

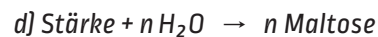
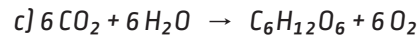
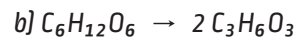
Wird bei einer Reaktion Energie frei, dann ist die **Reaktion exergonisch** und  **$\Delta G$  negativ**. Die Reaktion läuft so lange ab, bis  $\Delta G = \text{Null}$  ist. Ist  **$\Delta G$  positiv**, dann handelt es sich um eine **endergonische Reaktion**, die nur unter Energieaufnahme ablaufen kann. Dabei ändert sich die freie Enthalpie bei einer chemischen Reaktion entsprechend folgender Gleichung:

$$\Delta G = \Delta H - T \Delta S$$

[dabei sind: H die Gesamtenthalpie des Systems, T die absolute Temperatur und  $\Delta S$  die Entropieänderung des Systems]

**AUFGABE 3**

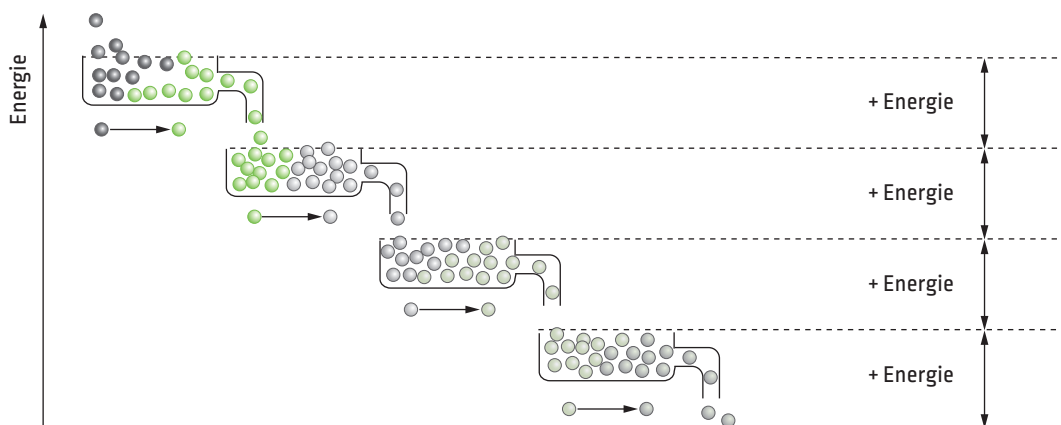
Machen Sie eine begründete Aussage, welche der folgenden Stoffwechselreaktionen exergonisch und welche endergonisch ist:



**WISSEN**

**Lebende Systeme sind weit vom chemischen Gleichgewicht entfernt.**

Eine Besonderheit lebender Systeme ist, dass sich bei ihren Reaktionen nie ein chemisches Gleichgewicht einstellt: Laufend werden Ausgangsstoffe mit derselben Geschwindigkeit in das System eingeschleust, mit der auch Endprodukte das System verlassen. Die Gleichgewichte der verschiedenen Teilreaktionen werden dauernd angestrebt aber nie erreicht. Dadurch ist das Reaktionssystem zu fortwährender Arbeitsleistung fähig. Trotz dieses chemischen Ungleichgewichts liegen die verschiedenen Stoffe normalerweise in annähernd konstanten Konzentrationen vor, weil das ganze System in geregelter Stoffaustausch mit der Umgebung steht. Die unten stehende Abbildung zeigt eine modellhafte Darstellung eines solchen offenen Systems, dem laufend energiereiche Verbindungen zufließen und energiearme Verbindungen entnommen werden. Diesen Gleichgewichtszustand eines offenen Systems nennt man **Fließgleichgewicht**.



