bestimmt schon gehört.

Die Auswahl und das Wirkspektrum der Hormone ist aber weit breiter gefächert.

Manche Hormone steuern wieder die Ausschüttung anderer Hormone. Man nennt sie übergeordnete Hormone. Die anderen sind dementsprechend untergeordnet.

Zu den übergeordneten Hormonen gehören die Hormone, die in der Hirnanhangsdrüse (Hypophyse) – genau in deren Vorderlappen – gebildet werden. Das somatotrophe Hormon (STH) Somatotropin fördert das Wachstum (Wachstumshormon) und aktiviert den Stoffwechsel (z.B. Steigerung des Blutzucker-Spiegels). Den Fettstoffwechsel regt das Lipotropin (LP) an. Bei seiner Ausschüttung werden Fette und Fettsäuren verstärkt zu Kohlendioxid und Wasser abgebaut. Dabei wird sehr viel Energie für andere Stoffwechselfvorgänge frei.

Das Corticotropin ist das Nebennierenrinden-stimulierende Hormon (ACTH). Die Nebennierenrinde produziert Hormone die wiederum spezielle Stoffwechselfvorgänge aktiviert.

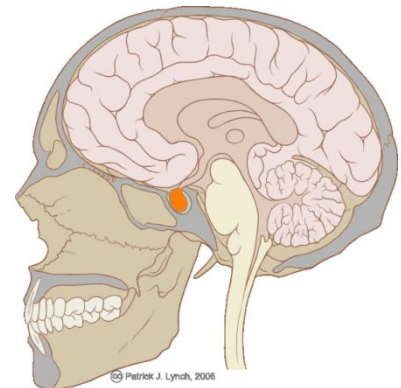
TSH ist die Abkürzung für das Schilddrüse-anregende (stimulierende) Hormon Thyrotropin.

Für die Anregung der Keimzellen-Bildung ist das Follikel-stimulierende Hormon (FSH) Follicitropin verantwortlich. Das Lutropin (LH) regt die Aktivität der Keimdrüsen allgemein an.

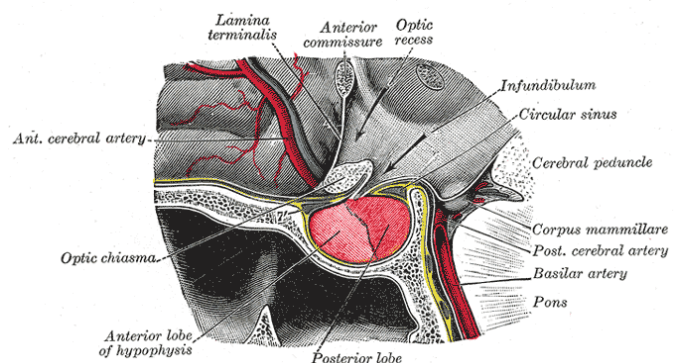
Während der Still-Phase wird bei Frauen noch das Prolactin ausgeschüttet, das die Milchdrüsen anregt (LMTH).

Auch der Hypophysenhinterlappen ist Drüsenzellen-reiches Gewebe. Z.B. steuert das hier gebildete Oxytocin die Auslösung der Wehen, viele Gefühle (Verliebtheit, Bindung zwischen Partnern) und die

Das Vasopressin steuert die Wasser-Ausscheidung über die Nieren und den Blutdruck.



Lage der Hypophyse (orange)  
Q: de.wikipedia.org (Patrick L. Lynch)



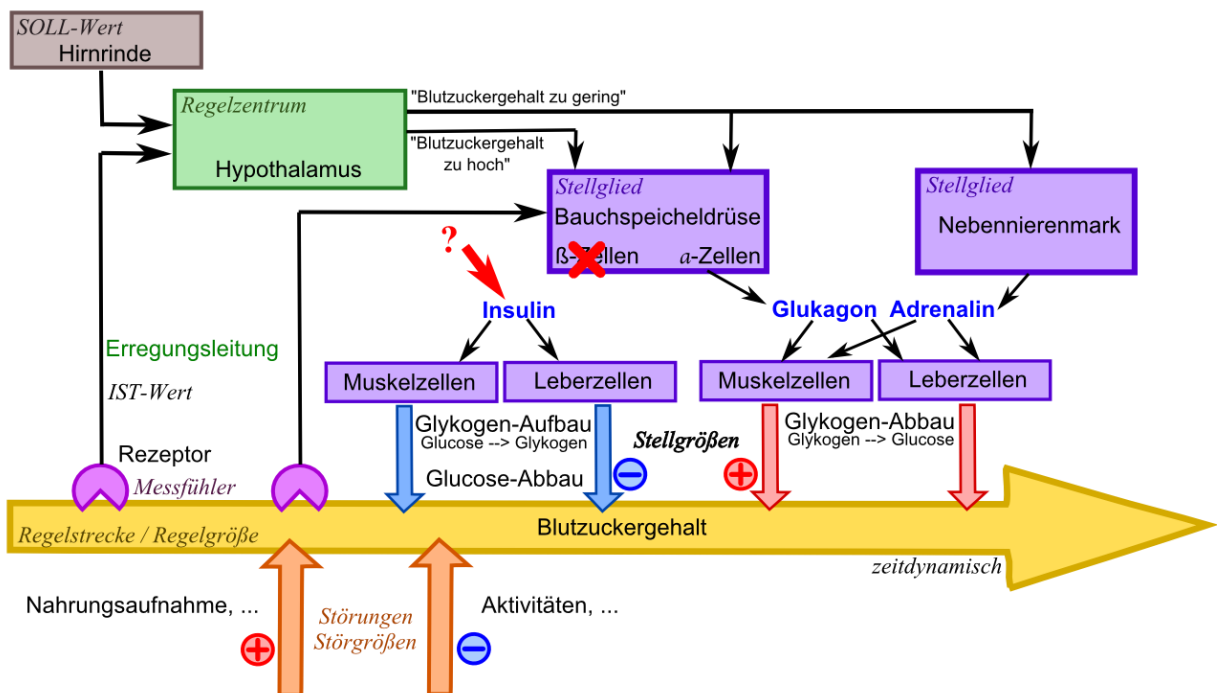
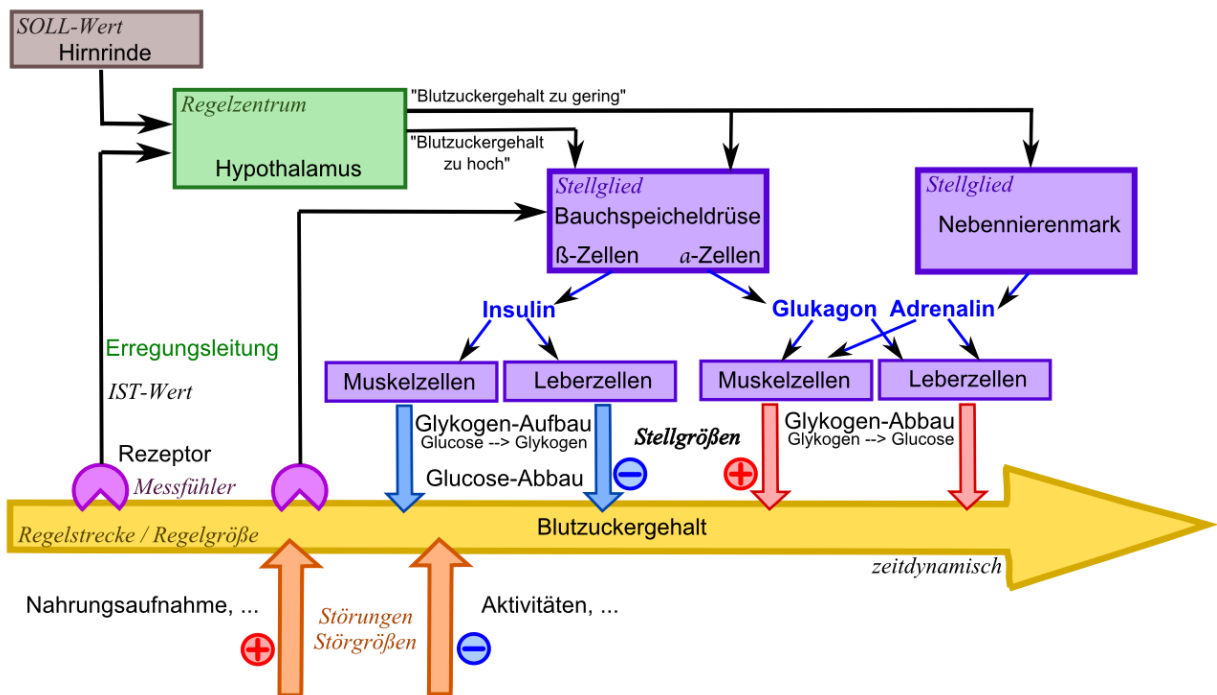
Vorder- und Hinterlappen der Hypophyse  
Q: de.wikipedia.org (Gray's Anatomy (1918))

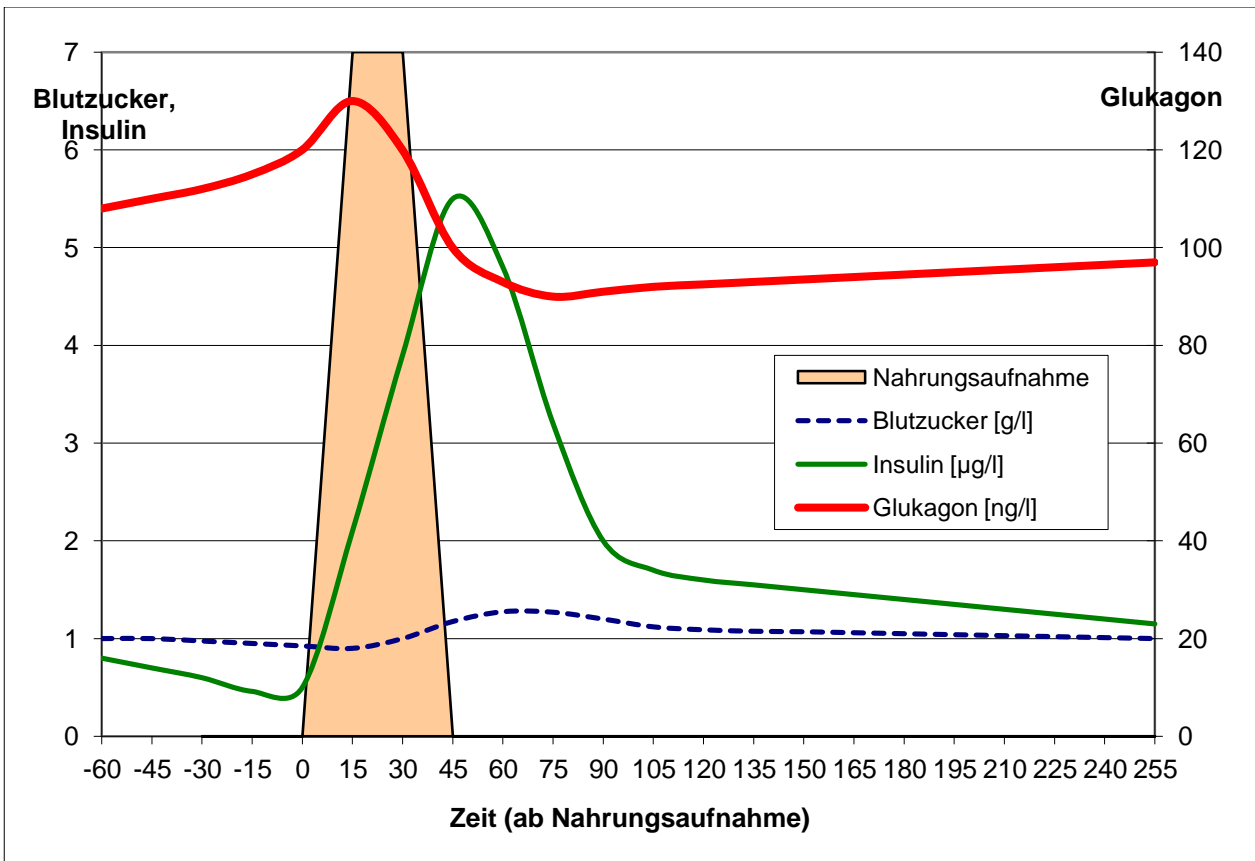
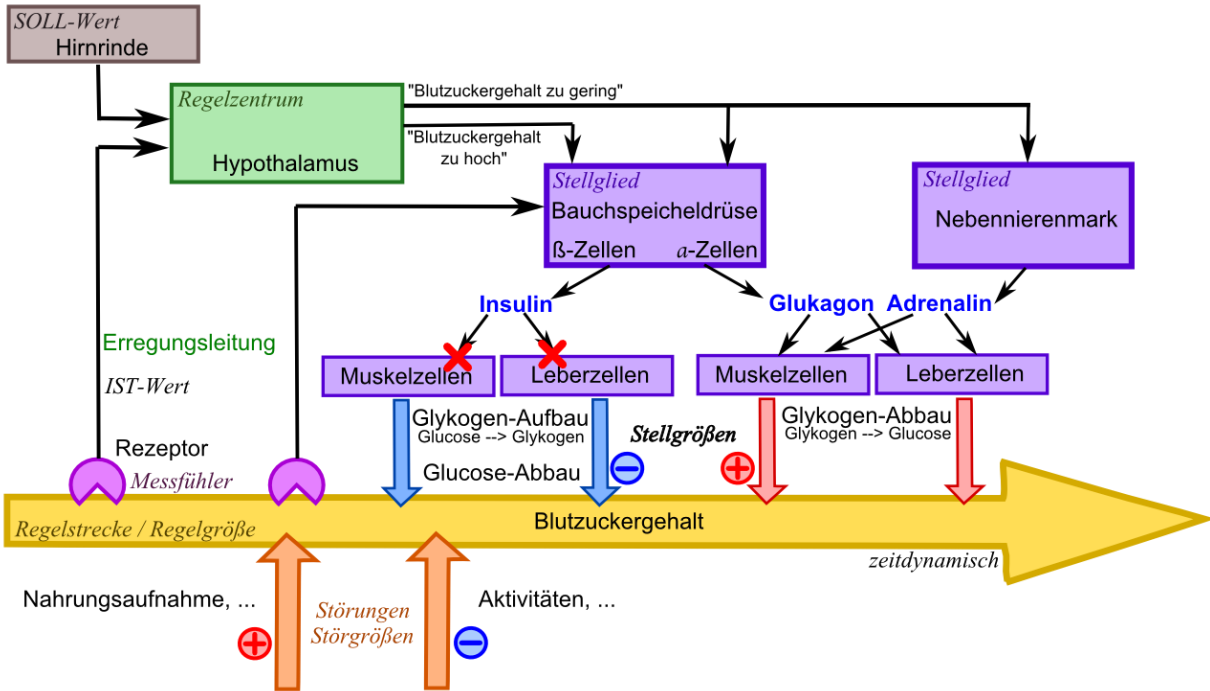


Hormon	Entstehungsort	Wirkung / Wirkspektrum	
<b>Adrenalin</b>	Nebennierenmark	Glykogen-Abbau	
<b>Aldosteron</b>	Nebennierenrinde	Na <sup>+</sup> -Aufnahme	
<b>Calcitonin</b>	Schilddrüse	Senkung des Ca <sup>2+</sup> -Spiegels im Blut	
<b>Cortisol</b>	Nebennierenrinde	Steigerung des Blutzucker-Spiegels, Gluconeogenese	
<b>Estradiol</b>	Eierstöcke (Gelbkörper)	Regulation des Menstruations-Zyklus	
<b>Glucagon</b>	Bauchspeicheldrüse	Steigerung des Blutzucker-Spiegels, Glukogen-Abbau	
<b>Insulin</b>	Bauchspeicheldrüse	Senkung des Blutzucker-Spiegels	
<b>Parathormon (Parathyrin)</b>	Nebenschilddrüse	Steigerung des Ca <sup>2+</sup> -Spiegels im Blut, Ca <sup>2+</sup> -Mobilisierung aus den Knochen	
<b>Progesteron</b>	Eierstöcke (Gelbkörper)	Sekretionsphase der Gebärmutter-schleimhaut	
<b>Testosteron</b>	Hoden	Ausbildung der akzessorischen Geschlechtsdrüsen und der sekundären männlichen Geschlechtsmerkmale	
<b>Thyroxin</b>	Schilddrüse	Steigerung des Gesamtstoffwechsels, Steuerung von Wachstums- und Entwicklungs-Vorgängen	

verschiedene Wirkmechanismen → Biologie einfach erklärt S. 212

# Insulin und Glukagon – die Hormone der Blutzucker-Regulation





## ***Melatonin***

sogenanntes Schlafhormon, mit längerer Tagesdauer und erhöhter Sonnenstrahlung nimmt Produktion ab

## ***Serotonin***

Gehirn produziert mit längerer Tagesdauer und erhöhter Sonnenstrahlung mehr Serotonin, Mechanismus wird durch längeren Aufenthalt in Gebäuden und Wohnungen zunehmend gestört und reduziert

macht uns wacher, aktiver, glücklicher, steigert Produktion der Sexualhormone (Östrogenen und Testosteron) → Lust auf Liebe und Sex

Neurotransmitter

steigert Durchblutung (→ Kribbeln im Bauch)

# 5. wichtige Stoffwechselfvorgänge

Der gesamte Stoffwechsel einer Zelle ist ein riesiges Netzwerk von chemischen Reaktionen und physikalischen Vorgängen. Schon frühzeitig bemühte man sich, die Gesamtheit in übersichtliche und verständliche Teile zu zerlegen.

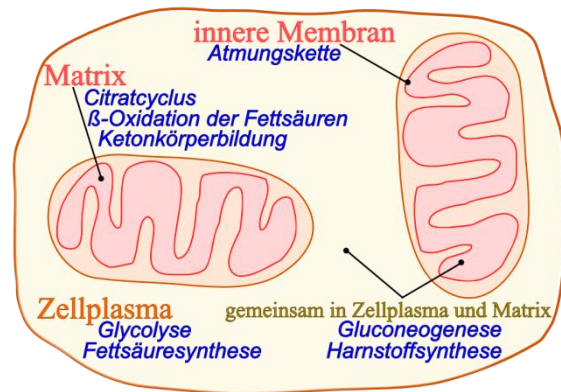
Die verschiedenen Metabolismen liegen dabei sehr unterschiedlich verteilt in der Zelle und ihren Organellen. Durch weitere Kompartimentierungen sind die einzelnen Abläufe gegeneinander abgetrennt.

Heute unterscheiden wir prinzipiell Dissimilation und Assimilation. In den Assimilationsvorgängen werden die Umwandlungen von körperfremden in körpereigene Stoffe betrachtet. Assimilations-Prozesse benötigen immer Energie.

Die Dissimilation umfasst alle Stoff- und Energieumwandelvorgänge mit dem Ziel der Energiefreisetzung für die zellinterne Verwendung (besser: Energieumwandlung in zellnutzbare Energieformen). In dissimilatorischen Prozessen werden energiereiche Stoffe abgebaut. Es entstehen energieärmere Stoffe. Ein Teil der Energiedifferenz zwischen energiereichem Ausgangsstoff und energieärmerem Reaktionsprodukt kann in eine Form umgewandelt werden, die für Zellen weiter nutzbar (als ATP) ist. Die restliche Energie wird als Abwärme frei.

Der Begriff Dissimilation leitet sich von *dissimilis* (lat: ungleich) ab. Dies meint das Bilden von körperfremden, nicht organischen Stoffen.

Evolutionär zuerst entstanden sind die Gärungen. Ihr Energiegewinn (in Form von ATP) ist eher bescheiden – reicht aber für einfache Zellen (Einzeller: Pro- od. Eukaryonten) aus.



Orte bedeutsamer Stoffwechselfvorgänge in einer heterotrophen, eukaryotischen Zelle

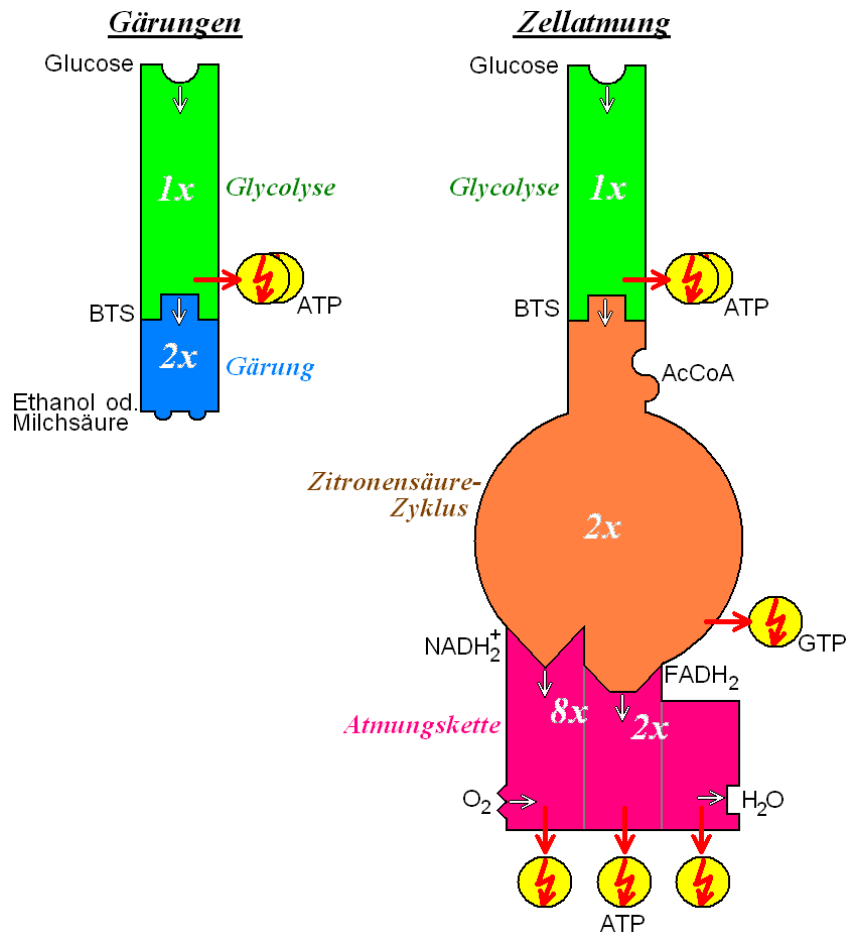
<b>Gärung</b>	
<b>Glycolyse</b>	(nachlaufende Prozesse, Entsorgungs- /Entgiftungs-Prozesse)
Glucose $\rightarrow \rightarrow$ Pyrovat (BTS)	$\rightarrow$ Gärungsprodukte

Je nach produziertem Produkt unterscheiden wir verschiedene Gärungs-Arten. Alle Zellen besitzen das Enzymbesteck für mindestens eine Gärungs-Art.

Energetisch ergiebiger sind die Prozesse der Zellatmung. Sie schließen sich an die Glycolyse an und setzen dann aber den stofflichen Abbau im Zitrat-Zyklus weiter fort. Der eigentliche Energiegewinn in Form von ATP erfolgt in der Atmungskette. Die Zellatmung gewinnt rund 15 bis 20 x mehr Energie als die Gärungen.

<b>Zellatmung (biologische Oxidation)</b>		
<b>Glycolyse</b>	<b>Citrat-Zyklus</b>	<b>Atmungskette</b>
Glucose $\rightarrow \rightarrow$ Pyrovat (BTS)	$\rightarrow$ CO <sub>2</sub>	(Hauptenergiegewinnung)
<b>Substratoxidation</b>		<b>Endoxidation</b>

Einen stofflichen Grob-Überblick über die wichtigsten dissimilatorischen Prozesse (aus schulbiologischer Sicht) bietet die Abbildung auf der nächsten Seite.



## 5.1. anaerobe Dissimilation (Gärungen)

Mit dem Entstehen der ersten Zellen müssen diese Möglichkeiten gefunden haben, aus den in den Urozeanen vorhandenen organischen Stoffen Energie für eigene Lebensvorgänge zu gewinnen. Die Prozesse, die wir heute noch bei vielen Einzellern finden, scheinen schon damals existiert zu haben.

Vor rund 1,5 Mrd. Jahren herrschten aus heutiger Sicht wirklich ungünstige Lebensbedingungen. Vulkanismus und schwere Wetter bestimmten die Bedingungen auf der Landoberfläche. Die Temperatur im Ur-Ozean war mit 40 bis 50 °C wesentlich größer als heute. Die Atmosphäre war Sauerstoff-frei und enthielt mit Kohlendioxid, Ammoniak, Schwefelwasserstoff und Kohlenmonoxid Unmengen giftiger Gase. Das gesamte Leben befand sich noch im Ur-Ozean statt. Dieser war angereichert mit verschiedensten organischen Stoffen. Um Nahrung mussten sich die frühen Lebewesen also nicht sorgen.

Die damals entstandenen Stoffwechselwege (Metabolismen) kennen wir heute unter dem Begriff Gärung. Gärungen sind Dissimilationsprozesse, bei denen energiereiche organische Stoffe in energieärmere umgewandelt werden. Die frei werdende Energie wird maßgeblich für die Aufrechterhaltung der Lebensvorgänge genutzt.

Alle bekannten Gärungen beginnen mit den gleichen chemischen Prozessen, die zusammen als Glykolyse bezeichnet werden. Zum Schluß unterscheiden sich die Gärungen nach den gebildeten Endprodukten. Die jeweiligen Gärungsbezeichnungen werden von diesen Endprodukten abgeleitet (z.B. alkoholische Gärung (Ethanol, Alkohol), Milchsäure-Gärung).

<b>alkoholische Gärung</b>	
<b>Glykolyse</b>	<b>(nachlaufende Prozesse)</b>
Glucose → → Pyrovat (BTS)	→ Ethanol + CO <sub>2</sub>

<b>Milchsäure-Gärung</b>	
<b>Glykolyse</b>	<b>(nachlaufende Prozesse)</b>
Glucose → → Pyrovat (BTS)	→ Milchsäure

<b>Buttersäure-Gärung</b>	
<b>Glykolyse</b>	<b>(nachlaufende Prozesse)</b>
Glucose → → Pyrovat (BTS)	→ Buttersäure + CO <sub>2</sub>

Alle Gärungen laufen in Abwesenheit von Sauerstoff ab. Sie werden deshalb als anaerob (ohne Luft) bezeichnet.



## 5.1.1. Glycolyse

Der Begriff Glycolyse (griech.: *glykos* = süß; *lysis* = lösen; ältere Schreibung: Glykolyse, engl.: glycolysis) bedeutet so viel wie Zuckerzerlegung. Gemeint ist hierbei nicht die Zerlegung von langkettigen Sacchariden in kurzkettige, sondern die Spaltung der Monosaccharide unter Energiegewinn. In der Glycolyse wird vorrangig Glucose (Hexose) unter teilweiser Oxidation in Brenztraubensäure (Pyrovat) abgebaut.

Damit ergibt sich neben den dissimilatorischen Funktionen für die Glycolyse (Abbau der Glucose und Bildung von ATP), auch noch eine assimilatorische. Diese beinhaltet die Bereitstellung von Kohlenstoff-Gerüst-Körpern (verschiedene Metaboliten) für Biosynthesen.

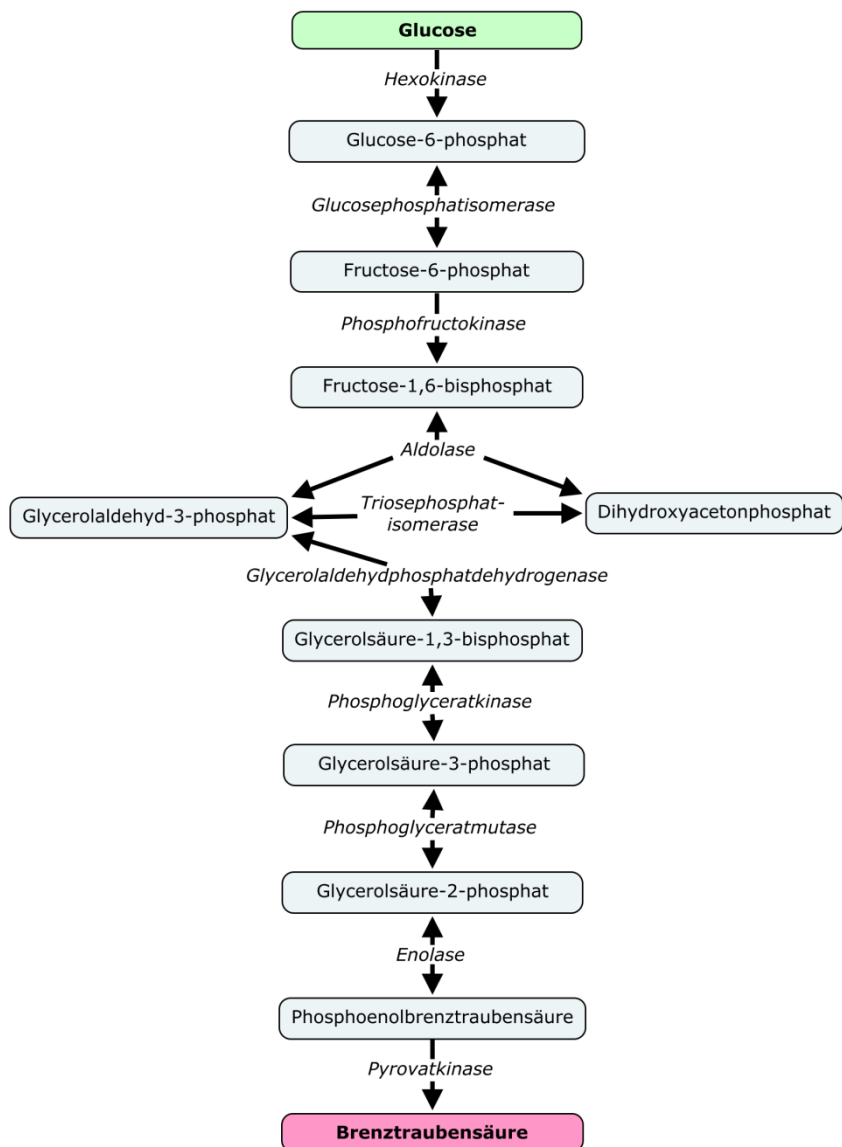
Die Prozesse der Glycolyse (EMBDEN-MEYERHOF-PARNAS-Weg, EMP-Weg, veraltet: FDP-Weg (Fructosediphosphat-Weg)) finden im Cytoplasma der Zellen statt. Die Zerlegung der Monosaccharide in der Glycolyse ist ein universeller Metabolismus aller Zellen. Die notwendigen Enzyme gibt es scheinbar seit dem Anbeginn der Stoffwechsel-Evolution.

Man kann die Glycolyse in vier Hauptabschnitte unterteilen, welche die wesentlichen chemischen Vorgänge charakterisieren:

1. Umwandlung der Glucose in Fructose
2. Spaltung der Fructose in zwei Triose-Phosphate
3. Oxidation der Triose-Phosphate
4. Umwandlung des Oxidationsproduktes in Brenztraubensäure

Die beteiligten Stoffe (Metaboliten) sind im nebenstehenden Übersichts-schema in die Kästchen eingetragen, die jeweils arbeitenden Enzyme stehen dabei zwischen den Stoffen.

Die nachfolgende – sehr detaillierte – Darstellung der Glycolyse-Schritte soll auch einen Eindruck von der Komplexität und der "Raffinesse" evolutionärer Entwicklungen vermitteln. Die Abbildungen sollen vor allem auch die Vorstellungen der Größe von Enzym und Substrat entwickeln helfen. Die interessierten Leser finden auch viele Beispiele für Quartiär-Strukturen (Enzyme (Tertiär-Strukturen), die sich zu komplexeren Einheiten zusammengeslossen haben. Oft kommt es dabei zu allosterischen Effekten (nach MONOD; → [3.2.1.3. allosterische Hemmung \(Modulation\) nach MONOD](#)).



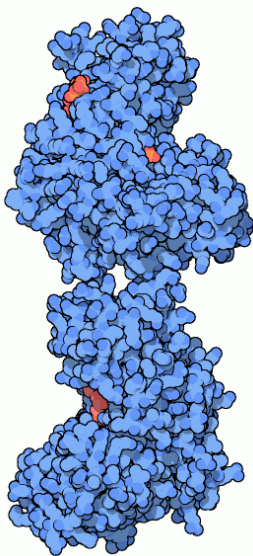
## Umwandlung der Glucose in Fructose (Aktivierung)

Ursprünglicher Ausgangsstoff der Glycolyse ist wohl der Fructozucker (Fructose) gewesen. Die meisten Zellen ernähren sich von Glucose. Diese nimmt nun die Position der Fructose ein. In heutigen eucytischen Zellen verschmelzen die Metabolismen immer mehr, so dass eine absolute Trennung nur noch theoretisch möglich ist. Praktischerweise (und auch aus methodischen Gründen) geht man heute eher von der Glucose als den Ausgangsstoff der Glykolyse aus.

Damit die Fructose ausreichend reaktionsfähig ist, muss er zweifach phosphoriert sein. Dies bedeutet, es müssen zwei Phosphat-Reste an das Fructose-Molekül gebunden werden. Praktisch erfolgt dies am 1. und 6. C-Atom.

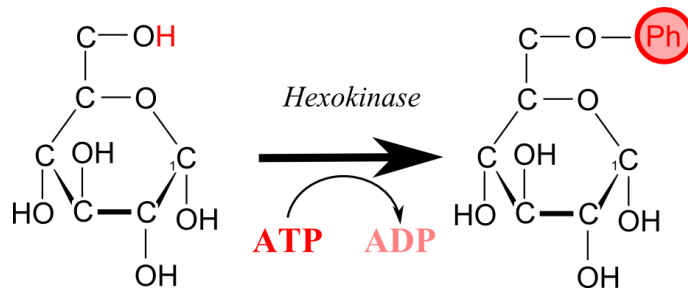
Durch verschiedenste Enzyme werden andere Hexosen bei Bedarf zuerst in Fructose umgewandelt.

Für die Zellen, die Glucose als Ausgangsstoff verwenden, läuft die typische Glykolyse so: Zuerst wird die Glucose unter Verbrauch von 1x ATP zu Glucose-6-phosphat aufgebaut. (Die entscheidenden Reaktionsstellen und -stoffe werden an den Quasi-Gitterstruktur-Formeln immer **rot** hervorgehoben.) Unsere Quasi-Gitterstruktur-Formeln sind Struktur-Formeln, bei denen die reinen Wasserstoff-Anhänge weggelassen werden. Anders betrachtet werden bei den bekannten Gitterstruktur-Formeln einfach die C-Atome mit hinzugenommen.



Hexokinase-Dimer

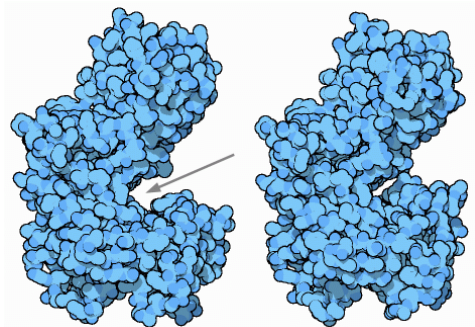
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)



Das Enzym Hexokinase katalysiert diese chemische Reaktion.

Die Hexokinase (HK) ist ein Beispiel für eine Endprodukthemmung. In diesem Fall ist sie sogar kurzgeschlossen, weil gleich das eigene Produkt – das Glucose-6-phosphat hemmend wirkt.

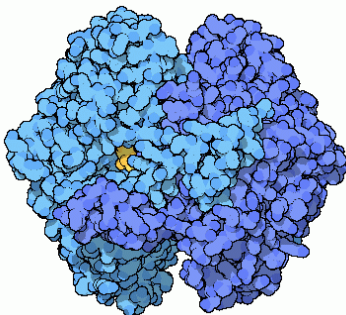
Die phosphorierte Glucose ist jetzt energiereicher und für nachfolgende Prozesse aktiviert.



Hexokinase-Monomer (Konformationsänderung bei der Arbeit)

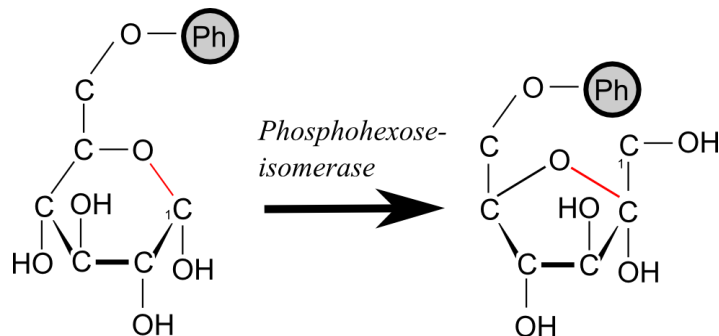
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

In einer nachfolgende Reduktion und Oxidation (Redoxreaktion) am 1. und 2. C-Atom kommt es zur Umwandlung der Glucose in Fructose (Fructose-6-Phosphat).

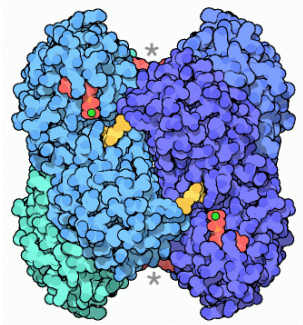


Phosphohexoseisomerase-Dimer

Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

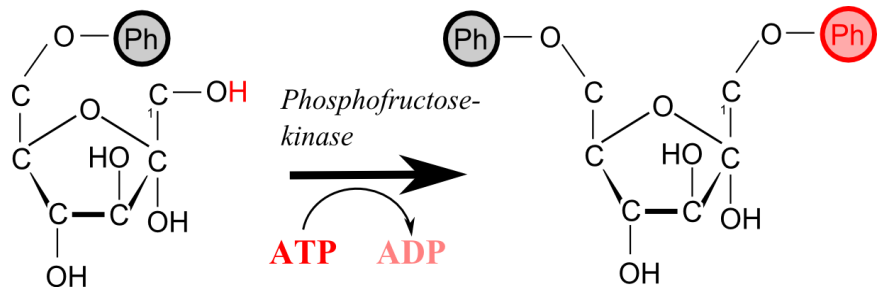


Diese interne Umlagerung erfolgt an der Phosphohexoseisomerase (Glucosephosphatisomerase, GPI). Das Fructose-Molekül bleibt dabei aktiviert (Fructose-6-phosphat). Durch Anlagerung eines weiteren Phosphat-Restes aus einem ATP-Molekül wird weitere Energie auf die Fructose übertragen.



Phosphofruktosekinase-Tetramer

Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)



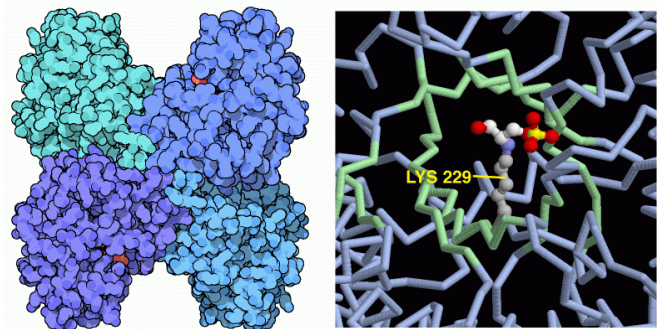
Damit steht die zweifach phosphorierte Fructose (Fructose-1,6-diphosphat, Fructose-1,6-bisphosphat, FBP, F-1,6-P) für weitere Prozesse zur Verfügung.

Die Phosphofruktokinase (PFK) ist ein weiteres Schlüsselenzym in der Glycolyse. Jeweils hoher ATP-, Citrat- und H<sup>+</sup>-Spiegel (niedriger pH) hemmen das Enzym. (Zitronensäure (Citrat) entsteht in einem nachgelagerten Prozess – dem Zitrat-Zyklus) Durch AMP wird die Phosphofruktokinase aktiviert.

### Spaltung der Fructose in Triose (Spaltung)

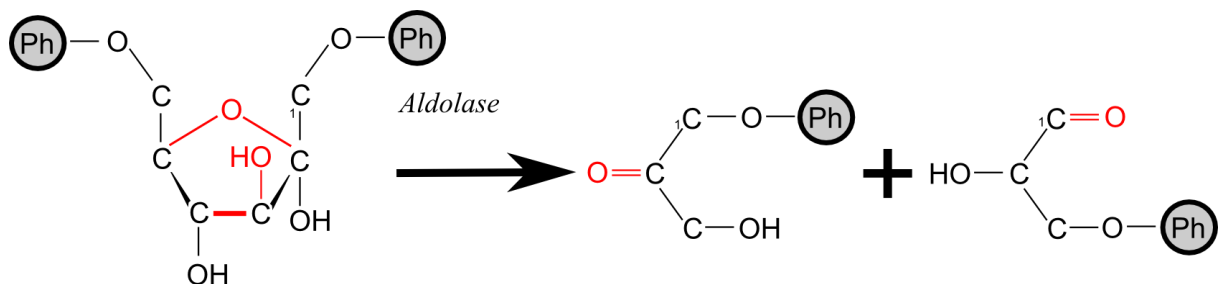
Die aktivierte Fructose (Fructose-1,6-diphosphat) wird von der Aldolase (Ald) in zwei Triose-Moleküle gespalten.

Die Aldolase ist ein tetrameres Enzym. In der ganz rechten Abb. kann man sehr gut die Tasche (aktives Zentrum) für das Substrat erkennen.

