

Ber. Nat.-Med. Ver. Innsbruck	Band 55	S. 81—92	Innsbruck, Juli 1967
-------------------------------	---------	----------	----------------------

Zur Frage der Verteilung der Basen in der WATSON-CRICK-Schraube

von

Jörg KLIMA

(Aus dem Institut für Elektronenmikroskopie der Universität Innsbruck; Kuratoren: Univ.-Prof. Dr. W. HEISSEL und Univ.-Prof. Dr. A. SCHINZEL)

Synopsis: Generally, a universal code is assumed for the genetic information. Except for some uncertainties the code-table is already established. Hence it is possible to calculate the base-content of the nucleic acid as a function of the amino-acid sequence or of the amino-acid composition of purified proteins. For more than a hundred different proteins the content of thymine and cytosine in the active chain of DNA has been calculated for the first and second place of the codons (Fig. 1, Tab. 2). It was found that thymine and cytosine are accumulated in the active chain. The content of these four bases has been calculated for that structural gene which determines the cytochrome c molecule. During evolution many amino-acids were changed and at least 93—98 changes of the bases occurred in the first and second place of the codons. However, the content of thymine and cytosine in the active chain remained remarkably constant. It is supposed that the unequal position of the four bases in the active and inactive chains serves as a mechanism facilitating the translation of the genetic information.

Allgemein wird heute ein einheitlicher Code der genetischen Information für das gesamte Organismenreich vermutet. Tabelle 1 bringt eine Übersicht über bisher veröffentlichte vollständige Code-Tabellen. Sie zeigen im allgemeinen eine weitgehende Übereinstimmung. Auf Grund dieser Code-Tabellen kann man für die zwanzig Aminosäuren der Proteine folgenden Übersetzungsschlüssel für das Basen-triplet der DNS des aktiven Stranges geben:

Ala = CGX oder TAG, Asn = TTY, Asp = CTY, Arg = GCX oder TCZ,
Cys = ACY, Gln = GTZ, Glu = CTZ, Gly = CCX, His = GTY, Ile = TAY,
Leu = GAX oder AAZ, Lys = TTZ, Met = TAZ, Phe = AAY, Pro = GGX,
Ser = AGX oder TCZ, Thr = TGX, Try = ACC, Tyr = ATY, Val = CAX.

Wenn auch bei den verschiedenen systematischen Gruppen das Verhältnis von A + T : G + C wechselt, so ist für die Doppelschraube das Verhältnis von C + T :

$A + G = 1,00$. Dieses theoretisch geforderte Verhältnis wird auch in der Praxis (im Rahmen der Meßgenauigkeit) immer wieder bestätigt. Von der Theorie der Watson-Crick-Schraube als komplementär gebaute Stränge ist aber nicht abzuleiten, ob beide Stränge dasselbe Verhältnis $A + G : C + T$ von 1 : 1 haben, ob also die möglichen Basenpaare in etwa gleich verteilt sind, oder ob bei Adenin - Thymin- bzw. bei Guanin - Cytosin-Paarung die Tendenz besteht, daß Thymin und Cytosin sich häufiger auf einem Strang vorfinden.

Tabelle 1

	A	G	C	U				
	Lys	A G	Arg	A G	Thr	A G	Met, Ile Met	A G
A	Asn	C U	Ser, Ile	C U	Thr	C U	Ile, (Ala) Ile	C U
	Glu	A G	Gly	A G	Ala	A G	Val	A G
G	Asp	C U	Gly	C U	Ala	C U	Val	C U
	Gln	A G	Arg	A G	Pro	A G	Leu	A G
C	His	C U	Arg	C U	Pro	C U	Leu	C U
	Ochre, Tyr Amber, Tyr, (Leu)	A G	?Try + Try	A G	Ser	A G	Leu	A G
U	Tyr	C U	Cys	C U	Ser	C U	Phe	C U

Übersicht über den genetischen Code für die messenger-RNA. Daten aufgenommen aus CRICK 1966, PELC 1965, MATTHAEI 1965, SITTE P. 1965. Übereinstimmende Angaben fett gedruckt. Eingeklammerte Angaben für die Übersetzung in die DNA nicht berücksichtigte Deutung.

In Abbildung 1 ist die Basenhäufigkeit der ersten und zweiten Stelle des Codons in ein Koordinatennetz eingetragen, soweit sich deren Basen sicher zuordnen lassen. Auf der Ordinate ist der Prozentsatz von $C + T$ am ersten Platz des Codons im aktiven Strang in einem Abschnitt, der ein bestimmtes Protein determiniert, aufgetragen; auf der Abszisse dasselbe für den zweiten Platz des Codons. Das Überwiegen von Cytosin und Thymin (also der Pyrimidinbasen) im aktiven Strang ist überraschend deutlich. Auch wenn man bei den unsicheren Plätzen (Arginin, Serin, fehlende Unterscheidung ob Glutamin oder Glutaminsäure) Adenin bzw. Guanin annimmt und den Mittelwert aus allen untersuchten Eiweißarten der Tabelle 2 ab Kettenlänge