**Modell eines Fließgleichgewichts**

Prinzipiell gelten die Gesetzmäßigkeiten des Fließgleichgewichts für alle biologischen Systeme auf allen Organisationsebenen:

- auf zellulärer Ebene bei biochemischen Reaktionsketten der Stoffwechselwege
- auf der Ebene der Organismen beim Stoffaustausch zwischen einzelnen Organen und zwischen Organismus und Umwelt
- auf der Ebene der Ökosysteme beim Stoffaustausch zwischen den Organismen
- auf der Ebene der Biosphäre beim Stoffaustausch zwischen den Ökosystemen

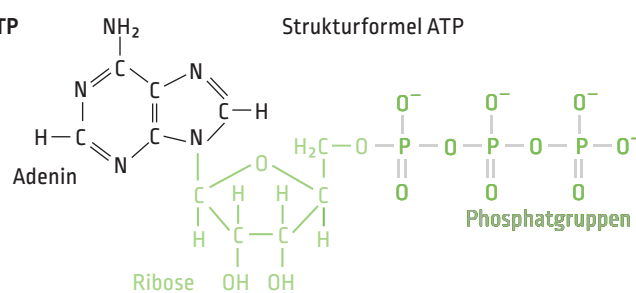
## ATP als Energieüberträger

**WISSEN** ATP ist der wichtigste Energieträger im Stoffwechsel.

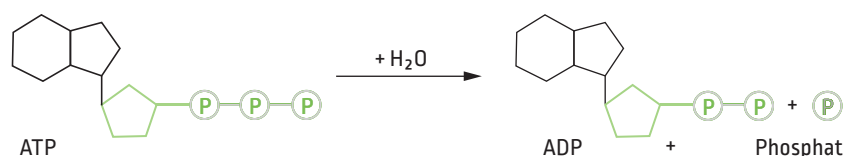
Chemische Systeme, die sich nicht im Gleichgewicht befinden, verfügen über eine bestimmte Menge freier Enthalpie. Die Energie wird, wenn die Reaktion außerhalb eines Lebewesens, z. B. im Reagenzglas, bis zum Gleichgewicht abläuft, im Allgemeinen als Wärme frei. In der Zelle kann diese Energie jedoch ohne den verlustreichen Umweg über die Wärme auf andere Energie verbrauchende Reaktionen übertragen werden. Wichtigster Überträgerstoff ist **Adenosintri-phosphat (ATP)**, ein Ribonucleotid mit drei Phosphorsäureresten, das zwei dieser Phosphatreste unter Energieabgabe verlieren kann.

Soll Energie von einer exergonischen auf eine endergonische Reaktion übertragen werden, so tritt ATP als gemeinsames Zwischenprodukt auf, d. h., es ist Endprodukt bei der Energie liefernden und Ausgangsstoff bei der Energie verbrauchenden Reaktion (**energetische Kopplung**). Dabei wird meistens direkt ein Phosphorsäurerest vom ATP auf ein Substratmolekül übertragen, d. h., es wird eine phosphorylierte Zwischenstufe gebildet. Dieses phosphorylierte Molekül kann dann unter Abspaltung des Phosphatrestes eine exergonische Reaktion durchlaufen, die für das nicht phosphorylierte Molekül endergonisch wäre. Zudem kann ATP direkt Transportvorgänge an Membranen und mechanische Arbeit an fähigen Proteinstrukturen der Zelle bewirken. Beim Membrantransport phosphoryliert ATP das Transportprotein, bei Transportvorgängen bewirkt ATP durch Bindung, Hydrolyse und erneute Bindung die Bewegung von Transportproteinen entlang von Elementen des Cytoskeletts.

Adenosintri-phosphat – ATP



Hydrolyse von ATP



ATP als Energieüberträger im Stoffwechsel der Zellen

## 3

### Feinbau der Zelle

#### Procyten und Eucyten

**WISSEN** Procyten und Eucyten unterscheiden sich in einer Reihe von Merkmalen.

##### Kennzeichen der Procyten

- kein membranumgrenzter Zellkern, sondern ein ringförmiges, aufgeknaueltes DNA-Molekül (Kernäquivalent) sowie bei manchen Arten zusätzlich Plasmide
- Ribosomen vom 70S-Typ, keine weiteren Zellorganellen
- Cytoplasmaeinschlüsse v. a. zur Stoffspeicherung (z. B. Öltröpfchen, Polyphosphatgranula)

- bei Bakterien meist Zellwand aus sackförmigem Riesenmolekül (Mureinsacculus), oft mit aufgelagerter Schleimhülle
- bei manchen Bakterien Geißeln (Flagellen) aus spiralig angeordneten kugeligen Proteinmolekülen (Flagellin) oder auch Pili für das Anheften an Substrat oder andere Zellen.

