

Stoffwechselphysiologie der Pflanzen

Physiologie und Biochemie des Primär-
und Sekundärstoffwechsels

Gerhard Richter

6., völlig neubearbeitete Auflage

186 Abbildungen in
211 Einzeldarstellungen
267 Formelschemata
56 Boxen
10 Tabellen

1998

Georg Thieme Verlag
Stuttgart • New York

Inhaltsverzeichnis

Einleitung ... I	
1	Gesetzmäßigkeiten von Stoffwechselreaktionen ... 7
1.1	Chemisches Gleichgewicht und Fließgleichgewicht ... 7
1.2	Biokatalyse ... 11
1.2.1	Biokatalysatoren oder Enzyme ... 12
1.2.2	Wirkgruppen ... 18
1.3	Elektronenübertragung im Stoffwechsel ... 27
2	Ernährung pflanzlicher Organismen ... 31
2.1	Wasser ... 31
2.1.1	Eigenschaften des Wassers ... 32
2.1.2	Biomembranen ... 34
2.1.3	Wasseraufnahme ... 39
2.1.4	Wasserleitung bei Landpflanzen ... 43
2.2	Bedarf an Elementen ... 49
2.2.1	Allgemeines ... 49
2.2.2	Beschaffung essentieller Elemente ... 52
2.3	Ionenhaushalt ... 59
2.3.1	Voraussetzungen ... 59
2.3.2	Ionenaufnahme ... 60
2.3.3	Ferntransport der Ionen ... 61
2.4	Kohlendioxid ... 63
2.4.1	Verfügbarkeit ... 63
2.4.2	Kohlendioxidaufnahme - Mechanismus und Regulation ... 64
3	Photosynthese ... 67
3.1	Reaktionspartner und Produkte ... 67
3.2	Die Pigmente der Photosynthese ... 70
3.2.1	Allgemeines ... 70
3.2.2	Garnitur der Photosynthese-Pigmente ... 73
3.2.3	Struktur der Pigmente und Strahlungsabsorption ... 76
3.3	Die strukturellen Grundlagen der Photosynthese ... 91
3.3.1	Allgemeines ... 91

3.3.2	Thylakoide und Pigmentlokalisation	••• 93
3.3.3	Bildung und Struktur von Thylakoiden	••• 94
3.4	Beobachtungen an der photosynthetisch aktiven Pflanze	••• 101
3.4.1	Licht	••• 101
3.4.2	Temperatur	••• 104
3.4.3	Wirksamkeit verschiedener Spektralbereiche	••• 105
3.4.4	Rolle der akzessorischen Pigmente	••• 108
3.5	Der photochemische Reaktionsbereich	••• 209
3.5.1	Allgemeines	••• 109
3.5.2	Strahlungsabsorption durch Atome und Moleküle	••• 114
3.5.3	Photochemie des Chlorophylls	••• 335
3.5.4	Die Kopplung zweier Lichtreaktionen	••• 729
3.5.5	Räumliche Anordnung der Komponenten des photochemischen Reaktionsbereiches in der Thylakoidmembran (Membran-Architektur)	••• 342
3.5.6	Verteilung von Anregungsenergie zwischen den Photosystemen	••• 345
3.5.7	Photophosphorylierung	••• 347
3.5.8	Quantenbedarf der Photosynthese	••• 355
3.6	Umwandlung von Kohlendioxid zu Kohlenhydrat	••• 158
3.6.1	Aufklärung der Kohlendioxid-Reduktion mittels Radioisotopen	••• 759
3.6.2	Biochemischer Mechanismus der Kohlenhydratbildung	••• 762
3.6.3	Regulation der photosynthetischen Kohlendioxid-Reduktion	••• 773
3.6.4	Kompartimentierung	••• 375
3.6.5	Biosynthesen als Folgereaktionen der Kohlendioxid-Reduktion	••• 375
3.6.6	Gt-Dicarbonsäurezyklus	••• 379
3.6.7	Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM)	••• 384
3.7	Photorespiration (Lichtatmung)	••• 7S9
3.7.1	Reaktionssequenz und Kompartimentierung	••• 390
3.7.2	Biologische Bedeutung	••• 792
3.8	Transport der Assimilate	••• 394
3.8.1	Das Transportsystem	••• 394
3.8.2	Transportmechanismus	••• 397
3.8.3	Transportrichtung	••• 798
3.9	Photosynthese ohne Sauerstoff	••• 799
3.9.1	Allgemeines	••• 799
3.9.2	Purpurbakterien	••• 200
3.9.3	Grüne Schwefelbakterien	••• 206
3.9.4	Bildung von Reduktionsäquivalenten	••• 209
3.9.5	Photophosphorylierung	••• 220
3.9.6	Reduktion von Kohlendioxid im Licht	••• 220