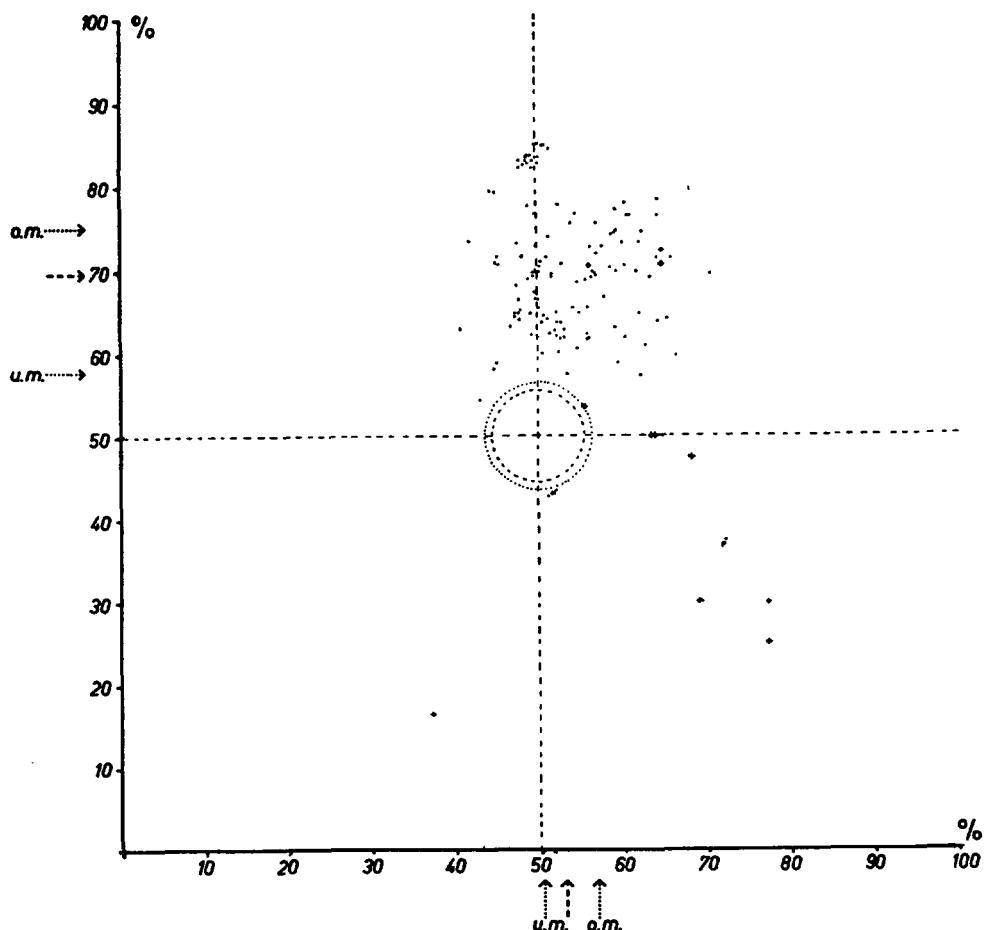


Abb. 1: Häufigkeit von Thymin und Cytosin auf den ersten und zweiten Codonplätzen verschiedener Strukturgene.

Ordinate: Aufgetragen ist die Häufigkeit von Thymin und Cytosin zusammen, in Prozenten der gesamten Basen am ersten Codonplatz.

Abszisse: Aufgetragen ist die Häufigkeit von Thymin und Cytosin zusammen, in Prozenten der gesamten Basen am zweiten Platz des Codons.

+ = Basenwerte der Gene für Peptide mit höchstens 50 Aminosäuren Kettenlänge.

. = Basenwerte der Gene für Proteine mit mehr als 50 Aminosäuren Kettenlänge.

Strichlierter Pfeil: Mittelwert aller untersuchten Proteine für jene Plätze des Gens, für die die Base eindeutig zugeordnet werden konnte.

Punktierter Pfeil: Mittelwert für alle Basen des Gens aller untersuchten Proteine (u. m. = untere mittlere Schranke, alle zweifelhaften Basen wurden als Adenin bzw. Guanin gerechnet. o. m. = obere mittlere Schranke, alle zweifelhaften Basen wurden als Thymin bzw. Cytosin gerechnet.)

Strichlierter Kreis: Innerhalb dieses Kreises müßten bei statistischer Gleichverteilung zwei Drittel aller Punkte von Proteinen mit einer Kettenlänge von 100 Aminosäuren und mehr liegen.

Punktierter Kreis: Innerhalb dieses Kreises müßten bei statistischer Gleichverteilung mindestens zwei Drittel der Punkte für Proteine mit einer größeren Kettenlänge als 50 Aminosäuren liegen.

50 bildet, so ergibt sich ein Mittelwert, der deutlich von 50% entfernt ist, und zwar 57,7% für den ersten Platz des Codons beträgt. Für den zweiten Platz des Codons ist diese Verschiebung weniger auffällig, obwohl hier eine geringere Unsicherheit (nämlich nur durch Serin) gegeben ist; der entsprechende Mittelwert beträgt 50,1%. Auch die obere Schranke des Mittelwertes (bei der also jeweils das Vorkommen von Pyrimidinbasen angenommen wurde) und die Mittelwerte der eindeutig charakterisierten Plätze wurden gebildet und in die Abbildung eingetragen.

Daß homologe Eiweißkörper im Laufe der Evolution ihre Aminosäuresequenz ziemlich stark ändern können, ist bekannt. Jeder Wechsel einer Aminosäure ist aber mit einem Basentausch verbunden. Es ist nun die Frage, inwieweit dadurch die über dem betreffenden Abschnitt integrierte Basenhäufigkeit verändert wird. Von den bisher untersuchten Eiweißkörpern eignet sich vor allem das Cytochrom c, diese Frage zu untersuchen, da einige Vertreter analysiert sind und das Basenverhältnis stark von 1 : 1 abweicht. Zwischen den bisher analysierten Arten des Cytochrom c müssen mindestens 93 bis 98 Mutationsschritte auf den beiden ersten Plätzen des Codons stattgefunden haben. Dennoch hat sich die Basenhäufigkeit wenig geändert. Bei den Mutationsschritten von Pyrimidinbasen ist das Verhältnis zwischen transversion und transition nahezu 1 : 1, nämlich 29 : 32; bei den Purinbasen dagegen 23 : 8 und dies bedeutet nur noch eine Wahrscheinlichkeit von 5%, wenn man statistische Gleichverteilung als zutreffenden Mechanismus annimmt. Da auch viele andere homologe Eiweißkörper sehr ähnliche Basenhäufigkeiten in ihren Strukturgenen aufweisen, scheint es unwahrscheinlich, daß das Bild der Mutation als weißes Rauschen zutrifft. FREESE hat dies auch theoretisch begründet.

