11 Nukleinsäuren

Übersicht:

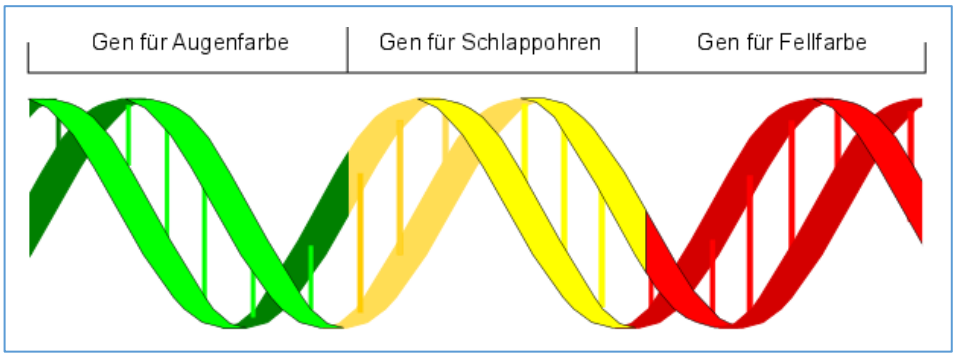
11.1 Die DNA: Speicher der Erbinformation
11.2 Der Aufbau und die Komponenten der DNA
11.3 Doppelstrang und Doppelhelix
11.4 Der genetische Code
11.5 Die Biosynthese der DNA durch Replikation
11.6 RNA: Eine vielseitige Substanz

11.1 Die DNA: Der Speicher der Erbinformation

„Wenn ein Pärchen irischer Setter ein Junges bekommt, so können wir sicher sein, dass dieses nicht nur wie ein Hund aussehen wird, statt etwa wie ein Elefant oder ein Kaninchen, sondern auch, dass es weder so groß wie ein Elefant werden noch so klein wie ein Kaninchen bleiben wird, ferner, dass es vier Beine, einen langen Schwanz und je zwei Ohren und Augen haben wird... Wir können auch ziemlich sicher erwarten, dass es schlappe, herabhängende Ohren haben wird, dass sein Fell langhaarig und von goldbrauner Farbe sein wird und dass es wahrscheinlich gern jagen wird. Daneben wird es noch eine Reihe Einzelheiten geben, die man auf den Vater oder die Mutter, vielleicht auch auf frühere Vorfahren zurückverfolgen kann; schließlich wird das Jungtier auch einige persönliche Züge aufweisen.“ (George Gamow)

Was hier beschrieben wird, ist die Weitergabe von *Erbinformation* von einer Generation zur nächsten. Den Teil der Erbinformation, der die Ausbildung eines bestimmten Merkmals, z. B. der Schlappohren oder des goldbraunen Fells bewirkt, nennt man ein *Gen* und die Summe aller Gene, also das Erbgut in seiner Gesamtheit, heißt *Genom*.

Gregor Mendel veröffentlichte 1866 seine *Versuche über Pflanzen-Hybriden*, in denen er die von ihm empirisch gefundenen Vererbungsgesetzte darlegte. Das Werk erschien in nur geringer Auflage und geriet in Vergessenheit; erst im Jahr 1900 wurde es von de Vries und anderen „wiederentdeckt“. Die in den Jahrzehnten darauf einsetzende Entwicklung der Genetik zeigte zunächst, dass die im Zellkern befindlichen *Chromosomen* die Träger der Erbinformation sind und darüber hinaus, dass die Information in ihnen in Form der *Desoxyribonukleinsäure* (DNA, engl. *desoxyribonucleic acid*, in deutschsprachiger Literatur auch DNS) chemisch gespeichert ist. Diese ist in den Chromosomen in Form eines langen, kettenartigen Moleküls vorhanden. Es besteht aus zwei umeinander gewundenen Strängen, die eine Doppelhelix bilden. (Näheres siehe unten.)



So etwa kann man sich vereinfacht die Anordnung der Gene des Irish Setter auf der DNA vorstellen.
(Nach H. Schmidkunz, Biochemie, verändert)

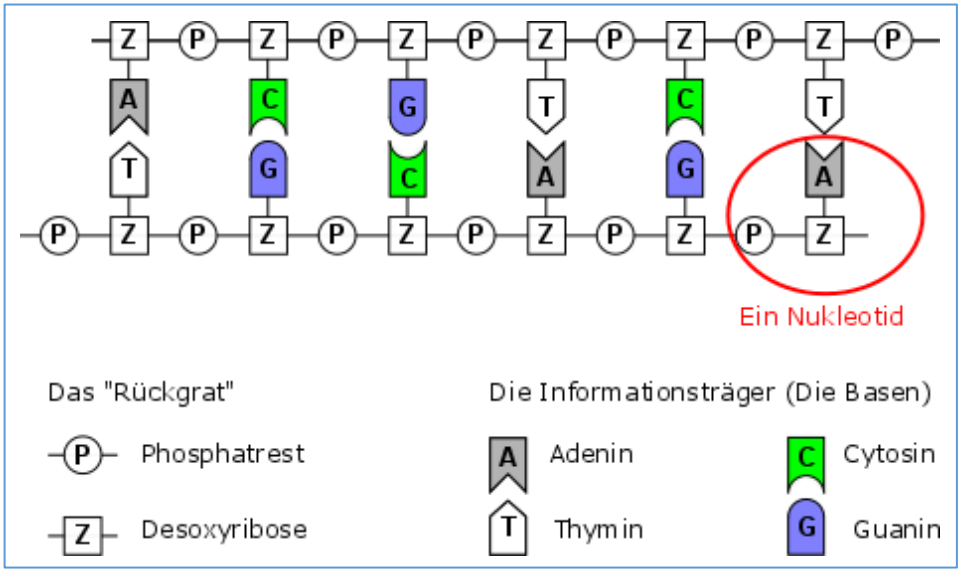
Jeder Organismus verfügt über einen Satz von Chromosomen, der bei der Zellteilung verdoppelt wird. Damit wird auch die DNA verdoppelt und auf diese Weise wird die Erbinformation an die Tochterzellen weitergegeben.

