



dandelion.com

AGI-Information Management Consultants
may be used for personal purposes only or by
libraries associated to dandelion.com network.

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	•••	1
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	•• 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 C₆-Moleküls ••• 264
 - 5.2.2 Bildung des C₃-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 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 ₄₀ -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