#### **Kennzeichen der Eucyten**

- von einer Kernmembran umgebener Zellkern mit Chromosomen
- Ribosomen vom 80S-Typ
- Endomembransystem zur inneren Kompartimentierung (endoplasmatisches Reticulum, Golgi-Apparat mit Dictyosomen, Lysosomen, Cytosomen, Kernmembran und Plasmamembran)
- Zellorganellen, die von einer Doppelmembran umgeben sind (Chloroplasten, Mitochondrien)
- Vesikel, mit deren Hilfe Stoffe aufgenommen (Endocytose) und abgegeben (Exocytose) werden können
- Pflanzenzellen besitzen zusätzlich eine Zellwand aus Cellulose mit dem Stofftransport dienenden Tüpfeln, eine große Zentralvakuole als Speicher für Reservestoffe oder Exkrete sowie Plastiden (Chloroplasten, Leukoplasten, Chromoplasten)

#### **AUFGABE 4**

*Zeichnen und beschriften Sie je eine Bakterienzelle und Pflanzenzelle mit den jeweils typischen Strukturen.*

### **Aufbau von Biomembranen**

#### **WISSEN**

**Biomembranen bestehen überwiegend aus Lipiden und Proteinen.**

**Phospholipide** sind für Biomembranen typische Lipide. Sie bestehen aus einem Glycerinrest, der mit zwei langkettigen Fettsäuren sowie über einen Phosphorsäurerest mit einem kurzkettigen Alkohol verestert ist. Die Fettsäuren bilden den hydrophoben, Alkohol- und Phosphorsäurerest zusammen den hydrophilen Teil des Lipidmoleküls. Die Lipide lagern sich mit den hydrophoben Enden zusammen und bilden so eine Doppelschicht. Diese wird als flüssig-kristallin bezeichnet, weil die Lipidmoleküle sehr regelmäßig und dicht angeordnet sind, sich aber gleichzeitig schnell gegeneinander bewegen und verschieben können. Die Fluidität der Membran hängt von der Art der Lipide ab. So besitzen Phospholipide mit ungesättigten Fettsäuren eine höhere Fluidität, weil sie keine so enge Packung bilden können wie solche mit gesättigten Fettsäureresten. Die Fluidität kann auch z. B. durch Cholesterol beeinflusst werden: Bei höheren Temperaturen vermindert es die Fluidität der Phospholipide, bei tiefen Temperaturen zögert es die Erstarrung von Membranlipiden hinaus. So bleibt bei tiefen Temperaturen und Anwesenheit von Cholesterin der lebenswichtige flüssige Zustand länger erhalten als ohne Cholesterin. Die hydrophilen „Köpfe“ sind in dieser Doppelschicht zu den wässrigen Räumen (Extrazellulärraum, Cytosol) hin orientiert. Im Laufe der Zeit wurden verschiedene Biomembran-Modelle entwickelt. Gemäß dem **Fluid-Mosaik-Modell** schwimmen **Proteinmoleküle** auf der oder eingetaucht in die Lipidschicht, einige durchdringen sie vollständig (Transmembranproteine). Neueren Erkenntnissen zufolge sind die Membranproteine oft zu größeren Komplexen verbunden, zudem ist die Lipidschicht eher variabel zusammengesetzt. Auch folgt die Bewegung der Proteinmoleküle nicht dem Zufall.

Zum einen können Membranproteine mit dem Cytoskelett auf der Membraninnenseite verbunden sein, wodurch sich zaunartig abgegrenzte Bezirke bilden. Zum anderen können sich weniger fluide Lipidbereiche mit eingeschlossenen Proteinen bilden, die auf flüssigeren Lipidbereichen fluten wie Eisschollen auf einer tauenden Seeoberfläche. Auch Verbindungen

zu extrazellulären Strukturen, z. B. zu Proteinfasern der extrazellulären Matrix tierischer Gewebe, sind möglich. Außerdem haben viele Membranproteine enzymatische Funktionen. Die räumlich festgelegte Anordnung erleichtert die Katalyse von Stoffwechselketten, da das Endprodukt einer Katalyse gleich das Substrat für das benachbarte Enzym ist. Sowohl mit Membranlipiden (**Glycolipide**) als auch mit Membranproteinen (**Glycoproteine**) können Polysaccharidketten verbunden sein. Solche Kohlenhydratreste auf der Außenseite von Zellmembranen variieren nicht nur von Art zu Art, sondern auch innerhalb eines Individuums von Zelltyp zu Zelltyp. Für die Erkennung von Zellen, etwa bei der Embryonalentwicklung oder bei der Immunreaktion, sind diese Kohlenhydratreste entscheidend. Auch die Blutgruppen des menschlichen ABO-Systems gehen auf Kohlenhydratketten auf der Oberfläche der Erythrozyten zurück.