Trifft diese stark ungleiche Verteilung der Basenhäufigkeit allgemein zu, wäre eine leichte Unterscheidungsmöglichkeit zwischen aktivem und inaktivem Strang für die Regelung der genetischen Information gegeben. Die ungleiche Verteilung kann im Laufe der Evolution aufrecht erhalten werden und gleichbleiben, wenn ein entsprechender Anteil von A + G zu C + T mutiert und umgekehrt, das heißt wenn die Häufigkeit der Mutation im aktiven Strang von A oder G zu C oder T (= z) sich zur Häufigkeit der Mutation von C oder T zu A oder G (= x) verhält wie $\frac{C + T}{A + G} = \frac{z}{x}$. Ist eine bestimmte Häufigkeit gegeben, wird sich der entsprechende Wert als Mittelwert kurzer Abschnitte, um den die Häufigkeit nur statistisch schwankt, einstellen.

Die große Differenz der geschätzten Mittelwerte des ersten und zweiten Codonplatzes lassen annehmen, daß in der Mutation ein noch viel differenzierteres Geschehen vorliegt, als nur ein (wenn auch farbiges) Rauschen.

Tabelle 2

Eiweißkörper	Basenverhältnis C+T:A+G		Ketten- länge Zahl der Amino- säuren	Literaturnachweis
	1. Platz d. Codons	2. Platz d. Codons		
Bradykinin	(0,125—0,80) 0,20	(0,50—0,80) 0,60	9	HAMBERG et al., 1961
Lys-Vasopressin	0,50	3,50	9	KARLSON P., 1964
Arg-Vasopression	(0,29—0,50) 0,33	3,50	9	KARLSON P., 1964
Oxytocin	0,50	2,00	9	KARLSON P., 1964
α -Melanotropin	(0,64—1,60) 1,00	(1,17—2,25) 1,75	13	KARLSON P., 1964
β -Melanotropin				
Rind, Schwein	(1,00—1,43) 1,29	(2,00—2,60) 2,40	18	KARLSON P., 1964
Pferd, Affe				
Peptid B (Bruchstück aus Fibrinogen)	(1,86—3,00) 2,60	1,86	20	FOLK a. GLADNER, 1960
Insulin B	(0,73—1,10) 0,90	(1,63—2,50) 2,17	21	SANGER a. THOMPSON, 1953
β -Melanotropin				
Mensch	(1,44—2,14) 1,86	(2,14—2,67) 2,40	23	KARLSON P., 1964
Glucagon	(0,71—1,42) 1,00	(1,23—2,22) 1,78	29	ANFINSEN C. B., 1960
Insulin A	(1,00—1,31) 1,15	(1,14—1,31) 1,23	30	SANGER a. TUPPY, 1951
Ferredoxin	(1,62—2,44) 2,12	(0,96—1,39) 1,13	55	ECK a. DAYHOFF, 1966
Trypsin-Inhibitor	(1,07—1,76) 1,43	(1,42—1,52) 1,48	58	CHAUDET et al., 1964
Cytochrom c (Pseudomonas)	(1,71—3,33) 2,73	(0,81—1,03) 0,91	65	COVAL et al., 1961
β -LPH (Schaf)	(1,81—3,09) 2,64	(1,19—1,50) 1,36	90	LI et al., 1965
Cytochrom c ₂ I (Rhodospirillum r.)	(1,89—3,73) 3,09	(1,08—1,26) 1,17	104	COVAL et al., 1961
Cytochrom c				
Crotalus	(2,43—3,16) 2,96	(1,36—1,54) 1,46	104	BAHL a. SMITH, 1965
Huhn	(2,25—3,00) 2,77	(1,48—1,74) 1,63	104	CHAN a. MARGOLIASH, 1966
Rind	(2,47—2,85) 2,74	(1,60—1,67) 1,64	104	NARASHIMA et al., 1966
Rhesus-Affe	(2,47—3,00) 2,85	(1,48—1,60) 1,55	104	ROTHFUS a. SMITH, 1965
Kaninchen	(2,55—2,96) 2,85	(1,54—1,60) 1,58	104	NEEDLEMAN a. MARGOLIASH, 1966
Känguru	(2,85—3,16) 3,08	1,54	104	NOLAN a. MARGOLIASH, 1966
Hund	(2,47—2,85) 2,74	(1,48—1,54) 1,51	104	McDOWALL a. SMITH, 1965
Motte	(1,97—2,57) 2,37	(1,33—1,49) 1,42	107	CHAN a. MARGOLIASH, 1966
Hefe	(1,89—2,45) 2,26	(1,61—1,82) 1,74	107	NARITA et al., 1963
Cytochrom c ₂ III	(2,18—3,50) 3,08	(1,30—1,35) 1,33	108	COVAL et al., 1961
Rhodopseudomonas r.				