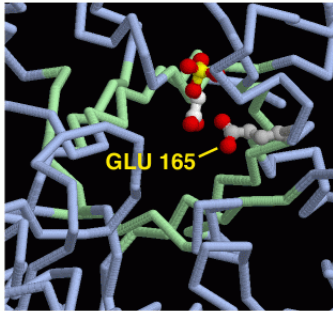
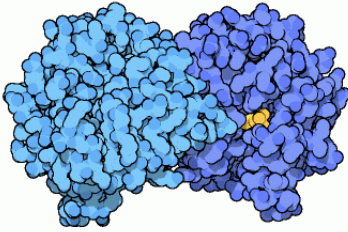


Aldolase-Tetramer und Ansicht eines aktiven Zentrums

Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)



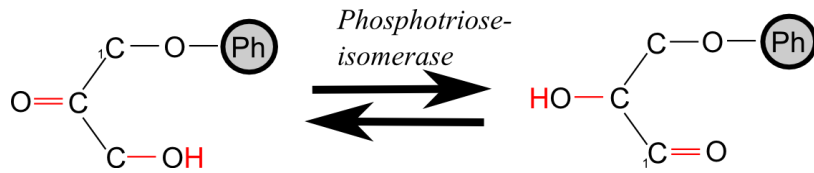
Beide Triosen verfügen nun über jeweils einen Phosphat-Rest aus dem Ursprungs-Molekül. Das linke Reaktionsprodukt ist die Ketose Dihydroxyacetonphosphat. Die andere Triose ist eine Aldose und wird Glycerinaldehyd-3-phosphat (GAP, Glycerinaldehyd-3-phosphat) genannt.



Phosphotrioseisomerase  
(oben: Dimer; unten aktives  
Zentrum)

Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Beide Triosen sind zueinander isomer, d.h. sie können sich ineinander umwandeln. Hierbei hilft die Triosephosphatisomerase (TIM, Phosphotrioseisomerase).



Eine Isomerisierung ist eine Reaktion, bei der Atome oder Atomgruppen bzw. Bindungen innerhalb eines Molekül umgelagert werden. Dabei bleibt die Summenformel der Substanz gleich. Es ändert sich lediglich die Strukturformel.

### Oxidation der Triose (Energiegewinnung)

Das Glycerinaldehyd-3-phosphat (GAP, Glycerinaldehyd-3-phosphat) wird direkt weiter verwendet.

Mittels eines freien Phosphat-Rest

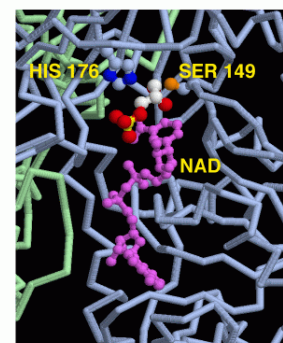
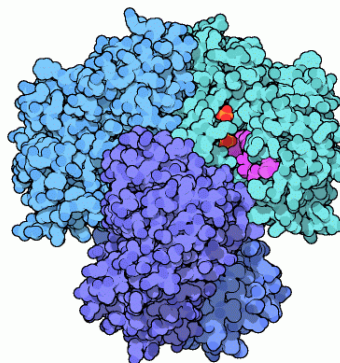
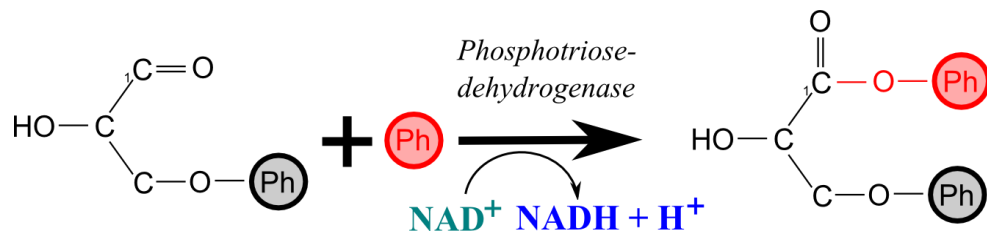
(Phosphorsäure z.B. aus dem Zytoplasma)

wird Wasserstoff in einer Oxidation aus der Triose abgekoppelt und auf  $\text{NAD}^+$  übertragen.

Es entstehen Glycerolsäure-1,3-diphosphat (Glycerinsäure-1,3-bisphosphat, 1,3-Bisphosphoglycerat (1,3-BPG)) und  $\text{NADH}_2^+$ . Die hier tätige

Phosphotriosedehydrogenase ist ein trimeres Enzym.

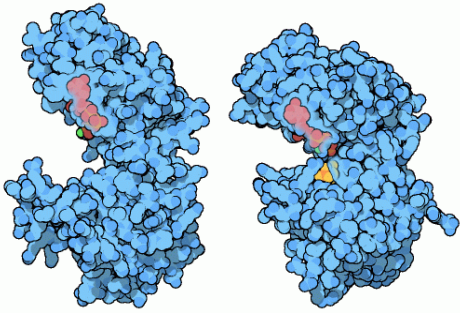
In beiden nebenstehenden Ansicht kann man sehr gut das  $\text{NAD}^+$  als Coenzym (Cosubstrat, violett gehalten) erkennen. In der vergrößerten Ansicht des aktiven Zentrums (rechte Abb.) erkennt man außerdem sehr gut, dass hier das  $\text{NAD}^+$  mit an der Bildung des Reaktionsbereichs beteiligt ist.



Phosphotriosedehydrogenase  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

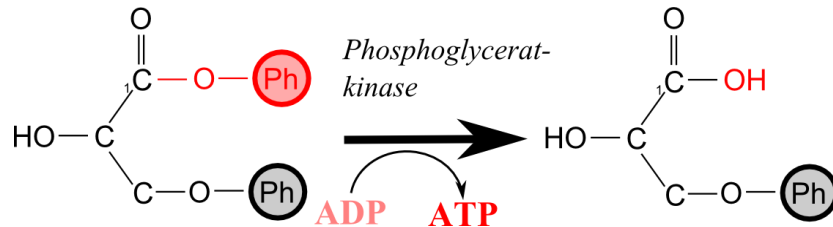
Nach der Isomerisierung der zweiten Triose (Dihydroxyacetonphosphat) kann das gebildete Glycerinaldehydphosphat den gleichen Weg gehen. Die Vorgänge ab der Oxidation laufen also immer zweimal ab.





Phosphoglyceratkinase  
(Veränderung der Struktur bei der Arbeit)  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Im nächsten Schritt überträgt die Triosephosphatdehydrogenase (Glycerinaldehydphosphatdehydrogenase, GAPDH) einen Phosphat-Rest aus dem sehr energiereichen Glycerolsäure-1,3-diphosphat auf ein ADP-Molekül. Damit steht der Zelle Energie in Form von ATP zur Verfügung. Das verbleibende Molekül Glycerolsäure-3-phosphat (3-Phosphoglycerinsäure, 3-PGS) wird nachfolgend entsorgt.

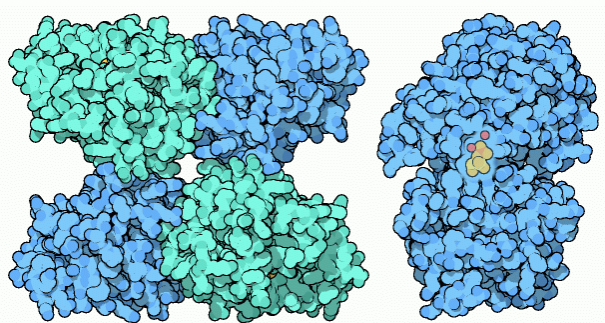
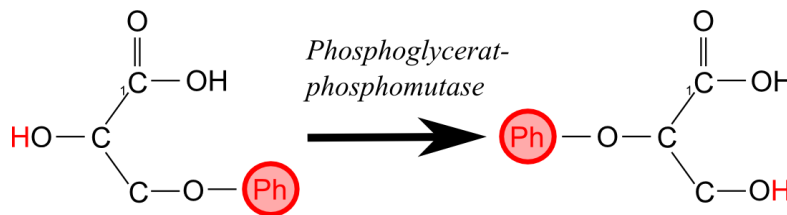


### Umwandlung des Reaktionsproduktes (Abschlussreaktionen)

Zunächst wird das Glycerolsäure-3-phosphat durch interne Umlagerung des Phosphat-Restes vom dritten an das zweite C-Atom in das Glycerolsäure-2-phosphat (Phosphoglycerat) gewandelt.

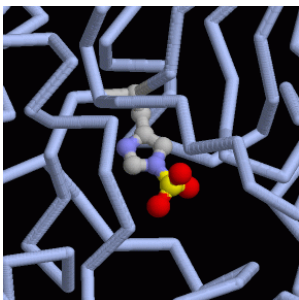
Das zugehörige Enzym heißt Phosphoglyceratphosphomutase (Phosphoglyceratmutase, PGM).

In höher entwickelten Organismen findet man eine Form der PGM, die aus vier Untereinheiten besteht. Die dimere Form kommt vor allem bei einfachen Pflanzen und Bakterien vor. Die Erhöhung der Komplexität scheint einen evolutionären Vorteil zu bringen.

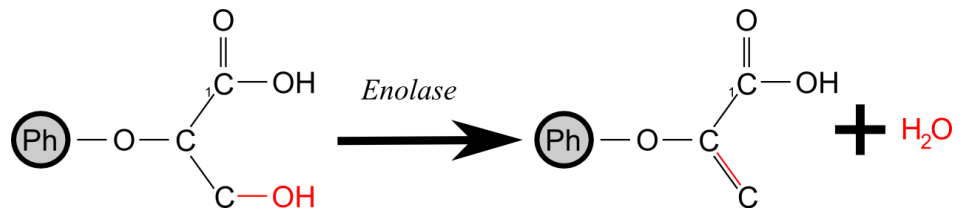


Phosphoglyceratphosphomutase  
(oben: tetramere und dimere Form)  
(links: aktives Zentrum mit Substrat und dem Phosphat-Rest)

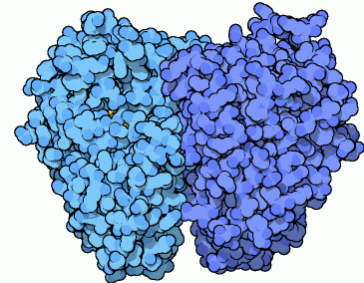
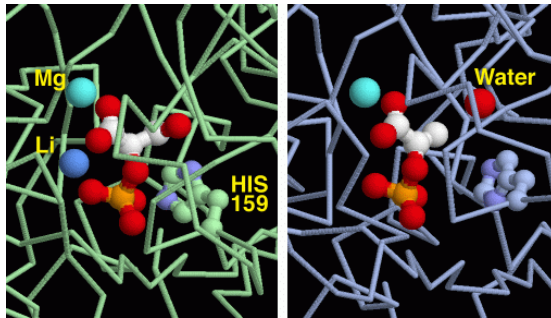
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)



Im nächsten Schritt wird an der Enolase (kurz: Eno) Wasser aus dem Molekül eliminiert. Es entsteht Phosphoenolbrenztraubensäure.

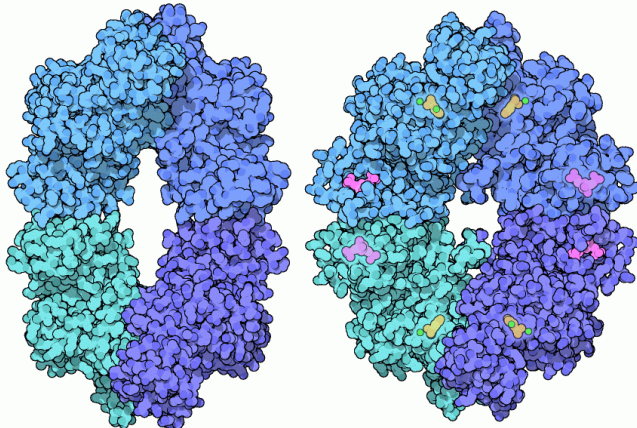
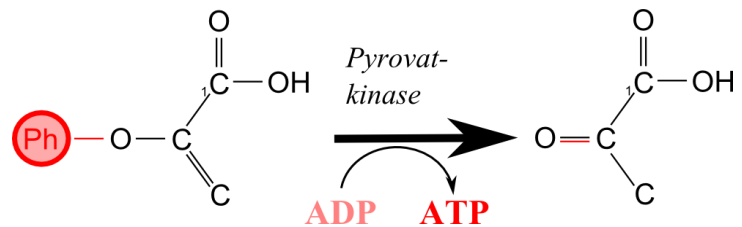


Sehr häufig findet man auch die ältere Trivialbezeichnung Phosphoenolpyruvat für das Produkt.



Enoase  
(rechts: aktives Zentrum)  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Nun braucht bloß noch das verbleibende Phosphat aus dem Molekül abgespalten werden. Dieses wird ebenfalls auf ein ADP-Molekül übertragen und somit nochmals ein Energieträger (ATP) für zelluläre Prozesse bereitgestellt.



Pyruvatkinase  
Q: [www.rcsb.org](http://www.rcsb.org)

Das zugehörige Enzym für den letzten Schritt der Glykolyse nennt man Pyruvatkinase (PK).

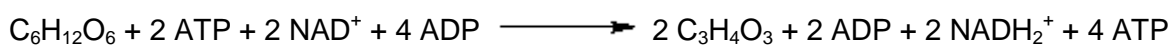
Die Pyruvatkinase wird z.B. durch Alanin und ATP gehemmt. Alanin entsteht in weiteren – ev. möglichen – nachgelagerten Aminosäureaufbauenden Vorgängen direkt aus Brenztraubensäure. Ein hoher Alaninspiegel zeigt also einen Produktüberschuss an.

Die Pyruvatkinase ist ein allostrisches Enzym im Sinne von MONOD. Die Veränderung der Raumstruktur des gesamten Enzyms ist deutlich in der Abb. links zu erkennen.

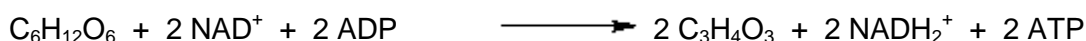
Endprodukt des Gesamtprozesses Glykolyse ist die Brenztraubensäure (BTS, Pyruvat).

### Zusammenfassung (komplexe Betrachtung)

Insgesamt ergibt sich für die Glykolyse (, wenn man dabei das Wasser unbeachtet lässt):



Wenn man, die intern "gleich" wieder verwendeten Stoffe herausnimmt, dann bleibt effektiv:



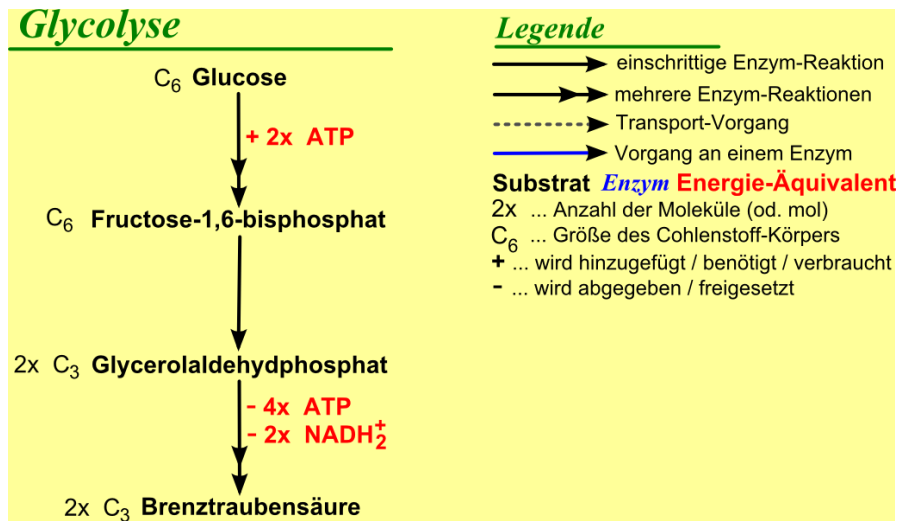
Die Hexokinase, Phosphofruktokinase und die Pyruvatkinase sind irreversibel arbeitende Enzyme, d.h. hier sind keine Rückreaktionen (Gleichgewichte) möglich. Alle anderen Teilschritte können auch rückwärts laufen bzw. stehen in Gleichgewichten.

Die Brenztraubensäure – als überschüssiges Reaktionsprodukt – muss nun schnellstmöglich abgebaut oder weiterverwendet werden. Ansonsten würde sich die Gleichgewichte ungünstiger einstellen (wegen der möglichen Rückreaktionen) und kein weiteres ATP mehr produziert werden. Zu Anderen würde sich die Zelle (durch überschüssiges BTS) gewissermaßen selbst vergiften.

In einfachen Mikroorganismen haben sich verschiedene anaerobe Möglichkeiten der BTS-Entsorgung (→ Gärungen) entwickelt. Höhere Organismen können mit Luftsauerstoff (aerob) die Zerlegung noch weiterführen und durch umfangreiche Oxidationen noch wesentlich mehr Energie aus der Glucose freisetzen (→ Zellatmung).

### Aufgaben:

1. Erläutern Sie anhand des Übersichts-Schemas die wesentlichen Abschnitte der Glycolyse!





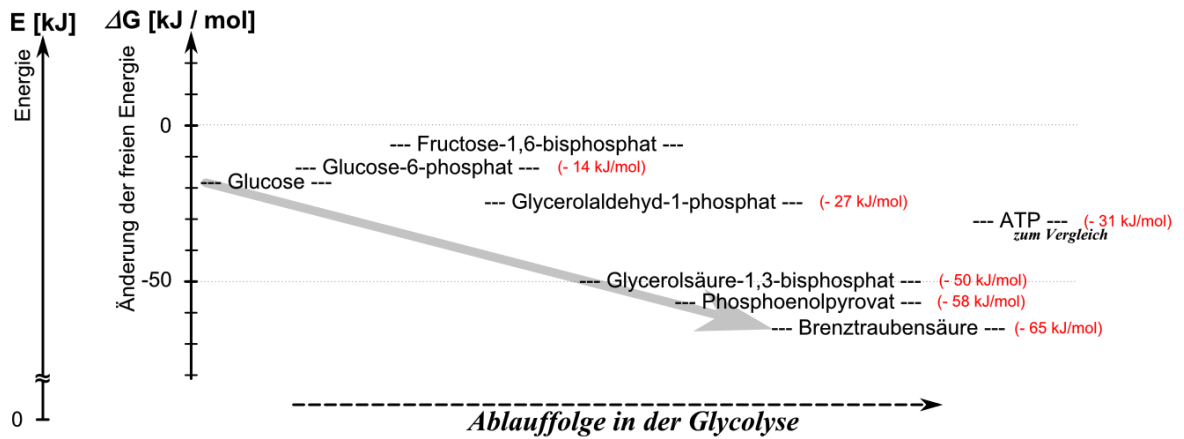
für die gehobene Anspruchsebene:

2. Bei einem Laborversuch wurde für das Enzym Hexokinase die Reaktionsgeschwindigkeiten bei unterschiedlichen Substraten gemessen.

Strukturformel	Name	relative Umsatzgeschwindigkeit
	Glucose	1,00
	Glucosamin	0,95
	Galaktose	0,01

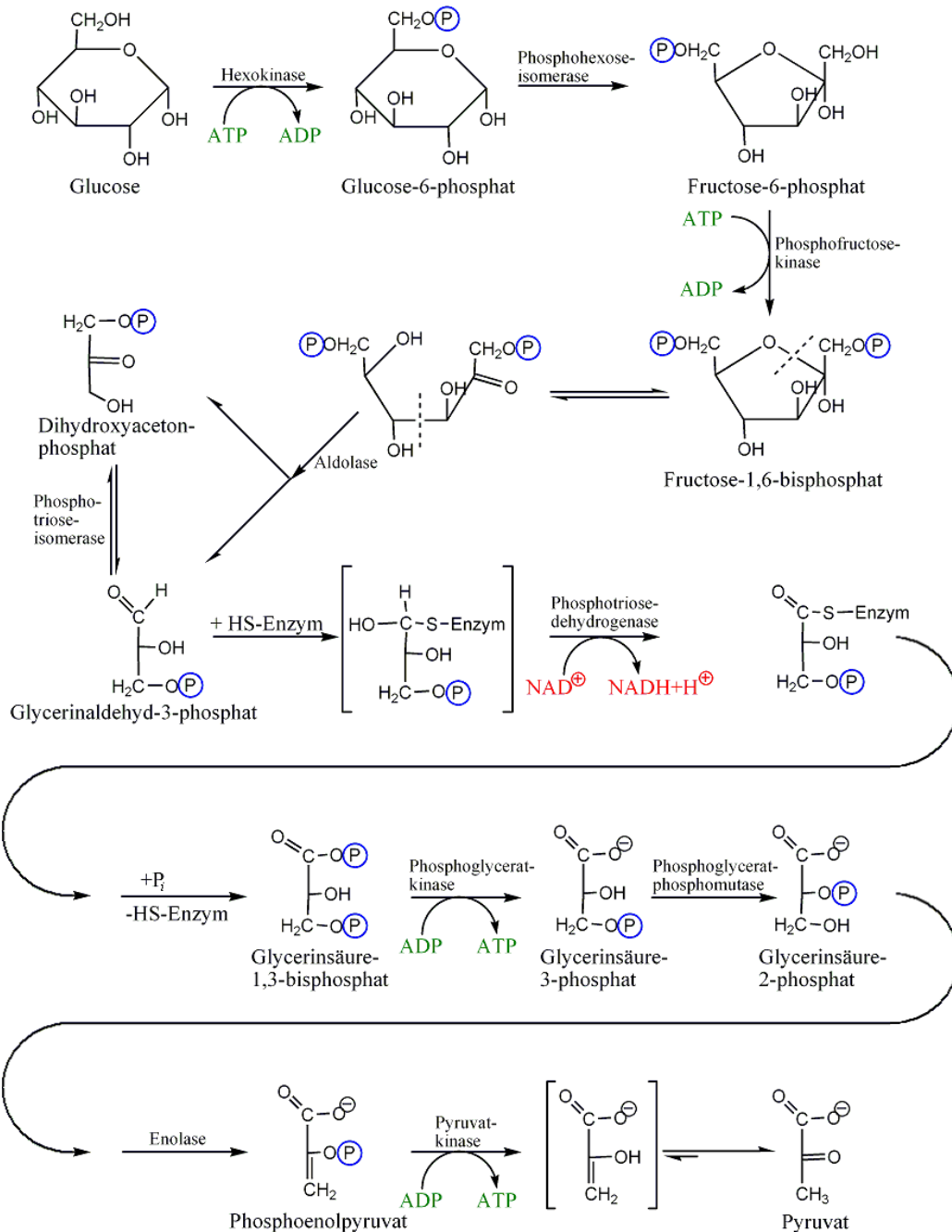
Wie erklären Sie sich die unterschiedlichen Werte? Stellen Sie dabei einen Bezug zu den Strukturen der Substrate her!

3. Im Verlauf aller (freiwillig) ablaufenden Prozesse wird die Energie kleiner (siehe auch untere Abb.). Zeigen Sie die Gültigkeit dieser thermodynamischen Regel (2. Hauptsatz der Thermodynamik) für die Glycolyse? Wie erklärt sich die Ausnahme von der Regel bei einigen Stoffen (G6P und FBP)?



## Aufgaben:

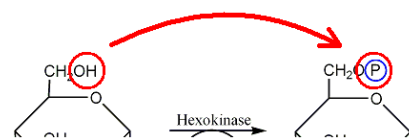
1. Erläutern Sie anhand des nachfolgenden Schemas die ablaufenden Prozesse der Glycolyse!



Q: de.wikipedia.org (Morglin)

2. Markieren Sie die Reaktionsorte (durch Einkreisung und | oder Pfeile)! (siehe Beispiel rechts)

3. Charakterisieren Sie die jeweils ablaufenden Reaktionen hinsichtlich eines Reaktionstyps!



## 5.1.2. Nach der Glycolyse ablaufende anaerobe Vorgänge

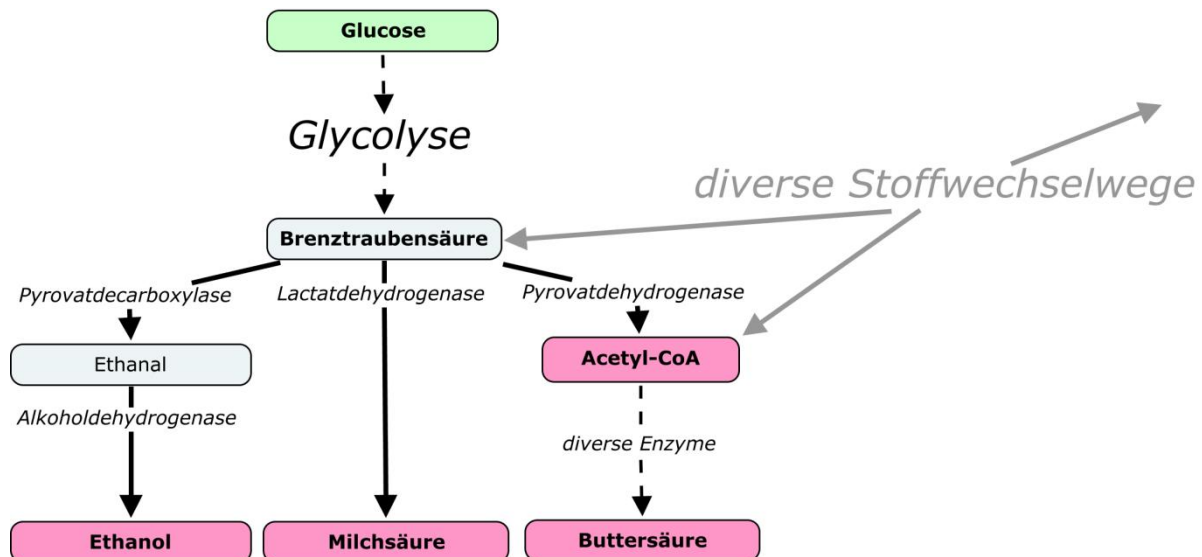
Die Brenztraubensäure aus der Glycolyse muss möglichst schnell in nachfolgenden Prozessen weiterverwendet werden, damit der Stoffwechsel nicht stehen bzw. in den Gleichgewichten hängen bleibt. Auch zum Zweck der Entgiftung muß die Brenztraubensäure (BTS) schnellstmöglich umgesetzt werden.

Diese als Gärungen bezeichneten Vorgänge bilden die unterschiedlichsten – möglichst ungiftigen und ungefährlichen – Stoffe. Der Begriff Gärung geht auf Louis PASTEUR (1822 – 1895) zurück.

Gärungen entsorgen sozusagen das BTS. Niedrige Hefepilze und viele Bakterien bilden Alkohol (Ethanol) als Abprodukt. Der Vorgang wird entsprechend diesem Endprodukt alkoholische Gärung genannt. Andere bekannte Gärungen sind die Milchsäure- und die Buttersäure-Gärung. Die Benennung erfolgt hier ebenfalls nach dem Endprodukt.

Die Milchsäure-Gärung wird von vielen höheren Organismen bei Sauerstoffmangel als Reserveweg genutzt. Buttersäure-Gärung finden wir bei diversen Bakterien. Diese sind z.T. noch zu weiteren Abbau-Leistungen in der Lage.

In den Zellen müssen aber nicht alle Zwischenprodukte gleich entsorgt werden. So mancher Stoff ist dann wieder Ausgangsstoff für andere Stoffwechselwege (Metabolismen). Damit steht den Zellen noch ein alternativer und vor produktiver Weg zur Verfügung. Besonders BTS (Pyrovat) und AcetylCoA (aktivierte Essigsäure) sind zwei zentrale Stoffe in vielen anderen Biosynthesen.



## 5.1.2.1. alkoholischen Gärung

In den Zellen der niederen Pilze (Hefen) und vieler Bakterien wird die Brenztraubensäure in zwei Schritten zu Ethanol (Alkohol, Äthanol, C<sub>2</sub>H<sub>5</sub>OH, Et-OH, Et-ol) abgebaut.

Zuerst wird an der Pyruvat-Decarboxylase Kohlendioxid (CO<sub>2</sub>) abgespalten. Der Vorgang wird auch Decarboxylierung (CO<sub>2</sub>-Abspaltung) genannt.

Das CO<sub>2</sub> wird als freies Gas an die Umgebung abgegeben. In flüssigen Medien wird dies als Gasbildung sichtbar.

Zwischenzeitliches Produkt ist Ethanal (Acetaldehyd, Äthanal, CH<sub>3</sub>-CHO).

Das Ethanal ist noch stärker zellgiftig als Brenztraubensäure und muss deshalb sofort weiter verarbeitet werden. Mittels enzymgebundenen Wasserstoff (NADH<sub>2</sub><sup>+</sup>) wird es an der Alkoholdehydrogenase zu Ethanol reduziert. Ethanol ist für Zellen weniger gefährlich.

Mit der Umwandlung des NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> in die oxidierte Form (NAD<sup>+</sup>) steht nun auch wieder ein Wasserstoff-Akzeptor zur Verfügung. Dieser wird z.B. in der Glykolyse bei der Triose-Oxidation benötigt. Würde die Regeneration des NAD<sup>+</sup> in den nachlaufenden Vorgängen nicht erfolgen, dann wäre ein Mangel in der Glykolyse irgendwann Prozess-stoppend.

Das gebildete Ethanol wird an das Umgebungsmedium abgegeben. In geschlossenen Räumen (z.B. Gärgefäßen) steigt die Konzentration letztendlich auf einen Wert, den auch die Erzeuger (Wein- oder Bier-Hefen) nicht mehr tolerieren können. Sie vergiften sich selbst. Bei einfachen Hefen liegt der maximale Ethanol-Gehalt bei ungefähr 10 bis 12 %. Besonders gezüchtete Dessertweinhaefen bringen es auf 16 % (selten 18 %) Ethanol.

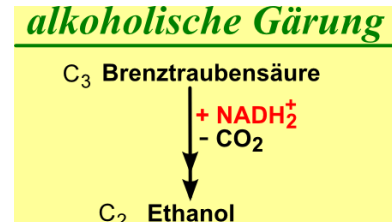
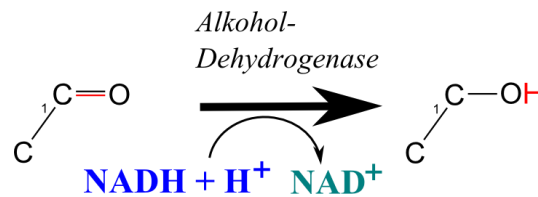
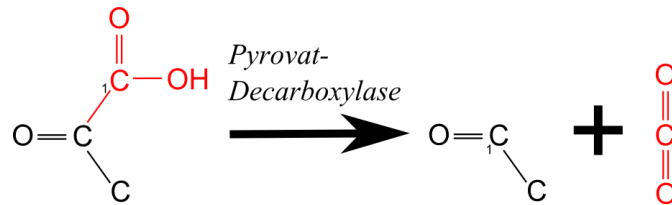
Neben der Getränke-Herstellung wird die alkoholische Gärung im Bäckereihandwerk zur Teigherstellung genutzt. Besonders das gebildete Kohlendioxid ist hier interessant.

Es lässt den Teig aufgehen. Aber auch die geschmackliche "Verbesserung" durch die Spuren von Ethanol sind nicht zu verachten.

Für den vollständigen Ablauf der alkoholischen Gärung sind Sauerstoff-freie Verhältnisse eine wichtige Voraussetzung. Gelangt Sauerstoff an die Mikroorganismen, dann gesellen sich leicht Essigsäure- oder Milchsäure-Bildner dazu (bzw. können sich dann entwickeln). Die Essigsäure-Bakterien "ernähren" sich vom gebildeten Ethanol und bilden daraus Essigsäure. Sie gewinnen ihre "Lebens"-Energie aus der Oxidation des Ethanols zu Ethansäure.

In der Wein-Produktion ist dies natürlich nicht erwünscht. Zum Einen verringert sich der Alkoholgehalt und zum Anderen würde das Produkt sehr sauer schmecken (Essig-Fehler des Weins).

Ausgehend von Glucose, werden bei der alkoholischen Gärung -218 kJ/mol frei (Δ<sub>R</sub>G). Für die Zelle sind das effektiv 2x -14 kJ/mol über die zwei gebildeten ATP-Einheiten.



Kurzübersicht

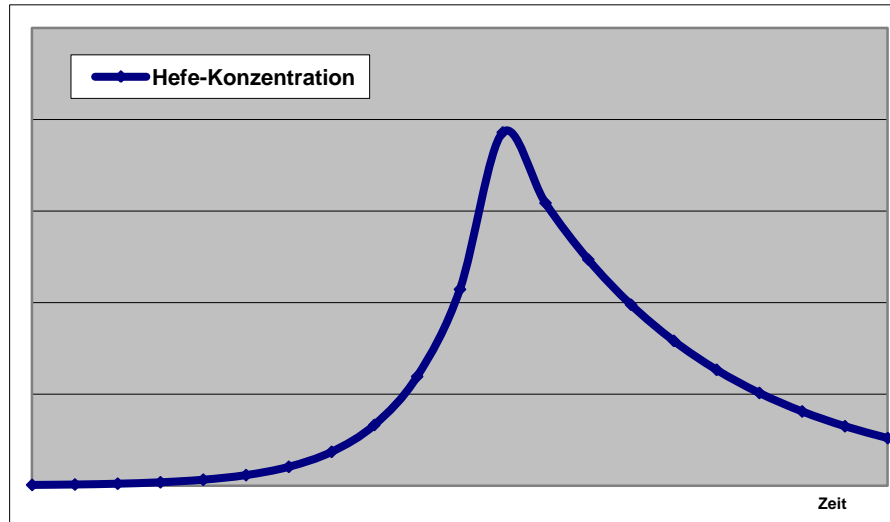
### Aufgaben:

1. Erläutern Sie die wesentlichen Stoffwechsellvorgänge bei der Vergärung von Glucose anhand der Stoffwechselübersicht 1 (Dissimilation)!
2. Stellen Sie die chemische Summengleichung für den gesamten Vorgang auf! ( $\Delta_{RG} = -218$  kJ/mol)

### für die gehobene

### Auspruchsebene:

3. Interpretieren Sie das Diagramm!
4. Skizzieren Sie den Verlauf der Konzentrationen von Glucose und Ethanol mit in das Diagramm ein!



(Verwenden Sie für

Ethanol und Glucose die gleiche Skalierung für die y-Achse (Ordinate)!

### Pflicht-Aufgaben | Pflicht-Experiment:

1. Informieren Sie sich über das Ansetzen eines Gärballons (Hausweinerstellung)!
2. Setzen Sie einen Gärballon mit (gekauftem) Fruchtsaft oder gesammelten Wildfrüchten an! Es darf mit Haushalts-Zucker nachgesüßt werden!

### weitere Aufgaben (für den experimentellen Geist):

3. Notieren Sie alle zwei oder drei Tage die Anzahl gebildeter Blasen im Gärröhrchen! Stellen Sie die Daten graphisch dar und interpretieren Sie das Diagramm!
4. Prüfen Sie das entstehende Gas! Worum handelt es sich?
5. Probieren Sie das Produkt! Aber "Nur ein winziges Schlückchen!"! (Ev. vorher "Die Feuerzangenbowle" von Heinrich SPOERL und Hans REIMANN lesen oder als Film mit Heinz RÜHMANN ansehen! Die Probe ist natürlich nicht verpflichtend! Schwangere, Alkoholiker, Anti-Alkoholiker, streng gläubige Menschen usw. sind vom Test befreit!)

### 5.1.2.1.1. Experimente zur alkoholischen Gärung



**Grundlagen / Prinzipien:**

**Materialien / Geräte:**

**Durchführung / Ablauf:**

-

**Zusatzuntersuchung:**

-

**Hinweise:**

-

Messgeräte für die einfache Alkohol-Gehalts-Bestimmung  
Aneometer

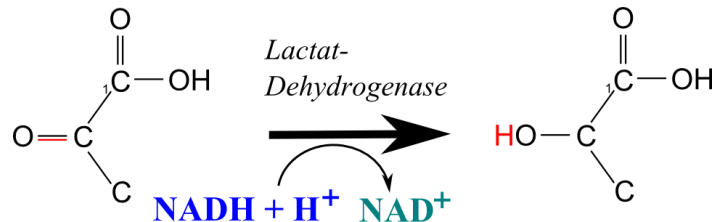
Spektroskop

erklären °Oe (Grad OECHSLE)  
polarisiertes Licht

## 5.1.2.2. Milchsäure-Gärung

Zu dieser Gärungsart sind viele Bakterien und auch die Zellen höherer Organismen fähig. Die Milchsäure-Gärung erzeugt als Endprodukt die namensgebende Milchsäure. Da die Milchsäure – wie fast alle Stoffe – im Cytoplasma gelöst ist, wird häufig nur der Säure-Rest zur Benennung verwendet – das Lactat. In der reinen Biochemie hantiert man traditionell mehr mit den Säure-Resten und den Abkürzungen (Lac).

Organismen, die diesen Vorgang durchführen wollen, müssen über das Enzym Lactatdehydrogenase verfügen. An ihr wird unter Verwendung von enzymgebundenen Wasserstoff ( $\text{NADH}_2^+$ ) Brenztraubensäure in einem Schritt zu Milchsäure reduziert.



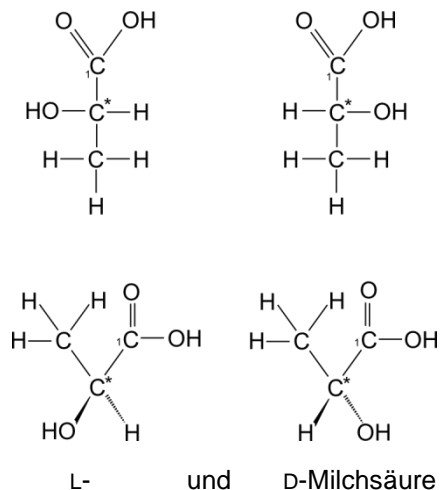
Die Milchsäure-Gärung ist ein weiterer bzw. alternativer Vorgang zur Regenerierung des wasserstoffbindenden Enzyms ( $\text{NAD}^+$ ).

Fände die Regenerierung nicht statt, dann würde über kurz oder lang die Glycolyse wegen  $\text{NAD}^+$ -Mangels stecken bleiben.

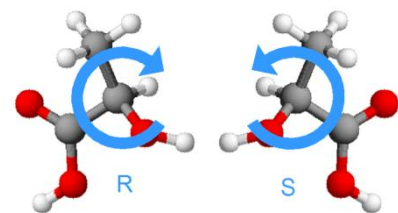
In der Natur gibt es zwei verschiedene Milchsäure-Moleküle. Dies liegt an einem asymmetrischen in der Mitte der Kohlenstoff-Kette. Man unterscheidet die sogenannte L-Milchsäure, bei der die OH-Gruppe (in der FISCHER-Projektion) links (lat.: laevis) steht, von der D-Milchsäure. Bei der D-Milchsäure finden wir die Hydroxyl-Gruppe rechts (lat.: dexter). Es handelt sich hierbei um einen Fall der optischen Isomerie. Beide Moleküle beeinflussen polarisiertes Licht unterschiedlich. Die L-Milchsäure dreht das polarisierte Licht schwach nach rechts – die D-Milchsäure nach links. Die verschiedenen Drehrichtungen werden mit (+) für rechtsdrehend (in den Uhrzeigersinn) und (-) für links (gegen den Uhrzeigersinn) angegeben.

Die meisten tierischen Zellen stellen L-(+)-Milchsäure her. Diese ist optisch rechtsdrehend (+). In manchen chemischen Schriftwerken findet sich auch die synonyme Bezeichnung s-Milchsäure. In Produkten von Mikroorganismen finden wir zumeist Racemate (Mischungen optischer Isomere) aus L-(+)- und D-(-)-Milchsäure, da meist verschiedene Organismen-Arten bei der Herstellung mitwirken. Die D-(-)-Milchsäure hat das Synonym R-Milchsäure. Reine Sorten der optisch aktiven Moleküle werden Enantiomer genannt. D-(R)-(-)-Milchsäure und L-(S)-(+)-Milchsäure sind also Enantiomere der Milchsäure.

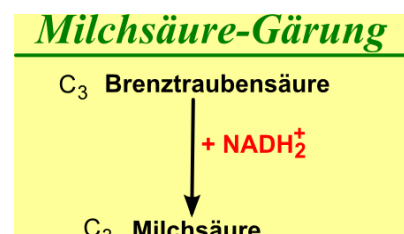
Die Milchsäure-Gärung wird von uns Menschen sehr intensiv zur Konservierung von Lebensmitteln genutzt. Käse, Quark, Sauerkraut sind nur einige ausgewählte Beispiele. In der Landwirtschaft nutzt man sie zur Herstellung der charakteristisch riechenden Silage – zumeist aus Mais-Grünschnitt.



L- und D-Milchsäure



Q: commons.wikimedia.org (Paginazero)



Kurzübersicht



Wir Menschen können die "körpereigene" L-Milchsäure besser verdauen.

Beim Menschen wird bei Muskelaktivitäten die notwendige Energie zuerst durch Milchsäure-Gärung erzeugt. Es fehlt zuerst noch der Sauerstoff in ausreichender Menge, um die übliche Endoxidation durchzuführen. Wenn die Sauerstoff-Versorgung dann steht, wird die Energie durch (→) Zellatmung gewonnen. Bei sehr starker Belastung oder unzureichender Sauerstoffversorgung, wird dann wieder teilweise auf Milchsäuregärung übergegangen. Mittels Lactat-Test wird die Leistungsfähigkeit von Sportlern getestet (Wann endet die primäre Milchsäure-Gärung? Wann setzt die (sekundäre) Milchsäure-Gärung (wieder) ein?).