Es muss aber deutlich betont werden, dass dies ein sehr stark vereinfachtes Modell ist. Tatsächlich lässt sich die Zuordnung zwischen Genen und Merkmalen selten eindeutig nachweisen; man wird vergeblich nach einem „Gen für Intelligenz“ oder einem „Gen für Sanftmut“ suchen. Vielmehr besteht eine komplizierte Wechselwirkung zwischen den Genen und den in

ihnen codierten Proteinen, denn diese können wiederum auf die Gene einwirken, durch die sie erzeugt wurden. Hinzu kommt, dass es in der DNA Abschnitte gibt, die nicht für Proteine codieren, sondern wichtige Steuerungsfunktionen haben; ebenso können Gene „an-“ oder „abgeschaltet“ werden. Eine wichtige Rolle dabei spielen die Ribonukleinsäuren (RNA), die z. B. als Signalüberträger dienen oder biochemische Reaktionen katalysieren und im Abschnitt 11.6 behandelt werden.

11.2 Der Aufbau und die Komponenten der DNA

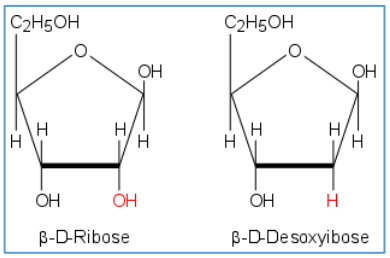
Chemisch gesehen besteht die DNA aus *Zuckermolekülen* (Desoxyribose), an die jeweils eine *Phosphatgruppe* und eine *organische Base* gebunden sind. Diese drei Bausteine bilden ein ***Nukleotid***. Der Zucker- und Phosphatanteil ist in jedem Nukleotid gleich, und die abwechselnd aus einem Zucker und einem Phosphat bestehende Kette bildet das „Rückgrat“ (engl. *Backbone*) der DNA. Als Informationsträger fungieren die vier Basen *Adenin* (A), *Cytosin* (C), *Guanin* (G) und *Thymin* (T). Man kann also auch sagen, die DNA ist aus vier Nukleotidarten aufgebaut. Das Fadenmolekül der DNA besteht aus 10.000 bis 100.000 Nukleotiden.



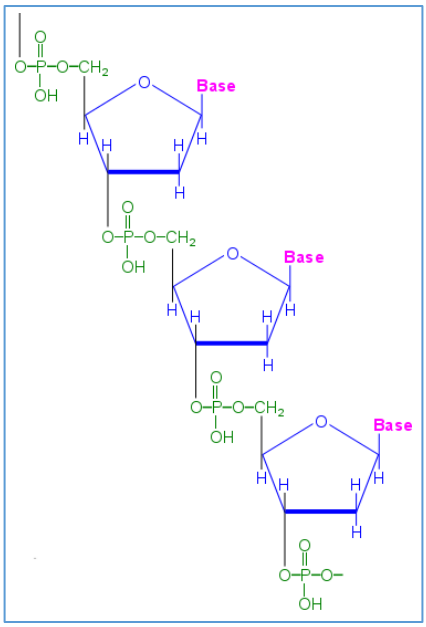
R. Kuhnke

Ausschnitt aus einem DNA-Molekül mit der Basensequenz $\frac{\text{ACGTCT}}{\text{TGCAGA}}$

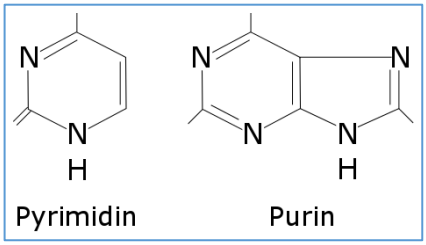
Die **Desoxyribose**, ein C5-Zucker, leitet sich von der Ribose durch Verlust eines Sauerstoffatoms ab. In der DNA kommt der Zucker als β-D-Desoxyribose vor.