Cytochrom c ₈	(1,78—2,90) 2,52	(1,53—2,08) 1,95	114	COVAL et al., 1961
Cytochrom c ₂ II	(2,41—3,64) 3,28	(1,07—1,32) 1,20	116	COVAL et al., 1961
Ribonuclease extrac. B. subtilis	(1,18—2,72) 2,02	(1,16—1,57) 1,38	120-	NISHIMURA a.
Ribonuclease Rind	(1,43—2,88) 2,28	(1,51—2,88) 2,41	122	OZAWA, 1962
Azurin Pseudomonas	(1,72—2,55) 2,25	(0,91—1,25) 1,07	124	ANFINSEN C. B., 1960
Lysozym Hühnerei	(1,30—2,71) 2,09	(1,26—1,74) 1,53	129	JOLLÈS P., 1964
Kupferprotein	(1,79—4,46) 3,50	(0,93—1,30) 1,11	131	COVAL et al., 1961
Lytisches Pr. II Kaninchen	(1,14—2,55) 1,90	(1,08—1,45) 1,27	135	JOLLÈS et al., 1954
Lysozym Milz, Hund	(1,15—2,45) 1,85	(1,06—1,40) 1,22	137-	JOLLÈS et LEDIEU, 1959
Haemoglobin α Mensch	(1,31—2,00) 1,70	(0,60—0,83) 0,69	139	ZUCKERKANDL E., 1965
Myoglobin Thunnus th.	(1,65—2,86) 2,41	(0,79—0,88) 0,82	141	HIRS a. OLCOTT, 1964
Myoglobin Thunnus a.	(1,64—2,92) 2,43	(0,78—0,88) 0,82	143	HIRS a. OLCOTT, 1964
Haemoglobin β Mensch	(1,56—2,04) 1,85	(0,85—1,00) 0,92	145	ZUCKERKANDL E., 1965
Gorilla	(1,52—1,86) 1,73	(0,82—0,95) 0,88	146	ZUCKERKANDL E., 1965
Pferd	(1,52—2,04) 1,83	(0,95—1,12) 1,03	146	ZUCKERKANDL E., 1965
Haemoglobin γ Mensch	(1,56—2,24) 1,98	(0,90—1,12) 1,00	146	ZUCKERKANDL E., 1965
β Lactoglobulin	(1,27—2,30) 1,84	(0,83—1,00) 0,92	145-	MAUBOIS et al., 1965
149				
Haemoglobin φ Mensch	(1,56—2,11) 1,89	(0,92—1,09) 1,00	147	ZUCKERKANDL E., 1965
Myoglobin Pottwal	(1,51—1,94) 1,77	(1,01—1,19) 1,10	153	ZUCKERKANDL E., 1965
Papain	(1,07—2,63) 1,88	(1,31—1,70) 1,53	178	SMITH et al., 1954
Luteinis. Hormon	(0,79—1,71) 1,20	(0,66—0,81) 0,75	180-	WARD et al., 1961
184				
Haemprotein Rhodospirillum	(2,46—4,42) 3,87	(0,74—0,88) 0,80	244	COVAL et al., 1961
Chymotrypsinogen A Rind	(1,44—2,62) 2,13	(0,72—1,16) 0,90	246	HARTLEY B. S., 1964
Carboanhydratase X	(0,84—2,29) 1,51	(0,87—1,37) 1,10	245-	LAURENT et al., 1963
Carboanhydratase Y	(1,06—2,35) 1,72	(1,22—1,63) 1,45	265-	LAURENT et al., 1963
Carboxypeptidase Rind	(1,08—2,56) 1,85	(0,85—1,30) 1,05	310	SMITH a. STOCKELL, 1954
Ba-α ₂ - Glucoproteid	(0,95—1,87) 1,40	(0,73—0,91) 0,81	333	SCHMID a. BÜRGI, 1961
Δ ⁶ -3-Ketosteroid Isomerase	(1,46—3,69) 2,79	(0,57—0,79) 0,72	394	BOYER a. TALALAY 1966
Wachstumshormon Mensch	(0,75—2,16) 1,36	(0,95—1,35) 1,15		MEISINGER et al., 1964

Rind	(0,88—2,21) 1,50	(0,89—1,16) 1,02	PARCELLS A. J., 1961
Ratte	(0,94—2,42) 1,66	(0,92—1,22) 1,06	REISFELD et al., 1964
Apoferitin	(0,90—2,26) 1,54	(1,08—1,33) 1,21	HARRISON et al., 1962
DNAase I	(0,99—2,39) 1,69	(0,85—1,36) 1,08	GEHRMANN a. OKADA, 1957
Cytochrom a	(0,95—1,92) 1,44	(0,73—0,95) 0,82	MATSUBARA et al., 1965
RHP-Protein Chromatium	(2,97—6,23) 5,41	(1,04—1,09) 1,07	BARTSCH et al., 1961
Rhodopseudomonas	(2,47—4,43) 3,87	(0,76—0,89) 0,82	BARTSCH et al., 1961
Cytochrom c ₂			
Chromatium	(1,50—3,10) 2,46	(0,91—1,13) 1,01	BARTSCH et al., 1961
Rhodospirillum	(2,00—2,86) 2,57	(1,30—1,35) 1,33	BARTSCH et al., 1961
Leucin-Aminopeptidase	(1,16—2,44) 1,84	(0,82—1,13) 0,96	SPACKMAN et al., 1961
Katalase Rind	(0,99—2,29) 1,64	(1,03—1,24) 1,14	SCHROEDER et al., 1962
Pferd	(1,06—2,56) 1,77	(0,93—1,14) 1,03	SCHROEDER et al., 1962
Collagenase I	(1,09—2,43) 1,71	(1,55—2,11) 1,89	YOSHIDA a. NODA, 1965
Collagenase II	(1,08—2,42) 1,78	(1,51—2,00) 1,80	YOSHIDA a. NODA, 1965
Carbanhydratase	(1,02—2,26) 1,64	(0,96—1,23) 1,09	NYMAN a.
BCAB	(0,94—2,51) 1,70	(0,86—1,36) 1,09	LINDSKOG, 1964
HCAB	(1,02—2,20) 1,63	(1,09—1,46) 1,29	NYMAN a.
HCAC	(1,61—4,71) 3,53	(0,86—1,08) 0,96	LINDSKOG, 1964
Citrat-Oxalacetat-lyase			BOWEN a.
Aerobacter aerogenes			ROGERS, 1965
Alanin-Dehydrogenase	(1,65—3,80) 2,99	(0,77—0,90) 0,82	YOSHIDA a. FREESE, 1964
Malat-Dehydrogenase	(1,40—3,46) 2,53	(0,83—1,07) 0,94	YOSHIDA a. FREESE, 1964
Lactat-Dehydrogenase	(1,64—3,60) 2,86	(0,94—1,17) 1,05	YOSHIDA a. FREESE, 1964
Bence Jones protein	(1,03—2,63) 1,84	(0,69—1,20) 0,89	EIJK a.
100			MONFOORT, 1964
Bence Jones protein	(0,90—2,78) 1,79	(0,74—1,43) 1,05	EIJK a.
101			MONFOORT, 1964
Bence Jones-protein	(0,90—2,53) 1,67	(0,73—1,31) 0,97	EIJK a.
109			MONFOORT, 1964
Bence Jones-protein	(1,05—2,87) 1,98	(0,73—1,17) 0,92	EIJK a.
110			MONFOORT, 1964
Bence Jones-protein	(1,01—2,57) 1,79	(0,70—1,20) 0,91	EIJK a.
111			MONFOORT, 1964
Bence Jones-protein	(0,88—2,45) 1,61	(0,82—1,48) 1,11	EIJK a.
112			MONFOORT, 1964