Entgegen der langläufigen Meinung hat der Muskelkater nichts mit der übermäßigen Milchsäure-Produktion zu tun. Für ihn sind meist Mikro-Risse der Muskelfasern verantwortlich (Überlastung der Muskelfasern). Die Risse und verschiedene Abbauprodukte (aus der Zerlegung der kaputten Muskelfasern) verursachen Reizungen der Nervenenden in der Muskelatur. Durch nicht so belastende Bewegungen der Muskeln können die Risse am Besten repariert (ab- und wieder aufgebaut) werden. Der Muskelkater verschwindet.

### Aufgaben:

- 1. Vergleichen Sie die Milchsäure-Gärung mit der alkoholischen!*
- 2. Stellen Sie für die Milchsäure-Gärung eine vollständige chemische Gleichung auf! Verwenden Sie für die Stoffe die vollständigen Strukturformeln!*
- 3. PASTEURisieren Sie Frisch-Milch! Nach der Abkühlung auf rund 30 °C geben Sie 2 bis 3 Teelöffel frischen Joghurt (! nicht wärmebehandelt) dazu! Lassen Sie das Ganze bei rund 30 °C ein bis zwei Tage stehen! Es darf probiert werden! Werten Sie den Versuch aus!*
- 4. Lassen Sie Frisch-Milch in einer Schale zwei bis drei Tage offen bei Zimmertemperatur stehen! Es darf probiert werden! Werten Sie den Versuch aus!*

### für die gehobene Anspruchsebene:

- 5. Welche Konsequenzen würden sich ergeben, wenn in unseren Muskeln die Milchsäure-Gärung durch die alkoholische ersetzt wäre?*



### 5.1.2.2.1. Milchsäure-Gärung bei Milchsäure-Bakterien

Milchsäure-Bakterien gehören zu den GRAM-positiven, anaeroben – aber aerotoleranten (Sauerstoff-toleranten) – Bakterien. Man unterscheidet die Familie (*f*) *Lactobacillaceae* und *Streptococcaceae*.

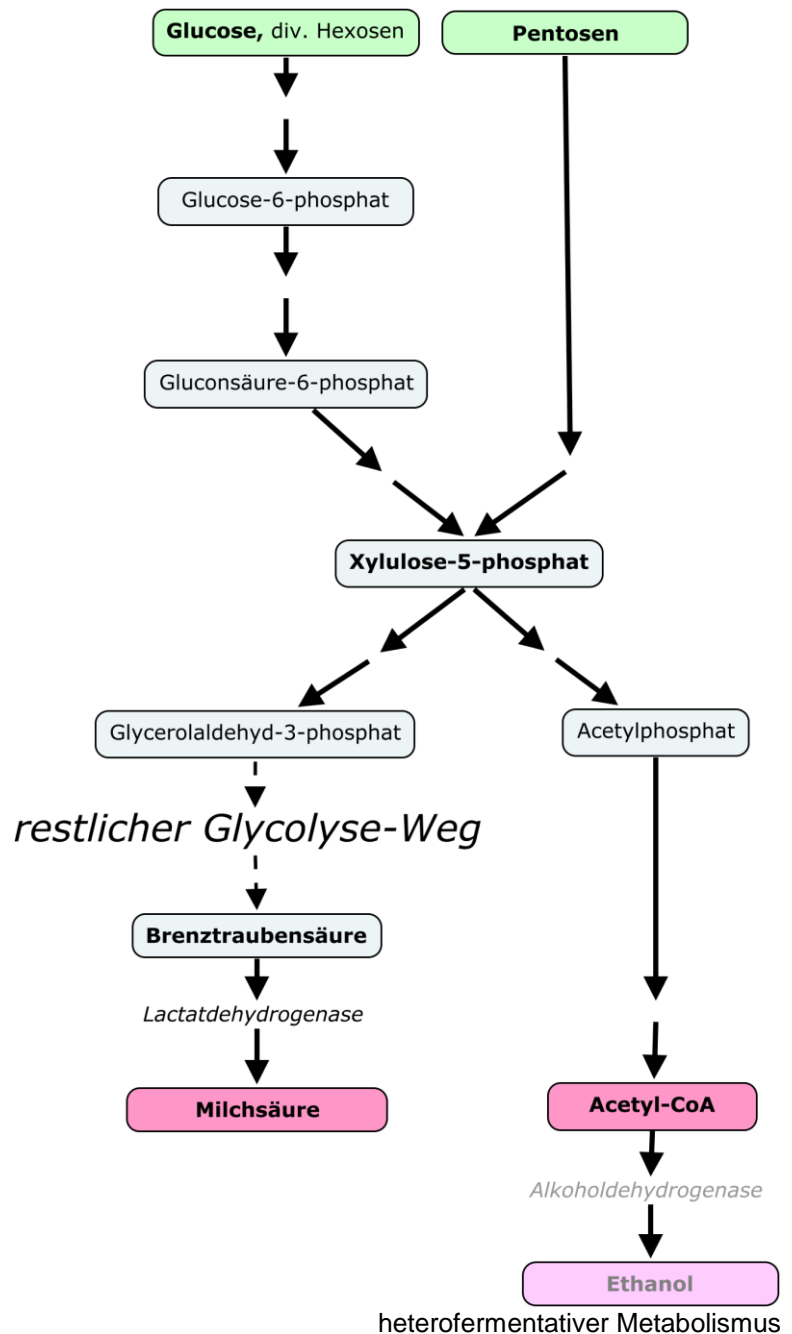
Sie kommen – außer in der Milch und verschiedenen Milch-Produkten – auch sonst weit verbreitet in der Natur vor. Einige sind Krankheitserreger, die meisten sind aber eher unbedenklich. Im menschlichen Verdauungskanal unterstützen sie die Verdauung der Nahrung. Da sie selbst ebenfalls verdaut werden, sind die von ihnen gebildeten Stoffe sehr bedeutsam für eine gesunde Ernährung. Wir finden sie z.B. auch im Vaginal-Schleim, wo sie die Bildung eines keim-tötenden (leicht säuerlichen) Milchsäure-Klimas mit verantwortlich sind.

Es gibt Bakterien-Stämme, die nur linksdrehende (z.B.: Gattung (*G*) *Leuconostoc*) oder nur rechtsdrehende Milchsäure (z.B.: (*G*) *Streptococcus*) produzieren. Einige bilden auch Gemische aus beiden (z.B.: (*G*) *Lactobacillus* und *Pediococcus*).

Einigen Milchsäure-Bakterien fehlt das Enzym Aldolase, welches für die Spaltung der C<sub>6</sub>-Verbindung in zwei C<sub>3</sub>-Körper verantwortlich ist. Wir finden dann keine klassische Glycolyse vor, sondern einen anderen Metabolismus, der sowohl Hexosen – als auch Pentosen – in Milchsäure (Lactat) und Essigsäure (Acetat) bzw. Ethanol (Alkohol) umwandelt.

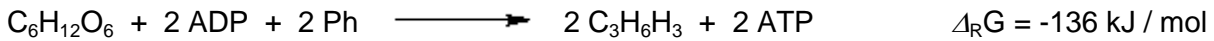
Wir sprechen hier von der heterofermentativen Milchsäure-Gärung (6-Phosphogluconat-Weg).

In den menschlichen roten Blutkörperchen (Erythrozyten) ist der Phosphogluconat-Weg der einzige verfügbare Stoffwechselweg zur Erzeugung von Reduktions-Äquivalenten (NADPH). Erythrozyten besitzen keinen Zellkern und keine Mitochondrien, so dass sie nicht über den Citrat-Cyclus und die Atmungskette verfügen (also keine Zellatmung möglich). Die meisten Körperzellen des Menschen können ebenfalls den Phosphogluconat-Weg beschreiten. In den menschlichen Muskelzellen fehlen aber die Enzyme dieses Metabolismus. Sie betreiben die übliche Milchsäure-Gärung.



Diejenigen Milchsäure-Bakterien, die den üblichen Stoffwechsel-Weg gehen, also über die Glycolyse letztendlich Milchsäure produzieren, nennen wir homofermentative Organismen (z.B.: (*G*) *Streptococcus*).

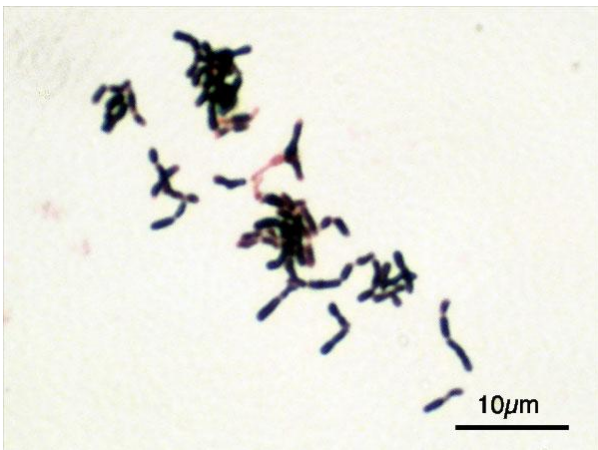
Nettogleichung für den monofermentativen "normalen" Milchsäure-Weg:



Milchsäure-Bakterien der Bifidus-Gruppe gehen noch andere Wege. Zwar werden auch Milchsäure und Acetat (AcetylCoA) als produkte gebildet, der Metabolismus ist aber völlig anders.

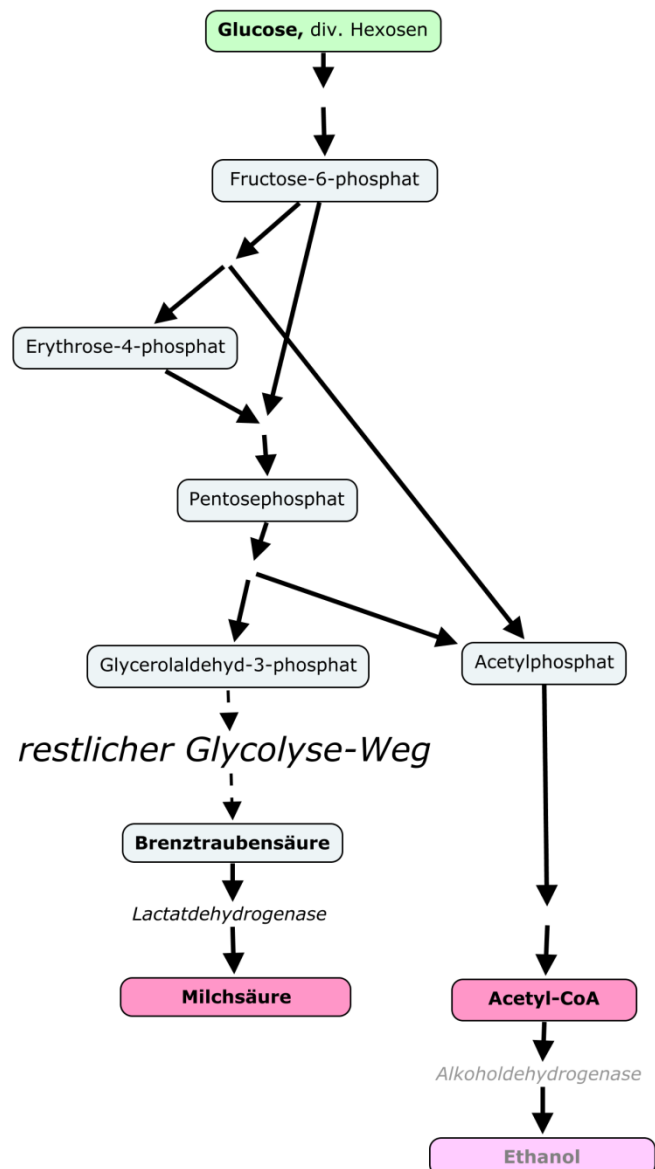
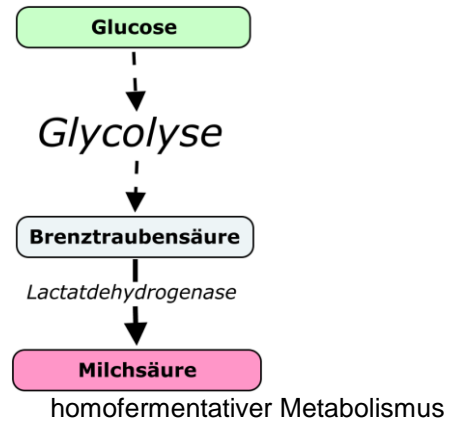
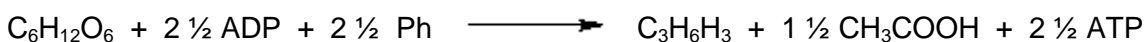
Die Produkte (Joghurt, Käse, Quark, ...) der verschiedenen Milchsäure-Bakterien unterscheiden sich also in der Art der Produkte und auch in deren Zusammensetzung (Mengen-Verhältnisse).

So schwankt der Milchsäure-Anteil zwischen 0,6% (bei (*s*) *Lactobacillus bulgaricus*) bis zu 60 bis 70% (bei (*s*) *Lactobacillus leveticus* und *L. acidophilus*). Spitzenreiter sind die monofermentativen Streptokokken mit an die 99%.



Bifidobacterium adolescentis (GRAM-gefärbt)  
Q: de.wikipedia.org (Y tambe)

Nettogleichung für den Bifidus-Weg:



### 5.1.2.2.2. Bedeutung der Milchsäure-Gärung in der Lebensmittel-Produktion

wichtige Bakterien-Stämme:

- (G ) *Streptococcus*, *Enterococcus*, *Lactococcus*, *Pediococcus* und *Lactobacillus* (homofermentativ: nur Milchsäure)
- (G ) *Leuconostoc* und einige Arten aus der Gattung *Lactobacillus* (z.B.: (A ) *Lactobacillus buchneri*) (heterofermentativ: Essigsäure und Milchsäure)
- (A ) *Bifidobacterium bifidum* (Bifidobakterien-Gärung: 2x Essigsäure und Milchsäure)

Stämme mit unterschiedlichsten Milchsäure-Mengen und Temperaturbedingungen bekannt:

Milchsäure-Anteil von 0,6% (bei (s ) *Lactobacillus bulgaricus*) bis zu 60 bis 70% (bei (s ) *Lactobacillus leveticus* und *L. acidophilus*). Spitzenreiter sind die monofermentativen Streptokokken mit an die 99%.

mesophile (Temperatur-Bereich von 30 bis 40 °C) bis thermophile (Temperatur-Bereich von 45 bis 85 °C) Bakterien bekannt je nach Stamm und Zuchtform, sowie noch anderen Produktionsbedingungen wird ausschließlich D- oder L-Milchsäure bzw. ein Gemisch aus beiden produziert

praktische Nutzung:

- Herstellung von gesäuerten Milch-Produkten (Joghurt, Quark, Buttermilch)
- Herstellung von Sauerkraut, Sauren Bohnen
- bei der Sauerteig-Herstellung → Brotbacken
- Herstellung von Brottrunk (flüssiges Produkt aus Sauerteig-Brot)
- Herstellung von Teewurst, Salami und anderen Rohwürsten
- Herstellung von Futtermitteln (Silage aus Mais-Pflanzen)
- Herstellung von Gimchi (koreanisches Sauergemüse, auch mit Meeresfrüchten)
- Herstellung von Tsukemono (japanisches eingelegtes Gemüse)
- 

konservierender Effekt der Milchsäure  $\text{pH} \approx 4$  (schwache Säure), nur wenige Bakterien usw. können bei so sauren Bedingungen noch überleben (vor allem pathogene menschliche Keime sind eher auf  $\text{pH} = 7$  optimiert)

Umsetzung der Glucose (und anderen Kohlenhydrate), die dann als Lebensbedingungen für andere Mikroorganismen entfallen

indirekte Konservierung (es wurde "natürlich" kein Konservierungsmittel zugesetzt!)

optimale Produktions-Bedingungen

- mindestens 3 % vergärbare Zucker
- Anschneiden, Zerkleinern, Anwelken, Knicken oder Zetten (wenden und verteilen (heuen)) der Biomasse
- Sauerstoff-Abschluß
- Temperaturen 25 – 35 °C oder 45 – 50 °C
- pH zwischen 3,5 und 4,2

### **5.1.2.2.3. Experimente zur Milchsäure-Gärung**



***Grundlagen / Prinzipien:***

***Materialien / Geräte:***

***Durchführung / Ablauf:***

-

***Zusatzuntersuchung:***

-

***Hinweise:***

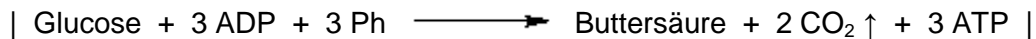
-

### 5.1.2.3. Buttersäure-Gärung

Die Buttersäure-Gärung macht sich durch einen stechenden Geruch bemerkbar. In ranziger Butter (durch Fett- und Fettsäure-Abbau) und im Schweiß ist Buttersäure eine wichtige geruchsbestimmende Komponente.

Bei der Buttersäure-Gärung wird die Brenztraubensäure (BTS, Pyruvat) zuerst zu Acetyl-CoA abgebaut (Dies wird bei der vollständigen Veratmung der Glucose → Zellatmung genauer besprochen. → Einleitung des Citrat-Cyclus). Danach wird aus zwei Einheiten Acetyl-CoA (enzymgebundene Essigsäure, C<sub>2</sub>-Körper) eine Einheit Buttersäure (Butansäure, C<sub>4</sub>-Körper) synthetisiert.

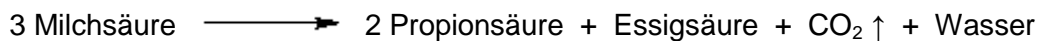
Neben Buttersäure werden von diesen Bakterien nebenbei auch noch Butanol, Ethanol, Aceton und Propanol produziert. Vor allem niedrige pH-Werte fördern diese Nebenproduktionen.



Der genaue Mechanismus der zusätzlichen ATP-Produktion ist noch nicht geklärt.

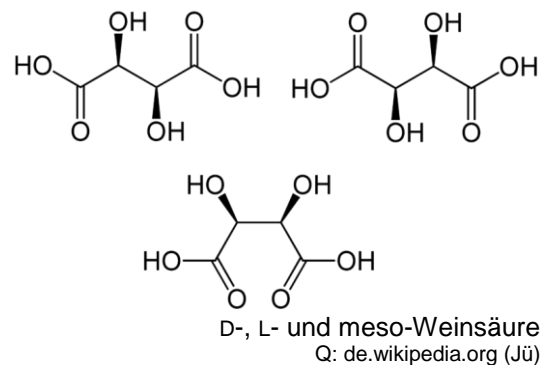
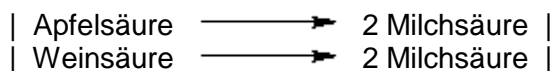
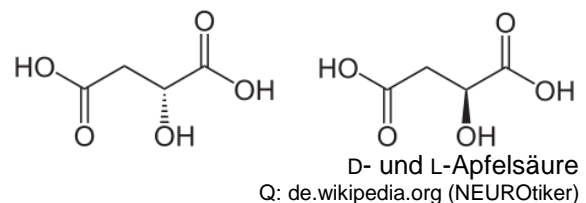
### 5.1.2.4. Propionsäure-Gärung

In der Käseherstellung (Hartkäse, Emmentaler) werden Bakterien eingesetzt, die neben Essigsäure auch Propionsäure (Verhältnis 1 : 2) produzieren. Ausgangsstoff für diesen Weg ist Milchsäure.



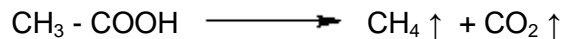
### 5.1.2.5. Milchsäure-Gärung aus Apfelsäure (malolaktische Gärung)

In der Weinherstellung spielt die malolaktische Gärung eine wichtige Rolle. Die zweifachen Säuren der Äpfel und des Weins werden durch spezielle Bakterien zu zwei Einheiten Milchsäure abgebaut. Diese ist wesentlich weniger sauer, weshalb man auch von biologischem Säureabbau spricht.



### 5.1.2.6. Methan-Gärung

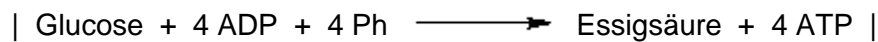
Einige Methan-bildende Bakterien bauen Essigsäure unter Decarboxylierung zu Methan ab.



### 5.1.2.7. Homoacetat-Gärung

nicht zu verwechseln mit der Essigsäure (→ )

die Homoacetat-Gärung ist echte Gärung, da sie ohne Zusatz von Sauerstoff auskommt  
Bakterien, die diese Art der Gärung zur Energie-Gewinnung nutzen sind verschiedene  
Clostridien (z.B. *Clostridium acetium*, *Clostridium thermoaceticum* und *Clostridium formicoaceticum*).



Einige können auch aus dem anorganischen Cohlendioxid ...

<http://de.wikipedia.org/wiki/Homoacetatg%C3%A4rung>

### 5.1.2.7. weitere Gärungen?

Bei den Gärungen wird auch häufig die Essigsäure-Gärung mit erwähnt. Diese ist keine echte Gärung, da bei ihr Sauerstoff gebraucht wird. Aus evolutionärer Sicht ist die Essigsäure-Gärung wohl ein Schritt in Richtung vollständiger Abbau der Kohlenhydrate.

Zur Essigsäure-Gärung sind besonders die Essigsäure-Bakterien fähig. Ethanol wird von ihnen zu noch energieärmerer Essigsäure oxidiert.

#### Aufgaben:

1. Stellen Sie die Formel-Gleichung für die Propionsäure-Gärung auf!
2. Stellen Sie die Strukturformeln der organischen Stoffe aus der Propionsäure-Gärung auf!
3. Ordnen Sie die Methan-Gärung mindestens zwei verschiedenartigen Reaktionstypen zu! Begründen Sie Auswahl!
4. Vergleichen Sie vier selbstgewählte, verschiedene Gärungs-Arten miteinander!

## 5.2. aerobe Dissimilation (Zellatmung)

Der mäßige Energiegewinn aus der Glykolyse reichte für den evolutionären Leistungshunger bald nicht mehr aus. Mehrzelligkeit, das Landleben und die Eigenbewegung (besonders der Tiere) verlangt viel mehr Energie. Dazu kam vor 2,3 Milliarden Jahren ein weiterer unangenehmer Effekt – durch die Erfindung von Chemo- und Photosynthese stieg der Sauerstoffanteil in der Atmosphäre. Die aufkommenden Pflanzen begannen die Umgebung zu vergiften. Einige bakterienähnliche Organismen entwickelten Enzymbestecke, die den Sauerstoff für die Verarbeitung von Nährstoffen (hauptsächlich Glucose) nutzen konnten. Interessanter Nebeneffekt war, dass durch den verfügbaren Sauerstoff die "Verbrennung" energetisch viel weiter geführt werden konnte. Die unscheinbaren Bakterien (Proteobakterien, (*O*) *Rickettsiales*) verfügten über viel mehr Energie. Deshalb waren sie wohl auch eine beliebte Nahrung für größere Mikroorganismen (Makrophagen, Fresszelle; was anderes als Einzeller gab es damals noch nicht!). Bei mindestens einem Organismus scheint es mit der Verdauung der Sauerstoffnutzer nicht richtig geklappt zu haben. Die Sauerstoff-fressenden Mikroorganismen verblieben in der Fresszelle und es entwickelte sich eine höchst effektive Symbiose. Die großen – wahrscheinlich auch gut beweglichen - Makrophagen sorgten durch "Fressen" und "Verdauen" weiterer Bakterien für genug organisches Material. Die bereitgestellten Nahrungs-Bausteine (z.B. Glucose, BTS) wurden dann von den kleinen Sauerstoffnutzern sehr effektiv in Energie (ATP) umgewandelt. Im direkten Stoffaustausch stellten die Sauerstoffnutzer diese ATP-Moleküle den Makrophagen – ihren Wirten – zur Verfügung.

Diese Organismen-Ehe (Symbiose) ist bis heute äußerst erfolgreich. Die kleinen Sauerstoffnutzer kennen wir heute als Mitochondrien und die großen Fresszellen haben sich zu den großen Organismengruppen der Eukaryonten (Pflanzen, Tiere, Pilze) weiterentwickelt. Ausführlich wird diese Entwicklung mit der Endosymbionten-Theorie (→ serielle Endosymbionten-Theorie, SET) dargestellt.

Die eukarotischen Zellen und auch die Mitochondrien bereiten die Glucose über den Weg der Glykolyse vor. Nur wird jetzt das Pyrovat nicht über die Gärungen entsorgt, sondern in den Zitrat-Zyklus eingeschleust. Dieser stellt sozusagen die stoffliche Entsorgung (Entgiftung; genau wie bei den Gärungen) sicher.

Der Zitrat-Zyklus baut das Pyrovat vollständig zu Kohlendioxid ab. Die dabei freiwerdende Energie ist weitgehend stofflich gebunden und wird anschließend in der Atmungskette praktisch (zell-)nutzbar gemacht.

Den gesamten Vorgang nennen die Biochemiker biologische Oxidation. Sie setzt sich aus Substratoxidation und Endoxidation zusammen. Die Endoxidation wird in der Atmungskette realisiert. Die Substratoxidation umfasst die Vorgänge Glykolyse und Zitrat-Zyklus.

<b>Zellatmung (biologische Oxidation)</b>		
<b>Glykolyse</b>	<b>Zitrat-Zyklus</b>	<b>Atmungskette</b>
Glucose → → Pyrovat (BTS)	→ CO <sub>2</sub>	(Hauptenergiegewinnung)
<b>Substratoxidation</b>		<b>Endoxidation</b>

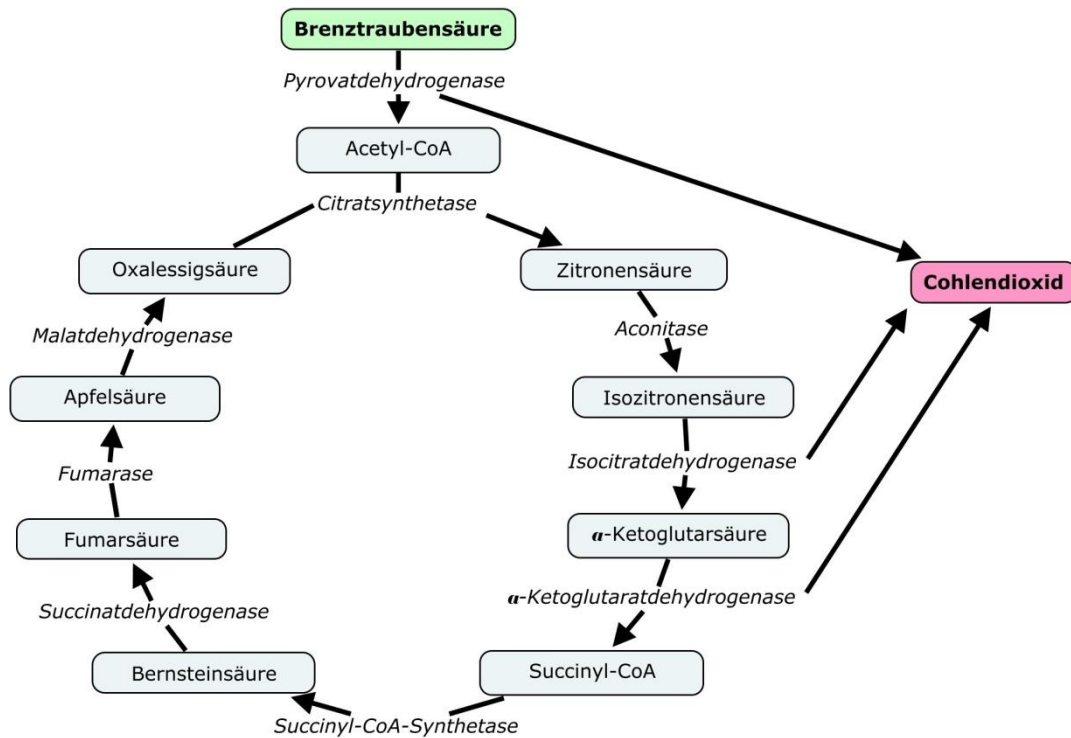
Wie groß der Energie- und Stoff-Umsatz bei einem Erwachsenen ist, kann man vielleicht er-messen, wenn man weiss, dass an einem Tag 40 kg ATP umgesetzt werden. Praktisch sind nur wenige Gramm wirklich vorhanden, die aber ständig verbraucht und wieder regeneriert werden. Auch die nachfolgenden Zahlen sind beeindruckend. So bräuchte eine Bakterienzelle 20 bis 60 Mrd. Moleküle ATP, um alle eigenen Bio-Moleküle einmal herzustellen. Menschliche Zellen sind ungefähr 1000x größer, was eben auch bedeutet, dass entsprechend mehr ATP gebraucht wird (20 – 60 Bill. (10<sup>12</sup>) Moleküle).

## 5.2.1. Zitrat-Zyklus

Der Zitrat-Zyklus (Citrat-Cyclus, Zitronensäure-Zyklus, KREBS-Zyklus; engl.: citrat cycle) ist ein sehr effektiver Weg zum Abbau des Pyrovats. Der letztendliche Energiegewinn ist gut 15x größer, als nur durch die Glycolyse.

Endprodukt des stofflichen Abbaus ist das Cohlendioxid – ein energiearmes, anorganisches Molekül.

Das Übersichtsschema berücksichtigt nur den Stoffweg mit den zugehörigen Enzymen. Nebenprodukte (wie z.B. Wasser) und energiehaltige Moleküle (ATP usw.) werden erst einmal nicht in die Übersicht einbezogen.



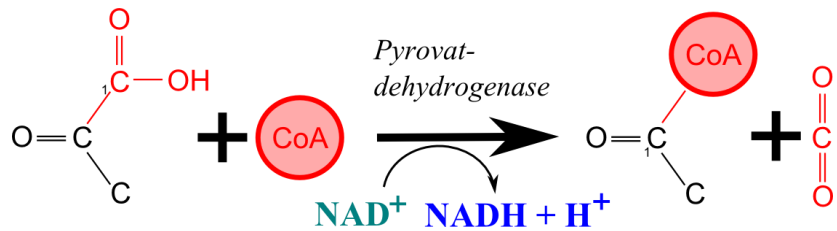
Den Zitrat-Zyklus kann man in vier Abschnitte einteilen:

1. Vorbereitungsreaktionen
2. Eintritt in den Zyklus
3. Oxidation und Decarboxylierung (Energiegewinn und Abbau)
4. Regeneration des Akzeptor (Schließen des Zyklus)



## Vorbereitungsreaktionen

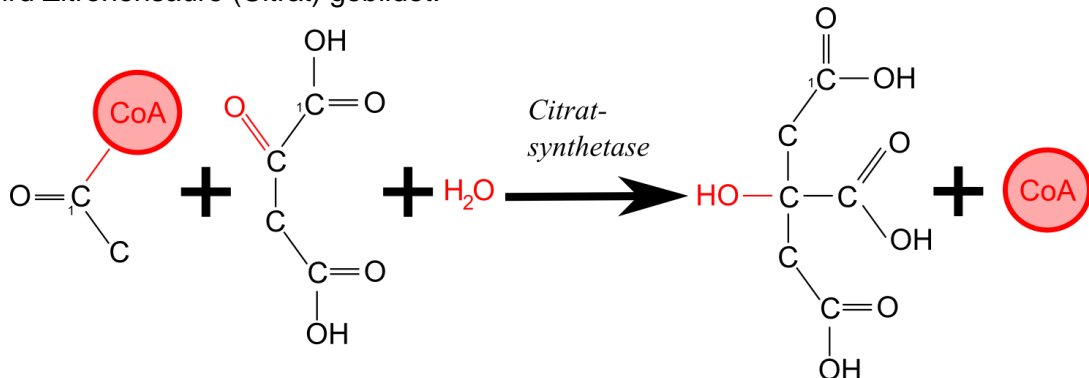
Das Pyruvat (BTS) wird zuerst von der Pyruvatdehydrogenase unter Verbrauch von Coenzym A (CoA) decarboxyliert. Dies bedeutet, es wird Kohlendioxid abgespalten. Aus dem C<sub>3</sub>-Körper wird so ein C<sub>2</sub>-Körper.



Der freiwerdende Wasserstoff wird am Coenzym NAD<sup>+</sup> gebunden. Das gebildete Acetyl-CoA (aktivierte Essigsäure) ist auch Ausgangs- und Endprodukt sehr vieler anderer Metabolismen (Biosynthesen). Über diesen Stoff gibt es für die Zelle auch viele Möglichkeiten, Ersatzwege und Alternativen zu gehen oder Defizite auszugleichen.

## Eintritt in den Zyklus

Im Zitrat-Zyklus wird das Acetyl-CoA an die Oxalacettsäure (Oxalacetat, C<sub>4</sub>-Körper) gebunden. Die Oxalacettsäure ist der Akzeptor (Stoffaufnehmer) im Zitratzyklus. In der ablaufenden Reaktion wird Zitronensäure (Citrat) gebildet.

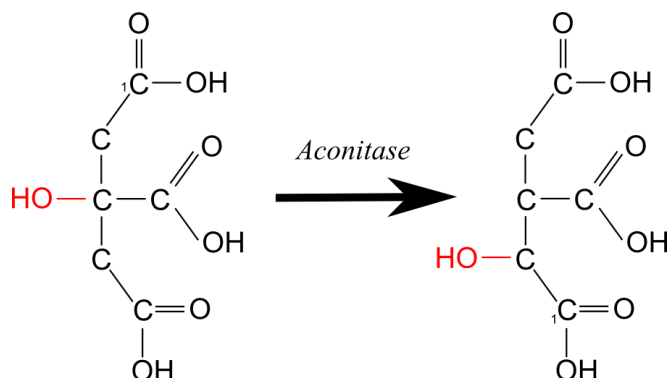


Diese besteht aus sechs C-Atomen (C<sub>6</sub>-Körper). Die Zitronensäure – als erste fassbare Substanz im Zyklus - gab dem Metabolismus auch seinen Namen. In der Literatur findet man den Prozess seltener unter dem Namen seines Aufklärers Hans Adolf KREBS (1900 – 1981). KREBS beschrieb die wesentlichen Züge dieses biochemischen Vorgangs 1937. Im Jahr 1953 erhielt er dafür den NOBEL-Preis für Medizin.

Der Eintritt in den Zyklus (weil der Metabolismus ja letztendlich wieder zu Oxalacettsäure führt) wird von der Citratsynthetase (CS) katalysiert.

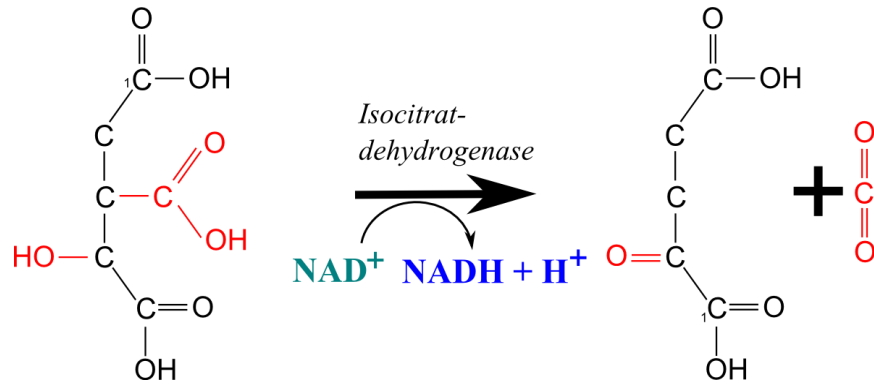
In einer Umlagerungsreaktion (Isomerisierung) wird aus Zitronensäure die Isozitronensäure (Isocitrat, 2-cis-Aconitat). Dies passiert am Enzym Aconitase.

Die Isozitronensäure (C<sub>6</sub>-Körper) wird nun weiter schrittweise decarboxyliert und reduziert.



## Oxidation und Decarboxylierung (Energiegewinn und Abbau)

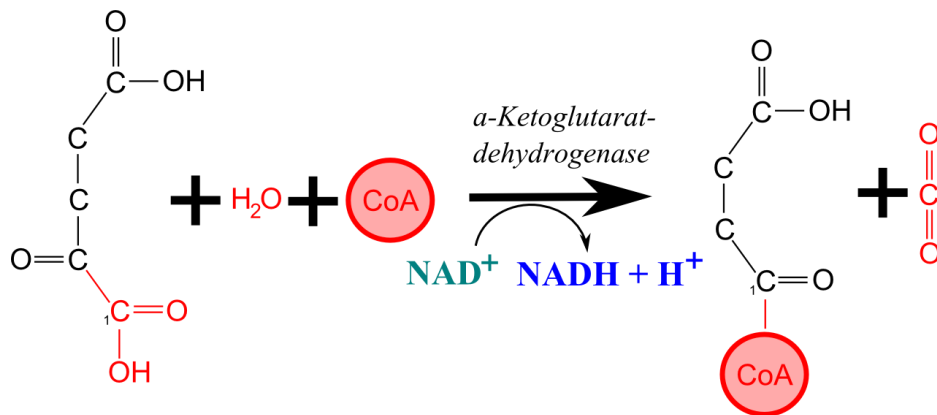
An der Isocitratdehydrogenase kommt es nun zu einer weiteren Decarboxylierung und Dehydrierung. Die Bildung der  $\alpha$ -Ketoglutarate ( $\alpha$ -Ketoglutarat;  $C_5$ -Körper) ist Geschwindigkeitsbestimmend für den gesamten Zitronensäure-Zyklus.



Die Isocitratdehydrogenase wird durch ADP nichtkompetitiv aktiviert.

$NADH_2^+$  selbst hemmt das Enzym durch direkte Verdrängung des  $NAD^+$ .

Das nächste genutzte Enzym – die  $\alpha$ -Ketoglutaratdehydrogenase – ist ebenfalls ein Schlüsselenzym im Zitrat-Zyklus.  $\alpha$ -Ketoglutarate wird an diesem Enzym mit dem Coenzym A gekoppelt.

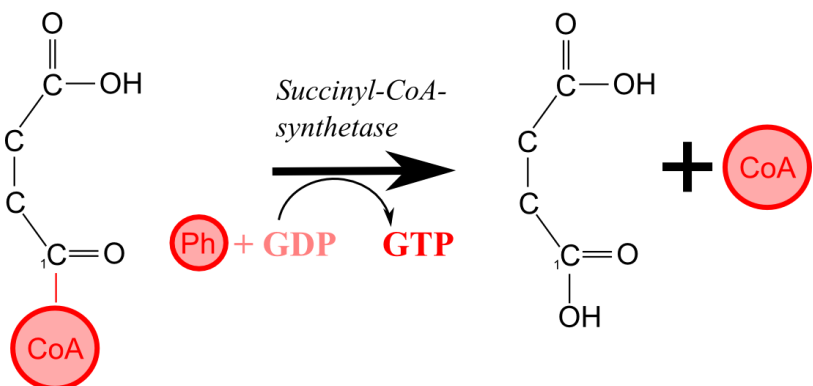


Unter Verbrauch von Wasser wird Kohlendioxid abgespalten und der freiwerdende Wasserstoff an  $NAD^+$  gebunden. Das Produkt dieser Reaktion ist die enzymgebundene Bernsteinsäure (Succinyl-CoA). Die Bernsteinsäure (Succinat) ist ein Molekül mit vier C-Atomen.

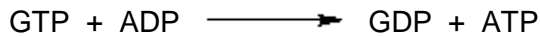
In vielen – etwas älteren – Büchern wird der nachfolgende Schritt mit in den gerade beschriebenen integriert. Die kurzzeitige Integration von Coenzym A in den Zyklus wird dann nicht betrachtet. Das Coenzym macht hier seinem Namen alle Ehre und wird als solches an der Succinyl-CoA-synthetase gebraucht.

Unter Bildung von GTP (Guanosintriphosphat; ein ATP-Äquivalent) aus Phosphorsäure (Phosphat) und GDP (Guanosindiphosphat) wird das Coenzym A wieder abgespalten. Es bleibt das  $C_4$ -Molekül Bernsteinsäure (Succinat) über.

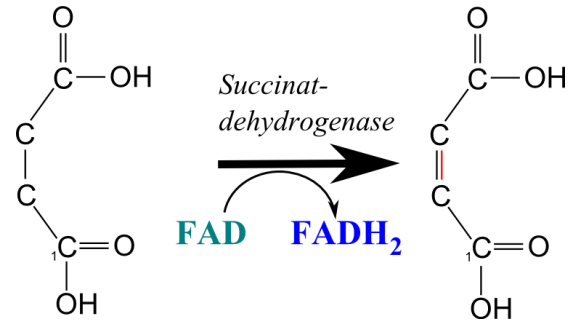
Die Succinyl-CoA-Synthetase katalysiert diesen Prozess. Dieser Schritt ist der einzige im Zitrat-Zyklus, der direkt für die Zelle nutzbare Energie liefert.



Das GTP kann mit ADP zu ATP und GDP reagieren. Ein Molekül GTP entspricht praktisch einem Molekül ATP. Man spricht bei GTP auch von einem ATP-Äquivalent.



Die Bernsteinsäure wird nun an der Succinatdehydrogenase (SDH) zu Fumarsäure (Fumerat) oxidiert. Der dabei entzogene Wasserstoff wird wieder sofort Enzymgebunden. Diesmal ist es das Flavinadenindinucleotid (FAD), was diese Aufgabe übernimmt.