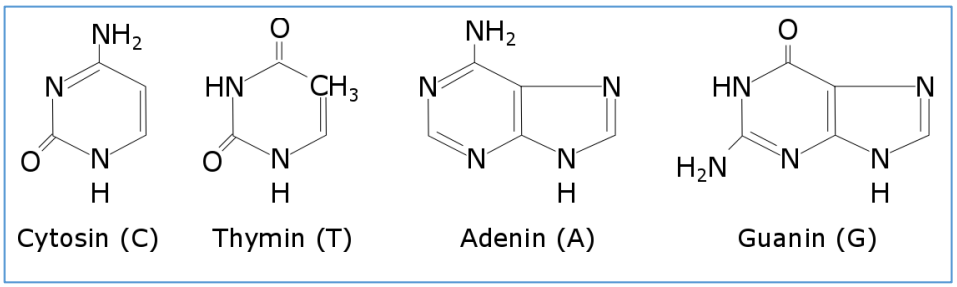
Die **Phosphatgruppe** (Orthophosphorsäure H_3PO_4 bzw. ihr Rest), häufig durch ein P im Kreis dargestellt, ist mit dem Zucker esterartig verbunden. Damit haben wir folgenden Aufbau:



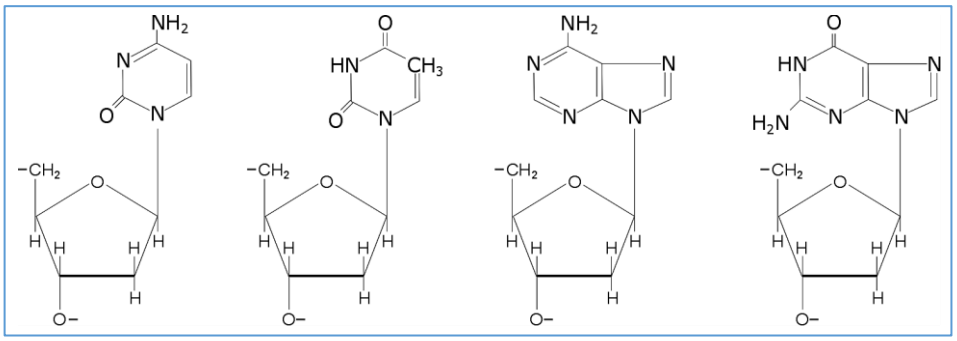
Wie schon erwähnt, kommen in der DNA vier **organische Basen** vor. Zwei davon leiten sich vom *Pyrimidin* und zwei vom *Purin* ab. Ihr Basencharakter beruht auf der Protonenakzeptor-Eigenschaft ihrer Stickstoffatome.



Die vier Basen sind das *Cytosin* (C), das *Thymin* (T), das *Adenin* (A) und das *Guanin* (G).



Die Zucker-Base-Einheit der DNA wird als ***Nucleosid*** bezeichnet. Die folgende Abbildung zeigt von links nach rechts: Das Cytosin-Nukleosid, das Thymin-Nukleosid, das Adenin-Nukleosid und das Guanin-Nukleosid.

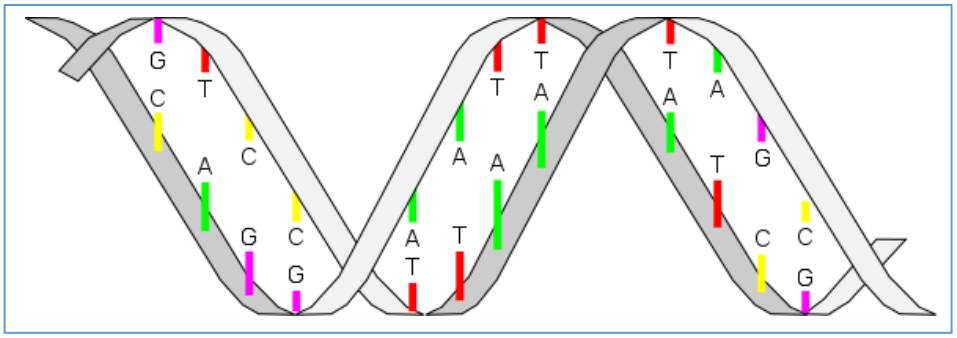


Zusammenfassung: Die einzelnen Nukleotide sind wie Glieder einer Kette miteinander verknüpft, wobei jeweils die Phosphatgruppe eines Nukleotids mit dem Zuckeranteil des nächsten Nukleotids verbunden wird. So entsteht ein „Rückgrat“, in dem sich Phosphat- und Zuckergruppen abwechseln und an dem die Basen „anmontiert“ sind.

11.3 Doppelstrang und Doppelhelix

Die hier behandelten Nukleotidketten stellen kein wie mit dem Lineal gezogenes geradliniges Molekül dar, sondern sind auf Grund chemischer Wechselwirkungen ihrer Komponenten untereinander wie eine Helix (d. h. wie eine Wendeltreppe) gewunden. Hinzu kommt, dass sie in der Regel nicht als einzelner Strang, sondern als *Doppelstrang* vorkommt. Wir haben also *zwei* Zucker-Phosphat-Ketten, die über die seitwärts abstehenden Basen wie die beiden Teile eines Reißverschlusses miteinander verknüpft und als *Doppelhelix* angeordnet sind, in der sich jeweils zwei Basen gegenüberstehen. Jedes Chromosom enthält ein DNA-Molekül in dieser gewundenen Form.[1]

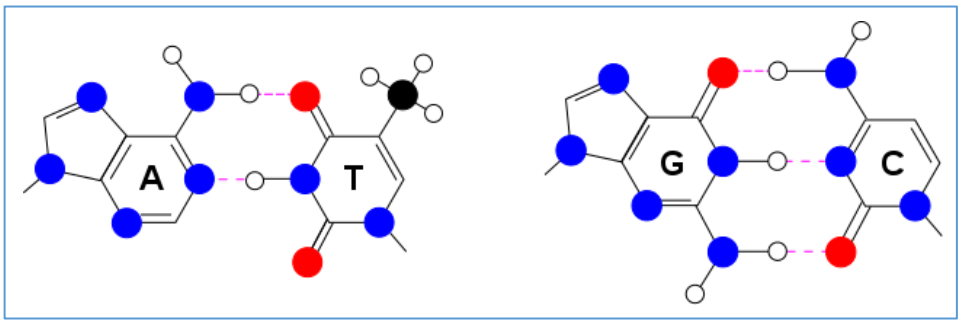
Die sich durch die Struktur der Doppelhelix ergebende *Basenpaarung* folgt einer festen Regel, d. h. sie kann nicht zwischen beliebigen Basentypen auftreten, sondern nur zwischen Adenin (A) und Thymin (T) einerseits und zwischen Cytosin (C) und Guanin (G) andererseits. Dies wird als das *Prinzip der Basenkomplementarität* bezeichnet.