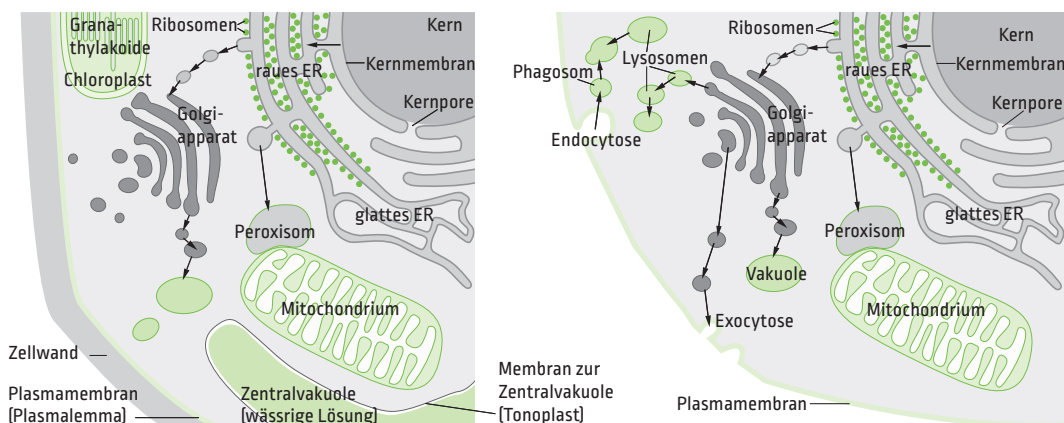
- AUFGABE 5** a) Beschreiben Sie den Aufbau einer Biomembran mit eigenen Worten und fertigen Sie eine beschriftete Skizze an.  
b) Nennen Sie die wichtigsten Funktionen der Membranproteine.

### Kompartimentierung bei Procyten und Eucyten

**WISSEN** Zellkompartimente ermöglichen viele nebeneinander ablaufende Reaktionen.

**Eucyten** haben ein sehr stark differenziertes inneres Membransystem, das die vielfältigen nebeneinander ablaufenden Reaktionen in der Zelle erst ermöglicht, indem es **Kompartimente**, wie Reaktionsräume, Speicherräume und Entsorgungsräume, gegeneinander abgrenzt (**Kompartimentierung**). Die meisten inneren Membransysteme der Eucyten sind entweder unmittelbar miteinander verbunden oder sie stehen über den Austausch von Vesikeln miteinander in Verbindung. Zum **inneren Membransystem** gehören Kernhülle und endoplasmatisches Retikulum (ER), Peroxisomen bzw. Microbodies, Golgiapparat, Lysosomen, Vakuolen.

Nicht mit den übrigen Membransystemen in Verbindung stehende Kompartimente sind Plastiden und Mitochondrien, die durch Doppelmembranen vom Cytoplasma abgegrenzt sind. Die Sonderstellung dieser beiden Zellorganellen ergibt sich aus ihrer stammesgeschichtlichen Entstehung aus Endosymbionten (**Endosymbiontentheorie**, siehe S. 138). Während die Innenmembran der **Mitochondrien** stark aufgefaltet ist, enthalten die Plastiden – insbesondere die **Chloroplasten** – im Inneren ein weiteres Membransystem aus sog. **Thylakoiden**, das durch Abschnürung aus der inneren Plastidenmembran entsteht, aber im Endzustand nicht mehr mit ihr verbunden ist. In als Grana bezeichneten Thylakoidstapeln sind die Pigmente und Enzyme der Fotosynthese (siehe S. 27ff.) untergebracht.