### Regeneration des Akzeptors (Schließen des Zyklus)

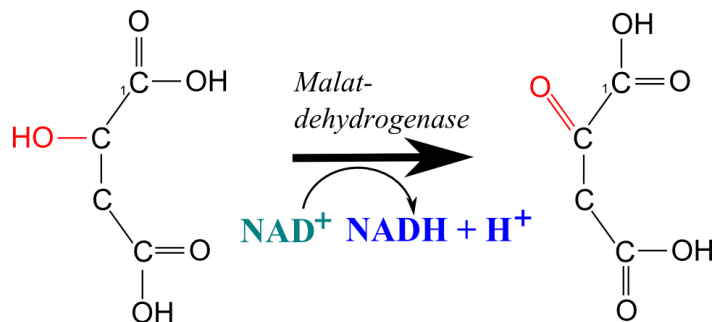
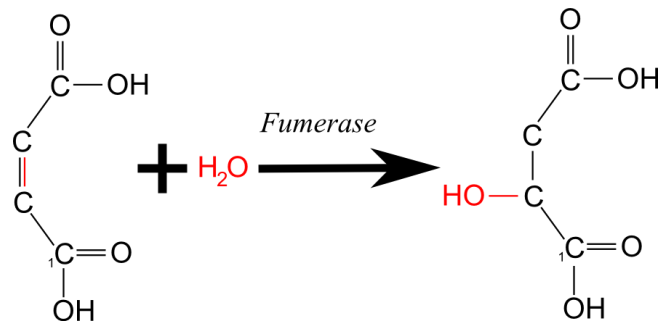
Damit ist der wesentliche Teil der Energiegewinnung vollzogen.

Nun beginnt die Regeneration des Akzeptors für den Neustart des Zitrat-Zyklus.

Mittels Wasser wird an der Fumerase die Fumarsäure zu Apfelsäure (Malat; C<sub>4</sub>-Körper) umgewandelt.

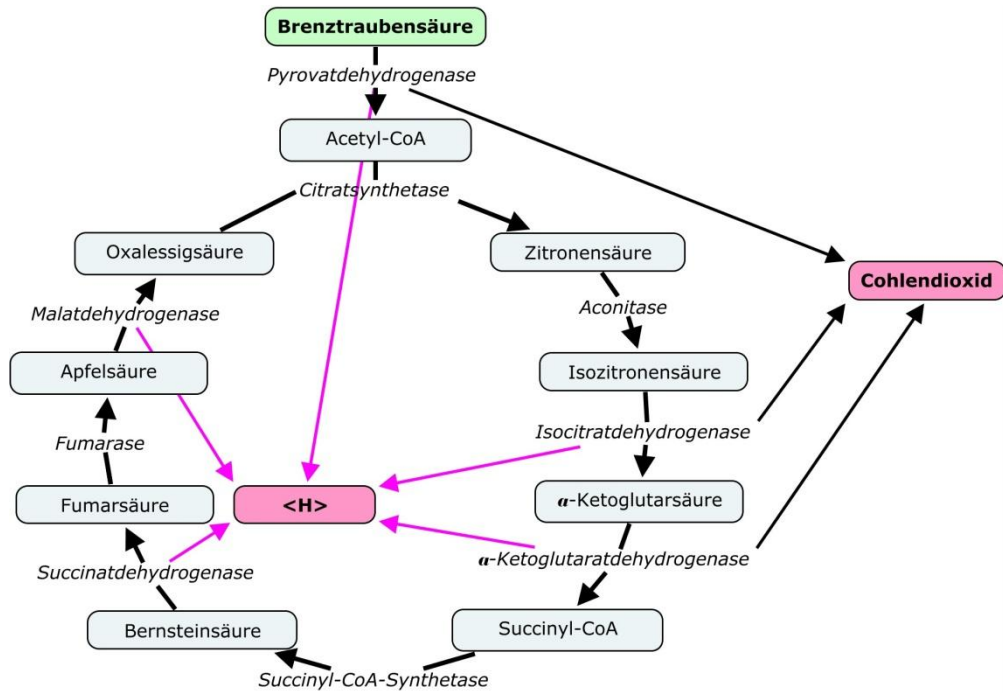
In einer letzten Oxidation wird nochmals Wasserstoff entzogen und Enzymgebunden. An der Malatdehydrogenase (MDH) wird dazu Apfelsäure zu Oxalessigsäure (Oxalacetat) umgebaut.

Die Oxalessigsäure steht nun als Akzeptor für weiteres Acetyl-CoA zur Verfügung. Damit kann der Zyklus beliebig weiterlaufen. Da aus einem Glucose-Molekül am Ende der Glycolyse zwei Pyruvat-Moleküle entstanden sind, muss der Zyklus für jedes Glucose-Molekül auch zweimal arbeiten.



## Abschlussübersicht

Betrachtet man den enzymgebundenen Wasserstoff als (für die Zelle weaternutzbare) Reaktionsprodukte, dann ergibt sich ein leicht verändertes Übersichtsschema für den Zitrat-Zyklus. Nebenprodukte (z.B. H<sub>2</sub>O) oder schon verfügbare Energie sind in diesem Schema nicht beachtet worden.



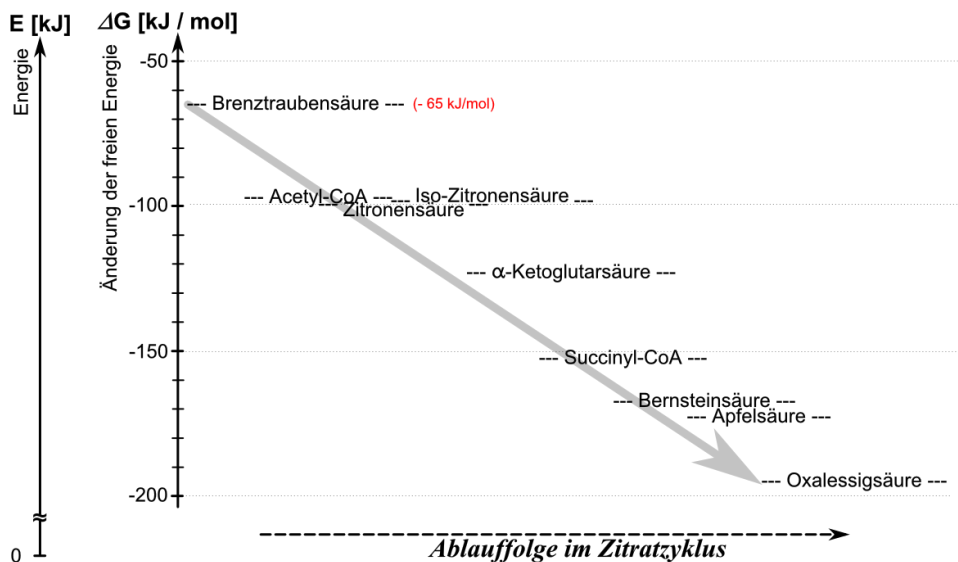
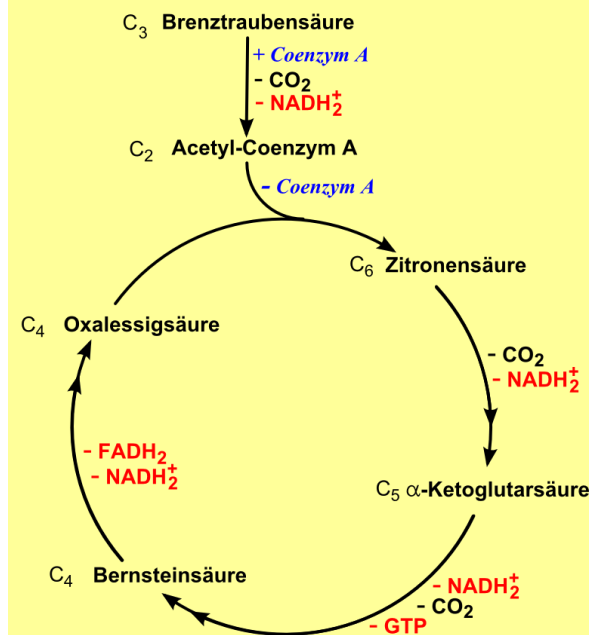
## Aufgaben:

1. Erläutern Sie anhand des Schemas die ablaufenden Prozesse des Zitrat-Zyklus!
2. Berechnen Sie, wie viele Einheiten Energie (ATP-Äquivalente) und enzymgebundener Wasserstoff (z. B.  $\text{NADH}_2^+$ -Äquivalente) aus einem Molekül Glucose bis zum Abschluss des Zitronensäure-Zyklus gebildet werden!

für das gehobene Anspruchsniveau:

3. Stellen Sie für die Isocitratdehydrogenase ein Flussdiagramm mit den Einflussfaktoren auf!
4. Interpretieren Sie das nachfolgende Diagramm!

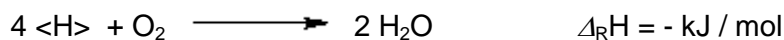
## Zitronensäure-Zyklus



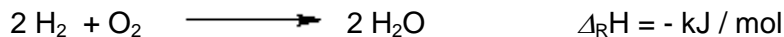
## 5.2.2. Atmungskette (Endoxidation)

Der ganze Aufwand im Zitrat-Zyklus hat noch nicht wirklich viel Energie hervorgebracht. Bis hier verfügt die Zelle / das Mitochondrium nur über eine Vielzahl von Reduktions-Äquivalenten bzw. Enzym-gebundenen Wasserstoff. Dieser muss nun auch schnellstens weiterverwendet werden, sonst kommt es zu Hemmungen an einigen Enzymen des Zitrat-Zyklus. Es würden die Moleküle FAD und NAD<sup>+</sup> fehlen, da diese sich nach dem Durchlauf des Citrat-Zyklus in den Wasserstoff-beladenen, oxidierten Formen FADH und NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> befinden. Sie stehen somit nicht als Ausgangsstoff für entsprechende Reaktionen im Zitrat-Zyklus zur Verfügung. Der Zyklus würde stoppen, da die notwendigen Ausgangsstoffe (z.B. oxidierte Coenzyme) nicht mehr zur Verfügung stehen.

Der Mechanismus zum Umwandeln der Reduktions-Äquivalente in Energie erfolgt in der sogenannten Atmungskette. Der Vorgang wird auch als Endoxidation bezeichnet. Letztendlich wird nämlich Wasserstoff mit Sauerstoff zu Wasser umgesetzt.



Diese Reaktion ist dem Leser vielleicht von Knallgasreaktion, Schweißbrenner, Brennstoffzelle usw. usf. bekannt:

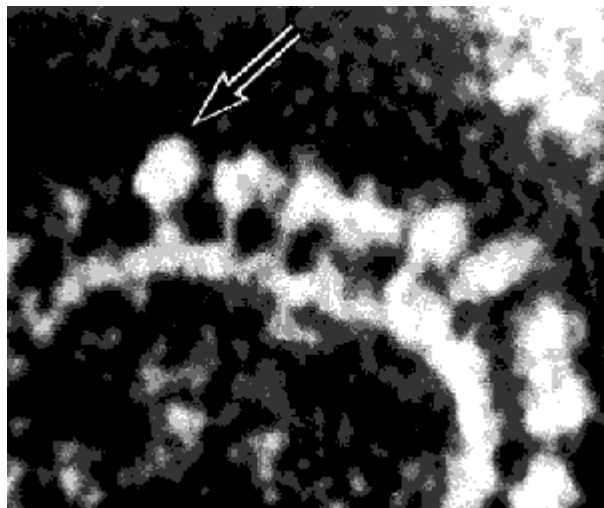


Es handelt sich bei allen Prozessen um die Verbrennung von Wasserstoff in reinem Sauerstoff oder Luft-Sauerstoff. Immer sind es Vorgänge mit hoher Energieabgabe.

Aus unserem Exkurs zur Energie wissen wir, dass die Reaktionsenergie immer von den Ausgangsstoffen und den Reaktionsprodukten abhängt, nicht vom Weg. Das bedeutet, auch in den Mitochondrien muss diese Energie frei werden. Schnell wird klar, dass dies in einer besonderen Weise (auf einem besonderen Weg) passieren muss. Schließlich schwimmen die Mitochondrien nicht als glühende Objekte durch das Cytoplasma und knallen tut es auch nicht ständig.

Der Trick liegt in der direkten und schrittweisen Energie-Übertragung. An dieser sind mindestens sieben verschiedene Enzyme in drei produktiven Redoxsystemen und die ATP-Synthase beteiligt. In unserer vereinfachten Betrachtung gehen wir nur auf die vier wichtigsten Systeme ein.

Der größte Enzymkomplex ist die ATP-Synthase. Sie ist sogar auf elektronenmikroskopischen Aufnahmen sichtbar. Das auch Komplex V genannte Enzym ist für die Bildung des ATP's aus ADP und Phosphat verantwortlich.



ATP-Synthase an der inneren Mitochondrien-Membran (EM-Aufnahme)  
Q: <http://www.bio.miami.edu/~cmallery/255/255etc/EM.htm>

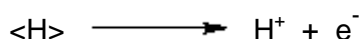
## Ablauf der Atmungskette

Glycolyse und Zitrat-Zyklus haben die Glucose stofflich vollständig abgebaut. Dabei entstand schon etwas ATP bzw. GTP.

Die Reduktions-Äquivalente  $\text{NADH}_2^+$  und  $\text{FADH}_2$  liegen nun in reichlicher Anzahl in der Matrix vor. Die Enzyme der Atmungskette befinden sich in der inneren Mitochondrien-Membran.

Das  $\text{NADH}_2^+$  übergibt seinen Wasserstoff an das erste Redoxsystem (Redox-Komplex I, NADH-Q-Reduktase; in der Abb.: I).

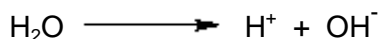
Der praktisch atomare Wasserstoff wird in Elektron und Proton (Wasserstoff-Ion) zerlegt.



Ein sehr großer Teil der Energie steckt in den Elektronen.

Diese sehr energiereichen Elektronen ( $2 \text{e}^-$ ) werden vom Enzym / Redoxsystem aufgenommen und innerhalb der Membran zu weiteren Enzymen / Redoxsystemen (z.B. Chinon-Hydrochinon-System; Q10) weitergeleitet. Die überbleibenden Wasserstoff-Ionen (Protonen) werden in den Intermembranraum zwischen der inneren und der äußeren Mitochondrien-Membran transportiert.

Die von den Elektronen abgezogene Energie wird dazu benutzt, um insgesamt vier Protonen (Wasserstoff-Ionen,  $\text{H}^+$ ) in den Intermembranraum zu transportieren. Der Transport durch die Membran wird auch Translokation genannt. Weitere notwendige Protonen stammen aus der Dissoziation des Wassers (Hydrolyse, Autoprotolyse, hier vereinfacht!) in der Matrix:

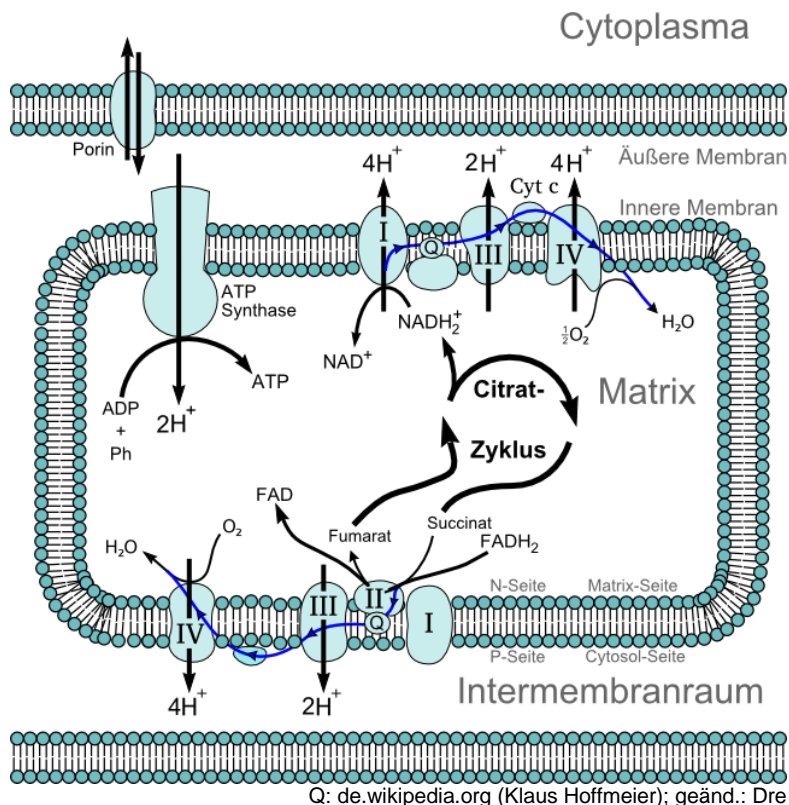
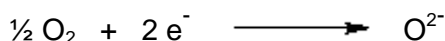


Die Elektronen haben beim Durchwandern des ersten Redoxsystems etwas an Energie verloren. Ihre Energie reicht aber noch gut aus, um am zweiten Redoxsystem (Cytochrom-Reduktase, Cytochrom b; in der Abb.: III) den Vorgang zu wiederholen.

Wieder werden Wasserstoff-Ionen – diesmal allerdings nur zwei – in den Intermembranraum transportiert.

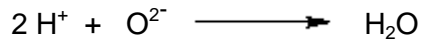
Auch hier verringert sich die Energie der Elektronen. Sie reicht aber immer noch aus, um am dritten Redoxsystem (Cytochromoxidase; Cytochrom c, in der Abb.: IV) den Vorgang ein drittes und letztes Mal ablaufen zu lassen. Diesmal werden wieder vier Protonen durch die Membran geschleust.

Das Cytochrom c dient nur als Transporteur für die Elektronen. An der Cytochromoxidase (Redoxsystem IV) werden die energiearmen Elektronen auf Sauerstoff-Atome übertragen. Dabei entstehen Oxid-Ionen, die sich in der Matrix konzentrieren.





Wasserstoff-Ionen und Oxid-Ionen könnten nun sofort zum Endprodukt der Atmungskette reagieren:

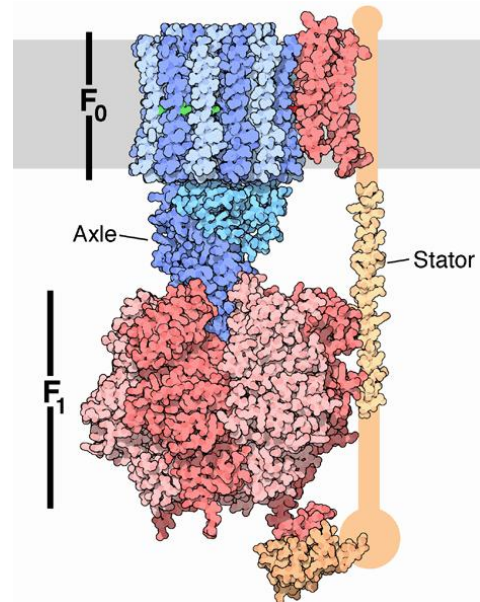


wenn da nicht ein kleines Problem wäre. Sie liegen auf verschiedenen Seiten der inneren Mitochondrien-Membran.

Da sich auf der einen Seite die vielen positiv geladenen Wasserstoff-Ionen und auf der anderen Seite die negativen Oxid-Ionen und viele Hydroxid-Ionen aus der Wasserspaltung (Hydrolyse) befinden, liegt ein großes elektrisches Potential an der inneren Mitochondrienmembran vor.

Dieses Potential nutzt die ATP-Synthase zur Bildung von ATP. Durch einen Tunnel in diesem Enzym werden die Protonen wieder in die Matrix geleitet. Beim Zurückleiten von jeweils zwei Protonen wird immer ein Molekül ATP gebildet. Nachfolgend kommt es auch zur Vereinigung der Wasserstoff- und Oxid-Ionen zu einem Wasser-Molekül.

Die ATP-Synthase ist ein molekularer Motor. Mit der F<sub>0</sub>-Domäne ist das Enzym in der Membran verankert. In der Mitte existiert ein Kanal, der die Protonen passieren lässt. Der bewegliche Teil (des Motors) ist die F<sub>1</sub>-Domäne. Sie wird durch die Protonen angetrieben. Beim Durchschleusen von zwei Protonen dreht sich der Rotor (F<sub>1</sub>-Domäne) ein Stück weiter. Dabei wird gleichzeitig ein ATP-Molekül gebildet.

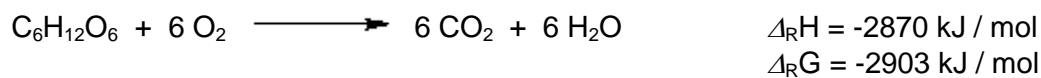


Q: de.wikipedia.org / www.rcsb.org

Das gebildete Wasser ist das energiearme Endprodukt der Zellatmung.

Für das FADH<sub>2</sub> ergibt sich ein leicht verändertes Verfahren. In diesen enzymgebundenen Wasserstoff-Atomen steckt etwas weniger Energie – FADH<sub>2</sub> hat eine geringere Redoxkraft. Das FADH<sub>2</sub> wird als Coenzym an einem kleinen Enzym / Redoxsystem benötigt, das zwischen dem ersten und dem zweiten Hauptredoxsystem der Atmungskette liegt. Dieses ist das Enzym Succinat-Dehydrogenase, was wir schon aus dem Zitrat-Zyklus kennen. Bei der Umwandlung von Bernsteinsäure in Fumarsäure wird das kurz vorher gebildete FADH<sub>2</sub> gleich als Reaktionshilfsmittel (Coenzym) gebraucht. Das FADH<sub>2</sub> gibt die gebundenen Wasserstoff-Atome in Form von Protonen und die recht energiereichen Elektronen in die Redoxsysteme der Atmungskette ab. Diese Elektronen können nur noch die beiden letzten Redoxsysteme durchlaufen und somit auch nur noch sechs Protonen durch die Membran schleusen.

Als Summengleichung ergibt sich für die vollständige biologische Oxidation von Glucose über Glycolyse, Zitrat-Zyklus und Atmungskette:



Aus neueren Untersuchungen weiss man, dass effektiv etwas weniger ATP gebildet wird, als nach dem besprochenen Schema eigentlich zu erwarten wären. So wird für den Transport von einem Molekül ATP aus der Matrix ins Cytosol ein Proton verbraucht. Desweiteren geht Energie verloren, wenn NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> aus dem Cytosol (aus der Glykolyse) in den Mitochondrien verarbeitet wird. Das NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> kann die innere Mitochondrienmembran gar nicht durchdringen. Über ein Shuttle-System (Glycerolphosphat-Shuttle) gelangen praktisch nur die Elektronen in den Mitochondrieninnenraum. Das Empfängersystem ist eine besondere Form des FAD, so dass letztendlich ein Verlust von zwei ATP (- die nicht gebildet werden können -) auftritt. Insgesamt wird rund 50 % der chemischen Energie in ATP-Energie (zellnutzbare chemische Energie) gewandelt. Der Rest geht als Wärme "verloren". Besonders bei den gleichwarmen Organismen ist dieser Wärme-"Verlust" aber sehr wichtig für eine effektive Nährstoffausnutzung. Praktisch rechnet man heute mit ungefähr einem ATP-Molekül pro 5 – 6 Protonen.

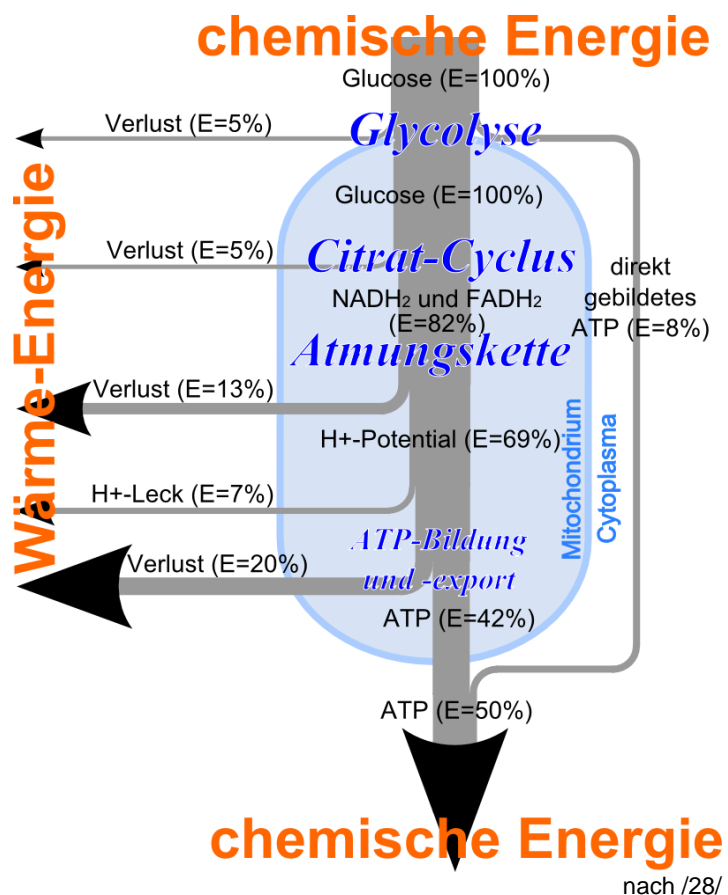


Erkenntnisse über die zentrale Rolle des Komplexes V bei der ATP-Erzeugung basiert auf der "chemiosmotischen Theorie" (1961) von Peter MITCHELL (1920 – 1992). Zeitgleich stellte Robert J. P. WILLIAMS gleiche Aussagen auf. Etwas ungerecht erscheint es da schon, dass MITCHELL den NOBEL-Preis alleine erhielt.

Auch die Aufklärung der eigentlichen ATP-Produktion wurde mit einem NOBEL-Preis geehrt. 1977 stellte Paul BOYER eine entsprechende Theorie auf, die dann 1994 mit der Aufklärung der Enzymstruktur durch John WALKER bestätigt wurde. Beide erhielten 1997 den Preis.

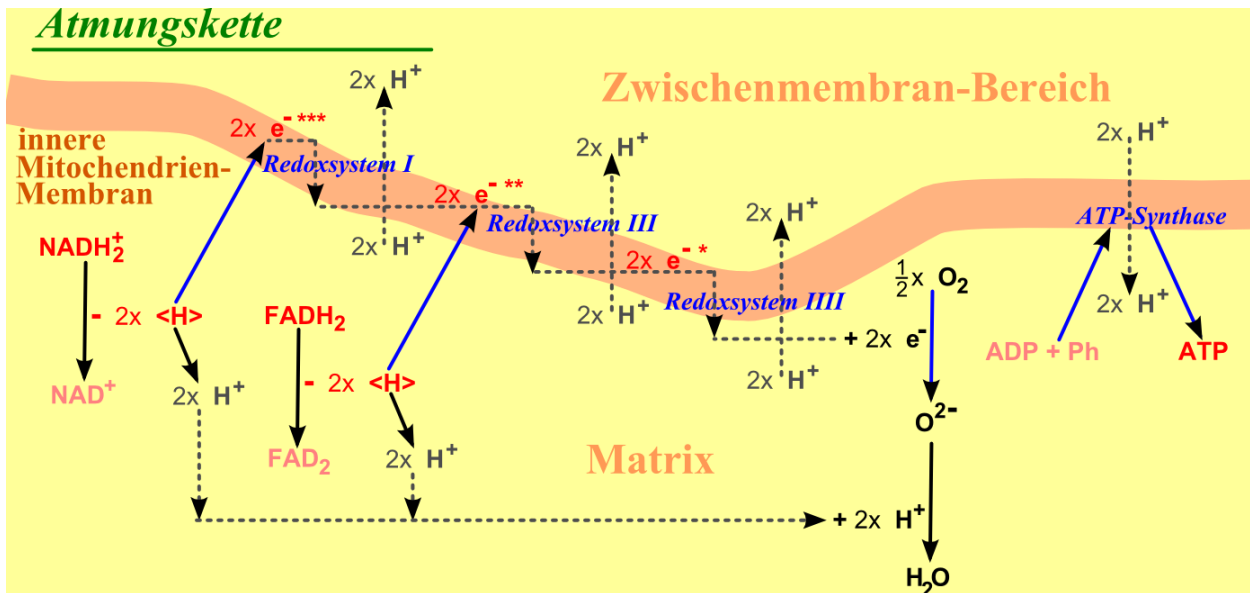
Die energetische Bilanz der gesamten Zellatmung liegt bei 50 % Energieausbeute für die Zelle.

Die Leistungsfähigkeit der Mitochondrien kann durch andere Stoffe beeinflusst werden. Ein typisches Atmungsgift ist Cyankali. Es greift hemmend in die Atmungskette ein. Bestimmte Redoxsysteme werden von den Cyanid-Ionen blockiert, womit das gesamte System zum Stehen kommt.



#### weitere Fakten:

- das Redoxpotential zwischen  $\text{NADH}_2^+$  und Sauerstoff beträgt 1,1 V
  - ein ruhender Mensch setzt rund 100 J / s (400 cal / s) um, das entspricht einer Leistung von 100 W
  - praktisch bedeutet dies, dass in den Mitochondrien insgesamt ein elektrischer Strom mit der Stärke von rund 90 A fließt
  - Werden zu viele Elektronen in den Mitochondrien freigesetzt, ohne dass daraus sofort ATP gebildet werden kann, dann können schwere gesundheitliche Schäden für die Träger-Zelle bzw. den Träger-Organismus resultieren. Sie können dann auch zusätzlich an den Komplexen I bis III auf Sauerstoff überspringen und so ein Überangebot an Sauerstoff-Radikalen und hochreaktiven Peroxiden (auch ROS (reactive oxygen species) genannt) bilden. Die ROS (z.B. auch Wasserstoffperoxid) schädigen vorrangig Membranlipide und das genetische Material der Mitochondrien. Einzige sichere Maßnahme dagegen ist eine Reduzierung des Nahrungsangebots (Deshalb ist z.B. auch die FDH-Diät (Friß die Hälfte) bzw. eine knappe Nährstoff-Versorgung, die einzige sinnige Diät und Schutzmaßnahme gegen die gefährlichen Radikale (und nicht die vielen Radikalfänger aus der Werbung).
- Einige Organismen verfügen über zusätzliche "Sicherheits-Ventile" in der Atmungskette. Der Mensch leider nicht. Das Enzym AOX leitet die Elektronen um die Komplexe III und IV herum. Schon gepumpte Wasserstoff-Ionen werden durch den Protonen-Kanal UCP zurück in die Matrix geleitet. Die enthaltene Energie geht in beiden Fällen als Wärme verloren / bzw. wird als solche genutzt (einige Pflanzen heizen so ihre Blüten (auf). Dadurch kommt es zur stärkeren Freisetzung von Duftstoffen für bestäubende Insekten.).
- pro Sekunde produziert eine ATP-Synthase max. 400 Moleküle ATP; das entspricht rund 133 Umdrehungen pro s (8000 U / min) für den Rotor



### Aufgaben:

1. Erläutern Sie den Ablauf der Atmungskette an Hand des obenstehenden Schema's!
2. Berechnen Sie detailliert, wie viele ATP-Äquivalente insgesamt bei der Zerlegung eines Moleküls Glucose entstehen (lt. Schema)!
3. Vergleichen Sie die Gärung mit der Zellatmung! Wählen Sie für detaillierte Aussagen eine der bedeutenden Gärungen aus!

### Exkurs: ATP-Synthase

Praktisch ist die Wärmebewegung (BROWNsche Molekularbewegung und der resultierende Gradienten-Ausgleich bei den Protonen die Triebkraft für die Rotation des ATP-Synthase-Rotors. Man spricht auch von einem BROWNschen Motor.

### Internet-Links:

sehr gute dynamische Darstellungen (Animationen):

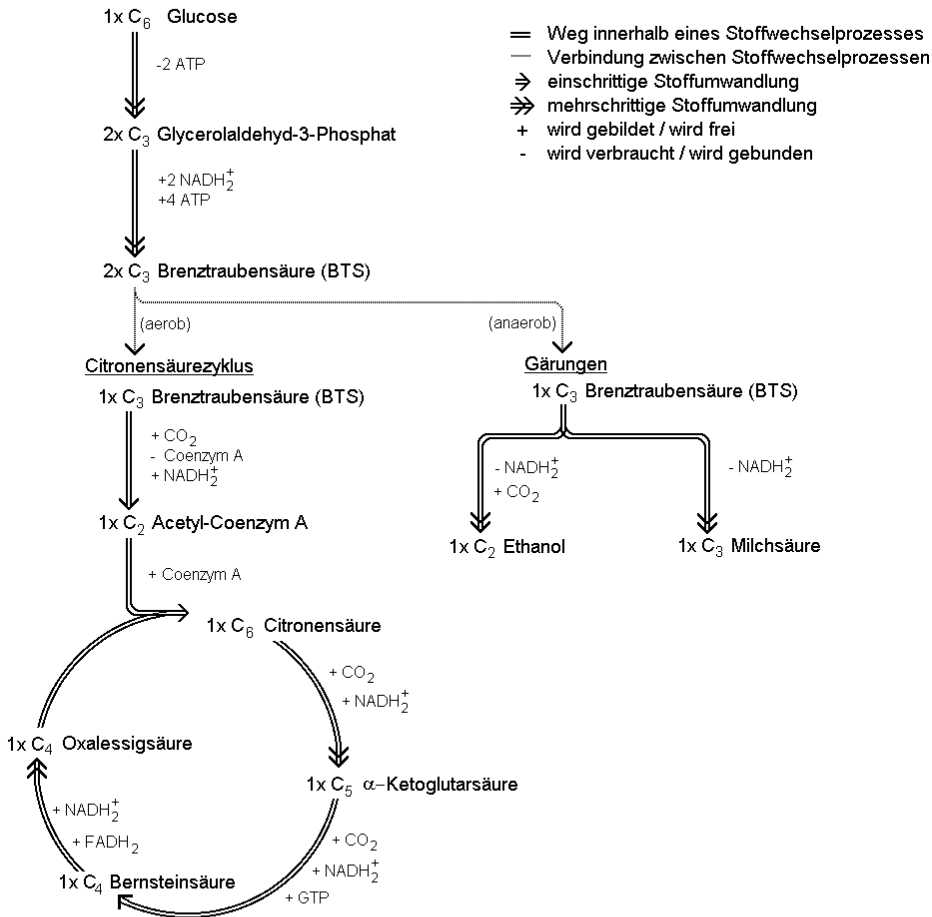
[http://www.mrc-dunn.cam.ac.uk/research/atp\\_synthase/movies.php](http://www.mrc-dunn.cam.ac.uk/research/atp_synthase/movies.php)

Animation zur Funktionsweise der ATP-Synthase:

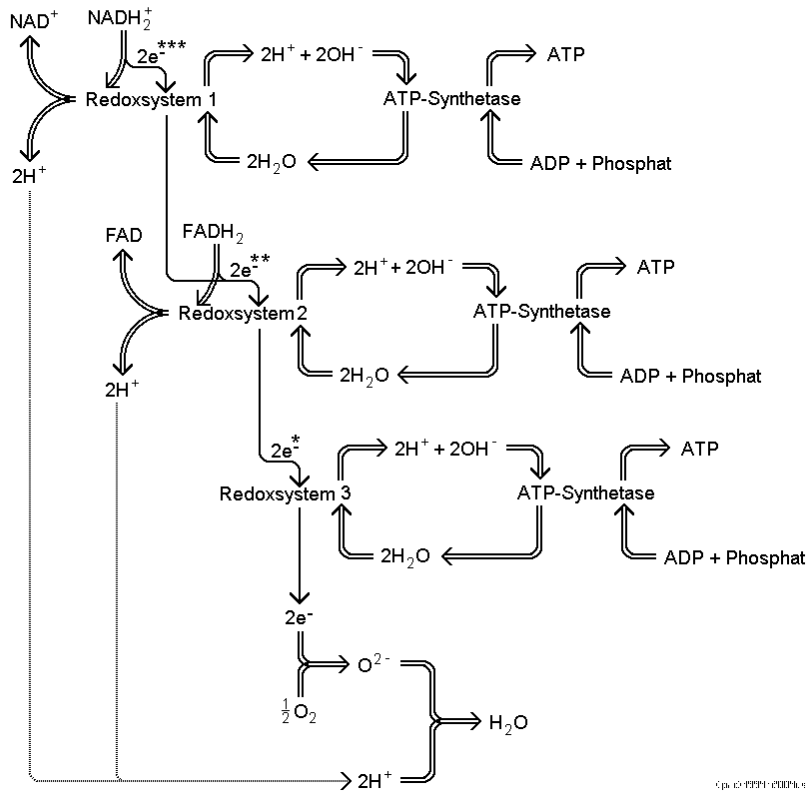
[http://www.bioc.aecom.yu.edu/labs/girvlab/ATPase/Fo\\_movie\\_opt.gif](http://www.bioc.aecom.yu.edu/labs/girvlab/ATPase/Fo_movie_opt.gif)

**Stoffwechselübersicht Teil 1 ( Dissimilation )**

**Glycolyse**



**Atemungskette**



## 5.3. ausgewählte Assimilationsvorgänge

Assimilation – die Umwandlung von körperfremden (aufgenommen) Stoffen in körpereigene, ist mit Sicherheit weit elementarer als die Dissimilation. Wahrscheinlich nutzten die Uroorganismen die in der Ursuppe (Urozean) vorhandenen Stoffe durch einfachste Umwandlungen für ihre Zwecke. Für aufwändige Umgestaltungen und den Aufbau höherer Strukturen ist aber immer Energie notwendig. Deshalb haben wir die Dissimilation vor die Assimilation gesetzt, was historisch gesehen nicht ganz exakt ist.

Begrifflich kann man Assimilation vom lateinischen *assimilatio* ableiten. Dies bedeutet Angleichung bzw. Aufnahme. Die Angleichung bezieht sich dabei auf die Annäherung der stofflichen Strukturen an die des eigenen Körpers.

Die Biochemiker unterscheiden die heterotrophe und die autotrophe Assimilation. Bei der heterotrophen ("von anderen ernährend") Assimilation werden körperfremde, organische (energiereiche) Stoffe in körpereigene umgebaut. Dazu werden die körperfremden Stoffe zuerst in ihre Monomere (Monosaccharide, Glycerol + Fettsäuren, Aminosäuren) zerlegt und dann zu körpereigenen Polymeren neu zusammengesetzt. Der Energieaufwand dafür ist relativ gering und stammt aus den besprochenen dissimilatorischen Prozessen.

Die Autotropie ("Selbsternährer", "selbsternährend") geht stofflich von energiearmen, anorganischen, körperfremden Stoffen aus. Mit Hilfe äußerer Energiequellen werden diese in energiereiche, organische, körpereigene umgewandelt. Als Energiequellen kommen chemische Reaktionen und Strahlung (Licht) in Frage. Wir sprechen dementsprechend von Chemo- bzw. Photosynthese.

### Aufgaben:

#### *1. Definieren Sie die nachfolgenden Vorgänge!*

Photosynthese, Stoff- und Energiewechsel, autotrophe Assimilation, Dissimilation, Chemosynthese, Gärung, Assimilation, (Zell-)Atmung, heterotrophe Assimilation

#### *2. Stellen Sie ein Gliederungsschema (Hierarchie) aus den genannten Begriffen auf!*

Die heterotrophe Ernährungsweise hat vor allem bei den Tieren unzählige Spielformen erzeugt. Nahrungsformen und Nahrungsaufnahme ist sehr variabel. Praktischerweise kann man die Zerlegung und Aufnahme der Nahrung (Ernährung und Verdauung) vom recht einheitlichen zellulären Umbau unterscheiden.

Vorrangig werden wir uns mit der Ernährung und Verdauung des Menschen auseinandersetzen (→ [4.1.3.1. das Verdauungssystem des Menschen](#)). Trotzdem wird auch dies hier nur kurz und knapp erfolgen. Andere Wissenschaften setzen sich mit dem Thema weitaus detaillierter auseinander.

Die zellulären Umwandlungsprozesse (→ [4.1.1. heterotrophe Assimilation \(auf zellulärer Ebene\)](#)) interessieren den Biologen weit mehr. Auch hier werden allgemein vorkommende und menschliche Stoffwechselfvorgänge ausführlicher betrachtet (→ [4.1.2.1. besondere Stoffwechselabläufe beim Menschen](#)).

Viele Stoffe bilden zentrale Stellen im Stoffwechsel. Sie können auf vielfältigste Art und Weise weiterverarbeitet, aber auch gebildet werden. Fällt ein Weg (Metabolismus) aus, dann können andere Metabolismen für einen mehr oder weniger guten Ausgleich sorgen. Bestimmte Metabolismen bilden selbst auch wieder Drehscheiben des Stoffaustausches. Eine solche Drehscheibe haben wir mit dem Zitat-Zyklus schon kennengelernt. Besonders Kreislaufprozesse bieten sich für eine solche Aufgabe an, da die Ein- und Ausgänge (Zu- und Abgänge) vielfach beliebig wählbar sind.

### **5.3.1. heterotrophe Assimilation**

Fast alle höheren Organismen finden in der Nahrung nicht genau die Stoffe, die sie für ihren eigenen Organismus benötigen. Die Kuh kann z.B. mit den pflanzlichen Eiweißen nicht ihren eigenen Körper aufbauen. Auch bei Fetten ist es so ähnlich. Für die Kohlenhydrate sind die Unterschiede nicht so dramatisch. Zwar gibt es auch hier artspezifische Ausprägungen, aber in der Masse sind die einzelnen Kohlenhydrate – vor allem die niedermolekularen – eher universell.