(Nach H. Schmidkunz, Biochemie)

Eine Konsequenz daraus ist, dass die Abfolge der Basen in *einen* Strang immer die komplementäre Abfolge im *anderen* Strang festlegt. Eine zweite Konsequenz ist, dass in einem DNA-Molekül immer ebenso viel Adenin wie Thymin und ebenso viel Cytosin wie Guanin vorhanden ist.

Die jeweiligen Basen eines Paares sind über Wasserstoffbrücken miteinander verbunden; bei A–T treten zwei Wasserstoffbrücken auf, bei C–G drei.



R. Kuhnke

Die Wasserstoffbrückenbindungen zwischen Thymin und Adenin sowie zwischen Cytosin und Guanin

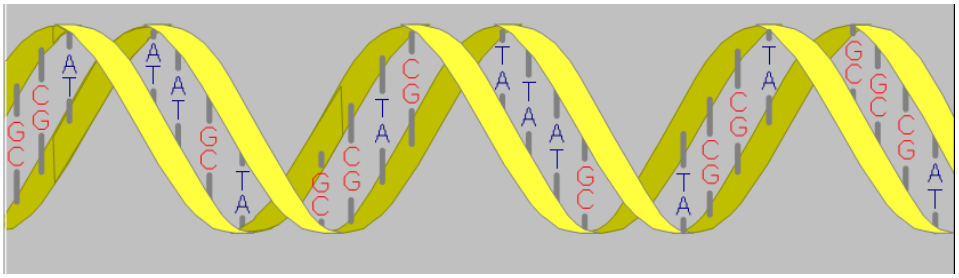
[1] Die Aufklärung der Doppelhelixstruktur der DNA gelang 1953 James Watson und Francis Crick, was 1962 mit dem Nobelpreis honoriert wurde.

11.4 Der genetische Code

Wie eingangs erwähnt, ist in der DNA die Erbinformation gespeichert, d. h. Anweisungen, wie die Ausprägung der erblichen Merkmale zu erfolgen hat; diese wiederum wird durch Proteine gesteuert. Alle erblichen Merkmale lassen sich letztlich auf die Anwesenheit bestimmter Proteine in den Zellen des Organismus zurückführen.

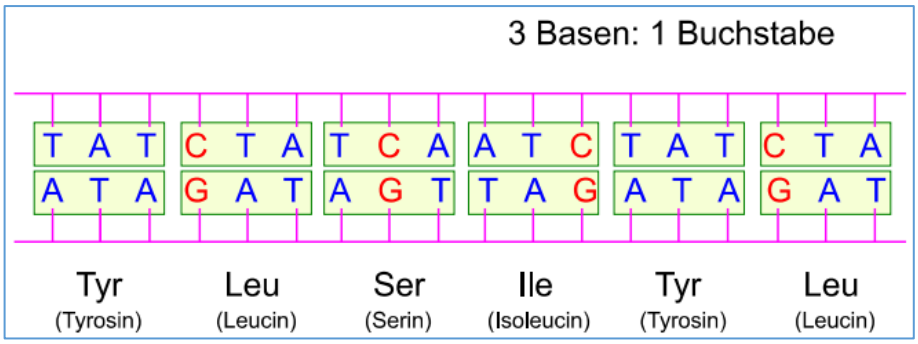
Um ein Protein herzustellen, ist eine definierte Abfolge von Aminosäuren erforderlich; diese *Aminosäuresequenz* ist in der Basensequenz der DNA gespeichert. Jedes DNA-Molekül enthält hintereinander aufgereiht die Information für den Aufbau sehr vieler Proteine (beim Menschen etwa 2000). Und jeder DNA-Abschnitt, der die Information für ein bestimmtes Protein trägt, wird als das *Gen für dieses Protein* bezeichnet.

Die Speicherung der Erbinformation in der DNA erfolgt quasi in einer Schrift, deren „Buchstaben“ die Basen bzw. die Nukleotide sind. So wie eine bestimmte Abfolge von Buchstaben des Alphabets eine Information enthält, stellt auch eine bestimmte Abfolge von Basen eine Information dar. In der Basensequenz ist also die Erbinformation codiert.