Bence Jones-protein 119	(1,03—2,43) 1,75	(0,81—1,28) 1,02	EIJK a. MONFOORT, 1964
Bence Jones-protein 120	(1,08—2,59) 1,87	(0,70—1,23) 0,92	EIJK a. MONFOORT, 1964
Bence Jones-protein 121	(0,92—2,67) 1,76	(0,81—1,50) 1,12	EIJK a. MONFOORT, 1964
L Ketten Protein			
MOPC	(1,02—3,38) 2,21	(0,81—1,38) 1,07	BENNET et al., 1965
RPC	(0,98—3,80) 2,37	(0,73—1,40) 1,01	BENNET et al., 1965
Myosin, Hundeherz	(0,98—3,65) 2,29	(1,22—1,47) 1,36	IYENGAR a. OLSON, 1965
Tropomyosin Octopus	(1,27—4,97) 3,34	(1,22—1,61) 1,44	BAILEY K., 1957
Pinna	(1,27—3,86) 2,51	(1,44—1,83) 1,66	BAILEY K., 1957
Actin			
Rind Skellet	(1,18—3,30) 2,32	(0,86—1,14) 0,99	CARSTEN u. KATZ, 1964
Rind Herz	(1,16—3,26) 2,29	(0,85—1,13) 0,98	CARSTEN u. KATZ 1964
Lamm	(1,16—3,30) 2,31	(0,87—1,14) 0,99	CARSTEN u. KATZ 1964
Schwein	(1,16—3,20) 2,25	(0,86—1,13) 0,98	CARSTEN u. KATZ, 1964
Kaninchen Skellet	(1,19—3,28) 2,32	(0,86—1,12) 0,98	CARSTEN u. KATZ, 1964
Huhn	(1,16—3,15) 2,23	(0,84—1,10) 0,96	CARSTEN u. KATZ, 1964
Frosch	(1,17—3,31) 2,32	(0,87—1,14) 1,00	CARSTEN u. KATZ, 1964
Fisch	(1,15—3,26) 2,28	(0,88—1,15) 1,01	CARSTEN u. KATZ, 1964
Pecten	(1,14—3,71) 2,51	(0,90—1,20) 1,04	CARSTEN u. KATZ, 1964
G-Actin	(1,09—2,46) 1,80	(0,80—1,02) 0,90	KRANS et al., 1965
Praekeratin	(1,07—3,84) 2,31	(1,21—1,97) 1,63	MATOLTSY, 1964
Conalbumin	(1,20—3,01) 2,18	(1,04—1,38) 1,21	LEWIS et al., 1950
Ovomucid	(1,33—3,06) 2,32	(1,23—1,64) 1,46	LEWIS et al., 1950
Avidin	(1,40—3,15) 2,42	(0,97—1,29) 1,13	LEWIS et al., 1950
Collagen Mensch			
Citrat-lösl.	(1,46—2,87) 2,09	(1,25—1,39) 1,33	FLEISCHMAJER a. FISHMAN, 1964
Harnstoff-lösl.	(1,41—2,91) 2,28	(1,22—1,39) 1,31	FLEISCHMAJER a. FISHMAN, 1964
unlöslich	(1,36—2,82) 2,20	(1,16—1,35) 1,26	FLEISCHMAJER a. FISHMAN, 1964
Gelatine, Stierhaut	(1,52—2,71) 2,24	(1,19—1,39) 1,30	PIEZ a. GROSS, 1959
Elastoidine	(1,75—3,18) 2,67	(1,17—1,39) 1,29	PIEZ a. GROSS, 1959
Thyone	(1,58—4,20) 2,93	(1,32—1,57) 1,46	PIEZ a. GROSS, 1959
Metridium	(1,78—4,65) 3,62	(1,56—1,98) 1,82	PIEZ a. GROSS, 1959
Physalia	(1,76—4,11) 3,26	(1,59—1,95) 1,81	PIEZ a. GROSS, 1959
Spongion A	(1,44—3,08) 2,39	(1,39—1,63) 1,52	PIEZ a. GROSS, 1959
Spongion B	(1,72—3,67) 2,96	(1,56—1,73) 1,67	PIEZ a. GROSS, 1959
Flagellenprotein			
Salmonella-Stämme (SL 23) enx	(1,97—6,33) 4,88	(0,82—1,10) 0,95	Mac DONOUGH M. W., 1965