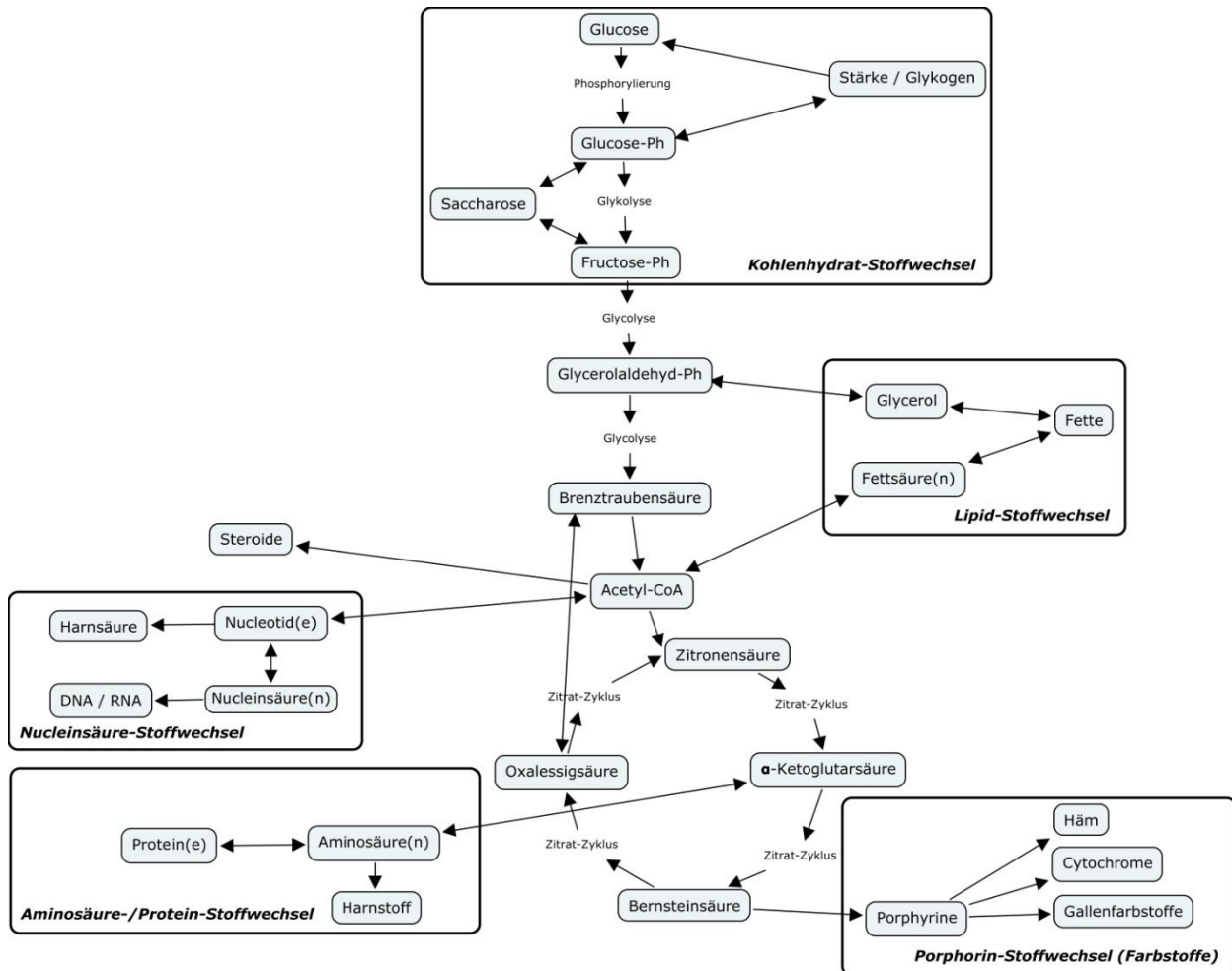
Weiterhin sind die meisten Nahrungsbestandteile (Makromoleküle, Polymere) aber auch einfach zu groß, um sie direkt aufzunehmen. Sie müssen zuerst bis auf Grundbausteinebene (Monomere) zerlegt werden, um die Organismengrenze (z.B. Haut, Darm usw.) zu passieren. Da – wie oben erwähnt – besonders die Fette und Eiweiße anders zusammengesetzt sind, müssen sie ja sowieso umgebaut werden. Auch dazu ist eine Zerlegung in die Monomere vorher notwendig.

Die Umwandlung von organischen, energiereichen, körperfremden Stoffen (Kohlenhydrate, Fette, Eiweiße) in körpereigene wird heterotrophe Assimilation genannt. Sie ist immer von einem Energieverbrauch (ATP) begleitet.

### 5.3.1.1. heterotrophe Assimilation (auf zellulärer Ebene)

Die meisten Zellen brauchen sich um die Bereitstellung der Nährstoffe nicht selbst sorgen. Entweder sie schwimmen in der Nahrung oder sie wird ihnen auf einem Teller (z.B. über das Blut) präsentiert. Sie müssen sich nur noch um die geregelte Aufnahme und dann um den passenden Umbau für die eigenen Zwecke kümmern.

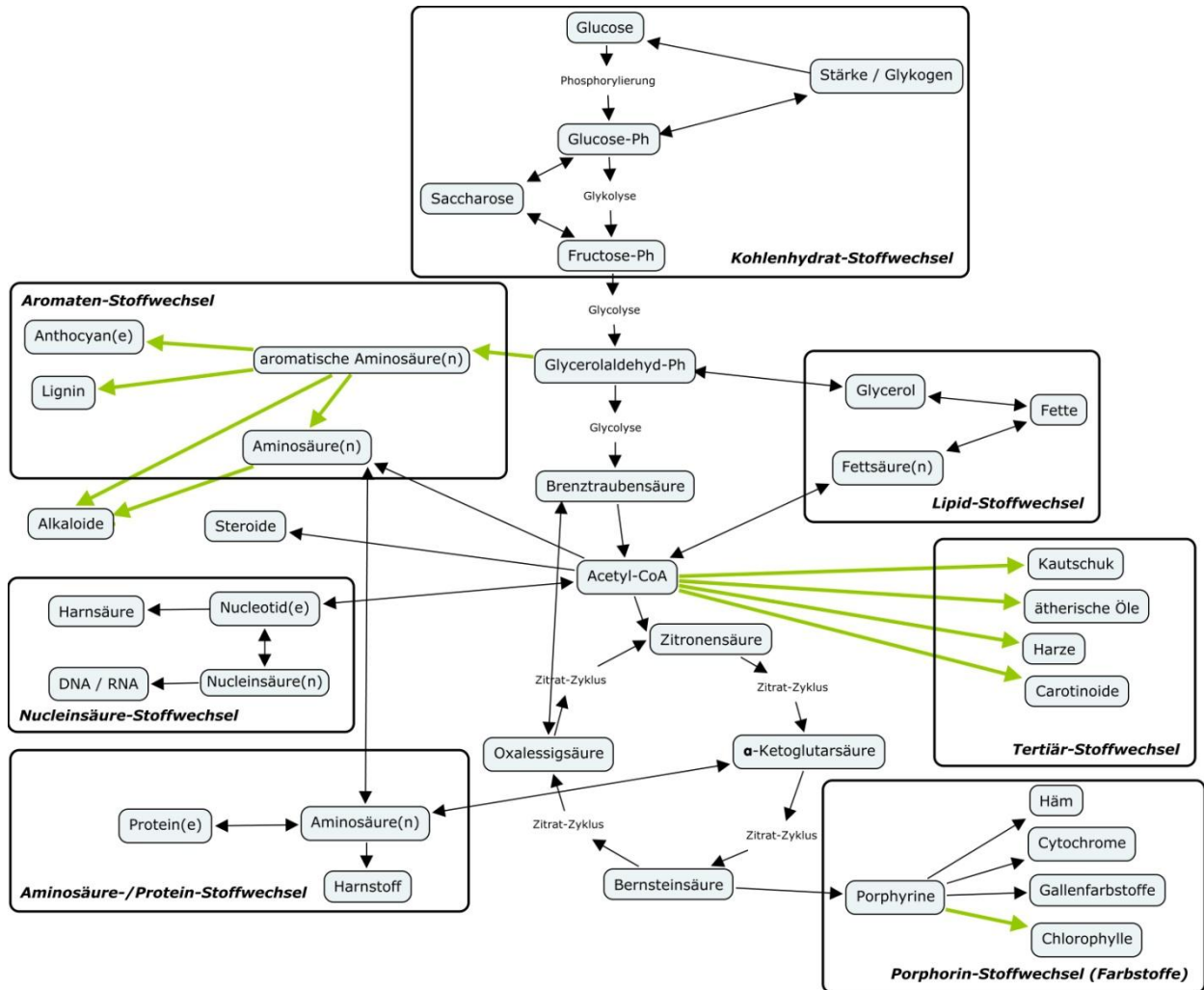
Einen Überblick über viele Wege, Möglichkeiten und Alternativen gibt das folgende (noch lange nicht vollständige) Schema:



Interessant sind die zentralen Positionen der Glykolyse und des Zitrat-Zyklus. Bei den Stoffen sind es das Acetyl-CoA, Glycerinaldehydphosphat und die Brenztraubensäure, die eine sehr exponierte Stellung einnehmen. Bedenkt man dabei, dass die Eucyten erst mit den Mitochondrien über den Zitrat-Zyklus verfügen, dann wird schnell klar, wie wichtig diese für die Evolution der Eucyten waren und noch sind.

Die stoffliche Verbindung und Abhängigkeit zwischen Mitochondrien und Restzelle sind so stark, dass keine eucytische Zelle ohne Mitochondrien überleben kann. Eine vielleicht ehemalige Symbiose (→ Endosymbionten-Theorie) hat sich zu einer obligatorischen Verbindung (obligaten Symbiose) gewandelt.

In der Ernährungslehre spielt der Stoffwechsel pflanzlicher Zellen zuerst einmal eine untergeordnete Rolle. Als Nahrung sind sie aber extrem interessant für uns. Besonders wichtig sind dabei die Stoffe, die nur Pflanzen bilden können und diese dadurch für uns z.T. essentiell oder besonders interessant sind. Dazu gehören z.B. die ungesättigten Fettsäuren oder die Stoffe aus dem Tertiär-Stoffwechsel (populär: sekundäre Pflanzenstoffe). Zum Verständnis der Einordnung solcher Vorgänge zeigen wir hier auch eine große Übersicht über wichtige Metabolismen in pflanzlichen Zellen:



Die speziell pflanzlichen Stoffwechsel-Wege sind mit grünen Pfeilen gekennzeichnet.

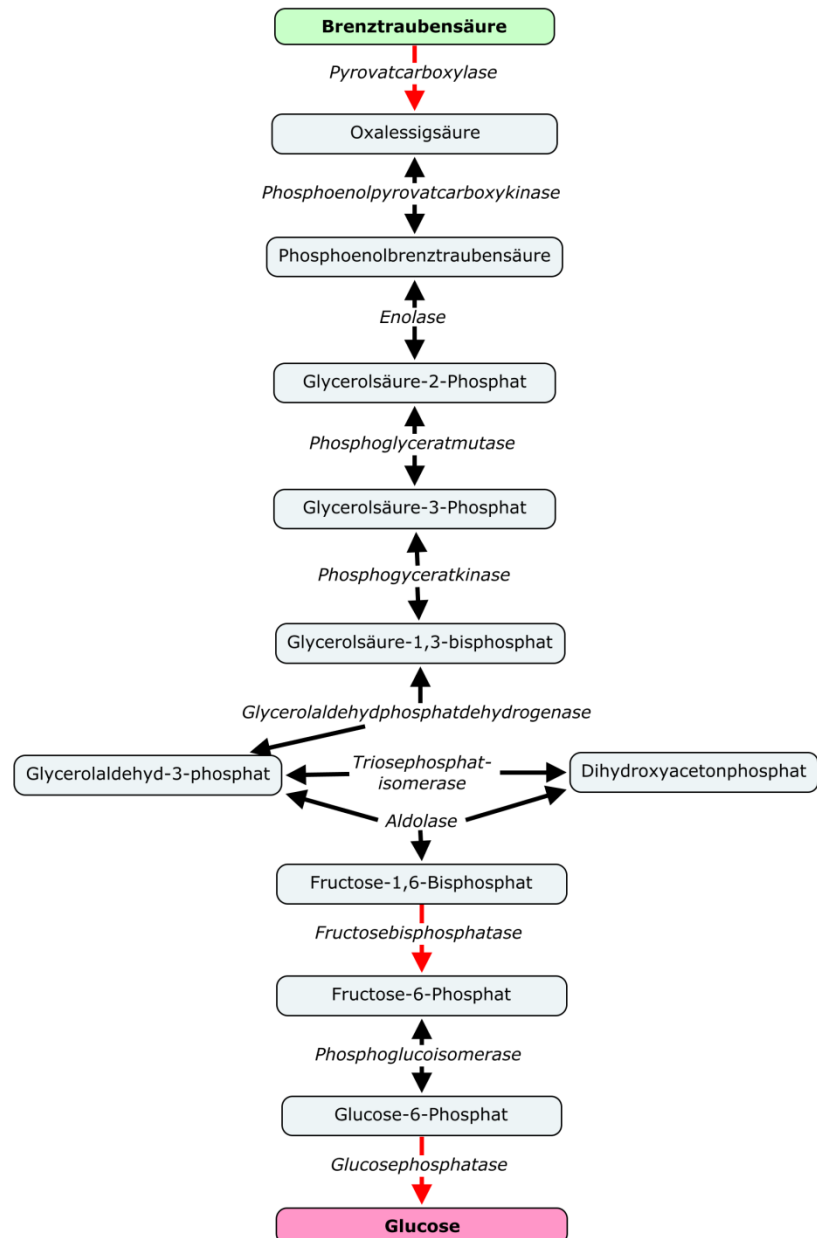


### 5.3.1.1.1. Gluconeogenese

Im Allgemeinen wird behauptet, nur Pflanzen könnten Glucose aus Nicht-Kohlenhydraten synthetisieren. Dies stimmt nur in soweit, dass Pflanzen die Synthese ausschließlich aus anorganischen Stoffen durchführen können. Aus organischen Bausteinen können aber auch andere – heterotrophe – Organismen Glucose bilden. Es ist sogar so, dass die **Gluconeogenese** – also die Glucose-Neubildung – in den Organismengruppen noch weiter verbreitet ist, als die Glycolyse.

Interessanterweise sieht die Gluconeogenese fast wie eine umgedrehte Glycolyse aus. Aber auch das stimmt nicht ganz. Einige Schritte kommen nur hier vor und es sind z.T. auch andere Enzyme notwendig. Einige Enzyme der Glycolyse sind nämlich so effektiv, dass sie praktisch irreversibel arbeiten. Eine Rückreaktion – wie bei den meisten anderen Schritten – ist nicht möglich. An diesen (charakteristischen Glycolyse-) Stellen arbeiten in der Gluconeogenese andere Enzyme.

Eine weitere Besonderheit finden wir beim letzten Schritt. Dieser benötigt ein Enzym – die Glucosephosphatase – welches nur in den Innenräumen (dem Lumen) des Endoplasmatischen Retikulums (ER) zu finden ist. Der kundige Cytologe weiss aber, dass genau dieses (ER) erst bei Eucaryonten (Eucyten, Eucaryoten) vorkommt. Die anderen Organismen-Reiche müssen hier also auch noch andere – wahrscheinlich noch ältere – Enzyme besitzen. Auch der Metabolismus muß dann wohl einem veränderten Weg folgen.



#### Aufgaben:

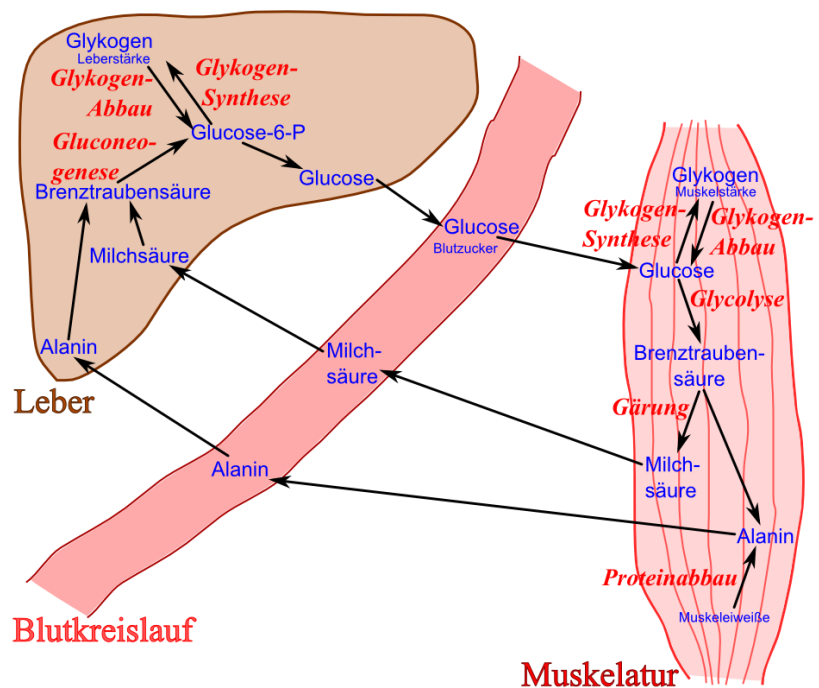
1. Erläutern Sie den Ablauf der Gluconeogenese!
2. Vergleichen Sie die Gluconeogenese mit der Glycolyse! Sind das etwa nur entgegengesetzt laufende Vorgänge? Begründen Sie Ihre Meinung!

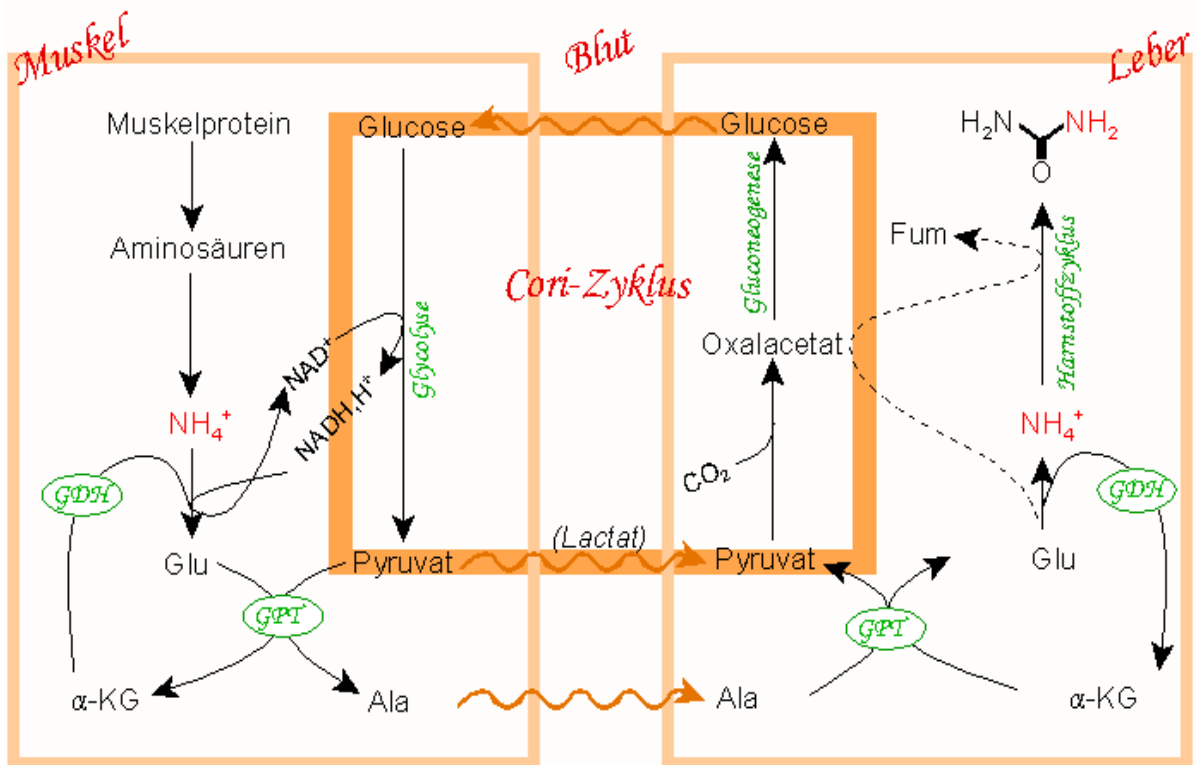
## 5.3.2. heterotrophe Assimilation (auf Organ-Ebene)

nicht unbedingt besonders nur beim Menschen, sondern hier besonders gründlich untersucht und z.T. zuerst hier gefunden  
wahrscheinlich für Säugetiere vielfach allgemeingültig od. im Wesentlichen gleich

### 5.3.2.1. besondere Stoffwechselabläufe beim Menschen

#### 5.3.2.2. CORI-Zyklus





Cori-Zyklus  
 Q: [de.wikipedia.org](http://de.wikipedia.org) (Juergen Bode)

## **5.4. heterotrophe Assimilation (auf Organismen-Ebene)**

Selten ernähren sich höhere, heterotrophe Organismen von mikroskopisch kleinen Nahrungspartikeln. Die meisten nehmen kräftige Happen zu sich. Sei es die Unmenge pflanzlicher Nahrung (Gras, Blätter, Früchte usw.) oder eben der kleinere oder größere erbeutete Organismus. Im Tierreich unterscheiden wir die Nahrungsaufnahme als Strudler, Sauger, Schlinger und Beißer. Der Mensch gehört bekanntermaßen zu den Beißern.

Die von außen aufgenommene Nahrung muss über verschiedene Prozesse aufnahmefähig gemacht und schließlich auch im Inneren aufgenommen (resorbiert) werden. Dies übernimmt das Verdauungssystem. Wir beschäftigen uns hier vornehmlich mit dem Verdauungssystem des Menschen.

In der Tierwelt gibt es aber die verschiedensten Techniken die Nahrung aufnahmefähig zu machen. Wir unterscheiden z.B. innere und äußere Verdauung. Die innere Verdauung mittels Magen und Darm usw. ist bekannt. Spinnen bedienen sich einer äußeren Verdauung. Sie injizieren den gefangenen Opfern ihre Verdauungsenzyme. Die Enzyme zersetzen die Beutetiere nun von innen. Wenn dann alles schön "flüssig" ist, braucht die Spinne den ganzen Inhalt nur noch aufzusaugen.

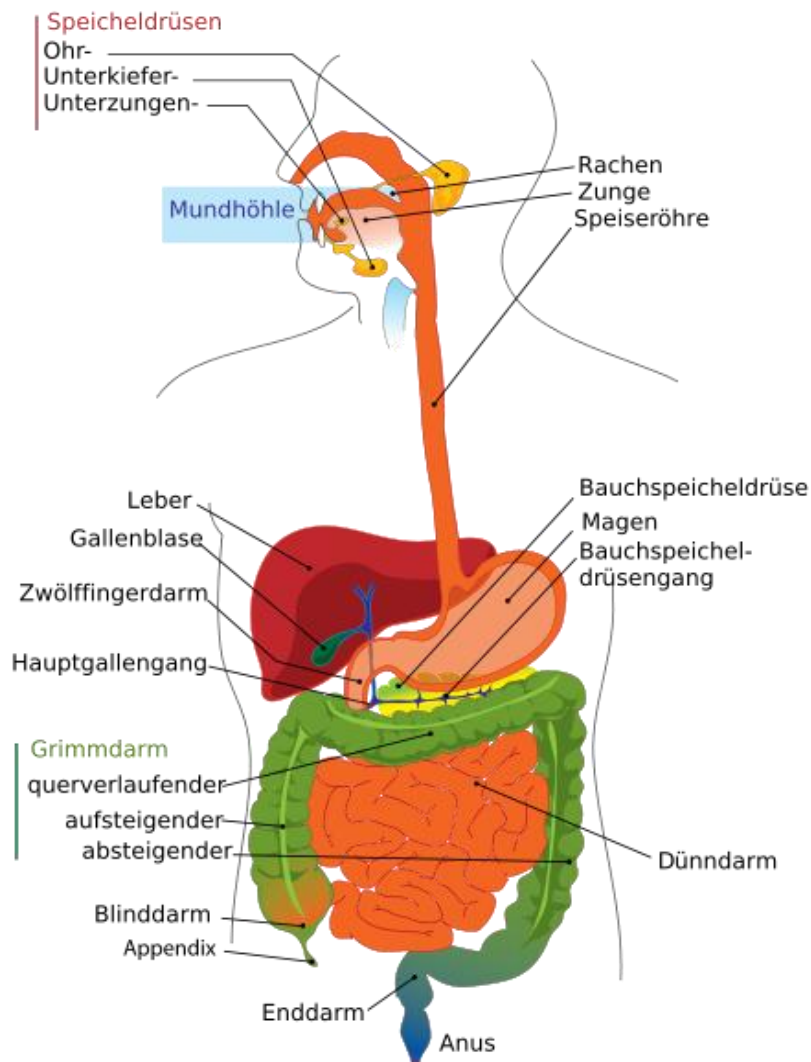
## 5.4.1. das Verdauungssystem des Menschen

Zur Verdauung gehören alle mechanischen, chemischen und biochemischen Prozesse zur Umsetzung der Nahrung in ihre aufnahmefähigen Bestandteile (z.B. Nährstoffe, Wasser, Vitamine, Mineralstoffe) und ihre Aufnahme (Resorption) in den Körper.

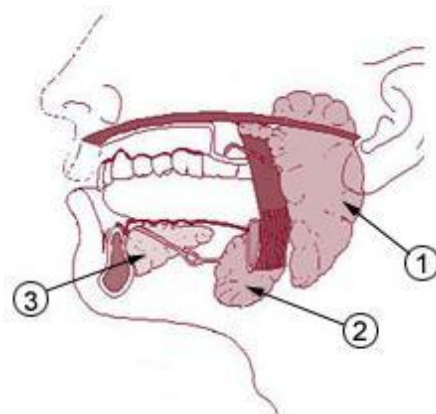
Somit beginnt die Verdauung beim Menschen im Mund nicht nur mit dem Einspeicheln sondern schon mit dem Abbeißen und Zerkauen. Die Nahrung wird zerkleinert und in einen transportfähigen Zustand gebracht. Mit dem Speichel zum Gleitfähig-Machen gelangen auch die ersten Enzyme in den Nahrungsbrei. Diese zerstören zuerst die langkettigen Saccharide.

Der Mensch besitzt drei Speicheldrüsen im Mundraum.

Die Ohrspeicheldrüse ((1); Parotis; Glandula parotidea) ist paarig angelegt. Die Unterkieferspeicheldrüse ((2); Glandula submandibularis) und Unterkieferspeicheldrüse ((3); Glandula sublingualis) sind einzelne große Drüsenkomplexe mit einem Ausgang im Unterzungenbereich. Alle Drüsen produzieren viel Schleim und diverse Verdauungs-Enzyme. Im Schleim finden wir das Protein Mucin, das viel Wasser binden kann und so eine gelartige, gleitfähige Masse ergibt. Als Verdauungsenzym kommt z.B. die  $\alpha$ -Amylase im Speichel vor. Sie zerlegt die Amylose in kleinere Kohlenhydrate. Größere Kohlenhydrat-Moleküle kann man den Oligosacchariden bzw. Dextrinen zuordnen. Bei kleinen handelt es sich schon um Di- und Monosaccharide, die den Speisebrei süßer schmecken lassen.



Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (LadyofHats)



Q: [de.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org) (Arcadian)

Der eingespeichelte – noch recht grobe – Nahrungsbrei (Chymus) wird nun durch eine rhythmische Muskelbewegung (Peristaltik) der glatten Speiseröhrenmuskulatur in den Magen transportiert. Die Zunge und das Schlucken unterstützen den Nahrungstransport. Unter bestimmten Umständen kann sich die Peristaltik auch umkehren – wir sprechen dann von Antiperistaltik. Besonders bei verdorbener Nahrung oder übermäßigem Genuß (z.B. von einigen Genußmitteln) kommt dies vor. Die Speiseröhre (Ösophagus) ist von einer Schleimhaut ausgekleidet. Diese verhindert u.a. die Schädigung der Speiseröhre durch Nahrungspartikel und Verdauungs-Enzyme.



Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

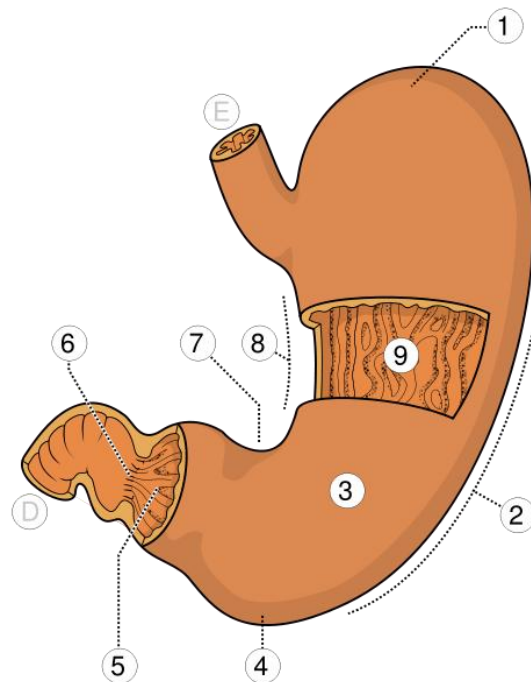
Der Magen (Gaster) ist ebenfalls von einer Schleimhaut ausgekleidet. Die Schleimhaut wird von den Nebenzellen gebildet. Sie kommen nur in relativ geringer Menge im oberen Teil (1) des Magens vor.

Die Unversehrtheit der gefalteten Magenschleimhaut (9) ist besonders wichtig, da in Belegzellen u.a. die Magensäure produziert wird. Die sogenannten Hauptzellen produzieren die Vorstufe Pepsinogen für das Enzym Pepsin. Die Magensäure besteht im Wesentlichen aus Salzsäure und hat einen pH-Wert um 2. Erst bei diesem pH-Wert wird das Pepsinogen in das aktive Enzym Pepsin umgewandelt. Das Pepsin spaltet Eiweiße in kleinere Peptidketten.

Magensäure und Enzyme würden den Magen selbst verdauen, wenn keine schützende Schleimhaut (9) da wäre. Magengeschwüre entstehen an Stellen, an denen die Schleimhaut fehlt oder beschädigt ist. Das Magengewebe vernarbt und wird steifer. Bei Bewegungen reißt das narbige Gewebe ein und frische Säure reizt die Nerven.

Die Magensäure sorgt desweiteren für eine Desinfektion des Nahrungsbreies, denn auch andere Organismen würden gerne von dem großen Nahrungsangebot profitieren. Desweiteren gerinnen die meisten Eiweiße in dem stark sauren Milieu. Dazu gehört auch die  $\alpha$ -Amylase aus dem Mundspeichel. Somit stopt im Magen die Kohlenhydrat-Zerlegung.

Durch Muskelkontraktionen werden die Magenwände (rechte Abb.) bewegt. Der im Magen befindliche Nahrungsbrei wird durchmischt und homogenisiert sowie langsam in Richtung Magenpförtner (6) transportiert.



Q: [de.wikipedia.org](http://de.wikipedia.org) (Olek Remesz)

#### Teile des Magens:

- (1) Fundus
- (2) große Kurvatur
- (3) Korpus (Magenkörper)
- (4) Magengrund, Magenboden
- (5) Antrum
- (6) Pylorus (Magenpförtner)
- (7) Incisura angularis
- (8) kleine Kurvatur
- (9) Schleimhautalten



## Verdauungsdauer von Lebensmitteln in einem gesunden Magen

Lebensmittel	Verweildauer [min]
Brot	210
Eier, hart gekocht	180
Eier, in Butter gebraten	210
Eier, roh	120
Gänsefleisch	150
Hammelfleisch	205
Hühnerfleisch	135
Frikasse	150
Kalbfleisch	240
Kartoffeln	210
Lammfleisch	150

Lebensmittel	Verweildauer [min]
Milch	120
Rindfleisch	180
Schweinefleisch	315
Speck	270
Truthahnfleisch	150
Wurst	200 – 240

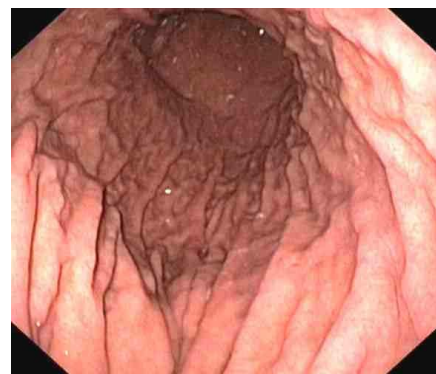
Der Magenpförtner portioniert den Mageninhalt und sorgt so für einen relativ kontinuierlichen Stofftransport in den Zwölffingerdarm (Duodenum). Dieser Darmabschnitt hat seinen Namen von seiner ungefähren Größe erhalten. Er ist typischerweise etwa so lang wie zwölf Finger breit sind (rund 25 cm).

Die Bauchspeicheldrüse (Pankreas) gibt Schleim und Verdauungssekrete in den Zwölffingerdarm ab (täglich rund 1,5 l, durch die VATERsche Papille (in der Abb. links an der Darmwand zu sehen)). Der Schleim schützt die Darmwand und erleichtert den Transport. Die Verdauungs-Enzyme intensivieren den Abbau der Kohlenhydrate und der Eiweiße in ihre jeweiligen Monomere.

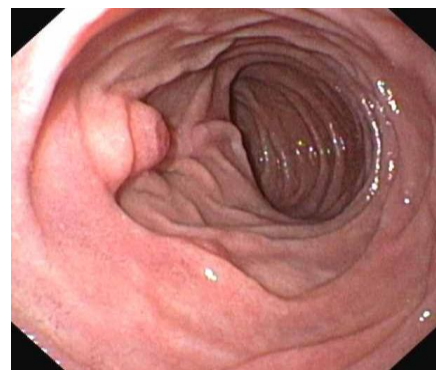
Innerhalb des Zwölffingerdarms werden die Magensäuren neutralisiert und dann ein basisches Milieu geschaffen. So können auch säurestabile Eiweiße (auch das Pepsin aus dem Magen) abgebaut werden.

Alle Darmschleimhäute bilden ebenfalls Darmsäfte, die unterschiedlichste Enzyme und Schleimstoffe enthalten. Dabei unterstützen die Enzyme Trypsin, Chymotrypsin und verschiedene Carboxypeptidasen. Trypsin und Chymotrypsin werden erst im basischen Milieu aktiviert. Noch nicht vollständig aufgeschlossenen Kohlenhydrate (vor allem Oligosaccharide) werden von neuen  $\alpha$ -Amylasen aus den Darmwand-Zellen zerlegt. Die Glucosidasen ( $\alpha$ -1,6-Glucosidase) spalten die 1,6-glycosidischen Bindungen, wie sie z.B. im Amylopektin und im Glycogen vorkommen.

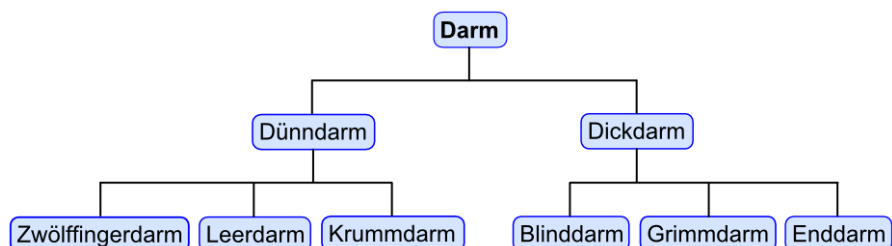
Am Ende der Kohlenhydrat-abbauenden Prozesse der Verdauung stehen dem Körper dann Glucose, Maltose, Isomaltose und noch einige andere Monosaccharide zur Resorption zur Verfügung.



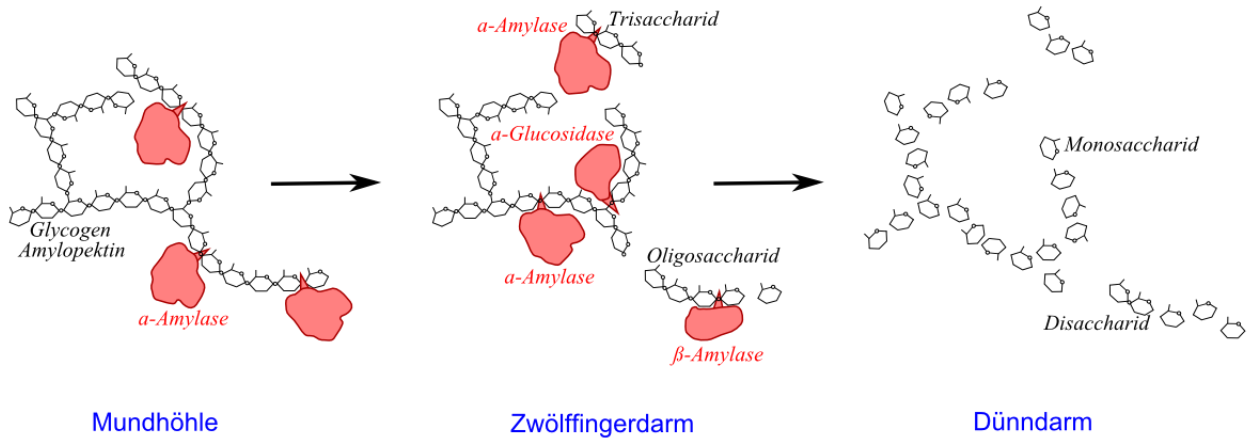
Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)



Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)







Im ersten Teil des Dünndarms – dem Zwölffingerdarm (Duodenum) – beginnt die Resorption der Nährstoffbausteine.

Der Darm besitzt im Inneren Ausstülpungen, die Darmzotten genannt werden. Auch deren Oberfläche ist mit Ausstülpungen auf zellulärer Ebene (ausgestülpte Zellmembran) versehen. Alle Ausstülpungen dienen nur einem Zweck – die Oberfläche für die Resorption deutlich zu vergrößern.

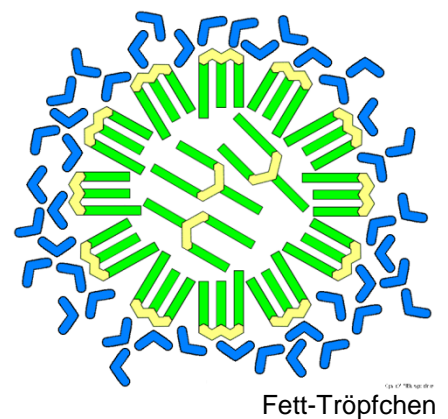
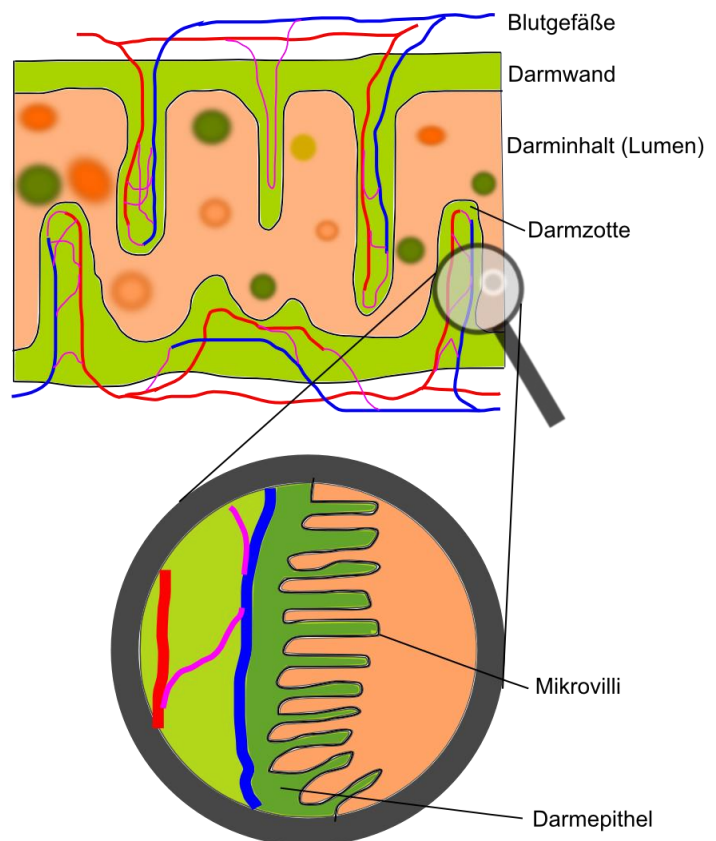
Die Kohlenhydrate liegen fast vollständig als Monosaccharide vor. Viele Peptide sind ebenfalls bis auf die Aminosäuren hydrolysiert. Sie können problemlos resorbiert werden.

Lediglich die Fette sind noch weitgehend unverdaut. Durch die Darmbewegungen sind die Fett-Tröpfchen der Nahrung zwar schon wesentlich kleiner geworden. Sie können aber immer wieder miteinander verschmelzen. Im Prinzip so, wie wir es von den Fettaggen auf einer Brühe kennen.

Der Glycerol-Anteil (in der Abb. gelb) der Fette ist relativ gut Wasser-löslich. Er liegt aber normalerweise im Zentrum eines Fett-Moleküls (siehe die Stimmgabel-förmigen Moleküle im Zentrum des Bläschens).