R. Kuhnke

Eine Aminosäuresequenz kann aus bis zu 20 verschiedenen Elementen aufgebaut sein, das genetische Alphabet verfügt aber nur über vier „Buchstaben“. Wie wird das Problem gelöst? Kombiniert man jeweils drei „Buchstaben“ zu einem „Wort“, verfügt man über 64 „Wörter“; diese sind den 20 Aminosäuren eindeutig zu geordnet.[2] So stehen z. B. die Kombinationen ACA, ACC, ACG und ACT für die Aminosäure Threonin; CCA, CCC, CCG und CCT für die Aminosäure Prolin. Eine solche Dreiergruppierung von Basen in der DNA heißt *Triplett* oder *Codon*. Die Aufeinanderfolge der Tripletts in einem DNA-Abschnitt entspricht somit exakt der Aminosäuresequenz eines bestimmten Proteins. Man nennt diese Zuordnungen den *Genetischen Code*.



R. Kuhnke

Ein wichtiges Merkmal des Genetischens Codes ist seine *universelle Gültigkeit*. Egal, um welche Organismenart es sich handelt: Eine bestimmte Basensequenz wird *immer* in die gleiche Aminosäuresequenz übersetzt. ATA bedeutet *immer* Tyrosin, AGT *bedeutet* immer Serin usw. Nur deswegen ist es z. B. möglich, das Gen für menschliches Insulin in Bakterien einzuschleusen, damit diese Insulin produzieren.

---

[2] Aus vier Basen lassen sich $4^3 = 64$ Dreierkombinationen bilden. Mit Zweierkombinationen käme man nur auf $4^2 = 16$ „Wörter“, was offensichtlich nicht ausreicht, um 20 Aminosäuren darzustellen.

Näheres zum genetischen Code und seiner Umsetzung in Proteine ist in Abschnitt 11.6 (RNA) ausgeführt.

11.5 Die Biosynthese der DNA durch Replikation

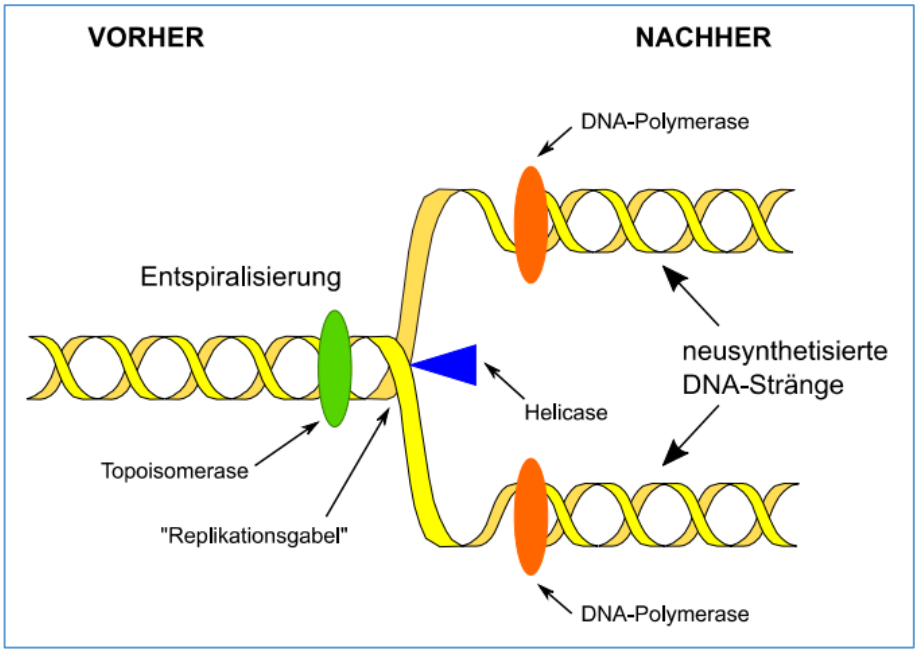
Wie eingangs erwähnt, verfügt jeder Organismus über einen Satz von Chromosomen, der bei der Zellteilung verdoppelt wird, womit natürlich auch die DNA verdoppelt und so die Erbinformation an die Tochterzellen, d. h. an die Nachkommen weitergegeben wird. Dieser Vorgang der DNA-Verdopplung heißt *Replikation*. Er findet vor dem Beginn der Meiose statt.

Dabei werden aus einem DNA-Strang zwei neue DNA-Stränge synthetisiert, die mit dem ursprünglichen Strang völlig identisch sind. Dieser Mechanismus beruht darauf, dass die Erbinformation in der DNA *zweimal* vorhanden ist, nämlich durch die komplementären Basensequenzen der beiden Einzelstränge.

Zu Beginn der Replikation entspiralisiert das Enzym Topoisomerase (in der folgenden Abbildung grün) die Doppelhelix. Ein weiteres Enzym, die Helicase (in der Abbildung blau), löst die Wasserstoffbrückenbindungen, womit die Einzelstränge voneinander getrennt sind.

Nun wandert das Enzym DNA-Polymerase (in der Abbildung orange) entlang der beiden Einzelstränge und beginnt damit, die neuen Tochterstränge zusammenzubauen. Bausteine sind die im Cytoplasma synthetisierten Nukleotide, die in den Zellkern diffundiert sind. Mit ihnen fügt die Polymerase gegenüber eines jeden Nukleotids das jeweils komplementäre Nukleotid hinzu.

So werden aus einem DNA-Strang zwei neue Stränge synthetisiert, die mit dem ursprünglichen Strang identisch sind.