4	Kohlenhydrate	273
4.1	Monosaccharide • • •	273
4.1.1	Intramolekulare Umlagerungen • • •	273
4.1.2	Hexoseabbau: Pentosephosphatzzyklus • • •	224
4.1.3	Nucleosiddiphosphat-Zucker: energiereiche Überträger für Monosaccharide • • •	278
4.2	Disaccharide • • •	223
4.2.1	Allgemeines • • •	223
4.2.2	Saccharose • • •	225
4.2.3	Transglykosidierung • • •	228
4.3	Oligosaccharide • • •	229
4.4	Polysaccharide als Speicherstoffe • • •	231
4.4.1	Stärke und andere pflanzliche Speicherstoffe • • •	232
4.4.2	Fructosane (Fructane) • • •	242
4.4.3	Mannane • • •	243
4.5	Polysaccharide in der Zellwand • • •	244
4.5.1	Pektinverbindungen • • •	245
4.5.2	Fibrillenverknüpfende Polysaccharide • • •	247
4.5.3	Cellulosane • • •	248
4.5.4	Cellulose • • •	248
4.5.5	Glykoproteine und andere Proteine der Zellwand • • •	250
4.5.6	Zellwand-Polysaccharide von Algen • • •	251
4.5.7	Kallose • • •	252
4.5.8	Biosynthese von Zellwandkomponenten • • •	252
4.5.9	Molekulare Architektur der Primärwand • • •	258
5	Biologische Oxidation und Energiegewinnung	• - - 267
5.1	Der Betriebsstoff der Energiegewinnung und seine Bereitstellung • • •	263
5.2	Glykolyse • • •	264
5.2.1	Umformung des C ₆ -Moleküls • • •	264
5.2.2	Bildung des C ₃ -Moleküls und erste energieliefernde Reaktion • • •	265
5.2.3	Bildung von Pyruvat und zweite energieliefernde Reaktion • • •	266
5.2.4	Regulation der Glykolyse • • •	267
5.3	Anaerober Stoffwechsel (Gärungen) • • •	268
5.3.1	Allgemeines • • •	269
5.3.2	Alkohol-Gärung • • •	269
5.3.3	Milchsäure-Gärung • • •	277
5.3.4	Anaerobiose bei der Keimung • • •	272
5.3.5	Pasteur-Effekt • • •	272
5.4	Aerobe Dissimilation • • •	272
5.4.1	Allgemeines • • •	272
5A.2	Umwandlung von Pyruvat in Acetyl-Coenzym A • • •	275

Inhaltsverzeichnis

5.4.3	Die Rolle von Acetyl-Coenzym A im Stoffwechsel ••• 279
5.4.4	Citratzyklus ••• 280
5.5	Endoxidation ••• 285
5.5.1	Organisation der Atmungskette ••• 286
5.5.2	Warum alternative Wege der NADH-Oxidation in pflanzlichen Mitochondrien? ••• 293
5.5.3	Atmungskettenphosphorylierung ••• 293
5.5.4	Regulation der Atmungskette ••• 297
5.6	Bilanz des aeroben Abbaus von Glucose ••• 298