Um im wässrigen Milieu eine stabile Situation zu erzeugen, werden die Fett-Moleküle so verbogen, dass alle fettlöslichen Teile (- die Fettsäuren (in der Abb. grün)) zum Kern des Tröpfchens (reines Fett) zeigen. Der Wasser-lösliche Teil (Glycerol) bildet eine Kontaktfläche zu den umgebenden Wasser-Molekülen.

Beide Stoffe sind ineinander nicht löslich – bilden also deutlich abgegrenzte Phasen (Regionen). Mittels Gallensaft (enthält u.a. Lecithin und Gallensäure) gelingt eine Emulgierung der Fette. Emulsionen sind feine Verteilungen eines Stoffes in einem anderen.

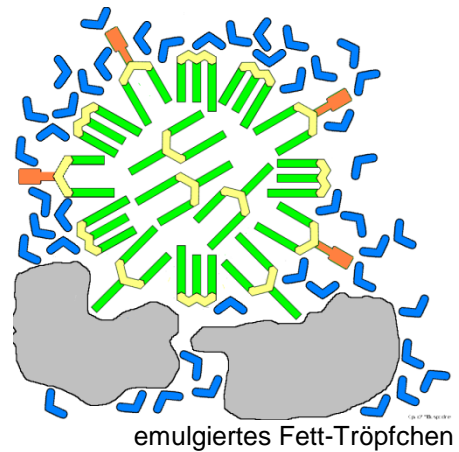


Damit die Bläschen stabil bleiben und nicht wieder miteinander verschmelzen, muss ein grenzflächenaktiver Stoff zwischen den beiden Phasen vermitteln. Bei Emulsionen heißt dieser Stoff Emulgator.

Emulgatoren können z.B. Fett-ähnliche Stoffe oder Proteine (in der Abb. grau) sein. Proteine enthalten auf ihrer Oberfläche polare und unpolare Regionen, die gut als Phasenvermittler dienen können.

Fett-ähnliche Stoffe, wie z.B. Phospholipide, haben zusätzliche polare Molekül-Bestandteile (Abb.: orange → Phosphat-Rest). Dadurch stellen sie gewissermaßen Brücken zum polaren, wässrigen Medium her. Die unpolaren, lipidfreundlichen Teile (Fettsäuren) stellen einen festen Kontakt (VAN-DER-WAALS-Kräfte) zu den Fetten her.

Die Galle ist der Emulgator im Verdauungstrakt und wird in der Leber produziert. Temporär wird sie in der Gallenblase gespeichert. Durch die Emulgierung können kleinere Fett-Bläschen entstehen und vor allem bleiben sie auch stabil. So bieten die Fette eine größere Oberfläche für Hydrolasen (Lipasen), welche die Lipide in Glycerol und Fettsäuren zerlegen.



böse Frage zwischendurch:

*Warum sollen eigentlich kleinere Fett-Tröpfchen eine größere Oberfläche haben?*

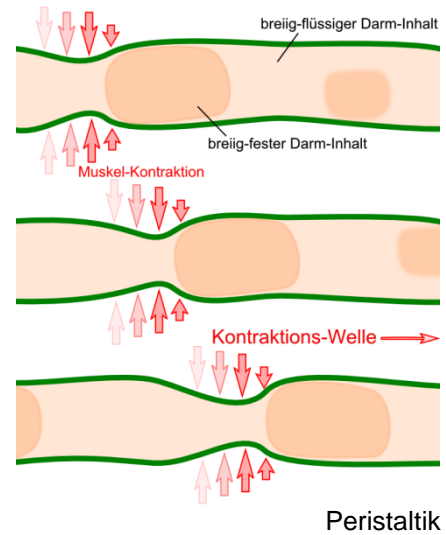
Im restlichen Dünndarm (Leerdarm (Jejunum) und Krummdarm (Ileum)) werden nun die Monomere aller Nährstoff vollständig resorbiert. Leerdarm und Krummdarm sind jeweils rund 2,5 m lang.

Um den gesamten Darminhalt auszunutzen, wird durch die Bewegung des Darms (Peristaltik) der Nahrungsbrei ständig durchmischt und langsam in Richtung Dickdarm (Intestinum crassum) bewegt.

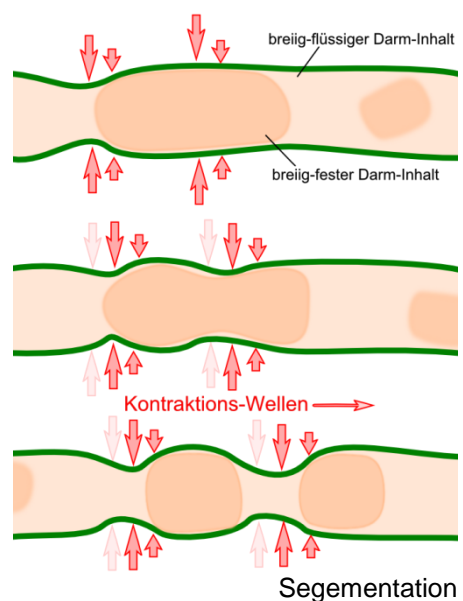
Durch die gleichen Darm-Bewegungen kommt es auch zur Portionierung des Darm-Inhaltes. In diesem Fall spricht man von Segmentation.

Die Oberfläche des Darms ist durch unzählige Darmzotten und im Kleinen (auf Zellebene) durch Mikrovilli (Bürstensaum) stark vergrößert. Die Monomere werden durch aktive und passive Transportvorgänge über die Darmwand in Richtung Blut geleitet. Monosaccharide werden z.B. durch Na-K-Pumpen aktiv aufgenommen, d.h. es wird ATP-Energie verbraucht. Die meisten Stoffe werden aber mit dem Konzentrationsgefälle aufgenommen.

Von den Darmwandzellen werden Kohlenhydrate zu meist in Form von Monosacchariden resorbiert. Die wenigen aufgenommenen Disaccharide werden in den Zellen durch Enzyme weiter in Monosaccharide gespalten. Der Transport erfolgt entlang des Konzentrationsgefälles hin zu den Blutgefäßen (passiv → Diffusion).



Peristaltik



Segmentation

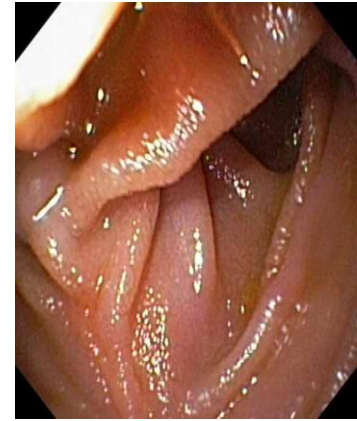
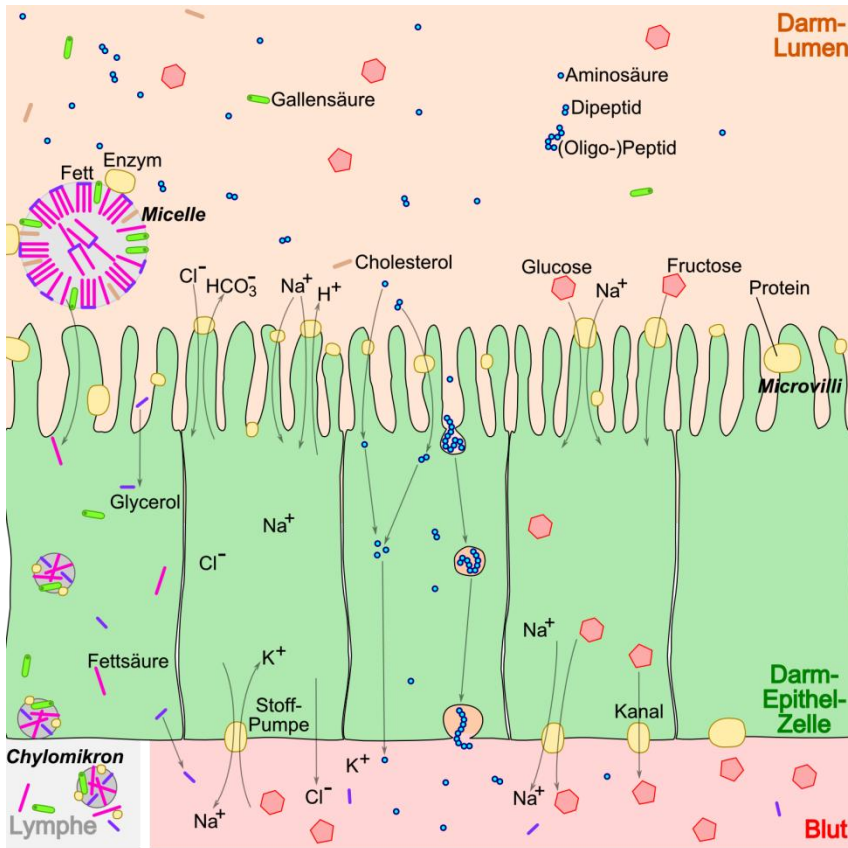
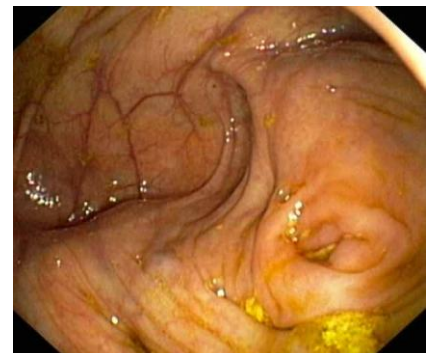


Bild aus dem Dünndarm  
Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

Resorption ...  
... der Fette    verschiedener Ionen    der Eiweiße    der Kohlenhydrate

nach Q: /22, S. 130/

Sagenumwogen ist der Blinddarm (Caecum, Zäkum). Er dient zur Nachverdauung schwer umsetzbarer Nahrungsbestandteile. Diese können dann schon mal einen kleinen Anhang – den Wurmfortsatz – etwas stärker reizen und ihn entzünden. Dann haben wir es mit der gefährlichen "Blinddarm"-Entzündung, die eigentlich keine ist, zu tun. Der betroffene Wurmfortsatz (Appendix, Abb. rechts) ist ein (beim Menschen) rudimentäres Organ, welches bei vegetarisch lebenden Tieren für die Verdauung von Zellulose zuständig ist. Da der Wurmfortsatz keine bekannten Funktionen mehr hat, kann er bedenkenlos entfernt werden.

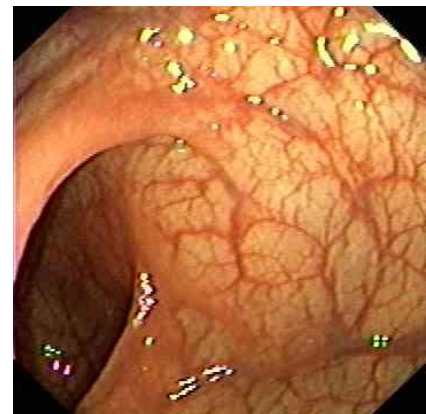


Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

Im Dickdarm (Intestinum crassum) angekommen, wird dem verbleibenden Nahrungsbrei nun vor allem Wasser entzogen. Abfallprodukte des Stoffwechsels werden in kompakter Form z.B. als braune bis schwarze Farb- und Gerbstoffe von der Darmwand in den Darminhalt hinein abgegeben.



Dickdarm mit Darminhalt (Kot)



Mastdarm  
Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)



So entsteht die Farbe des Kots. Durch den Wasserentzug werden die unverdauten Reste kompakter und leichter speicherbar. Die Speicherung übernimmt der Mastdarm (Rectum, rechte Abb.). Ist dieser reichlich gefüllt, dann wird Kot in Richtung After transportiert.

Nun wird es höchste Zeit, sich in Richtung stilles Örtchen zu bewegen, denn die Verdauungs-Reste müssen raus. Der Schließmuskel (Anus) des After kann dem Druck von innen nur eine kurze Weile etwas entgegensetzen. Die Abgabe des Kots gehört zur Verdauung dazu und hat nichts mit der oft zitierten Ausscheidung zu tun.

Die Ausscheidung sorgt für die Abgabe von Wasser, Harnstoff, Buttersäure, Kohlendioxid u.ä. Stoffwechsel-Endprodukten. Für diese Aufgabe ist ein eigenständiges Organsystem (Ausscheidungssystem) zuständig. Zu den Ausscheidungsorganen gehören Haut, Lungen und Nieren mit den Harnorganen.

Typische Nahrungsbestandteile benötigen für eine Durchwanderung durch den gesamten Magen-Darm-Trakt bis zu 48 Stunden. Schwer-verdauliche Bestandteile bringen es auf Verweilzeiten von bis zu drei Tagen.



Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

Aufgaben:

1. Vervollständigen Sie die folgende Tabelle!

Organ(e)	Vorgänge zur Verdauung der ...		
	Kohlenhydrate	Proteine	Fette
Mundhöhle			
Magen			
Zwölffingerdarm			
Dünndarm			
Dickdarm			

## **5.4.2. Erkrankungen des Verdauungs-Traktes – eine kurze Übersicht**

Wir wollen hier nur auf einige – besonders herausragende und zum Thema Verauung passende – Erkrankungen vorstellen. Im Skript Gesunde Ernährung erfolgt dann eine umfangreichere Darstellung mit z.B. Vorbeugungs- und Behandlungs-Möglichkeiten.

In keinem Fall ist die Darstellung hier vollständig oder allumfassend. Es geht hier nur um eine knappe und grundsätzliche Information, um ev. bestimmte – in Diskussionen aufgeworfenen Sachverhalte – einigermaßen wissenschaftlich basiert besprechen zu können.

### **Karies**

**primäre Ursache(n):**

**funktionelle Ursache / Verlauf:**

**Anzeichen / ... / Diagnostik:**

**Behandlung / Therapie:**

**Verbreitung / Epidemiologie:**

**Vorbeugung:**

### **Sodbrennen**

**primäre Ursache(n):**

**funktionelle Ursache / :**

**Anzeichen / ... / Diagnostik:**

**Behandlung / Therapie:**

mit Protonen-Pumpen-Hemmern

bei diesen Medikamenten besteht der verstärkte Verdacht, das es nach (selten auch schon während) der Behandlung zu Lebensmittel-Unverträglichkeiten kommt

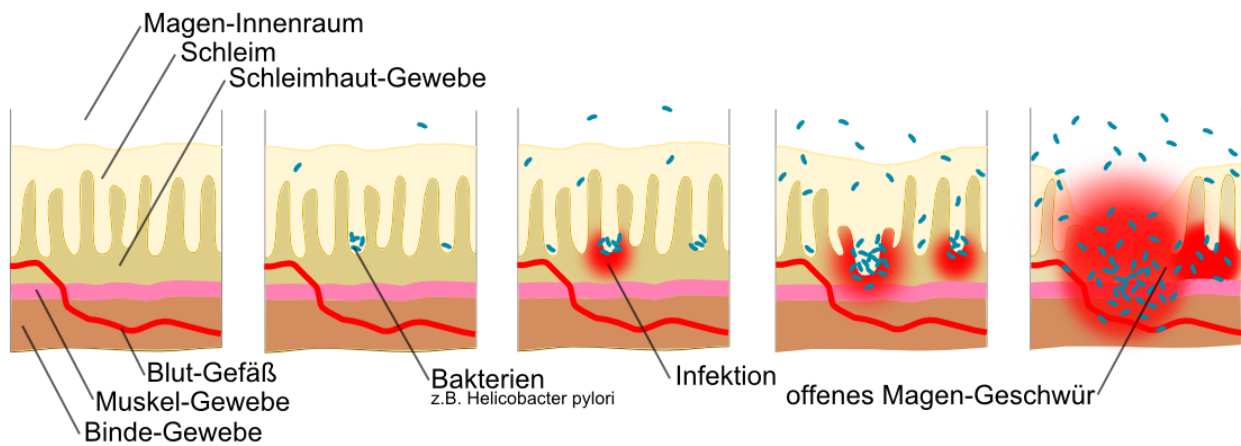
**Verbreitung / Epidemiologie:**

**Vorbeugung:**

## **Magen-Geschwür**

**primäre Ursache(n):**

**funktionelle Ursache / Verlauf:**



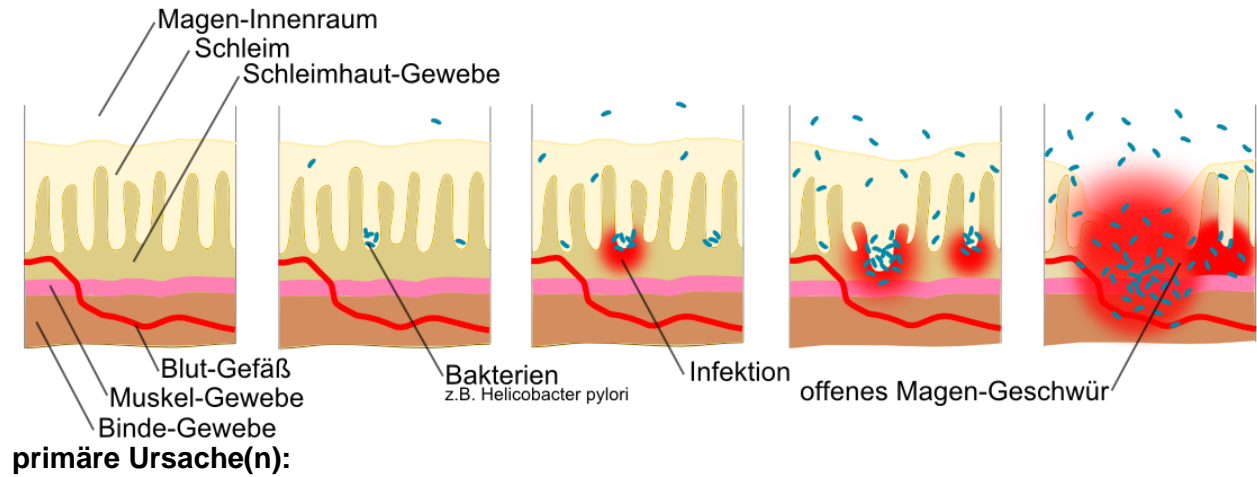
**Anzeichen / ... / Diagnostik:**

**Behandlung / Therapie:**

**Verbreitung / Epidemiologie:**

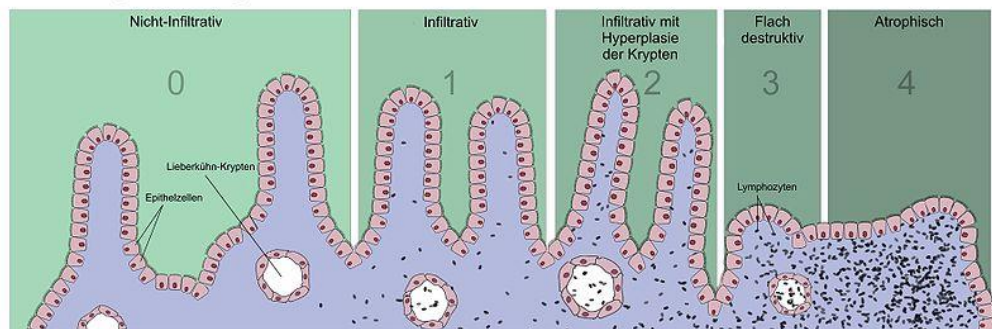
**Vorbeugung:**

# Zöliakie



**funktionelle Ursache / Verlauf:**

## Immunpathologie der Schleimhaut im oberen Dünndarm



schematische Darstellung der Veränderungen an der Dünndarm-Schleimhaut (nach der MARSH-Klassifikation)  
Q: de.wikipedia.org (Andreas06)

**Anzeichen / ... / Diagnostik:**

**Behandlung / Therapie:**

**Verbreitung / Epidemiologie:**

**Vorbeugung:**



## **Krebs**

**primäre Ursache(n):**

**funktionelle Ursache / Verlauf:**

**Anzeichen / ... / Diagnostik:**

**Behandlung / Therapie:**

**Verbreitung / Epidemiologie:**

**Vorbeugung:**

## Exkurs: Parasiten im Verdauungstrakt

### Spulwurm

(s) *Ascaris lumbricoides*

Der mit den Regenwürmern verwandte Spulwurm lebt im Dünndarm des Menschen (, anderer Primaten und von Bären). Die Weibchen werden bis zu 40 cm lang und sind rund 5 mm dick. Die Männchen sind mit 25 cm deutlich kleiner.

Ein Befall wird meist erst nach dem Abgeben von Würmern mit dem Kot erkannt.

Spulwurm-Eier werden in verseuchten Gebieten in unreinen Toiletten und im Freien (wilde Toiletten) über Handkontakt in den Mund aufgenommen. Die Eier wandern in den Darm, wo sie die erste beiden Larven-Stadien durchleben. Dann wandern die Larven durch die Darmwand über die Blutgefäße in die Leber. Hier machen sie ihr drittes Larven-Stadium durch. Über das Herz oder die Lunge gelangen die Larven in die Luftwege. Beim Abhusten kommen sie wieder im Mundraum und werden erneut verschluckt.

Nun entwickeln sie sich zum fertilen Spulwurm. Die geschlechtsreifen Weibchen können dann täglich bis zu 200.000 Eier produzieren. Bei einer Lebensdauer von bis zu zwei Jahren können insgesamt über 25 Millionen Eier freigesetzt werden, die mit dem Kot abgegeben werden.

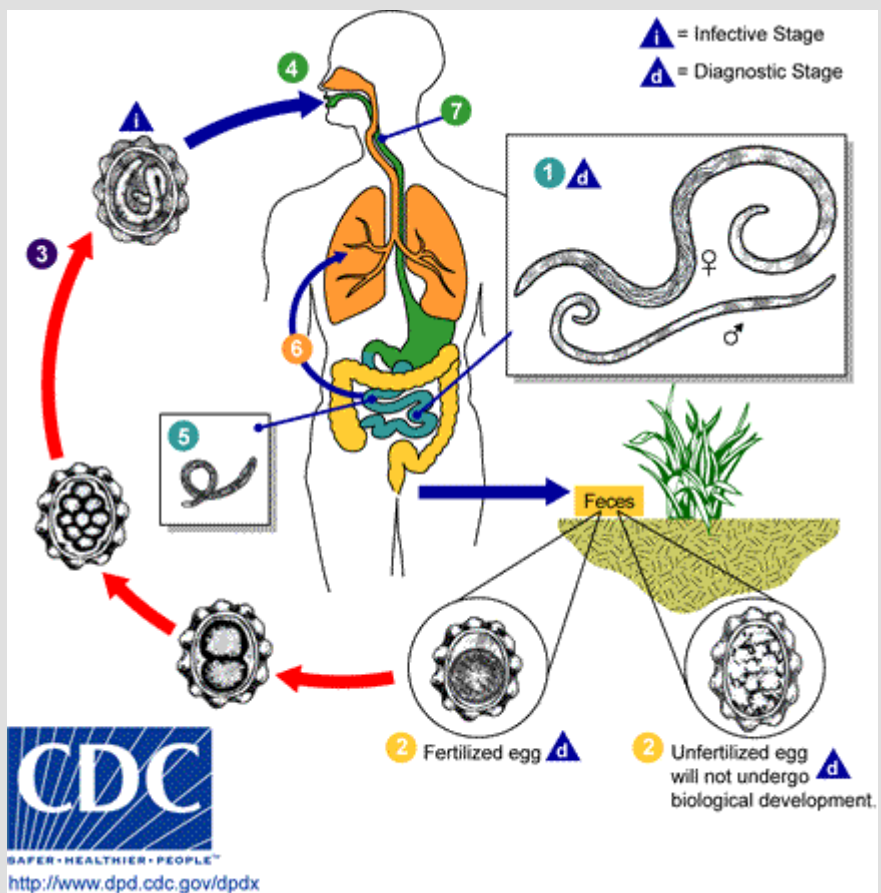
Nach einer optischen oder serologischen Erkennung wird mit Medikamenten behandelt.

Die wichtigsten Hygiene-Maßnahmen sind das regelmäßige Händewaschen und das gründliche Waschen von Gemüse. Zur Vorbeugung eines Befalls sollte auf die Nutzung von Kotgedüngtem Gemüse verzichtet werden (Problem bei Biogemüse!). Haustiere sollten regelmäßig entwurmt werden.

Die Eier können Temperaturen über 40 °C nicht ab, so dass durch Garren die Infektionsgefahr ausgeschaltet wird.



Q: de.wikipedia.org / US CDC ([www.dpd.cdc.gov](http://www.dpd.cdc.gov) (Optigan13))  
(Achtung! Lineal hat die Einheit inch)



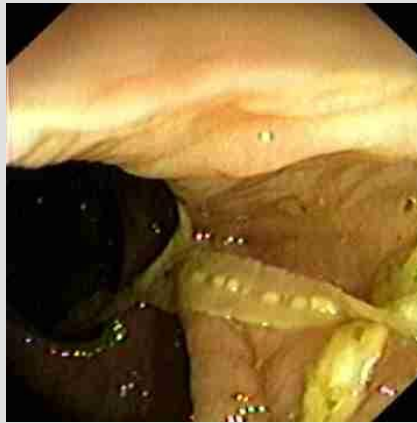
Q: [www.dpd.cdc.gov](http://www.dpd.cdc.gov) (US CDC)

Über 20 % der Weltbevölkerung sind von Spulwürmern befallen.

## ***Bandwurm***

(s)

Bandwürmer sind extrem angepasste Parasiten. Mit Hilfe eines kleinen – mit Saugnäpfen und Wiederhaken besetzten – Kopfes verankern sie sich in der Darmwand. Über die gesamte Oberfläche der flächigen Körperglieder nimmt der Bandwurm die (vom Wirt) fertig verdauten Nährstoffe direkt auf. Bandwürmer können mehrere Meter lang werden. Die Endglieder des Bandwurms werden regelmäßig abgetrennt und mit dem Kot abgegeben. Sie enthalten die reifen Eier.



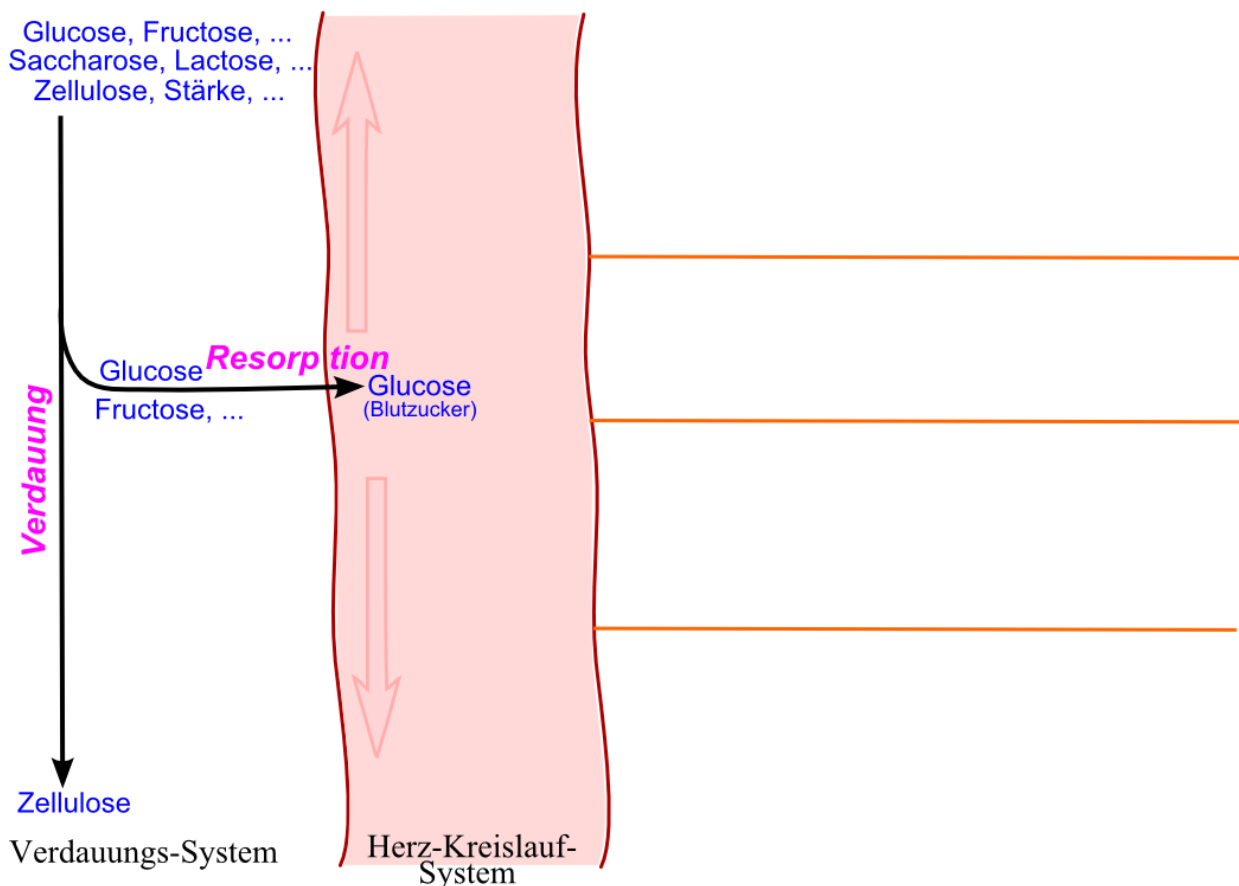
Q: [www.gastrolab.net](http://www.gastrolab.net)

# 6. ausgewählte Stoffgruppen-Metabolismen

## 6.1. Kohlenhydrat-Stoffwechsel

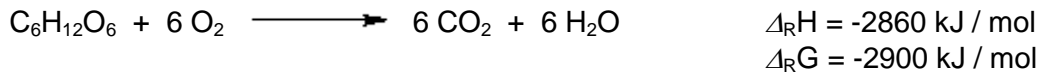
Die Bedeutung der Kohlenhydrate für die menschliche Ernährung haben wir schon hinreichend dargestellt (→ [Lebensmittelbestandteile Teil 1](#)). Der Stoffwechsel der Saccharide ist dementsprechend auch recht vielgestaltig und flexibel.

In unserer Nahrung finden wir neben den Monosacchariden (z.B. Glucose, Fructose, Galaktose), Disaccharide (z.B. Saccharose, Lactose, Maltose), Oligosaccharide (z.B. Dextrine) und verschiedene Polysaccharide (z.B. Amylose, Amylopektin, Glykogen, Zellulose). Schon in der Mundhöhle beginnt die enzymatische Zerlegung der längerkettigen Kohlenhydrate. Wenn der Nahrungsbrei im Dünndarm angekommen ist, liegen die meisten Kohlenhydrate in Monosaccharid-Größe vor. In dieser Größe können sie nun im Dünndarm resorbiert werden. Mit dem Blut erfolgt dann die Verteilung in den gesamten Körper. Meist betrachten wir zwar nur den Blutzucker – die im Blut gelöste Glucose – meinen im Allgemeinen aber alle gelösten Monosaccharide damit.

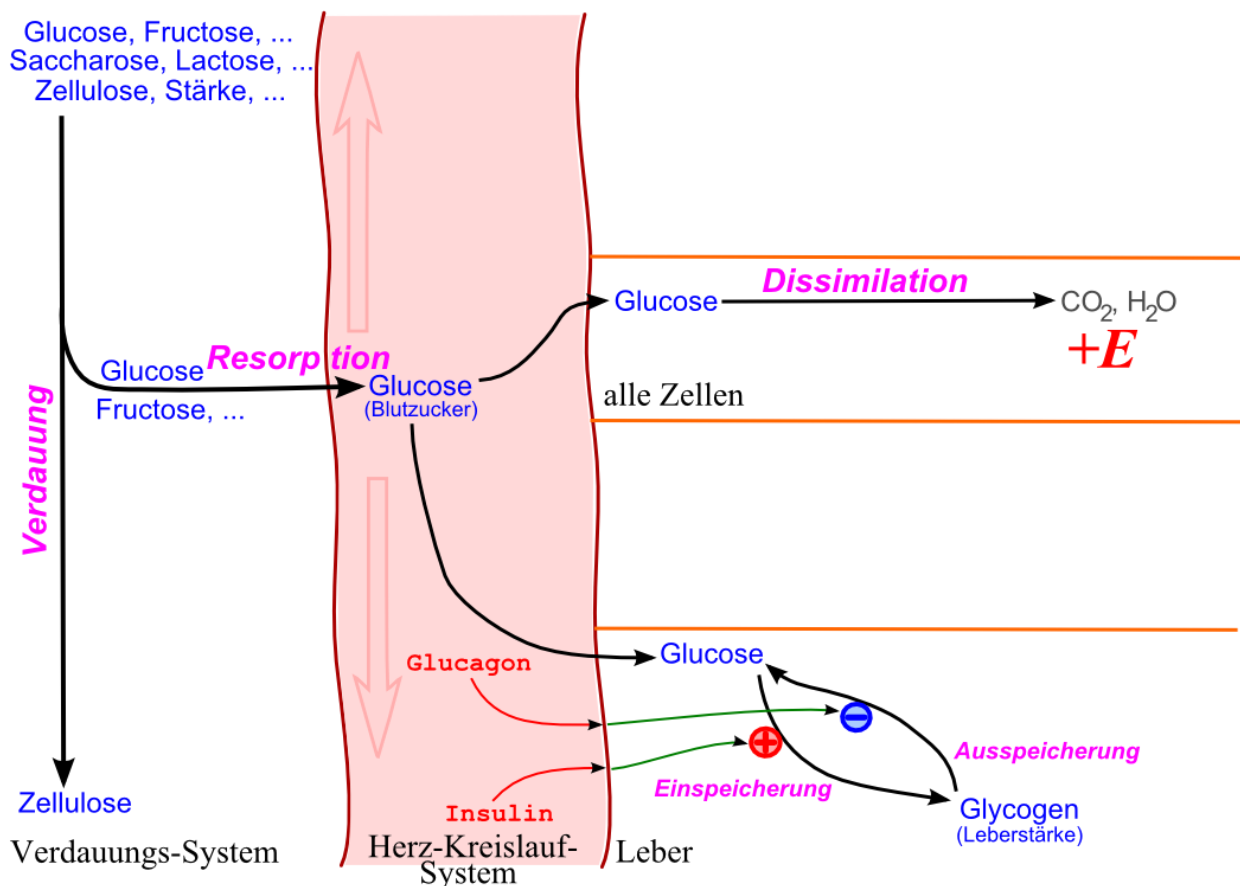


Alle Zellen benötigen Glucose für die Dissimilations-Vorgänge. Um Energie bereitzustellen, gibt es zwei grundsätzliche Wege in unseren Zellen. Bei normaler Sauerstoff-Versorgung (aerobe Situation) betreiben alle Zellen in den Mitochondrien die Zellatmung. Sie setzt sich aus den Abschnitten Glycolyse, Zitronensäure-Zyklus und Atmungskette zusammen. Als Endprodukte entstehen die anorganischen, energiearmen Stoffe Kohlendioxid und Wasser. Aus einem Glucose-Molekül können so um die 35 ATP-Moleküle produziert werden.

Das ATP stellt innerhalb der Zelle die wichtigste Energie-Einheit dar und wird bei den meisten Prozessen verbraucht.



Bei Sauerstoff-Mangel (anaerobe Situation) steht als Reserve-Weg noch die Milchsäure-Gärung bereit. In diesem werden nur magere 2 ATP-Moleküle aus einem Glucose-Molekül hergestellt. Es bleibt aber auch – die noch recht energiereiche (organische) – Milchsäure über, die dann später unter aeroben Bedingungen weiter (zu AcCoA und letztendlich CO<sub>2</sub> und H<sub>2</sub>O) abgebaut werden kann.

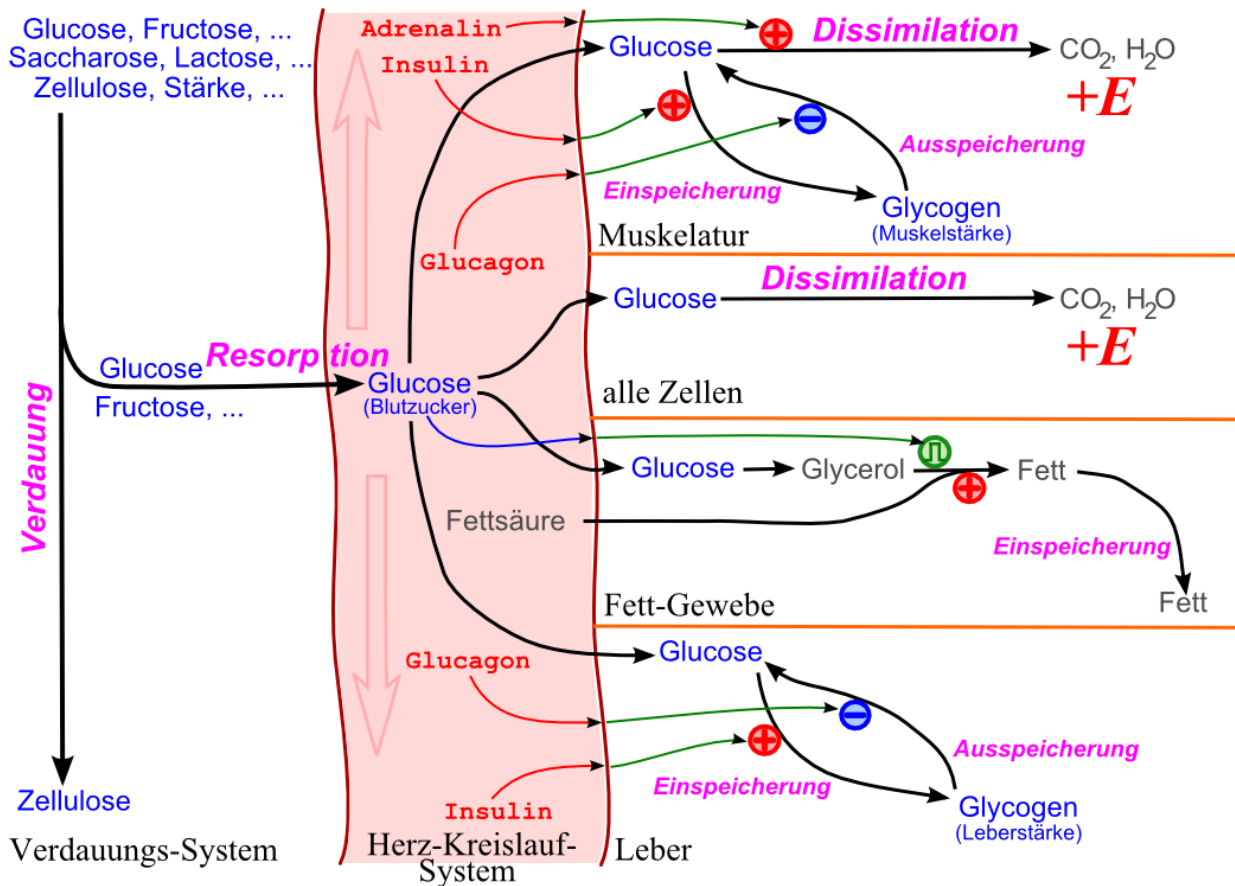


Überschüssige Glucose – nach einer Nahrungsaufnahme – wird in den Leber-Zellen in Form von Glycogen abgespeichert (s.a. obige Abb. rechts unten). Den entsprechenden Metabolismus aktiviert das Hormon Insulin. Bei erhöhtem Blutzucker-Spiegel wird es in den LANGERHANSschen Zellen (β-Zellen) der Bauchspeichel-Drüse freigesetzt und mit dem Blut im Körper verteilt. In der Oberfläche (Zellmembran) der Leber-Zellen befinden sich spezielle Rezeptoren, die auf genau dieses Hormon ansprechen. Bei vorhandenem Insulin wird innerhalb der Leber-Zelle eine Signal-Kette ausgelöst, in deren Konsequenz die Glucose zu Glycogen (Leber-Stärke) polymerisiert wird.

Fehlt dagegen Glucose im Blut, wird das Hormon Glucagon in den α-Zellen der LANGERHANSschen Inseln (Bauchspeicheldrüse) freigesetzt.

Nun kommt es zur Ausspeicherung des Glycogen. Die Leberstärke wird gespalten und die Monomere (Glucose, Blutzucker) ins Blut abgegeben (s.a. obige Abb. rechts unten).

Ähnliche Prozesse laufen um die Muskelstärke herum in der Muskeln ab. Nach einer Insulin-Ausschüttung wird die Einspeicherung der Glucose als Muskelstärke (Glycogen) vorgenommen. Sinkt der Blutzuckerspiegel, dann folgt auf ein Glucagon-Signal hin, die Ausspeicherung der Muskelstärke (s.a. untere Abb. rechts oben).



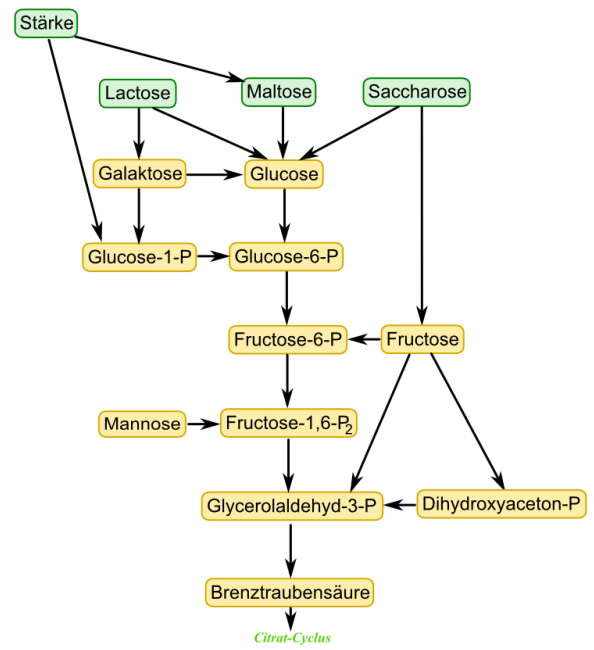
In den Fett-Zellen wird überschüssige Glucose zu Glycerol abgebaut (s.a. obige Abb. rechts untere Mitte). Das Glycerol wird mit Fettsäuren zu Fett-Molekülen umgesetzt. Die Fettsäuren sind durch den allgemeinen Energie-Überschuß (durch den Kohlenhydrat-Überschuß) ebenfalls reichlich vorhanden.