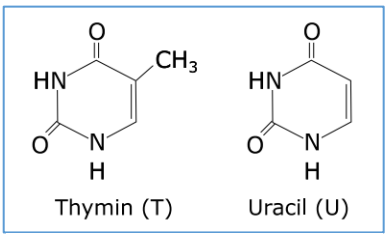


R. Kuhnke

11.6 Die RNA: Eine vielseitige Substanz

Die Ribonukleinsäure (RNA, engl. *ribonucleic acid*, in der deutschsprachigen Literatur auch RNS) bildet im Unterschied zur DNA keine Doppelhelix, sondern liegt als Einzelstrang vor. Ansonsten ähnelt sie – bis auf zwei weitere wichtige Unterschiede – in ihrem Aufbau der DNA. Der eine Unterschied zur DNA ist, dass sie Ribose statt der Desoxyribose enthält, d. h. am zweiten C-Atom des Zuckers hängt eine OH-Gruppe statt eines H-Atoms. Ein weiterer Unterschied liegt in der Basenausstattung: Anstelle von Thymin enthält RNA die Base Uracil.

Bis auf die Methylgruppe am C5-Atom gleicht sie dem Thymin und ist – wie dieses – komplementär zum Adenin. Die restlichen Basen (Adenin, Cytosin, Guanin) sind bei DNA- und RNA-Molekülen gleich.



Während beim Thymin am C5 eine Methylgruppe sitzt, enthält Uracil dort ein Wasserstoffatom.

Vor mehr als dreieinhalb Milliarden Jahren entstand auf der Erde das Leben – ohne Zellen, ohne Proteine, ohne Gene. Eine der heutzutage bevorzugten Hypothesen besagt, dass das Leben in einer „RNA-Welt“ begann, denn RNA kann Informationen speichern, sich selbst kopieren und chemische Reaktionen katalysieren. Nicht nur unter diesem Gesichtspunkt hat die RNA-Forschung in den letzten Jahrzehnten rasant weiterentwickelt.

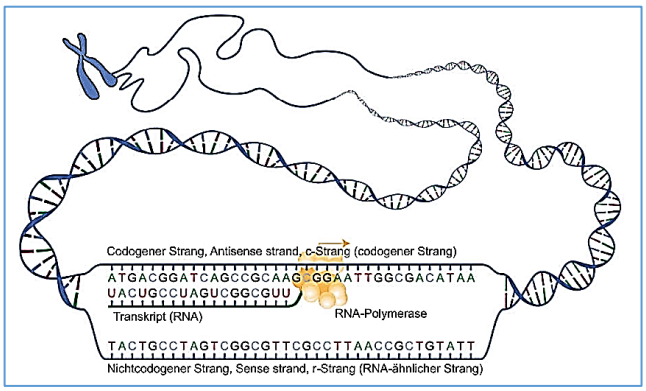
Schon im Abschnitt 11.1 wurde darauf hingewiesen, dass die RNA direkt in den Mechanismus der Gene und Proteine eingreift. In den 1990er Jahren erkannte man, dass kleine RNA-Schnipsel, die small interfering RNAs, (siRNAs), die Produktion von Proteinen unterdrücken oder ganz verhindern können. Man ahnte damals schon, dass dieser Mechanismus ungeahnte Möglichkeiten bietet, direkt in Zellen einzugreifen. Es war die Geburtsstunde der RNA-Medizin, die zu den großen Forschungsprojekten unserer Zeit gehört. Seitdem haben sich Begriffe wie miRNA, circRNA, piRNA, snRNA, snoRNA und viele andere etabliert. In diesem Einführungstext legen wir mit den drei „Klassikern“ mRNA, rRNA und tRNA eine Grundlage für die weitere Beschäftigung mit dem Thema.

Messenger-RNA (mRNA) und Transkription

Die im Zellkern gelegene DNA enthält die genetische Information, nach der die Proteine hergestellt werden. Diese Proteinbiosynthese findet aber weitestgehend im Cytoplasma statt, in den Ribosomen. Man braucht also einen „Boten“, der die Information von der DNA zu den Ribosomen bringt. Diese Rolle übernimmt eine bestimmte Form der RNA, die naheliegenderweise *Boten-RNA* oder *Messenger-RNA*, abgekürzt *mRNA*, genannt wird.

Sie wird – wie auch die DNA – im Zellkern mit Hilfe des Enzyms RNA-Polymerase synthetisiert. Das Enzym setzt sich an einen DNA-Abschnitt und entspiralisiert an dieser Stelle die Doppelhelix, so dass etwa 10 bis 20 Basen freigelegt werden.

An einem der beiden Stränge der DNA, dem *codogenen* Strang, lagern sich nun durch Basenpaarung die komplementären Ribonukleotide an. Beispielsweise lagert sich an das DNA-Triplett $\frac{\text{ATT}}{\text{TAA}}$ mit dem codogenen Strang ATT das RNA-Nukleotid mit der Basensequenz UAA an. Die mRNA enthält somit die Information eines bestimmten DNA-Abschnitts in komplementärer Form. Der Code wird also an dieser Stelle noch nicht „entschlüsselt“, sondern von DNA-Schrift in RNA-Schrift *transkribiert* (umgeschrieben). Man nennt diesen Vorgang daher *Transkription*.