Membransysteme und Kompartimentierung in Pflanzenzelle (links) und Tierzelle

**AUFGABE 6**

*Stellen Sie in einer tabellarischen Übersicht zehn in einem Eucyten vorkommende Kompartimente zusammen, und beschreiben Sie stichwortartig die Funktionen der genannten Kompartimente.*

Bei **Procyten** (Archaeen und Bakterien) ist das innere Membransystem weniger differenziert. Die teilweise trotzdem zahlreich vorhandenen inneren Membranen gehen aus Einstülpungen der Zellmembran hervor. Bei den **Cyanobakterien** tragen diese intracytoplasmatischen Membranen die Pigmente und Enzyme für die Fotosynthese, bei **aeroben Bakterien** sind die Enzyme für die Zellatmung an inneren Membranen verankert. Dafür, dass auch in Prokaryoten viele Stoffwechselreaktionen parallel stattfinden können, ohne sich gegenseitig zu behindern, sind neben den Membranabgrenzungen auch Proteinstrukturen verantwortlich, die im Cytosol oder an der Zellmembran relativ fest verankert sind und Stoffwechsellpartner an sich binden.

### Transportmechanismen durch Biomembranen

**WISSEN**

**Biomembranen ermöglichen passiven und aktiven Transport.**

Biomembranen sind selektiv durchlässig, d. h., einige Stoffe können sie leichter durchdringen als andere. Neben der Größe der Ionen oder Moleküle spielen dabei z. B. ihre Polarität und die damit verbundene hydrophile oder lipophile Eigenschaft oder ihre elektrische Ladung eine Rolle. Auf dieser **Semipermeabilität** beruhen alle osmotischen Vorgänge in einer Zelle. Enthält das Außenmedium mehr gelöste Teilchen als das Innenmedium, ist es hypertonisch, und es treten mehr Wassermoleküle nach außen. Ist hingegen das Innenmedium hypertonisch gegenüber dem Außenmedium, nimmt die Zelle Wasser auf. **Osmotischer Transport** ist den **passiven Transportmechanismen** zuzurechnen, ebenso wie **einfache Diffusion**, also das ungehinderte Hindurchtreten von Molekülen durch die Membran (vor allem Gase wie  $O_2$ ,  $N_2$  und  $CO_2$ ) und **erleichterte Diffusion**, das ist eine Form des passiven Transports, die durch Trägermoleküle (Carrier und Ionenkanäle, wie z. B. Aquaporine, siehe unten) in der Membran vermittelt wird. Alle passiven Transportmechanismen benötigen keine Energiezufuhr, da sie infolge eines Konzentrationsgefälles oder eines elektrischen Potenzialgefälles ablaufen.

Wasser kann durch die Lipid-Doppelschicht der Zellmembran kaum diffundieren. Biomembranen enthalten deshalb meist eine mehr oder weniger große Anzahl besonderer, als Wasserkanäle dienender integraler Proteine, sog. **Aquaporine**. Durch sie können Wassermoleküle in Richtung des Konzentrationsgefälles nahezu ungehindert diffundieren. Denn obwohl die Kanäle so eng sind, dass gerade ein Wassermolekül hindurch passt, können trotzdem bis zu drei Milliarden Moleküle pro Sekunde passieren. Die meisten Aquaporine sind hochselektiv: Zuckermoleküle, Salzionen und sogar Protonen lassen sie nicht passieren. Der Transport gegen ein chemisches oder elektrisches Potenzial ist nur unter Einsatz von Stoffwechselenergie möglich. Er wird deshalb als **aktiver Transport** bezeichnet. Integrale Proteinmoleküle, welche den aktiven Transport von Protonen durch Membranen bewirken, werden als **Protonenpumpen** bezeichnet. Sie können – wie bei der Atmungskette (siehe S. 35f.) und der Fotosynthese (siehe S. 27ff.) – mit Elektronentransportketten verbunden sein. Der Protonengradient kann dann über den Enzymkomplex der **ATPase**, ebenfalls einem integralen Bestandteil von Zellmembranen, zur Bildung von ATP aus ADP genutzt werden. Protonenpumpen in den Zellmembranen einiger Archaeen und Bakterien werden durch Lichtenergie angetrieben. In anderen Fällen können Protonenpumpen sekundär den aktiven Transport anderer Stoffe, z. B. von Saccharose in Pflanzenzellen, vermitteln.