In den Zellen des Fettgewebes entstehen Fett-Tröpfchen, die mit der Zeit immer weiter wachsen. Eine Ausspeicherung wird kaum realisiert. Dazu sind extreme Hunger-Phasen notwendig. Evolutionärer Sinn und Zweck dieser Fettposter war zum einen der praktische Umgang mit den Überschüssen. Was aus dem aktuellen Stoffwechsel (in guten Phasen) weg ist, kann keine schädigenden Auswirkungen mehr haben. In extremen Notsituationen kann dann auf diese Speicher zurückgegriffen werden. Zum Anderen bewirken die Fett-Poster einen besseren Schutz vor mechanischen Belastungen und in kälteren Zeiten. Die "fetten" Organismen waren bevorzugt – biologisch fitter. In der freien Natur werden wohlgenährte Sexualpartner bevorzugt.

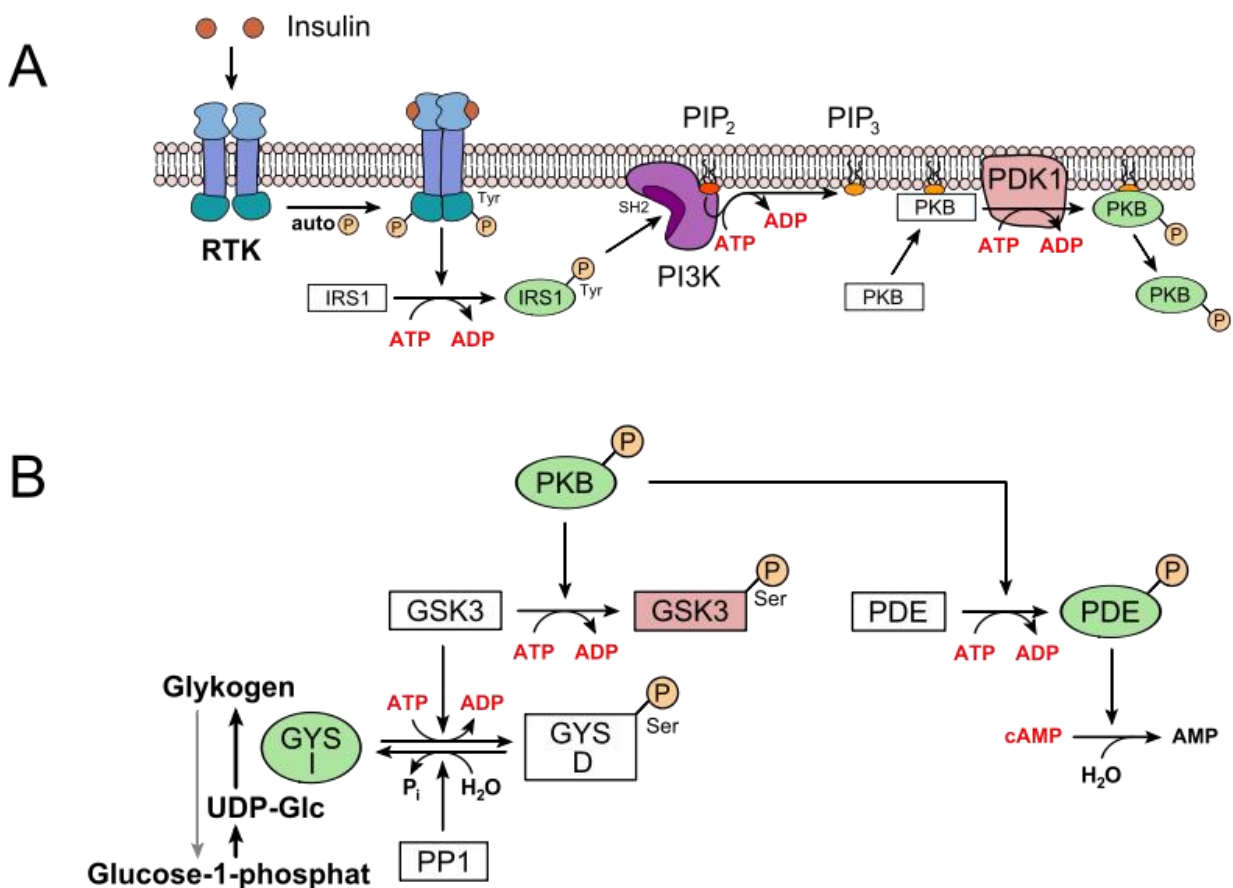
In der industriellen Überfluß-Gesellschaft ist das Erbe eher nachteilig. Darauf zu hoffen, dass die Evolution hier eine Lösung findet – ist eher nicht anzunehmen.



## Katabolismen wichtiger Kohlenhydrate



## 6.1.1. zelluläre Regulation des Kohlenhydrat-Stoffwechsel



Regulation des Glykogenmetabolismus (Glykogensynthese)  
 (A) Aktivierung der PKB durch Insulin (B) Wirkung der PKB  
 Q: de.wikipedia.org

Eine der wichtigsten biologischen Wirkungen des Insulins ist die rasche Beschleunigung der Glucoseaufnahme in Muskel- und Fettzellen und Regulierung der Zwischenspeicherung in der Leber im Rahmen der Regelung des [Blutzuckerspiegels](#):

- In der Leber und der Muskulatur werden die mit der Nahrung aufgenommenen [Kohlenhydrate](#) als [Glykogen](#) gespeichert. Dies hat ein Absinken der [Glucosekonzentration](#) im Blut zur Folge. Die Glucoseaufnahme in die Leberzellen erfolgt *insulinunabhängig* über GLUT2. Durch Insulin wird eine [Rezeptor-Tyrosinkinase](#) (RTK) aktiviert, die eine Signaltransduktion in Gang setzt. Beteiligt sind dabei das Insulinrezeptorsubstrate 1 (IRS1), die [Phosphoinositid-3-Kinase](#) (PI3K), der second messenger Phosphatidylinositol-4,5-bisphosphat (PIP<sub>2</sub>), die Phosphoinositid-abhängige Kinase-1 (PDK1) und schließlich die [Proteinkinase B](#) (PKB) (siehe Bild, A). PKB phosphoryliert die [Glykogensynthase-Kinase 3](#), GSK3, die dadurch inaktiviert wird. GSK3 ist eine Kinase, die die Glykogensynthase phosphoryliert und damit inaktiviert (GYS b). GSK3 steht in Konkurrenz zu einer Phosphatase, der [Protein-Phosphatase 1](#) (PP1). Dadurch, dass GSK3 nicht mehr wirken kann, liegt daher immer mehr Glykogensynthase in seiner dephosphorylierten Form vor (GYS a, siehe unteres Bild, B). Außerdem aktiviert die PKB eine Phosphodiesterase, PDE, die cAMP zu AMP hydrolysiert. Infolgedessen erlischt zusätzlich der Signalweg für die [Proteinkinase A](#), die für den Abbau von Glykogen sorgt.
- In der Leber, dem [Fettgewebe](#) und der Muskulatur wird unter Insulineinfluss die [Triglyceridsynthese](#) stimuliert. Substrate dafür sind neben den Kohlenhydraten mit der Nahrung aufgenommene [Lipide](#).

- In den drei genannten Geweben werden [Aminosäuren](#) verstärkt aufgenommen und für die Proteinsynthese verwendet.

Die metabolischen und mitogenen Effekte von Insulin werden über die Bindung an dessen Rezeptor auf der Zelloberfläche der Zielgewebe Leber, Muskel und Fett initiiert.

- Insulin induziert weiterhin die [Glykogensynthese](#) und -speicherung in Leber und Muskel, die Triglyceridsynthese in Leber und Fettgewebe sowie die Speicherung von Aminosäuren im Muskel.
- Gleichzeitig hemmt Insulin die hepatische [Gluconeogenese](#) und zählt daher insgesamt zu den wichtigsten Regulatoren des Glucosemetabolismus.

Q: de.wikipedia.org (Insulin)

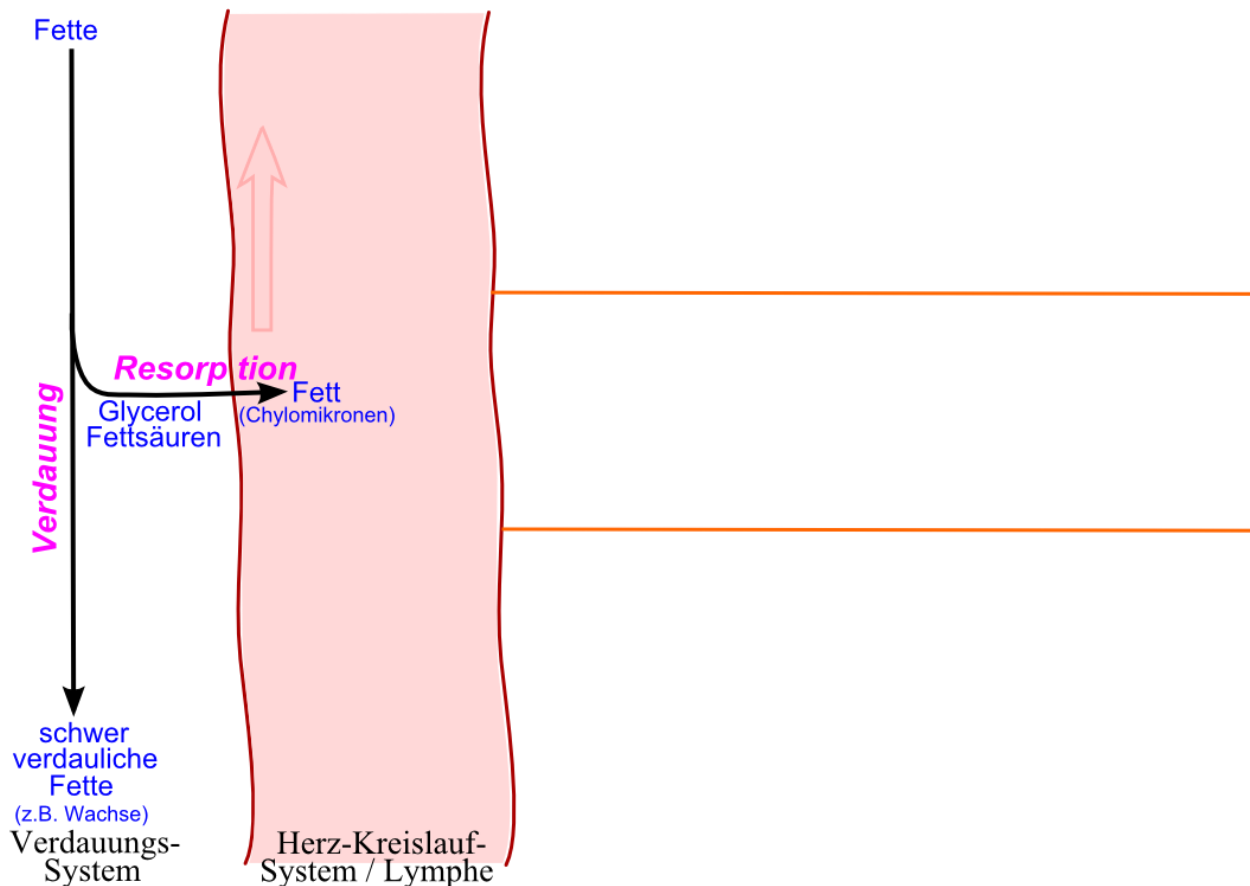
## **6.1.2. Kohlenhydrat-Stoffwechsel in verschiedenen Zelltypen**

## 6.2. Fett-Stoffwechsel (Lipid-Stoffwechsel)

Fette werden im Verdauungstrakt zuerst emulgiert und dann hydrolysiert, mittels Wasser und katalytisch wirkender Base kommt es dabei zur Spaltung in Glycerol und Fettsäuren

resorbierte Fettsäuren und Glycerol werden von den Dünndarm-Zellen neu zu Fett synthetisiert dann ins Blut an sogenannte Chylomikronen abgegeben und in deren Strukturen eingebaut

weitere Wege der Chylomikronen in Richtung Blut sind die Lymph- und die Milchdrüsen- Gänge



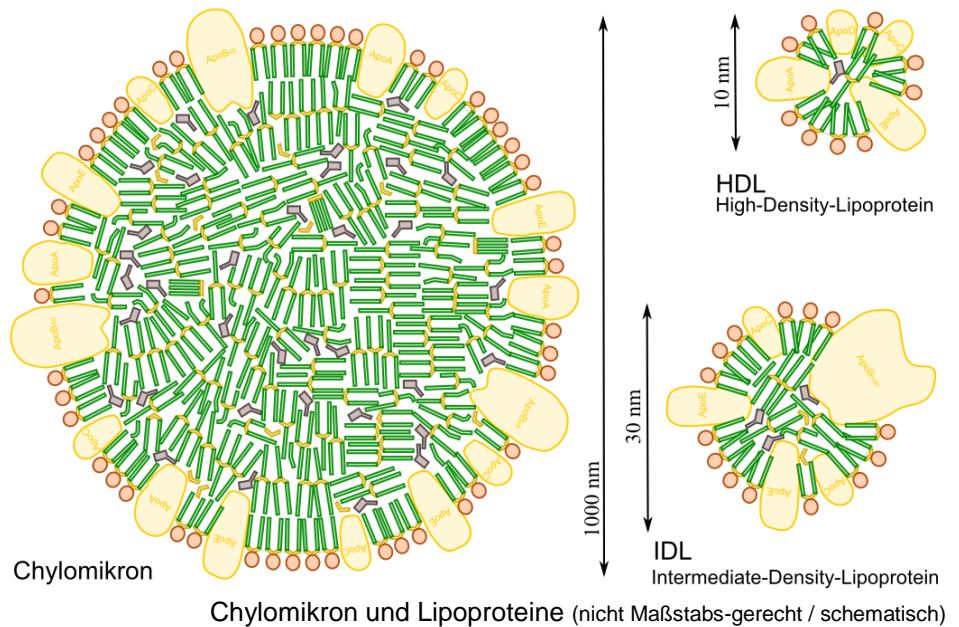
80 % der resorbierten Fette werden mittels Chylomikronen zum Muskel- und Fett-Gewebe transportiert

Chylomikrone ähneln Mycellen (Fett-Bläschen). Sie sind von einer einschichtigen Phospholipid-Schicht (in Abb.: grün und gelb) umgeben. Der Durchmesser beträgt 0,5 bis 1  $\mu\text{m}$  (0,075 – 1,2  $\mu\text{m}$ ). Diese ist mit stabilisierenden Proteinen (Apolipoproteine) versetzt. Im Inneren des Bläschens finden sich vorrangig Fett- und Fettsäure-, aber auch Cholesterin-Moleküle (in Abb.: T und C).

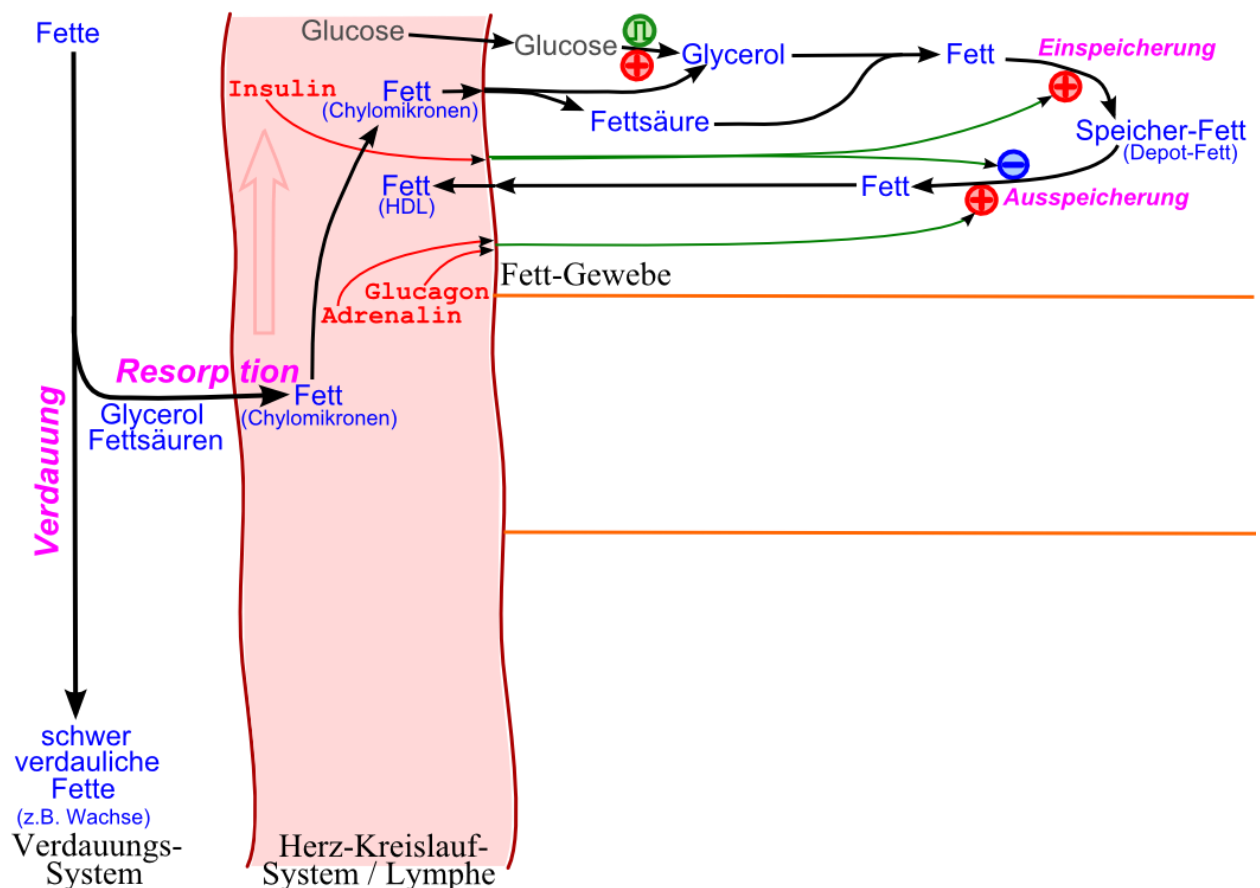
Die Fette machen 85 – 90 % (- 99,5%) eines Chylomikrons aus. Die restlichen Anteile verteilen sich auf 7 – 4 % Cholesterin (Cholesterin), 6 – 5 % Phospholipide und 2 – 1 % Eiweiß.

Die Chylomikronen bewegen sich mit dem Blut zu den Fett- und Muskel-Zellen. Die Dichte der Chylomikronen beträgt ungefähr 0,98 g / ml und liegt unter der des Blutes. Dadurch werden sie leicht mit dem Blut weggespült.

Schon auf dem Weg zu anderen Organen werden die Fette von Enzymen (Lipoproteinlipasen) in Glycerol und Fettsäuren zerlegt. Im Zielgewebe werden diese Fett-Bausteine dann abgegeben und von den Fett- und Muskel-Zellen aufgenommen. Auf der Oberfläche der Zielzellen sitzen Lipoproteinlipasen, die für eine weitere Hydrolyse der Fette sorgen.



Die Bausteine werden dann direkt in die Zielzelle geleitet. Übrig bleiben sogenannte Chylomikronen-Remnants, die sich durch einen sehr Cholesterin-Gehalt auszeichnen.



Die Remnants gelangen mit dem Blut irgendwann zurück ins Lebergewebe, wo sie mit dem Apolipo-Protein E (ApoE) verschmelzen. Dieses Protein vermittelt dann in der Leber die Aufnahme der Chylomikronen aus dem Blut.

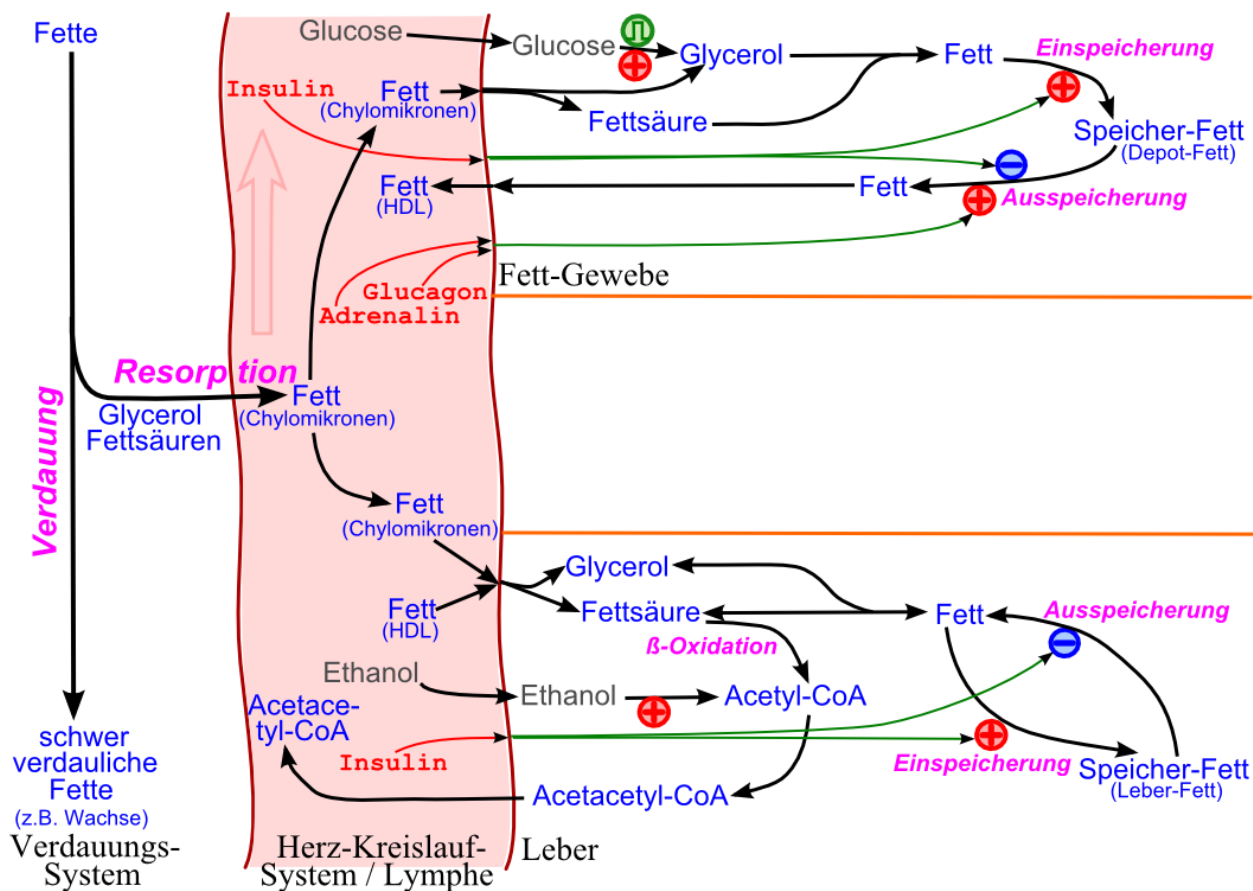
Bei mangelnder Fett-Versorgung (z.B. Fasten) kann man schon nach rund 10 Stunden im Blut keine Chylomikronen mehr nachweisen.

Als Nachweis wird der "Kühlschrank-Test" verwendet. Dabei wird Blut bei 4 °C im Kühlschrank gelagert. Nach einigen Stunden wird dann die gebildete "Rahm"-Schicht (die Chylomikronen) vermessen. Eine weitere Methode ist die Elektrophorese. Da die Chylomikronen elektrisch weitgehend neutral sind, wandern sie nicht im elektrischen Feld und verbleiben am Auftragungsort. Diese Methode ist deutlich empfindlicher als der "Kühlschrank-Test".

Den Transport der Fette von der Leber – wo sie u.a. auch teilweise gespeichert werden – zu den verschiedenen Körperzellen übernehmen die Prä- $\beta$ -Lipoproteine oder auch VLDL genannt. VLDL steht für Very Low Density Lipoprotein. Sie sind kleiner (0,03 – 0,05  $\mu\text{m}$ ) und haben eine sehr geringe Dichte (very low density). Der relative Anteil an Cholesterin, Proteinen und Phospholipiden ist ungefähr jeweils dreimal größer, als bei den Chylomikronen. Der Fett-Anteil liegt bei rund 55 %. Wie bei den Chylomikronen können auch die Prä- $\beta$ -Lipoproteine ihren Fett-Anteil an bedürftiges Gewebe abgeben. Die geleerten Partikel werden – je nach ihrer Dichte – LDL (Low Density Lipoprotein) bzw. IDL (Intermediate Density Lipoprotein) genannt. Überschüssige LDL-Partikel werden für Ablagerungen in Blutgefäßen verantwortlich gemacht. Sie verengen die Blutbahnen und erzeugen dadurch einen höheren Blutdruck (und eine höhere Blutgeschwindigkeit). Der erhöhte Blut-Druck bewirkt eine erhöhte Blut-Geschwindigkeit in kleineren Gefäßen. Dadurch können sich Ablagerungen lösen und als relativ große Objekte verstopfen sie u.U. die feinen Kapillaren in Hirn und Herz (Thromben-Bildung). So etwas zeigt sich dann als Schlaganfall bzw. Herz-Infarkt. Gesättigte Fettsäuren sorgen wohl durch Veränderung der LDL für eine Verstärkung der Ablagerung. Ungesättigte Fettsäuren sorgen dagegen für eine bessere Akzeptanz der Partikel an den zugehörigen Rezeptoren auf den Leber-Zellen. Dadurch sinkt sowohl der LDL-Anteil als auch die Ablagerung-Tendenz.

Weiterhin gibt es noch die HDL (High Density Lipoprotein; 0,008 – 0,012  $\mu\text{m}$  Durchmesser). Sie nehmen vornehmlich Cholesterin aus Geweben und anderen Lipoproteinen auf und transportieren diese zur Leber zurück (Reverser Cholesterin-Transport). Das Cholesterin wird dann hauptsächlich mit der Galle zurück in den Darm abgegeben.

Die Very High Density Lipoproteine (VHDL) sind mit rund 7 nm (0,007  $\mu\text{m}$ ) am kleinsten und am kompaktesten (Dichte: 1,1 – 1,2 g / ml).





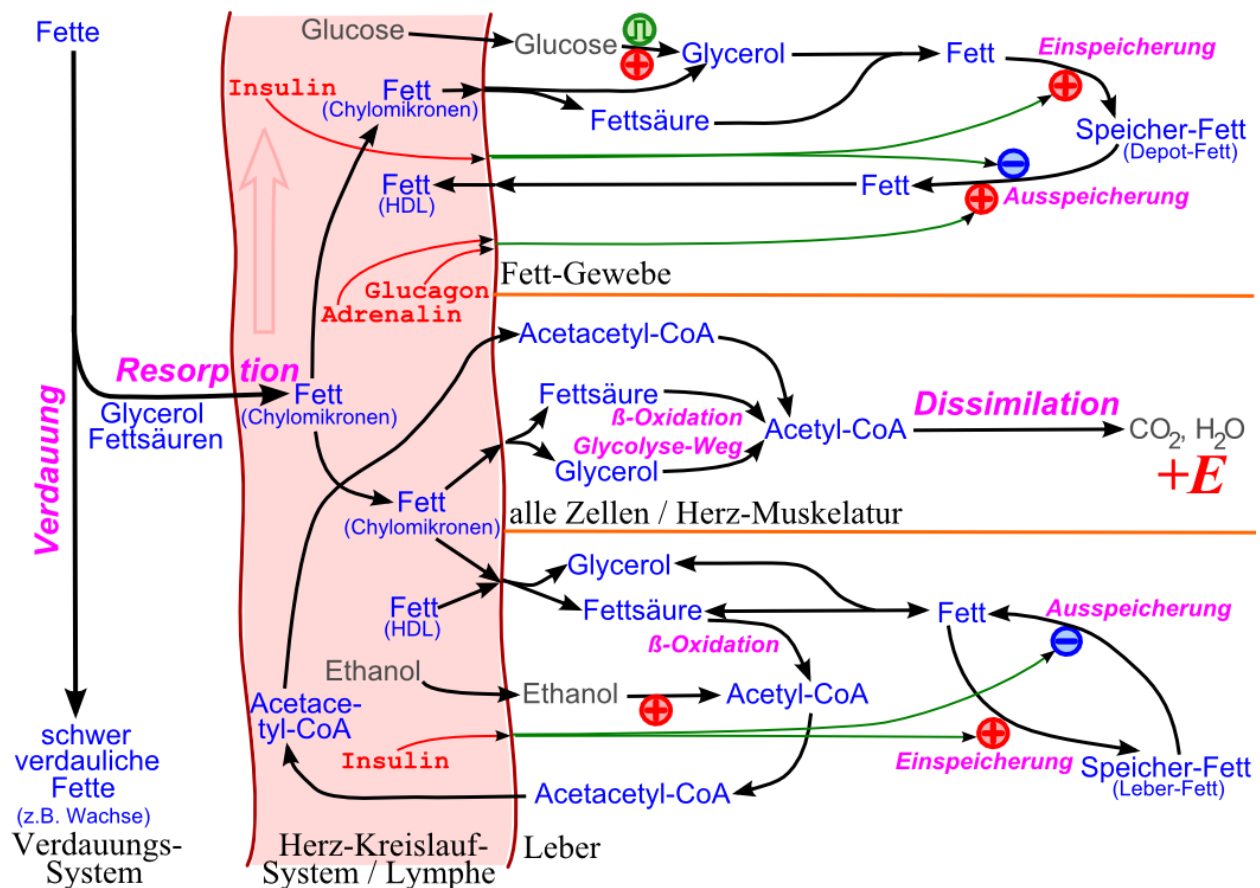
Fette sind besonders gut als Speicherstoff geeignet. Sie sind nicht Wasser-löslich, elektrisch neutral und kaum osmotisch wirksam. So beeinflussen sie andere Blut-Werte und z.B. die osmotischen Verhältnisse nicht. Die Energie-Dichte der Fette ist doppelt so groß (37 kJ / g bzw. 39 kJ / mol), wie die der Kohlenhydrate oder Eiweiße (17 kJ / mol).

Man unterscheidet im Körper die Zell-Fette und die Depot-Fette. Die Zell- oder auch Struktur-Fette sind am Aufbau verschiedener Zell-Bestandteile beteiligt. Dazu gehören die Zell-Membranen, das Endoplasmatische Retikulum oder auch der GOLGI-Apparat.

Die Depot-Fette kommen vorrangig als Unterhaut-Fett-Gewebe und Bauch-Fett vor. Bei Männern liegt der durchschnittliche Depot-Fett-Gehalt bei 15 %. Frauen haben dagegen rund 25 %. Besonders wichtig sind Fette auch als Lösungsmittel für viele Fett-löslichen Stoffe (z.B. Vitamine).

"böse" Frage zwischendurch:

*Wenn Fett als Wärme-Isolator wirkt, warum frieren Frauen (tatsächlich!) eher als Männer?*



Eine separate hormonelle Steuerung für den Fett-Stoffwechsel scheint es nicht zu geben. Vielmehr kommt das bekannte Insulin-Adrenalin-Glucagon-System (aus dem Kohlenhydrat-Stoffwechsel) zum Tragen.

Beim Kohlenhydrat-Stoffwechsel haben wir schon gesehen, dass überschüssige Glucose über den Abbau zu Glycerol zur Speicherung von Fetten beiträgt. Nur solches Glycerol aus dem Glucose-Abbau ist ausreichend aktiviert (Glycerol-3-Phosphat), um in weiteren Prozessen zu Fetten verestert zu werden.

Bei der Lipogenese (Fett-Bildung) werden zuerst die beiden Hydroxyl-Gruppen an den C-Atomen 1 und 2 des aktivierten Glycerols verestert. Dazu sind aktivierte Fettsäuren (mit Coenzym A) notwendig. Als Zwischenprodukt entsteht ein aktiviertes Diglycerid (Diglycerid-3-phosphat). Der Phosphat-Rest wird zum Schluß abgespalten und die so frei gewordene Hydroxyl-Gruppe mit einer aktivierten Fettsäure zum Triglycerid verestert.



Die gebildeten Depot-Fette können wieder abgebaut bzw. Fett in die HDL (ins Blut) abgegeben werden. Dieser Vorgang wird durch die Hormone Adrenalin und Glucagon gefördert. Insulin dagegen reduziert die Fett-Freisetzung ins Blut. Weiterhin wird durch Insulin der Fett-Aufbau (Fett-Bildung, Lipogenese) gefördert. Insgesamt sorgt Insulin also für ein Anwachsen der Fett-Depot's. Eine übermäßige Speicherung z.B. in der Leber kann zu einer Fettleber führen.

Insulin-Mangel bewirkt verstärkten Fett-Abbau und damit einen erhöhten Spiegel an Fettsäuren im Blut. Die Folge ist ein erhöhter dissimilatorischer Abbau der Fettsäuren in den Zellen.

Beim Abbau der Fettsäure erfolgt zuerst eine enzymatische Aktivierung mit ATP. Unter Abspaltung von zwei Phosphat-Resten wird ein FS-AMP-Molekül gebildet. Im nächsten Schritt wird an einem weiteren Enzym der AMP-Rest gegen das Coenzym A ausgetauscht. Das Produkt FS-CoA wird auch aktivierte Fettsäure genannt.

Die aktivierte Fettsäure kann nun mehrfach um C<sub>2</sub>-Stücke (Acetyl-CoA) verkürzt werden. Dazu muss immer jeweils das 3. Kohlenstoff-Atom (zwei C-Atome hinter der Carboxyl-Gruppe) oxidiert werden. Zuerst wird zwischen dem 2. und 3. Kohlenstoff-Atom des Alkyl-Restes eine Doppelbindung durch Dehydrierung erzeugt. Hierzu ist das Coenzym FAD notwendig. An der Doppelbindung wird dann Wasser addiert (Hydratation). Die gebildete β-Hydroxy-Fettsäure wird unter Beteiligung von NAD<sup>+</sup> zur β-Keto-Fettsäure oxidiert. Die beiden benötigten Coenzyme (FAD und NAD<sup>+</sup>) werden in ihrer mit Wasserstoff beladenen (reduzierten) Form (FADH<sub>2</sub>, NADH<sub>2</sub><sup>+</sup>) in der Atmungskette verwertet und zu FAD und NAD<sup>+</sup> regeneriert. Unter Hinzuziehung eines weiteren Coenzym's A kommt es zur Abspaltung des Acetyl-Restes vor der Keto-Gruppe. Das neue Coenzym A sitzt am Fettsäure-Ende und damit liegt wieder eine aktivierte Fettsäure vor. Diese kann den beschriebenen Weg nun noch mehrmals durchlaufen, bis von der ursprünglichen Fettsäure nur noch ein C<sub>2</sub>-Rest übrig bleibt. Das jeweils abgespaltene Acetyl-CoA geht in den Zitrat-Zyklus ein, in dem dann noch reichlich NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> (3x) und FADH<sub>2</sub> (1x) für die Atmungskette (→ Zellatmung) produziert wird.

Wegen der entscheidenden Vorgänge am 3. bzw. β-ständigen C-Atoms nennt man den Vorgang **β-Oxidation**.

Damit die C<sub>2</sub>-Körper nicht gleich in der Leber wieder verbraucht werden, werden sie eine dimere Form gebracht. Diese Umwandlung ist ausschließlich in der Leber möglich. Bedingt durch ihre gute Wasser-Löslichkeit können die C<sub>4</sub>-Körper (Acetacetyl-CoA, β-Hydroxybuttersäure, Acetessigsäure) mit dem Blut im ganzen Körper verteilt werden. Besonders im Zentralnervensystem, aber auch in Muskeln, den Nebennieren und dem Herz kann dann eine Rückwandlung in das Acetyl-CoA erfolgen. Dieses steht dann zur direkten Einschleusung in den Zitrat-Zyklus und zur Energiegewinnung bereit.

Die Bildung der C<sub>4</sub>-Körper ist chemisch unspektakulär. Zwei Moleküle aktivierte Essigsäure (Ac-CoA) werden unter Abspaltung eines Coenzym's dimerisiert. Der entstandene Ketonkörper (Keton-Körper) ist durch ein endständiges Coenzym A immer noch aktiviert. Praktisch entspricht der C<sub>4</sub>-Körper zwei hintereinandergereihten Essigsäure-Molekülen (Acetyl-Resten, AcAc-CoA).

Ein weiterer Grund für eine erhöhte Keton-Körper-Bildung (Acetacetyl-CoA-Synthese) ist größerer Alkohol-Konsum. Aber auch bei einer unbehandelten Diabetes oder einer Kohlenhydrat-armen Diät / Ernährung kann es zu einer Vervielfachung der Keton-Körper-Bildung auf über 100 g / d kommen (üblich: 10 – 30 g / d). Grund ist die systemisch geringe Verfügbarkeit von Acetyl-Coenzym A aus dem Glucose-Abbau. Die Leber kompensiert den resultierenden Energie-Mangel durch verstärkte Bereitstellung von Acetacetyl-Körpern für die Energieversorgung der anderen Zellen. Dazu werden Leber- und andere Depot-Fette genutzt.

In der letzten Zeit sind neue Forschungs-Ergebnisse bekannt geworden, dass die "Gefährlichkeit" von Fetten von ihrer Verstoffwechslung in Darm-Bakterien abhängen könnte. Die Darm-Bakterien bilden aus bestimmten Fett-Begleitstoffen – z.B. dem Phosphatidylcholin – Cholin und das gasförmige Trimethylamin-N-oxid (TMAO). Das Cholin kann zusätzlich von Darm-Bakterien zu einem anderen Stoff umgebaut werden – dem Trimethylamin (TMA). Trimethylamin wird in Leberzellen auch zu TMAO umgebaut. Das Trimethylamin-N-oxid selbst ist schon seit längerem als Gesundheits-gefährdendes Molekül bekannt. TMAO befördert die Plaque-Bildung in Blutgefäßen. In dessen Konsequenz kann es z.B. zu Herzinfakten kommen. (Q: Spektrum der Wissenschaft, Juni 2011, S. 10 ← nature 472 (April 2011), S. 57 ff.)

### Aufgaben:

1. Erläutern Sie den Fett-Stoffwechsel abschnittsweise!
  - a) Resorption und Verteilung der Fette im Körper
  - b) Vorgänge in den Fett-Gewebszellen
  - c) Stoffwechselwege in den Leber-Zellen
  - d) Energiefreisetzung in den Körperzellen
2. Berechnen Sie, wie viel ATP aus einer C<sub>18</sub>-Fettsäure (Stearinsäure) durch  $\beta$ -Oxidation gebildet werden kann! (NADH<sub>2</sub><sup>+</sup> bringt 3 ATP; aus FADH<sub>2</sub> können 2 ATP gebildet werden)
3. Welche Vor- und Nachteile ergeben sich für die Stoffwechsel von Diabetikern und Personen mit erhöhtem Alkohol-Konsum durch die Keton-Körper-Bildung!

### für die gehobene Anspruchsebene:

3. Stellen Sie die Reaktionsgleichungen für die Schritte der Lipogenese auf (die Fettsäure-Reste können als R verkürzt dargestellt werden)!

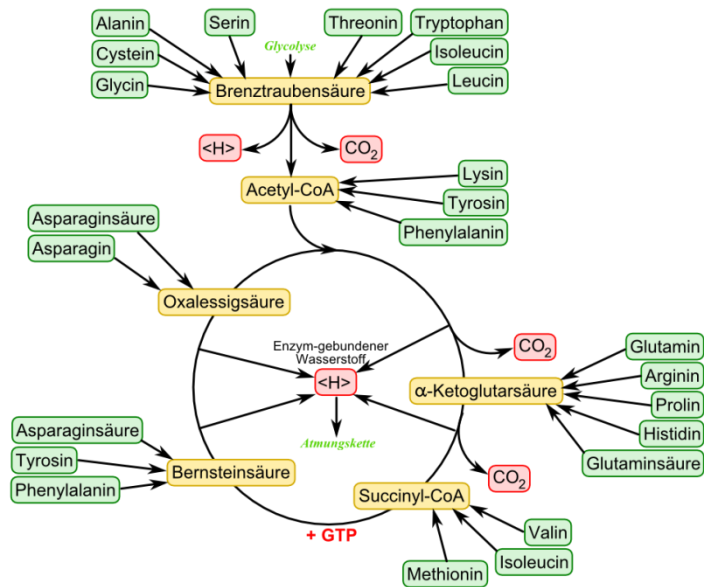
### Antwort auf die "böse" Frage zwischendurch:

Hier spielt der Fett-Gehalt zwar eine Rolle, aber nur indirekt. Der entscheidende Faktor ist nicht das Fett, sondern die verfügbare Muskel-Masse. Deren Anteil ist bei den Männern größer, als bei den Frauen. Die Muskeln erzeugen durch ständige leichte Bewegungen (Anspannung, Tonus) auch ständig Abwärme. Diese wird bei Nichtaktivität (Ruhe bzw. Nicht-Bewegung) normalerweise über die Körper-Oberfläche abgegeben. Im Infrarot-Bild kann man dies sehr gut erkennen. In einer unterkühlten Situation werden die Transpiration und die Durchblutung der Haut verringert. Die "Abwärme" bleibt im Körper – und die Männer frieren eben nicht so schnell. Übrigens hängt mit dem Muskel-Anteil und der hohen Abwärme-Produktion auch die höhere Anzahl an Schweißdrüsen zusammen. Männer schwitzen eher und intensiver. Alles dies ist ein Erbe unserer Evolution. In der Steppe auf Jagd musste man schnell sein (→ hoher Muskel-Anteil) und die dabei erzeugte Wärme gegen die Umgebungswärme abtransportiert werden (→ Transpiration), um so eine Überhitzung des Körpers in der heißen Savanne zu verhindern.

