

# **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

	<b>Einleitung</b> ...	1
<b>1</b>	<b>Gesetzmäßigkeiten von Stoffwechselreaktionen</b> ...	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
<b>2</b>	<b>Ernährung pflanzlicher Organismen</b> ...	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
<b>3</b>	<b>Photosynthese</b> ...	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 Pigmentlokalisierung •••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 •• 35S
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: Pentosephosphatzyklus ••• 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 Cellulose •••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<sub>6</sub>-Moleküls ••• 264
  - 5.2.2 Bildung des C<sub>3</sub>-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  $\beta$ -Oxidation der Fettsäuren ••• 375
- 6.4.3 Umwandlung von aktivierter Essigsäure in Kohlenhydrat ••• 327
- 6.5 Membranolipide ••• 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 Isopentenylidiphosphat ••• 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 C <sub>40</sub> -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	Polyprenylchinone und 9,10-Anthrachinone	••• 378
8.4.1	Polyprenylchinone 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	Flavonole 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

- 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 Posttranslationale 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 Benzyloisochinolinalkaloide (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**