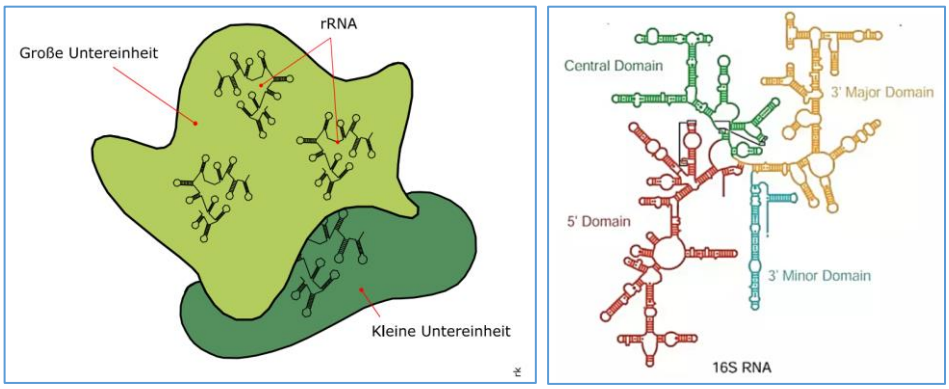


Schematische Darstellung der Transkription.
(Quelle: Wikipedia, Bild: gemeinfrei)

Die mRNA gelangt nun bei Prokaryoten direkt zu den Ribosomen, bei Eukaryoten laufen noch einige weitere Prozesse ab, bevor sie durch die Kernporen den Zellkern verlässt.

Ribosomale RNA (rRNA) und Transfer-RNA (tRNA)

Die Proteinbiosynthese ist Angelegenheit der *Ribosomen* im Cytoplasma, die daher auch „Proteinfabriken der Zelle“ genannt werden. Sie selbst wiederum werden aus speziellen *ribosomalen Proteinen* gebildet, die sich zu einer großen und einer kleinen Untereinheit formieren. Darüber hinaus enthalten sie eine weitere Form der RNA, die keine genetische Information trägt, sondern selbst ein Bauelement des Ribosoms darstellt: die *ribosomale RNA* (rRNA), von der drei oder vier rRNA-Moleküle im Ribosom zu finden sind.



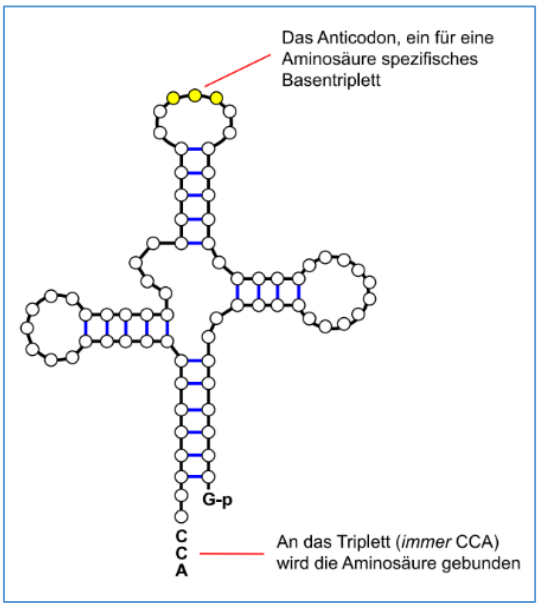
Links: Große und kleine Untereinheit des Ribosoms, angedeutet sind die rRNA-Moleküle, die zusammen mit Proteinen die Konstituenten des Ribosoms darstellen. Rechts: Sekundärstruktur der in Prokaryoten vorkommenden ribosomalen 16S-RNA.

(Links: eigenes Bild. Rechts: https://www.quora.com/What-are-the-functions-of-rRNA-tRNA-mRNA mit der Angabe „source: stolen from old biochem textbook“.)

Synthetisiert wird die rRNA in den Nucleoli in einem der Transkription ähnlichen Prozess; ihre Gene befinden sich auf der DNA in speziellen Abschnitten, der rDNA. Indem sie anschließend an die ribosomalen Proteine bindet, bilden sich die Ribosomen. An deren kleinere Untereinheit lagert sich die mRNA an; meist finden sich mehrere Ribosomen an einem mRNA-Strang zusammen und bilden so *Polysomen* oder *Polyribosomen*.

Damit ist die genetische Information zur Erzeugung der Proteine, d. h. der Herstellung einer definierten Abfolge von Aminosäuren, in den Ribosomen angekommen.

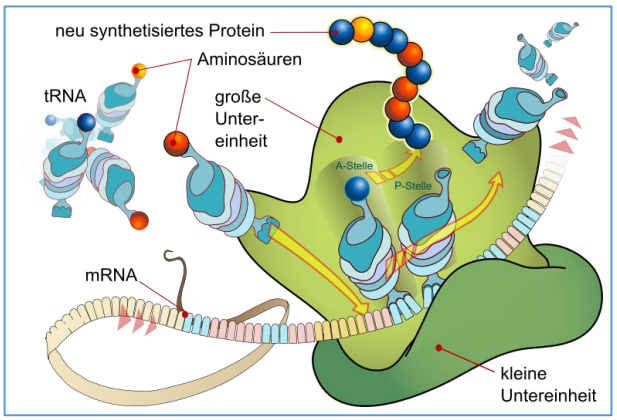
Nun werden aber noch die Aminosäuren zum „Zusammenbau“ der Proteine benötigt. Dafür, dass diese an der mRNA im Ribosom ankommen, sorgt eine weitere RNA-Sorte, die die *Transfer-RNA* (tRNA). Sie entnimmt dem Cytoplasma Aminosäuren und transportiert diese in das Ribosom. Vom Aufbau her ähnelt ihre Sekundärstruktur einem Kleeblatt; mit 70 bis 90 Nukleotiden ist sie ein verhältnismäßig kleines Molekül (mRNA und rRNA haben einige hundert bis einige tausend Nukleotide).