<b>Name</b> \ <b>Protein</b>	ApoA	ApoB48	ApoB100	ApoC	ApoD	ApoE	<b>d</b> [nm]	<b>Dichte</b> [g / ml]
Chylomikron	X	X		X		X	1000	< 1,0
Chylomikron-Remnant		X		X				
VLDL Very-Low-Density-Lipoprotein Prä- $\beta$ -Lipoprotein			X	X		X	50	
LDL Low-Density-Lipoprotein			X				20	1,019 - 1,062
IDL Intermediate-Density-Lipoprot.			X	X		X	30	
HDL High-Density-Lipoprotein	X			X	X	X	10	1,063 - 1,21
VHDL Very-High-Density-Lipoprotein							7	> 1,21
<b>Größe [kDa]</b>	30	250	550	9	7	35		

## 6.3. Eiweiß-Stoffwechsel (Protein-Stoffwechsel)

### Katabolismen wichtiger Aminosäuren



## **6.4. Metabolismen des Ethanol-Abbaus**

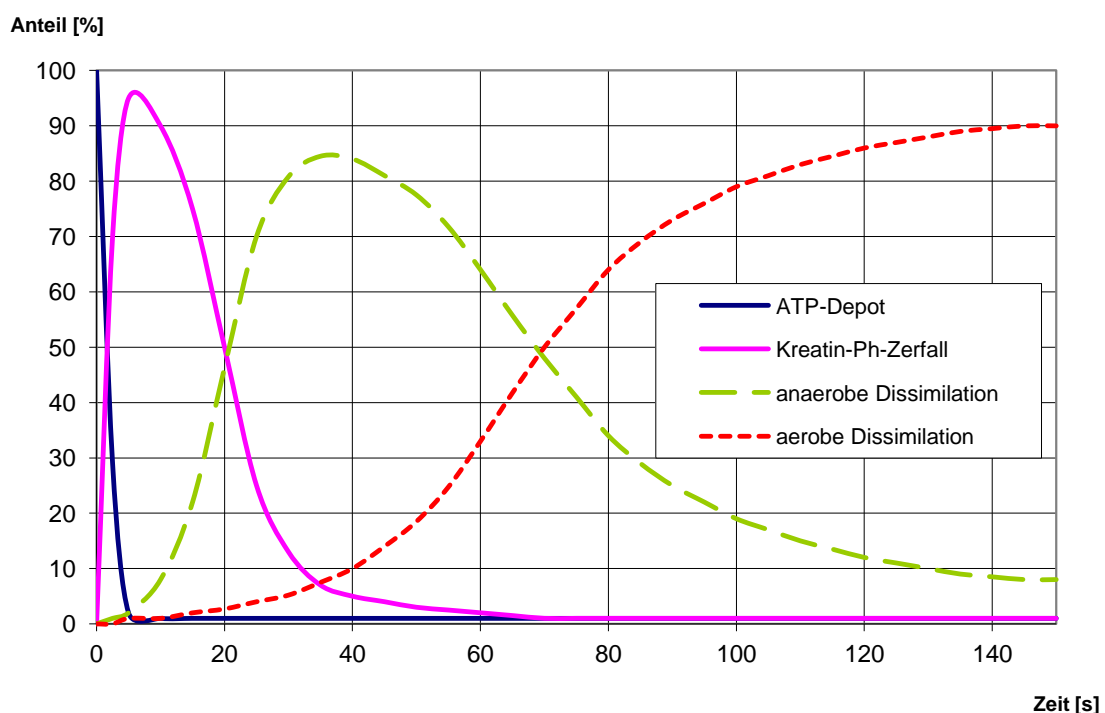
# 7. Stoffwechsel unter besonderen Bedingungen

## 7.1. Hunger-Stoffwechsel

## 7.2. Stoffwechsel-Veränderungen bei Diäten

## 7.3. Stoffwechsel bei sportlicher Belastung

Energiebereitstellung in Muskeln ist ein Zusammenspiel mehrerer energieliefernder Prozesse, die zeitlich gestaffelt ineinander greifen



Laktat (Milchsäure) gilt als Anzeiger für unzureichende aerobe Dissimilation. Dies ist i.A. durch eine zu starke Belastung bzw. einem zu schlechten Trainings-Zustand bedingt. In so einem Fall gelangt nicht genug Sauerstoff zu den Muskeln und die Energie-Versorgung erfolgt verstärkt über die Milchsäure-Gärung. Die Milchsäure sammelt sich nun verstärkt in der Muskelatur und auch der Blut-Pegel steigt dementsprechend. Der Blut-Pegel wird dann bei Belastungs-Tests (Laktat-Test) erfasst. Die Auswertung erfolgt individuell. Trotz vieler Jahre Forschung gibt es

mehrere verschiedene Auswertungs- bzw. Bewertungs-Modelle, die jeweils für sich in abgegrenzten Anwendungs-Bereichen ihre Berechtigung haben.

Einige Beispiele lassen sich dem nebenstehenden Diagramm entnehmen. Der Umschlag zwischen der – im Wesentlichen aeroben – Dissimilation und der Vorherrschaft der Milchsäure-Gärung (anaerob) wird als **anaerobe Schwelle** (ANS) bezeichnet. Konkret bedeutet dies, dass der Leistungs-Punkt gesucht wird, bei dem es dem Sportler gerade noch so gelingt den Aufbau und Abbau von Laktat im Gleichgewicht zu halten.

Deshalb spricht man auch heute mehr von der **individuellen anaeroben Schwelle** (iANS od. IAS)

Getestet wird bei steigender Belastung oder einer Ausdauer-Belastung. In regelmäßigen Zeit-Abständen oder an den Belastungs-Stufen wird Kapillar-Blut aus den Ohrläppchen entnommen und mit speziellen Geräten ausgemessen.

Alternativ, fast genau so genau und völlig unblutig, ist die Erfassung von Herz-Frequenz-Leistungs-Diagrammen möglich.

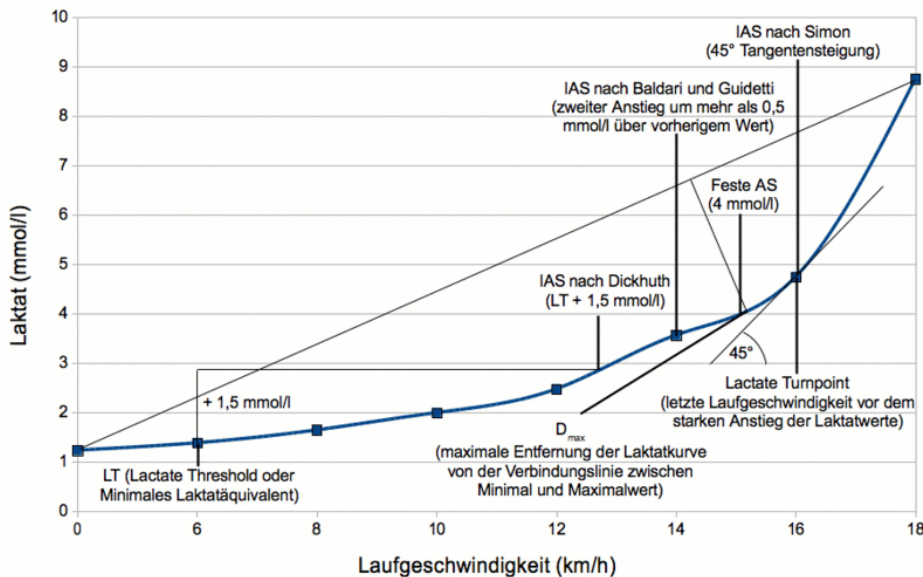
Zur Erfassung dient z.B. der CONCONI-Test.

Die sogenannte **aerobe Schwelle** liegt im Allgemeinen 20 Puls-Schläge unter der anaeroben Schwelle oder als Laktat-Wert bei ungefähr 2 mmol/l.

Die aerobe Schwelle steht für die Leistung, bei die aerobe Dissimilation durch eine verstärkte anaerobe ergänzt bzw. ersetzt wird. An dieser Stelle beginnt der Laktat-Wert in Muskelatur und Blut dann an zu steigen.

### Laktatleistungskurve

Laufbandergometer, Stufendauer 3 Minuten, Steigung 1,2 %



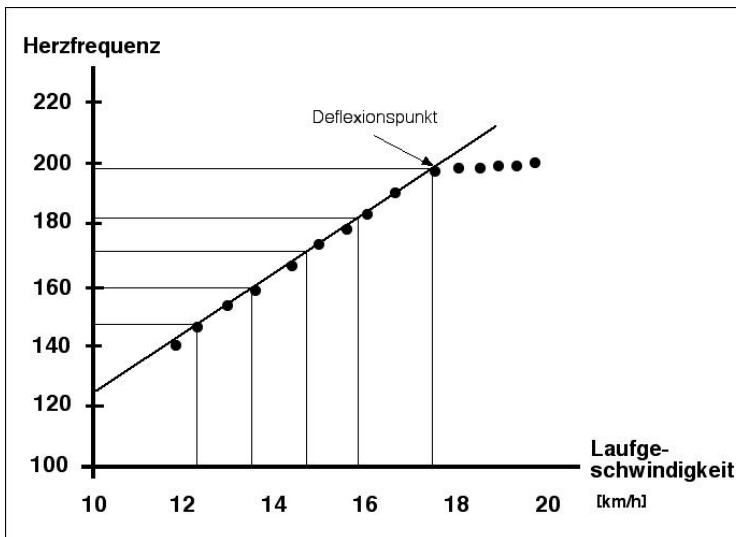
Q: de.wikipedia.org (Florian Jesse)

Deshalb spricht man auch heute mehr von der **individuellen anaeroben Schwelle** (iANS od. IAS)

Getestet wird bei steigender Belastung oder einer Ausdauer-Belastung. In regelmäßigen Zeit-Abständen oder an den Belastungs-Stufen wird Kapillar-Blut aus den Ohrläppchen entnommen und mit speziellen Geräten ausgemessen.

Alternativ, fast genau so genau und völlig unblutig, ist die Erfassung von Herz-Frequenz-Leistungs-Diagrammen möglich.

Zur Erfassung dient z.B. der CONCONI-Test.



Bestimmung der anaeroben Schwelle mittels CONCONI-Test

Q: de.wikipedia.org (Karlarnthans)

# 8. Stoffwechsel-Typen beim Menschen

## 8.0. die griechischen Temperamente



die 4 griechischen Temperamente  
Q: commons.wikimedia.org (Peng)

### ***Sanguiniker***

lebhaft, beweglich, optimistisch, leichtblütig

### ***Phlegmatiker***

schwerfällig, behäbig, bequem, gemütlich, langsam

### ***Choliker***

leidenschaftlich, aufbrausend, jähzornig, unbeherrscht

### ***Melancholiker***

schwermütig, trübsinnig, pessimistisch, gleichgültig

bs ins Mittelalter erweitert und auf andere Kategorien angewendet

→ [http://anthrowiki.at/Vier\\_Temperamente](http://anthrowiki.at/Vier_Temperamente)



## 8.1. Konstitutions-Typen

Q: de.wikipedia.org ()

um 1920 von Ernst KRETSCHMER eingeführt  
Typenlehre

### ***Pykniker***

mittelgroß, gedrungener Körperbau, Neigung zum Fettansatz (am Bauch), Brustkorb unten breiter als oben, kurzer Hals; weiches, breites Gesicht; behäbiges Temperament, gutmütig, gutherzig, gesellig, heiter, lebhaft bis hitzig aber auch still und weich; vorwiegend Gefühls-betont; optimistisch, nach außen gerichtet; neigt kaum zu Verdrängungen  
zyklothym

### ***Athletiker***

sportlicher, kräftiger Körperbau, starker Knochenbau; kräftige Muskeln; breite Schultern, oben breiterer Brustkorb, mittelgroß bis groß; heiteres Temperament, forsch, aktiv, bedächtig, geistig nicht besonders wendig; ausdauernd (bei handfesten Tätigkeiten)  
; zuverlässigviskös

### ***Astheniker / Leptosome***

mager / schlank, zart, schwache Muskeln, schmale Schultern, eng- und flachbrüstig, dünne Arme und Beine, gesteigertes Längen-Wachstum, schmalgesichtig / längliches Gesicht, kantiges Profil, langer Hals, kleiner Kopf, körperlich und geistig empfindlich (überempfindlich), kompliziert, sprunghaft, blass, ungesellig, kühl, Denkschärfe, neigt zum Verdrängen von Komplexen, an den äußeren Freuden des Lebens wenig interessiert  
schizotym

### ***Dysplastiker***

kleinerer Körperbau, von den anderen Typen abweichender Bau und Eigenschaften-Kanon

## 8.2. Konstitutions-, Körperbau- bzw. Stoffwechsel-Typen

Typologie von William SHELDON (1898 - 1977), die heute gerne in der Sportmedizin und beim Bodybuilding verwendet wird  
Somatotypen

Ursache für unterschiedliche Körper-Typen sollen unterschiedliche Ausprägungen der embryonalen Keimblätter sein

Keimblätter bilden sich innerhalb der frühen Entwicklung des Embryos im Blasen-Keim

Ausgangspunkt für Organismus / Individuum ist die befruchtete Ei-Zelle; nach Zwei-, Vier-, Acht-, Sechzehn- usw. usf. –Zell-Stadien folgt irgendwann der Maulbeer-Keim mit unzähligen Zellen, nun kommt es zur Bildung einer Kugel, bei der die vielen Zellen die Oberfläche ausmachen, das ganze ist quasi eine Blase, diese stülpt sich ein und bildet eine Art Becher-artige Struktur – die Gastrula, die äußere Schicht ist das Ektoderm, die innere das Endoderm; das Ektoderm teilt sich dann einmal als ganze Schicht und bildet eine mittlere Schicht zwischen Ekto- und Endoderm, sie wird Mesoderm genannt, aus den Keimblättern entstehen in der weiteren embryonalen Entwicklung jeweils ganz bestimmte Organsysteme

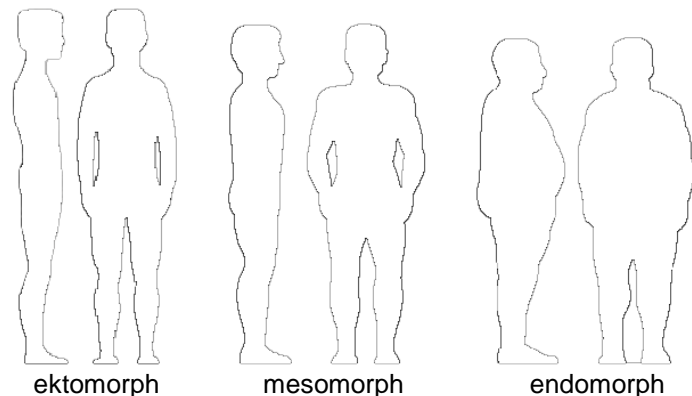
das Ektoderm ist die Basis für die Haut und das Nervensystem

aus dem Mesoderm werden vor allem die Teile des Stütz- und Bewegungs-Systems (Knochen, Muskeln, ...), das Atmungs-System und das Herz-Kreislauf-System

die inneren Organe (Magen-Darm-Kanal, Drüsen) bilden sich aus dem Endoderm

die Ableitung SHELDONS ist heute wissenschaftlich (sowohl biologisch als auch medizinisch widerlegt)

Typisierung basiert auf empirischer Studie mit 4'000 Studenten; Methode wird Somatotyping genannt



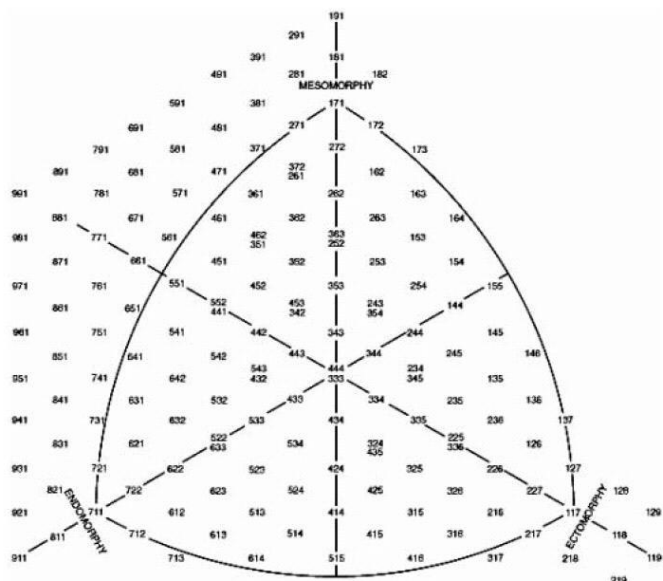
Keimblätter bilden die drei Dimensionen seines Bewertungs-Systems, jede Dimension wird einzeln mittels einer siebenstufigen Skala bewertet; Skala geht von (1) bis (7)

Klassifizierung ist grundsätzlich sehr subjektiv; größtes Problem dieser Typisierung

die Bewertungs-Ergebnisse werden zu einer dreistelligen Ziffern-Kombination zusammengefasst

der "352"-Typ wäre demnach ektomorph=3, mesomorph=5 und endomorph=2

die theoretisch 1'000 Kombinationen sind nicht alle in menschlichkeit vertreten, praktisch werden nur 76 Klassen benutzt



SHELDON verbesserte sein System im Jahre 1976 weiter → Trunk-Index-Methode  
auch hier ist die Subjektivität des Bewerter ein großes methodisches Problem

### ***ektomorpher Typ***

Neigung zu Schlankheit; Frauen dieses Types sind die Modells auf den Werbefotos und den Titelblättern der Zeitschriften

auch leptosom genannt; H-Körper-Form; jugendliches Aussehen

dünn; lang bzw. groß; zerbrechlich

kurzer Oberkörper; lange Gliedmaßen; hochwüchsig; schmale Hände und Füße; geringe Fettspeicherung; eher kleiner Brustkorb; schmale, hängende Schultern (Becken ist breiter); dünne, lange Muskeln; schmale Füße und Hände; geringe Muskel-Entwicklung; dünne, wenig dichte Haare; geringe Ausdauer; hohe Stoffwechsel-Aktivität, diese erschwert Gewichtszunahme und Muskelaufbau; Fettansatz vorrangig an Beinen und Hüften

Kopf-lastig; künstlerisch; introvertiert; zerbrechlich, denken mehr über das Leben nach, als dass sie es gestalten oder genießen; Alleingänger

ev. auch geringe Körpergröße möglich

Charakter-Typ nach SHELDON: Cerebrotonia (Kopfmenschen, Denker)

### ***mesomorpher Typ***

muskulös; rechteckig; stark; athletisch

mächtiger Brustkorb, feste und dicke Haare; Körper V-Form (Mann) bzw. Sanduhr- oder X-Form (Frau); Schulter breiter als Becken; dicke Haut; markante Wangenknochen; massiver Unterkiefer; langes, breites Gesicht; Fettanlagerung vorrangig an Bauch und Hüfte; große Füße und Hände; langer Oberkörper; kräftiger; große Körperkraft; leichter Muskelaufbau; gute Ausdauer; normale, durchschnittliche Stoffwechsel-Aktivität, gute Regenerations-Fähigkeit, naiv; anhänglich; wenig durchdachte Aktivitäten; mögen körperliche Herausforderungen und Wettbewerbe

körperlich fit; voller Energie; mutig; selbstsicher, wirkt reif

können noch in die athletische und normale Form unterteilt werden

Charakter-Typ nach SHELDON: Somatonia (Körpermenschen)

### ***endomorpher Typ***

dick; weich; rund, stämmig

weiche Muskelatur; kurze Arme und Beine; rundes Gesicht und runde Körperform; kurzer Hals; glatte, weiche Haut; breite Hüften; Schulter und Becken gleich breit; starke Fett(auf)speicherung; viele, dünne Haare; kleine Körpergröße; Neigung zu Fettleibigkeit (adipös); langsamer Stoffwechsel; schnelle Gewichtszunahme; gute Regenerations-Fähigkeit

Probleme beim Abnehmen

entspannt; essen gern; gesellig; hören auf ihren Bauch; ausdauernd; Hang zu Stimmungsschwankungen; verträglich; mag Entspannung und Komfort

auch hochwüchsig möglich

Charakter-Typ nach SHELDON: Viscerotonia (Bauchmenschen)

nach G. W. F. HEGEL wird dieser Bau-Typ in Süddeutschland auch als Bierwirtsphysiologie bezeichnet

### ***Mischtypus***

erfasst alle abgewandelten oder gemischten Merkmals-Kombinationen, nach SHELDON rund achtzig Untertypen beschrieben

allgemein starker Zusammenhang zwischen Fett(an)speicherung, Muskelaufbau und Skelett-Bau

z.B. endo-mesomorpher Typ: sportlich, muskulös mit starkem Fettansatz

für Sportmedizinische Zwecke und im Bodybuilder-Bereich werden ausgehend von den Körperbau-Typen nun unterschiedliche Trainings-System / -Methoden empfohlen

beobachteter Körperbautyp	empfohlene Trainings- und Ernährungs-Methoden bzw. -Ziele	Bemerkungen
<b>ektomorph</b>	kurze, intensive Trainings-Einheiten mit langen Pausen Energie-reiche Ernährung; über Hunger hinaus essen; möglichst wenig anderweitige körperliche Betätigung	intensives Training steigert Stoffwechse-Umsatz einschließlich Abbau der Muskelatur usw.
<b>mesomorph</b>	hohe Trainings-Frequenz möglich (Wiederholungen); Übungen abwechslungsreich auswählen (Variation); Intervall-Einheiten normale Ernährung (Kontrolle nicht notwendig)	
<b>endomorph</b>	Kraft-Training vor Ausdauer-Training; Ganz-Körper-Übungen; nur leichtes bis mittleres Ausdauer-Training; tägliches Training (Radfahren, Laufen, Schwimmen) Energie-Zufuhr kontrollieren; kein FastFood; sehr wenig Süßigkeiten, Zucker-haltige Erfrischungs-Getränke und Zucker	

## 8.3. weitere Typen-Systeme

in der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts wurden dann von mehreren Wissenschaftlern (PARNELL; HEART + CARTER) weitere Verbesserungen / Abwandlungen der Somatypologie nach SHELDON vorgeschlagen

dabei wurden vor allem quantifizierbare Körper-Eigenschaften eingearbeitet

dazu gehören z.B. der Body-Mass-Index, die Hautfalten-Dicke-Messung, Knochenbreiten

### 8.3.1. Dosha

durch Ayurveda () derzeit im verstärkten Gebrauch

die drei Dosha's (Lebens-Energie) Vata, Pitta und Kapha bestimmen die Konstitution eines Menschen (jeder hat seine eigene Konstitution → Prakriti), sind für körperliche Leistungsfähigkeit sowie die geistigen Funktionen verantwortlich

**Vata** (sprich: wata) bedeutet "sich bewegen"

bestimmt über die Bewegungsabläufe im Körper

steht für Veränderung und Kälte; kosmische Beziehung zum Wind

zugehörige Elemente sind Äther und Luft mit den Einflüssen Aktivität und Bewegung

**Pitta** steht sprachlich für "erhitzen"

verantwortlich für die biochemischen Funktionen / Stoffwechsel

steht für Wärme (Hitze); kosmische Beziehung zur Sonne

Feuer und Wasser sind die zugehörigen Elemente

Grundprinzip ist die Umwandlung

**Kapha** (sprich: kaffa) das Nährende / Fürsorgliche / Mütterliche

auf körperliche Ebene steht Kapha für Festigkeit z.B. bei Knochen, Zähnen, Nägeln

steht für Stabilität und Ruhe; Kühle

zugehörige Elemente sind Wasser und Erde

Grundprinzip ist Trägheit

Festlegung des Dosha's (Types) erfolgt nach Puls-Diagnose an verschiedenen Körperstellen und der Bewertung von Beobachtungen der Person hinsichtlich Körperbau, Gewohnheiten, Vorlieben usw.

wissenschaftliche Prüfung der Puls-Diagnose ergab eher widersprüchliche Ergebnisse; wahrscheinlich spielen Erfahrungen und gute Beobachtungsgabe des Bewertenden zu vorbelegten Puls-Diagnose-Ergebnissen

#### ***Vata-Typ***

langes, eckiges Gesicht; kleine Augen; schiefe Zähne; schmale Lippen; kleine Masse; leichter Körperbau; begeisterungsfähig; geht Dinge / Probleme schnell an; Neigung zu trockener Haut; Abneigung gegen kaltes und windiges Wetter; unregelmäßiger Hunger; unregelmäßige Verdauung; Neigung zu Verstopfung; schnelle Auffassungsgabe; gutes Kurzzeitgedächtnis; Neigung zu Sorgen und Kummer; Neigung zu leichtem und unterbrochenem Schlaf

#### ***Pitta-Typ***

mittelschwerer Körperbau; geht Dinge / Probleme mit mittlerer Geschwindigkeit an; arbeitet systematisch und organisiert; Abneigung gegen Hitze; starker Hunger und gute Verdauung; kann Mahlzeiten schlecht ausfallen lassen; mittlere Auffassungsgabe und Gedächtnis; guter Redner;

gibt Erlerntes systematisch wieder; unternehmungslustig; mutig; Neigung zu Ungeduld und Ärger; leicht erregbar; bevorzugt kalte Speisen und kühle Getränke; Neigung zu Sommersprossen und Muttermalen

### ***Kapha-Typ***

stabiler schwerer Körperbau; große Stärke und Ausdauer; geht Dinge / Probleme methodisch, aber auch langsam an; schwer aus der Ruhe zu bringen; Neigung zu glatter und fett(ig)er Haut; geringes Hungergefühl; langsame Verdauung; ruhige, beständige Persönlichkeit; langsame Auffassungsgabe; gutes Langzeitgedächtnis; tiefer und langer Schlaf; kräftiges, eher dunkles Haar








## **8.4. populäre Figur-Typen**

wenig wissenschaftlich und auch sehr subjektiv  
oft aber praktische Grundlage für genauere Charakterisierungen  
interessant z.B. bei der Ernährungs-Beratung und der Erfassung der aktuellen Situation

### **8.4.1. Figur-Typen beim Mann**



## 8.4.2. Figur-Typen bei der Frau

<b>Ansicht</b>					
<b>?-Typ ?-Form</b>	<b>A</b>	<b>V</b>	<b>H</b>	<b>X</b>	<b>O</b>
<b>Bezeichnung</b>	Birnen-Form Dreiecks-Form	Apfel-Form umgedrehte Dreiecks-Form	Bananen-Form Rechteck-Form	Sanduhr-Form	ovale Form
<b>Merkmale</b>	Hüften weiblich rund; schmalerer Brust- und Schulter- Bereich	Hüften schma- ler als Brust- Bereich; Schul- tern deutlich ausgeprägt (männlich); kräftig; meist große Ober- weite	geringe Aus- prägung der Hüfte; Schulter, Brust und Tail- le haben fast gleiche Um- fänge	Brust / Schul- tern und Hüfte gleichbrei aus- geprägt; Taille deutlich schma- ler (eingeschnit- ten)	rundlicher Kör- perbau; i.A. viel Bauch und Busen; meist trotzdem schlanke Beine
<b>Bemerkun- gen</b>	klassischer westlicher Kör- perbau; femininer Typ	mehr männli- cher Typus	klassischer, sportlicher Körperbau	90-60-90-Typ; postuliertes Ideal-Maß; hohe sexuelle Präferenz der Männer für diesen Typ	molliger Typ
<b>Merkmale bei Übergewicht</b>	Körperfett ver- mehrt an Hüfte und Ober- schenkel ange- legt (Reiterho- sen-Form); Taille schma- ler; bei 85 % der übergew. Frauen zu beobachten (bei Männer 20 %)	dicker, ausge- wölbter Bauch (Bier-Bauch); schmale Hüf- ten; Körperfett im Bauch an der Taille ge- speichert (sehr verbreitet bei Männern)			
					

Bilder-Q: <http://www.ratgeber-und-hilfe.de/figurtypen-uebersicht/>

# 9. Tabellen, Formeln und Übersichten

## Inhaltsstoffe und Energiewert von Lebensmitteln

(Werte beziehen sich auf 100g)

Lebensmittel	Wasser [%]	Fette [g]	Eiweiße [g]	Kohlen- hydrate [g]	Energie [kJ]	sonstiges
Apfel		+	+	12	210	
Butter		83	1	1	3249	
Bierschinken		18	14	1	920	
Blumenkohl		+	1	3	85	
Bonbons		+	1	96	1700	
Brause		0	0	3	65	
Brathähnchen / Broi- ler		4	15	+	460	
Brötchen (Weizen)		1	7	54	1100	
Cola		0	0	10	170	
Ei	74	11	13	1	699	Ca
Gemüsepaprika		+	1	4	85	
Johannesbeere (schwarz)		+	1	11	210	
Kartoffeln		+	2	19	364	
Käse (Tollenser)		22	26	3,6	1300	
Keks		11	15	70	1900	
Marmelade		0	1	59	1072	
Mischbrot		1	7	52	1055	
Möhren		+	1	5	110	
Obstkuchen		4	2	48	710	
Orange		+	1	9	170	
Pfannkuchen		15	4	48	1500	
Pflanzenfett	0	100	+	+	3881	Vit B <sub>x</sub> , D, E
Schnitzel (Schwein)		8	21	+	703	
Schokolade (Voll- milch)		33	9	55	2300	
Speisequark (mager)		2	11	5,8	380	
Speiseeis		3	4	20	540	
Teewurst		44	12	+	1900	

Vollkornbrot		1	7	46	1000	
Vollmilch (Rind)		3,5	3,3	5	276	Ca,
Weizenmehl (Type 405)		1	11	74	1541	
Zitrone		+	1	4	85	
Zwiebeln		+	1	8	170	

zusätzliche Zeichen: - ... absolut nicht + ... in Spuren

### Mineralstoffgehalt einiger Lebensmittel in mg

(bezogen auf 100g verzehrbaren Anteil)

Lebensmittel	Na-trium	Kalium	Cal-cium	Phos-phor	Magne-sium	Eisen	Fluor
Trinkmilch 3,5%	48	157	120	92	12	0,1	0,02
Edamer, 30% i.Tr.	800	95	800	570	59	0,6	-
Quark,40% i.Tr.	29	106	68	-	-	0,3	-
Gesamtei	135	138	54	205	13	2,3	0,12
Butter	-	-	-	-	-	-	-
Margarine	76	7	10	10	13	+	-
Heringsfilet	120	315	35	250	-	1,1	-
Hummer	270	220	61	234	22	1,0	-
Brathuhn	83	359	12	200	-	1,8	-
Roastbeef	74	335	12	157	23	2,5	-
Schweinefilet	74	348	12	234	22	3,0	-
Roggenvollkornbrot	424	291	56	362	83	4,0	-
Weizenvollkornbrot	430	210	95	265	-	2,0	-
Blumenkohl,roh	16	311	22	72	7	1,1	0,01
Spinat, roh	54	470	93	51	58	3,1	0,1
Apfel, geschält, roh	2	127	7	11	6	0,4	0,01
Kakao, stark entölt	60	1500	190	740	500	12,0	0,1
Bier, Pils	4	50	20	30	-	0,1	0,02
Rotwein (11 Vol.-%)	1	120	10	15	12	0,5	0,02
Colage-tränk	6	1	4	14	-	-	-

# 10. Anhänge und Tabellen

## 10.1. wichtige physikalische und chemische Größen

Name	Beschreibung (Bemerkungen)	Formelzeichen / Berechnungsformel	Einheiten und Umrechnungen (fett: SI-konforme Einheiten)
<b>Masse</b> Atom-Masse Molekül-Masse		m m <sub>A</sub>	<b>1 kg (= Ur-Kilogramm in Paris)</b> <b>u ... atomare Masseneinheit</b> 1 u = 1,66 * 10 <sup>-27</sup> kg Da ... DALTON (gerne in USA und Biochemie verwendet) 1 u = 1 Da
<b>Konzentration</b>		c = n / V	M ... molar (bezieht sich auf Teilchen) 1 mol / l = 1 M N ... normal (bezieht auf Säure-Base-Äquivalente) 1 mol / l = 1 N
<b>Molare Masse</b>		M <sub>M</sub> = m / n	1 g / mol
<b>Stoffmenge</b>	Anzahl Teilchen	n	<b>1 mol = 6,022 * 10<sup>23</sup> Teilchen</b>
<b>Temperatur</b>		T	<b>K ... KELVIN</b> 1 grd (Grad) 1 K = 1 grd °C ... Grad CELCIUS 0 K = -273,16 °C; 273 K = 0 °C 0 – 100 °C 100 grd

## 10.2. Tabellen zur Chemie organischer Verbindungen

### griechisches Alphabet

	Name, Aussprache			
1	A	α	alpha	a
2	B	β	beta	b
3	Γ	γ	gamma	g
4	Δ	δ	delta	d
5	E	ε	epsilon	e
6	Z	ζ	zeta	z
7	H	η	eta	h
8	Θ	θ ϑ	theta	qj

	Name, Aussprache			
9	I	ι	jota	i
10	K	κ	kappa	k
11	Λ	λ	lambda	l
12	M	μ	my	m
13	N	ν	ny	n
14	Ξ	ξ	xi	x
15	O	ο	omikron	o
16	Π	π	pi	p

	Name, Aussprache			
17	P	ρ	rho	r
18	Σ	σ ζ	sigma	sv
19	T	τ	tau	t
20	Υ	υ	ypsilon	u
21	Φ	φ ϕ	phi	fj
22	X	χ	chi	c
23	Ψ	ψ	psi	y
24	Ω	ω	omega	w

auf PC-Tastatur

**Vorsilben zu Zählungen (z.B.: Anzahl C-Atome) – Zahlwörter**

n	Vorsilbe	n	Vorsilbe	n	Vorsilbe	n	Vorsilbe
1	meth	11	undec	20	icos (eicos)		
2	eth (äth)	12	dodec	30			
3	prop	13	tridec	40			
4	but						
5	pent						
6	hex	16	hexadec				
7	hept						
8	oct	18	octadec				
9	non						
10	dec						

**wichtige funktionelle Gruppen**

Name	Formel		
Hydroxyl-Gruppe			
Carbonyl-Gruppe			
Carboxyl-Gruppe			
Ether-Gruppe			
Ester-Gruppe			
Peptid-Gruppe			
Halbacetal			
Vollacetal			

## 10.2. weitere Tabellen und Übersichten

Inhalt	Maß	Reagenzglas Nr.												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
<b>Zusatz / Bedingungen</b>														
	X													
<b>Start-Zusatz / -Bed.</b>														
			✓											
gleichzeitiger Ablauf				zeitgl.	zeitgleich	zeitgleich	zeitgleich	zeitgleich	zeitgleich	zeitgleich	zeitgleich	zeitgleich	zeitgleich	zeitgleich

# 11. Literatur und Quellen

- /1/ BELITZ, Hans-Dieter; GROSCH, Werner:  
Lehrbuch der Lebensmittelchemie.-3. überarb. Aufl.-Berlin, Heidelberg, New York, London; Paris, Tokyo: Springer, 1987  
ISBN 3-540-16962-8
- /2/ FÜRST, Werner; SCHULER, Konrad:  
Gastgewerbliche Berufe - Restaurantfachmann Restaurantfachfrau - Grund- und Fachstufe.-Bad Homburg vor der Höhe: Verl. Gehlen, 1997  
ISBN 3-442-92650-1
- /3/ Ernährungslehre - zeitgemäß, praxisnah.- Hannover: Schroedel Schulbuchverl., 1990  
ISBN 3-441-91392-2
- /4/ SCHLIEPER, Cornelia A.:  
Ernährung heute.- 6. überarb. Aufl.-Hamburg: Verl. BÜchner, Verl. Handwerk und Technik, 1994  
ISBN 3-582-04474-2
- /5/ SCHLIEPER, Cornelia A.:  
Arbeitsbuch Ernährung.-4. überarb. u. erw. Aufl.-Hamburg: Verl. BÜchner, Verl. Handwerk und Technik, 1986  
ISBN 3-582-04473-4
- /6/ BOTSCH, Walter; HÖFLING, Erich; MAUCH, Jürgen:  
Chemie in Versuch, Theorie und Übung.- 2. Neubearb. Aufl.- Frankfurt am Main, Aarau: Verl. Diesterweg, Verl. Sauerländer; 1984  
ISBN 3-425-95421-0, ISBN 3-7941-2522-3
- /7/ LIBBERT, Eike:  
Kompodium der Allgemeinen Biologie.-2. durchges. Aufl.-Jena: Fischer Verl.; 1977
- /8/ KEUNE, Hans (Hrsg.):  
Taschenlexikon Chemie.- 1. Aufl. - Leipzig: Dt. Verl. f. Grundstoffind.,1989  
ISBN 3-342-00225-5
- /9/ LATSCHA, Hans Peter; KLEIN, Helmut Alfons:  
CHEMIE - Basiswissen; Anorganische Chemie, Organische Chemie, Analytische Chemie.- Berlin, Heidelberg: Springer-Verl.,  
ISBN -99534-X
- /10/ SCHARF, Karl-Heinz; WEBER, Wilhelm:  
Stoffwechselphysiologie - Materialien für den Sekundarbereich II - Biologie.- Neubearbeitung, Hannover: Schroedel-Schulbuchverl., 1992  
ISBN 3-507-10515-2
- /11/ BRAUNE, Wolfram; LEMAN, Alfred; TAUBERT, Hans:  
Pflanzenanatomisches Praktikum I - Einführung in die Anatomie der Vegetationsorgane der Samenpflanzen.- 4. bearb. Aufl.- Jena: Fischer Verl. 1983
- /12/ Alternative Wege bewusster Ernährung  
aid Verbraucherdienst informiert Heft-Nr. 1131/1995



- /13/ Essen geht durch den Magen - Die kleine Ernährungslehre  
aid Verbraucherdienst informiert Heft-Nr. 1231/1995
- /14/ POLLMER, Udo; WARMUTH, Susanne:  
Lexikon der populären Ernährungsirrtümer – Mißverständnisse, Fehlinterpretationen und  
Halbwahrheiten.-Frankfurt a. M.: Eichborn Verl. AG 2000
- /15/ BARTELS, Heinz; BARTELS, Rut:  
Physiologie – Lehrbuch und Atlas – 4. überarb. Aufl.-München, Wien, Baltimore: Urban  
& Schwarzenberg, 1991  
ISBN 3-541-09054-5
- /16/ Lexikon Medizin.- Weyarn: Seehamer Verl.  
ISBN 3-929626-45-4
- /17/ Tabellenbuch Chemie.-8., überarb. Aufl.-Leipzig: Dt. Verl. f. Grundstoffindustrie, 1980
- /18/ SCHENCK, Martin; KOLB, Erich:  
Grundriss der physiologischen Chemie für Veterinärmediziner, Humanmediziner und Bi-  
ologen.-5. Aufl.-Jena: G. Fischer Verl.; 1964
- /19/ ERHARD, Hubert:  
Tierphysiologisches Praktikum.-Jena: Verl. v. G. Fischer; 1916
- /20/ STREMPPELL, Walter; KOCH, Albert:  
Elemente der Tierphysiologie – Ein Hilfsbuch für Vorlesungen und praktische Übungen  
an Universitäten und höheren Schulen sowie zum Selbststudium – für Zoologen und  
Mediziner.-Jena: Verl. v. G. Fischer, 1923.-2., neubearb. u. erw. Aufl.
- /21/ CZIHAK, ... (Hrsg.):  
Biologie-Springer-Lehrbuch.-Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verl.,1992.-  
5.korr.Aufl.  
ISBN 3-540-55528-5
- /22/ RICHARD, Daniel; CHEVALET, Patrick; GIRAUD, Nathalie; PRADERE, Fabienne;  
SOUBAYA, Thierry:  
Biologie im Überblick – Grundwissen in Lerneinheiten.-Berlin, Heidelberg: Springer-  
Verl.,2012  
ISBN 978-3-8274-2929-2

Die Clipart's entstammen den folgenden Sammlungen:

/A/ microsoft-WORD (R) verschiedene Versionen

Die Molekül-Modelle basieren auf:

- RASMOL für Windows
- UnitedDevices / BOINC (Bildschirmschoner, verschiedene Projekte (LigantFit, Rosetta, QMC, ...))

Die anderen Abbildungen und Schemata gehören: lern-soft-projekt

⌘-	(c,p)1998 - 2014 lern-soft-projekt: draws	-⌘
⌘-	18069 Rostock; Luise-Otto-Peters-Ring 25	-⌘
⌘-	Tel/AB (0381) 760 12 18      FAX 760 12 11	-⌘