6 Fette und fettähnliche Verbindungen: Lipide ••• 299

6.1	Neutralfette ••• 300
6.1.1	Chemischer Aufbau ••• 300
6.1.2	Fettsäuren ••• 307
6.2	Fette als pflanzliche Speicherstoffe ••• 303
6.3	Fettbildung ••• 305
6.3.1	Biosynthese von Fettsäuren ••• 305
6.3.2	Veresterung mit Glycerol ••• 371
6.4	Fettabbau ••• 373
6.4.1	Allgemeines ••• 373
6.4.2	β -Oxidation der Fettsäuren ••• 375
6.4.3	Umwandlung von aktivierter Essigsäure in Kohlenhydrat ••• 327
6.5	Membraniipide ••• 320
6.5.1	Allgemeines ••• 320
6.5.2	Biosynthese von Glycero- und Glykolipiden ••• 323
6.5.3	Biosynthese von Galaktolipiden ••• 326
6.5.4	Biosynthese von Sulfolipiden ••• 327
6.6	Lipidpolymere: Cutin, Suberin, Wachse ••• 327
6.6.1	Allgemeines ••• 327
6.6.2	Biosynthese ••• 330

7 Isoprenoide •• 337

7.1	Isopren als gemeinsamer Molekül-Baustein ••• 331
7.1.1	Allgemeines ••• 333
7.1.2	Biosynthese von Isopentenyldiphosphat ••• 333
7.1.3	Verknüpfung zu Molekülketten ••• 335
7.2	Monoterpene ••• 337
7.2.1	Offenkettige Monoterpene ••• 338
7.2.2	Zyklische Monoterpene ••• 339
7.3	Sesquiterpene ••• 342
7.4	Diterpene ••• 343
7.5	Triterpene ••• 347
7.5.1	Bildung von Squalen als Schlüsselverbindung ••• 347

7.5.2	Phytosterole	•••348
7.5.3	Saponine	••• 357
7.5.4	Herzglykoside	•••352
7.5.5	Steroidalkaloide	••• 354
7.6	Tetraterpene	••• 356
7.6.1	Errichtung der C4o-Grundstruktur	••• 356
7.6.2	Bildung von Carotinen	••• 356
7.6.3	Bildung von Xanthophyllen	••• 359
7.6.5	Carotinoidsäuren	••• 361
7.7	Polyterpene	•••362
7.7.1	Kautschuk	•••362
7.7.2	Guttapercha	•••364
1.73	Chicle	•••364

8 Phenole ••• 365

8.1	Errichtung der Grundstrukturen	••• 366
8.1.1	Shikimat-Weg	••• 366
8.1.2	Acetat-Malonat-Weg	••• 369
8.1.3	Acetat-Mevalonat-Weg	••• 369
8.2	Phenolcarbonsäuren	••• 370
8.2.1	Hydroxy-substituierte Derivate	••• 370
8.2.2	Cumarine	••• 373
8.2.3	Capsaicinoide	••• 372
8.2.4	Lignine	••• 373
8.3	Einfache Phenole	•••376
8.4	Polypropenylchinone und 9,10-Anthrachinone	••• 378
8.4.1	Polypropenylchinone und ihre Biosynthese	••• 378
8.4.2	Anthrachinone	••• 387
8.5	Flavan-Derivate oder Flavonoide	••• 382
8.5.1	Der gemeinsame Biosyntheseweg für Grundstrukturen	••• 382
8.5.2	Flavonole	••• 386
8.5.3	Flavanone	••• 386
8.5.4	Flavone	•••387
8.5.5	Flavanole und Flavandiole	••• 387
8.5.6	Anthocyanidine und Anthocyane	••• 387
8.6	Stilbene	••• 389

9 Aminosäuren und Nucleotide ••• 397

9.1	Stickstoff-Assimilation	••• 397
9.1.1	Assimilatorische Nitratreduktion	•••391
9.1.2	Bindung von elementarem Stickstoff	••• 395
9.2	Schwefel-Assimilation	••• 406
9.2.1	Allgemeines	••• 406