(SL 161) ab	(1,92—6,29) 4,79	(0,83—1,12) 0,96	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SL 165) eh	(1,98—6,07) 4,70	(0,82—1,10) 0,94	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SL 166) gp	(2,08—7,87) 5,69	(0,84—1,18) 0,99	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SL 167) i	(1,98—6,35) 4,88	(0,85—1,13) 0,98	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SL 168) r	(1,97—6,23) 4,79	(0,80—1,07) 0,92	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SL 174) b	(2,02—6,55) 5,04	(0,81—1,06) 0,91	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SL 588) gm	(2,09—7,38) 5,67	(0,86—1,19) 1,01	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SL 642) Arizona	(1,98—6,64) 5,08	(0,87—1,16) 1,01	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SL 736) gpi	(2,04—7,38) 5,62	(0,87—1,22) 1,03	Mac DONOUGH M. C., 1965
(SL 871)	(2,11—6,54) 5,12	(0,85—1,08) 0,95	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SL 877) i	(1,94—5,98) 4,61	(0,84—1,14) 0,98	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SW 1061)	(2,14—6,60) 5,18	(0,85—1,09) 0,96	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SL 1169)	(2,08—6,66) 5,18	(0,85—1,11) 0,97	Mac DONOUGH M. W., 1965
(SW 1180) i	(1,98—6,21) 4,79	(0,87—1,16) 1,01	Mac DONOUGH M. W., 1965
Lupinen-Samen, Protein			
L. l. s.2,0	(0,40—1,09) 0,60	(2,12—2,87) 2,63	GERRITSEN T., 1956
L. l. s.7,4	(0,68—2,34) 1,35	(1,38—1,85) 1,65	GERRITSEN T., 1956
L. l. s.11,6	(0,85—2,43) 1,84	(1,44—1,79) 1,65	GERRITSEN T., 1956
L. a. s.7,8	(0,73—2,53) 1,49	(1,64—2,20) 1,99	GERRITSEN T., 1956
L. a. s.11,6	(0,81—2,50) 1,56	(1,50—1,88) 1,73	GERRITSEN T., 1956
Ribosomen, Protein			
Überstand	(1,66—4,28) 3,29	(0,91—1,08) 0,99	SPAHR P. F., 1962
Protein Pool	(1,55—3,41) 2,68	(0,91—1,09) 0,99	SPAHR P. F., 1962

Literaturverzeichnis

- AMBLER, R. P. a. L. H. BROWN (1964): The amino acid sequence of *Pseudomonas fluorescens* Azurin. *J. Mol. Biol.*, **9**: 825—828.
- ANFINSEN, Ch. B. (1960): The molecular basis of evolution. John Wiley & Sons, New York & London.
- BAHL, O. P. a. E. L. SMITH (1965): Amino acid sequence of rattlesnake heart cytochrome c. *J. Biol. Chem.*, **240**: 3585—3593.
- BAILEY, K. (1957): Invertebrate tropomyosin. *Biochim. Biophys. Acta*, **24**: 612—619.
- BAILEY, K., C. P. de MILSTEIN, C. M. KAY a. L. B. SMILLIE (1964): Characterization of a tryptic fragment isolated from the insoluble tropomyosin of *Pinna nobilis*. *Biochim. Biophys. Acta*, **90**: 503—520
- BARTSCH, R. G., M. L. COVAL a. M. D. KAMEN (1961): The amino acid composition of the soluble *Chromatium* haem proteins. *Biochim. Biophys. Acta*, **51**: 241—245.
- BENNETT, J. C., L. E. HOOD, W. J. DREYER a. M. POTTER (1965): Evidence for amino acid sequence differences among proteins resembling the L-chain subunits of immunoglobulins. *J. Mol. Biol.*, **12**: 81—87.