Zu jeder Aminosäure gibt es (mindestens) ein spezifisch auf sie zugeschnittenes tRNA-Molekül; die Spezifizität liegt in einer *Adaptorstelle* in Form eines Basentripletts, dem *Anticodon*.

Dieses ist komplementär zu einem bestimmten Codon der mRNA und – wie gerade erwähnt –

spezifisch für eine bestimmte Aminosäure. Lautet das Anticodon z. B. CCA, so ist es komplementär zum Triplett GGU auf der mRNA. Nur an dieser Stelle kann die tRNA andocken und ihre Aminosäure „abladen“.[3]



(Quelle: Wikipedia, Bild: gemeinfrei)

In dieser Abbildung sieht man oben links zwei tRNA-Moleküle, die Aminosäuren tragen. Eines davon befindet sich noch außerhalb des Ribosoms, das andere dringt gerade in das Ribosom ein und bringt die Aminosäure zur mRNA (gelber Pfeil). Ein aus den Aminosäuren neu synthetisiertes Protein verlässt das Ribosom (oben), die von ihrer Fracht befreiten tRNA-Moleküle treten wieder in das Cytoplasma ein (oben rechts).

Mit diesem Vorgang wird also der genetische Code in Proteine übersetzt, dies nennt man Translation.[4]

Zusammenfassung: Am Anfang des Informationsflusses steht der codogene Strang der DNA. An ihm wird die mRNA synthetisiert, die daher – bis auf Uracil statt Thymin – dem nicht codogenen Strang der DNA gleicht. Damit ist die Transkription abgeschlossen.

Anschließend greift die tRNA an der mRNA die Information ab, welche Aminosäure herbeizuschaffen ist. Mit der Produktion der Proteine aus den Aminosäuren ist die Translation abgeschlossen.

	AAA	CGG	CCA	CGA	AAC	GAT	**DNA** codogener Strang, c-Strang, antisense strand
	TTT	GCC	GGT	GCT	TTG	CTA	nichtcodogener Strang, r-Strand, sense strand
Transkription ↓							
	UUU	GCC	GGU	GCU	UUG	CUA	**mRNA**
Translation ↓							
	Phe	Ala	Gly	Ala	Leu	Leu	**Protein**

Beispiel: Das Codon AAA auf dem codogenen Strang wird abgelesen, es wird zum Codon UUU auf der mRNA umgeschrieben (transkribiert). An diese Stelle kann nun diejenige tRNA, welche das Anticodon AAA und am anderen Ende die Aminosäure Phenylalanin trägt, andocken.

---

[3] Dass die tRNA die richtige, d. h. zum Anticodon passende Aminosäure trägt, wird von (ebenfalls aminosäurespezifischen) Enzymen veranlasst.

[4] Wie merkt man sich die Reihenfolge der Begriffe Transkription und Translation? Nehmen wir als Beispiel das russische Wort „цвет“. Die kyrillische Schrift wird erst in lateinische Schrift *transkribiert*: „Zwet“. Die reine Transkription nützt uns wenig, wir brauchen zum Verständnis auch die Übersetzung, die *Translation* ins Deutsche: „Farbe“.

Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die mRNA-Codons der 20 proteinogenen (d. h. Proteine bildenden) Aminosäuren.

		2. Base			
		U	C	A	G
1. Base	U	UUU Phenylalanin	UCU Serin	UAU Tyrosin	UGU Cystein
		UUC Phenylalanin	UCC Serin	UAC Tyrosin	UGC Cystein
		UUA Leucin	UCA Serin	UAA *Stop*	UGA *Stop*
		UUG Leucin	UCG Serin	UAG *Stop*	UGG Tryptophan
	C	CUU Leucin	CCU Prolin	CAU Histidin	CGU Arginin
		CUC Leucin	CCC Prolin	CAC Histidin	CGC Arginin
		CUA Leucin	CCA Prolin	CAA Glutamin	CGA Arginin
		CUG Leucin	CCG Prolin	CAG Glutamin	CGG Arginin
	A	AUU Isoleucin	ACU Threonin	AAU Asparagin	AGU Serin
		AUC Isoleucin	ACC Threonin	AAC Asparagin	AGC Serin
		AUA Isoleucin	ACA Threonin	AAA Lysin	AGA Arginin
		AUG Methionin*	ACG Threonin	AAG Lysin	AGG Arginin
	G	GUU Valin	GCU Alanin	GAU Asparaginsäure	GGU Glycin
		GUC Valin	GCC Alanin	GAC Asparaginsäure	GGC Glycin
		GUA Valin	GCA Alanin	GAA Glutaminsäure	GGA Glycin
		GUG Valin	GCG Alanin	GAG Glutaminsäure	GGG Glycin

(Quelle: Wikipedia)

Wie aus der Tabelle zu entnehmen ist, werden manche Aminosäuren durch mehrere verschiedene Codons spezifiziert, so z. B. Arginin, Leucin und Serin durch sechs Codons. Ausnahmen bilden Methionin und Tryptophan, ihnen entspricht jeweils nur ein Codon. Den *Stopcodons* (auch *Nonsense-Codons* genannt) UAA, UAG, UGA entspricht keine mRNA, sie signalisieren vielmehr das Ende der Nukleotidsequenz.