XII Inhaltsverzeichnis

9.2.2	Assimilatorische Sulfatreduktion	••• 407
9.3	Aminosäuren	••• 409
9.3.1	Allgemeines	••• 409
9.3.2	Stoffwechsel von Aminosäuren	••• 422
9.3.3	Biosynthese der Aminosäuren	••• 413
9.3.4	Die „Familien“ der Aminosäuren	••• 416
9.4	Nucleotide	••• 420
9.4.1	Allgemeines	••• 420
9.4.2	Biosynthese von Nucleotiden	••• 422

10 Nucleinsäuren ••• 429

10.1	Allgemeines	••• 429
10.2	DNA	••• 430
10.2.1	Sequenz und Raumstruktur	••• 430
10.2.2	Genom-Organisation bei höheren Pflanzen	••• 436
10.2.3	Das Genom von Chloroplasten und Mitochondrien	••• 441
10.2.4	Biosynthese der DNA	••• 447
10.3	RNA	••• 452
10.3.1	Allgemeines	••• 452
10.3.2	Funktionsformen von RNA	••• 453
10.3.3	Biosynthese von RNA	••• 457
10.3.4	Transkription im Chloroplasten	••• 466
10.4	Gen-Regulation bei Pflanzen	••• 469
10.4.1	Regulationsfaktoren	••• 469
10.4.2	Organell-übergreifende Regulation	••• 472

11 Proteine ••• 473

11.1	Peptidbindung	••• 473
11.2	Natürliche Peptide	••• 474
11.3	Struktur und Eigenschaften der Makropeptide	••• 475
11.3.1	Allgemeines	••• 475
11.4	Faltung der Proteine	••• 477
11.5	Einteilung der Proteine	••• 482
11.5.1	Pflanzliche Speicherproteine	••• 482
11.5.2	Lectine	••• 487
11.6	Protein-Biosynthese (Translation)	••• 487
11.6.1	Allgemeines	••• 488
11.6.2	Aktivierung der Aminosäure-Bausteine - Mitwirkung der Transfer-RNAs	••• 489
11.6.3	Verknüpfung der Aminosäuren zur spezifischen Sequenz und Freisetzung des Polypeptids	••• 492
11.6.4	Translation im Chloroplasten	••• 496
11.6.5	Posttranskriptionale Modifizierung und Transport	••• 497

- 11.6.6 Chloroplasten-Proteine ••• 498
11.7 Proteinabbau ••• 500

12 Stickstoffhaltige Naturstoffe •• 503

- 12.1 Amine ••• 503
12.2 Senfölglykoside und cyanogene Glykoside ••• 504
12.3 Betacyane und Betaxanthine ••• 506
12.4 Pseudoalkaloide ••• 508
12.5 Alkaloide ••• 509
12.5.1 Allgemeines ••• 509
12.5.2 Pyrrolizidinalkaloide ••• 522
12.5.3 Nicotiana- oder Tabakalkaloide ••• 513
12.5.4 Tropanalkaloide ••• 516
12.5.5 Chinolizidinalkaloide ••• 517
12.5.6 Benzylisochinolinalkaloide (Isochinolinalkaloide) ••• 529
12.5.7 Indolalkaloide ••• 522
12.5.8 Purinalkaloide ••• 525

13 Tetrapyrrole • 527

- 13.1 Chlorophylle ••• 527
13.1.1 Biosynthese von 5-Aminolevulinat ••• 527
13.1.2 Errichtung des Porphyrin-Systems ••• 529
13.1.3 Biosynthese von Chlorophyll a ••• 532
13.1.4 Chlorophyll b ••• 537
13.1.5 Bakteriochlorophylle ••• 537
13.1.6 Chlorophyll-Abbau ••• 538
13.2 Phytochrom und Phycobiliproteide ••• 538
13.2.1 Biosynthese der Chromophore ••• 538
13.2.2 Bildung von Holophytochrom ••• 539
13.2.3 Wirkungsweise von Phytochrom ••• 540

13.3 Entstehung von Eisenporphyrinen ••• 541

Literatur ••• 543

Sachverzeichnis ••• 557