- BOURRILLON, R., R. GOT et D. MEYER (1964): Études sur la structure d'une α_1 -glycoprotéine. II. Séquence des amino acides au voisinage de la liaison glucidepeptide. Biochim. Biophys. Acta, **83**: 178—188.
- BOWEN, T. J. a. L. J. ROGERS (1965): Amino acid composition and partial specific volume of citrate oxalacetatelyase. Nature, **205**: 1316—1317.
- BOYER, J. a. P. TALALAY (1966): The amino acid composition of crystalline Δ^5 -3-ketosteroid isomerase and its tryptic peptides. J. Biol. Chem., **241**: 180—187.
- CARSTEN, M. E. a. A. M. KATZ (1964): Actin: A comparative study. Biochim. Biophys. Acta, **90**: 534—541.
- CHAN, S. K. a. E. MARGOLIASH (1966a): Properties and primary structure of the cytochrome c from the flight muscles of the moth *Samia cynthia*. J. Biol. Chem., **241**: 335—348.
- CHAN, S. K. a. E. MARGOLIASH (1966b): Amino acid sequence of chicken heart cytochrome c. J. Biol. Chem., **241**: 507—515.
- CHAUVET, J., G. NOUVEL et R. ACHER (1964): Structure primaire d'un inhibiteur pancréatique de la trypsine (inhibiteur de KUNITZ et NORTHRUP). Biochim. Biophys. Acta, **92**: 200—201.
- COVAL, M. L., T. HORIO a. M. D. KAMEN (1961): The amino acid compositions of some bacterial haem proteins. Biochim. Biophys. Acta, **51**: 246—260.
- CRICK, F. H. C. (1966): The genetic code III. Sci. Amer., **215**, IV: 55—62.
- DOOLITTLE, R. F. a. B. BLOMBACK (1964): Amino-acid sequence investigations of fibrinopeptides from various mammals: evolutionary implications. Nature, **202**: 147—152.
- ECK, R. V. a. M. O. DAYHOFF (1966): Evolution of the structure of ferredoxin based on living relicts of primitive amino acid sequences. Science, **152**: 363—366.
- EIJK, H. G. van a. C. H. MONFOORT (1964): Group characteristic differences in amino acid composition between Bence-Jones proteins of Burtin's Types I and II. Biochim. Biophys. Acta, **86**: 410—412.
- FLEISCHMAJER, R. a. L. FISHMAN (1964): Amino-acid composition of human dermal collagen. Nature, **205**: 264—266.
- FOLK, J. E. a. J. A. GLADNER (1960): The amino acid sequence of peptide B of co-fibrin. Biochim. Biophys. Acta, **44**: 383—385.
- GEHRMANN, G. a. S. OKADA (1957): The amino acid composition of desoxyribonuclease I. Biochim. Biophys. Acta, **23**: 621—623.
- GERRITSEN, Th. (1956): Lupin seed proteins. IV. Amino acid composition of the globulins from *Lupinus angustifolius* and *Lupinus luteus*. Biochim. Biophys. Acta, **22**: 269—273.
- GILLESPIE, J. M. a. D. H. SIMMONDS (1960): Amino acid composition of a sulphur-rich protein from wool. Biochim. Biophys. Acta, **39**: 538—539.
- GUEST, J. R. a. C. YANOFSKY (1966): Amino acid sequences surrounding the sulfhydryl groups of the A protein subunit of the „*Escherichia coli*” tryptophan synthetase. J. Biol. Chem., **241**: 1—16.
- HAMBERG, U., F. M. BUMPUS a. I. H. PAGE (1961): Isolation and amino acid composition of bradykinin released by venom of *Bothrops jararaca* from bovine plasma. Biochim. Biophys. Acta, **52**: 533—545.
- HARRISON, P. M., T. HOFMANN a. W. I. P. MAINWARING (1962): The structure of apoferitin: Amino acid composition and end-groups. J. Mol. Biol. **4**: 251—256.
- HARTLEY, B. S. (1964): Amino-acid sequence of bovine chymotrypsinogen-A. Nature, **201**: 1284—1287.
- HIRS, C. H. W. a. H. S. OLcott (1964): Amino acid composition of the myoglobin of yellow-fin tuna (*Thunnus albacares*). Biochim. Biophys. Acta, **82**: 178—180.
- IYENGAR, M. R. a. R. E. OLSON (1965): The amino acid composition of dog-heart myosin. Biochim. Biophys. Acta, **97**: 371—373.
- JOLLÈS, G. et C. FROMAGEOT (1954): La protéine lysante II de la rate du lapin. II. Composition en acides aminés. Biochim. Biophys. Acta, **14**: 219—227.
- JOLLÈS, P. (1964): Neuere Untersuchungen an Lysoczym. Angew. Chem., **76**: 20—28.
- JOLLÈS, P. et M. LEDIEU (1959): Le lysozyme de rate de chien. II. Composition en acides aminés et résidus N- et C-terminaux. Biochim. Biophys. Acta, **31**: 100—103.

- KARLSON, P. (1964): Kurzes Lehrbuch der Biochemie für Mediziner und Naturwissenschaftler. 4. Aufl., Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- KRANS, H. M. J., H. G. van EIJK, a. H. G. K. WESTENBRINK (1965): A study of G-Actin. *Biochim. Biophys. Acta*, **100**: 193–201.
- KREIL, G. (1963): Über die Artspezifität von Cytochrom c: Vergleich der Aminosäuresequenz des Thunfisch-Cytochroms c mit der des Pferde-Cytochroms c. *Z. Physiol. Chem.*, **334**: 154–166.
- LAURENT, G., M. CASTAY, C. MARRIQ, D. GARCON, M. CHARREL et Y. DERRIEN (1963): Composition en amino acides et hydrolyse trypsique des anhydrases carboniques humaines X₁ et Y. *Biochim. Biophys. Acta*, **77**: 518–520.
- LEVY, L. A., I. I. GESCHWIND a. C. H. LI (1954): Corticotropins (ACTH). II. Amino acid composition of α -corticotropin. *J. Biol. Chem.*, **213**: 187–196..
- LEWIS, J. C., N. S. SNELL, D. J. HIRSCHMANN a. H. FRAENKEL-CONRAT (1950): Amino acid composition of egg proteins. *J. Biol. Chem.*, **186**: 23–35.
- LI, C. H., L. BARNAFI, M. CHRETIEN a. D. CHUNG (1965): Isolation and amino-acid sequence of β -LPH from sheep pituitary glands. *Nature*, **208**: 1093–1094.
- LI, C. H., J. S. DIXON a. D. CHUNG (1961): Adrenocorticotropins. XXI. The amino acid sequence of bovine adrenocorticotropin. *Biochim. Biophys. Acta*, **46**: 324–334.
- Mc DONOUGH, M. W. (1965): Amino acid composition of antigenically distinct *Salmonella* flagellar proteins. *J. Mol. Biol.*, **12**: 342–355.
- Mc DOWALL, M. A. a. E. L. SMITH (1965): Amino acid sequence of dog heart cytochrome c. *J. Biol. Chem.*, **240**: 4635–4647.
- MATOLTSY, A. G. (1964): Amino acid composition of prekeratin. *Nature*, **204**: 380–381.
- MATSUBARA, H. a. E. L. SMITH (1963): Human heart cytochrome c. Chymotryptic peptides, tryptic peptides and the complete amino acid sequence. *J. Biol. Chem.*, **238**: 2732–2753.
- MATSUBARA, H., Y. ORII a. K. OKUNUKI (1965): Studies on cytochrome a. XII. Amino acid composition of beef-heart cytochrome a. *Biochim. Biophys. Acta*, **97**: 61–67.
- MATTHAEI, J. H., G. HELLER, H. P. VOIGT, H. KLEINKAUF, H. KÜNTZEL, M. VOGT u. H. MATTHAEI (1965): Der Boten-Ribonucleinsäure-Code von *Escherichia coli* A 19. *Naturw.*, **52**: 653–655.
- MAUBOIS, J. L., R. PION et B. RIBADEAU-DUMAS (1965): Préparation et étude de la β -lactoglobuline de brebis cristallisée. *Biochim. Biophys. Acta*, **107**: 501–510.
- MEISINGER, M. A. P., V. J. CIRILLO, G. E. DAVIES a. R. A. REISFIELD (1964): Amino-acid composition of human growth hormone. *Nature*, **201**: 820–821.
- MILSTEIN, C. (1963): The amino acid sequence around the reactive serine in alkaline phosphatase. *Biochim. Biophys. Acta*, **67**: 171–172.
- NAKASHIMA, T., H. HIGA, H. MATSUBARA, A. M. BENSON a. K. T. YASUNOBO (1966): The amino acid sequence of bovine heart cytochrome c. *J. Biol. Chem.*, **241**: 1166 bis 1177.
- NEEDLEMAN, S. B. a. E. MARGOLIASH (1966): Rabbit heart cytochrome c. *J. Biol. Chem.*, **241**: 853–863.
- NISHIMURA, S. a. H. OZAWA (1962): Extracellular ribonuclease from *Bacillus subtilis*. II. Its amino acid composition and structural comparison with bovine pancreatic ribonuclease. *Biochim. Biophys. Acta*, **55**: 421–430.
- NOLAN, C. a. E. MARGOLIASH (1966): Primary structure of the cytochrome c from the great grey kangaroo, *Macropus canguru*. *J. Biol. Chem.*, **241**: 1049–1059.
- NYMAN, P. O. a. S. LINDSKOG (1964): Amino acid composition of various forms of bovine and human erythrocyte carbonic anhydrase. *Biochim. Biophys. Acta*, **85**: 141–151.
- PARCELLS, A. J. (1961): Determination of the amino-acid composition of bovine growth hormone. *Nature*, **192**: 971–972.
- PELC, S. R. (1965): Correlation between coding triplets and amino-acids. *Nature*, **207**: 597 bis 599.
- PIEZ, K. A. a. J. GROSS (1959): The amino acid composition and morphology of some invertebrate and vertebrate collagens. *Biochim. Biophys. Acta*, **34**: 24–39.
- REISFIELD, R. A., A. S. MUCCILLI, D. E. WILLIAMS a. S. L. STEELMAN (1964): Preparation of rat growth hormone. *Nature*, **201**: 821–823.

- ROTHFUS, J. A. a. E. L. SMITH (1965): Amino acid sequence of rhesus monkey heart cytochrome c. *J. Biol. Chem.*, **240**: 4277—4283.
- SANGER, F. a. E. O. P. THOMPSON (1953a): The amino-acid sequence in the glyceryl chain of insulin. I. The identification of lower peptides from partial hydrolysates. *Biochem. J.*, **53**: 353—366.
- SANGER, F. a. E. O. P. THOMPSON (1953b): — . — II. The investigation of peptides from enzymic hydrolysates. *Biochem. J.*, **53**: 366—374.
- SANGER, F. a. H. TUPPY (1951a): The amino-acid sequence in the phenylalanyl-chain of insulin. I. The identification of lower peptides from partial hydrolysates. *Biochem. J.*, **49**: 463—480.
- SANGER F. a. H. TUPPY (1951b): — . — II. The investigation of peptides from enzymic hydrolysates. *Biochem. J.*, **49**: 481—490.
- SCHMID, K. a. W. BÜRGI (1961): Preparation and properties for the human plasma Ba- α_2 -glycoproteins. *Biochim. Biophys. Acta*, **47**: 440—453.
- SCHROEDER, W. A., A. SAHA, W. D. FENNINGER a. J. T. CUA (1962): Preliminary chemical investigation of the structures of beef-liver and horse-liver catalases. *Biochim. Biophys. Acta*, **58**: 611—613.
- SCHROEDER, W. A., J. R. SHELTON, J. B. SHELTON a. B. M. OLSON (1964): Some amino acid sequences in bovine-liver catalase. *Biochim. Biophys. Acta*, **89**: 47—65.
- SITTE, P. (1965): Bau und Feinbau der Pflanzenzelle. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- SMITH, E. L. a. A. STOCKELL (1954): Amino acid composition of crystalline carboxypeptidase. *J. Biol. Chem.*, **207**: 501—514.
- SMITH, E. L., A. STOCKELL a. J. K. KIMMEL (1954): Crystalline papain. III. Amino acid composition. *J. Biol. Chem.*, **207**: 551—561.
- SPACKMAN, D. H., E. L. SMITH a. D. M. BROWN (1955): Leucine aminopeptidase. IV. Isolation and properties of the enzyme from swine kidney. *J. Biol. Chem.*, **212**: t255—269.
- SPAHR, P. F. (1962): Amino acid composition of ribosomes from *Escherichia coli*. *J. Mol. Biol.*, **4**: 395—406.
- WARD, D. N., E. F. WALBORG a. M. ADAMS-MAYNE (1961): Amino acid composition and electrophoretic properties of ovine luteinizing hormone. *Biochim. Biophys. Acta*, **50**: 224—232.
- YOSHIDA, A. a. E. FREESE (1964): Purification and chemical characterization of alanine dehydrogenase of *Bacillus subtilis*. *Biochim. Biophys. Acta*, **92**: 33—43.
- YOSHIDA, E. F. a. H. NUDA (1965): Isolation and characterization of collagenases I and II from *Clostridium histolyticum*. *Biochim. Biophys. Acta*, **105**: 562—574.
- ZUCKERKANDL, E. (1965): The evolution of hemoglobin. *Sci. Amer.*, **212**: V, 110—118.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1967

Band/Volume: [55](#)

Autor(en)/Author(s): Klima Jörg

Artikel/Article: [Zur Frage der Verteilung der Basen in der Watson-Crick-Schraube. 81-92](#)