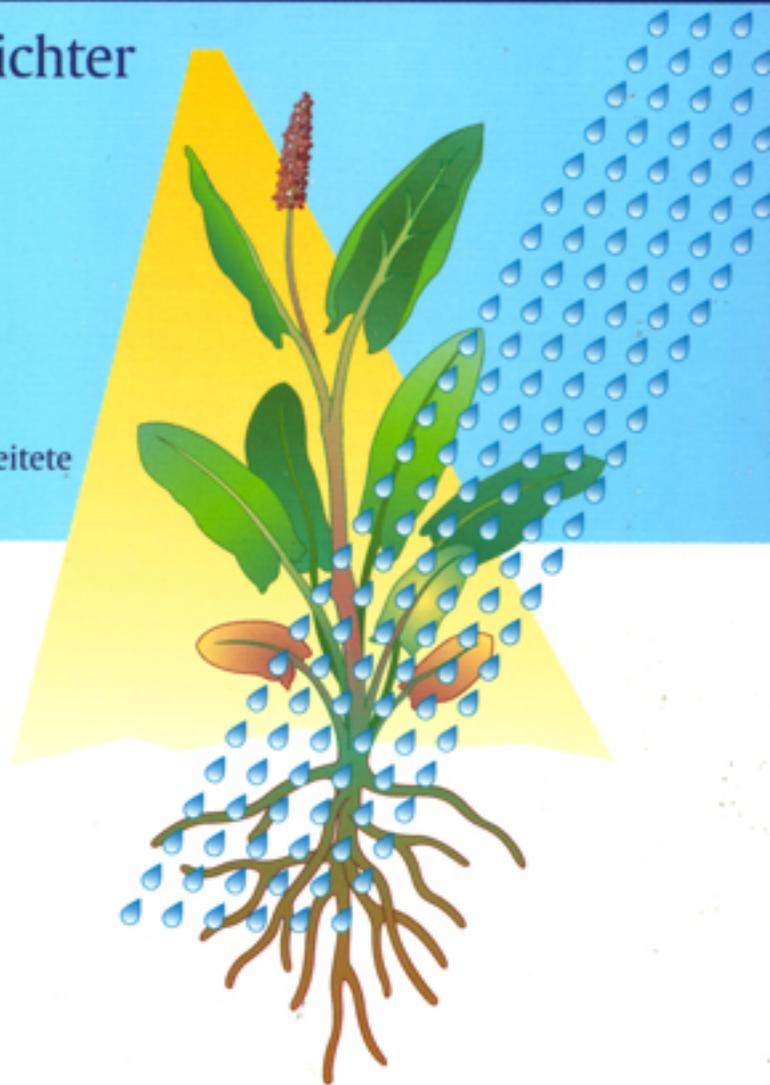


# Stoffwechselfysiologie der Pflanzen

Physiologie und Biochemie des Primär-  
und Sekundärstoffwechsels

Gerhard Richter

6. völlig neubearbeitete  
Auflage



Thieme

# **Stoffwechselphysiologie der Pflanzen**



# 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

Prof. Dr. Gerhard Richter  
Institut für Botanik  
Universität Hannover  
Herrenhäuser Straße 2  
30419 Hannover

Zeichnungen von Ruth Hammelehle  
und Uwe Neumann

*Die Deutsche Bibliothek –  
CIP-Einheitsaufnahme*

*Richter, Gerhard:*  
Stoffwechselphysiologie der Pflanzen :  
Physiologie und Biochemie des  
Primär- und Sekundärstoffwechsels /  
Gerhard Richter. – 6., völlig Neubearb.  
Aufl. – Stuttgart ; New York :  
Thieme, 1997

1. Auflage 1969
2. Auflage 1971
3. Auflage 1976
4. Auflage 1982
5. Auflage 1988

1. spanische Auflage 1972
1. polnische Auflage 1976
1. englische Auflage 1978
1. französische Auflage 1993

© 1969, 1998 Georg Thieme Verlag  
Rüdigerstraße 14  
D-70469 Stuttgart

Printed in Germany

Umschlaggrafik: Martina Berge,  
Erbach-Ernstbach

Satz und Druck: Druckhaus Götz GmbH,  
Ludwigsburg (gesetzt auf CCS Textline,  
Linotronic 630)

ISBN 3-13-442006-6

Geschützte Warennamen (Warenzeichen) werden **nicht** besonders kenntlich gemacht. Aus dem Fehlen eines solchen Hinweises kann also nicht geschlossen werden, daß es sich um einen freien Warennamen handele.

Das Werk, einschließlich aller seiner Teile, ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

## Vorwort zur 6. Auflage

Seit dem Erscheinen der letzten Auflage haben sich große Teile der Biologie stürmisch weiterentwickelt und uns eine Fülle neuer Erkenntnisse beschert. Dies gilt insbesondere für die Pflanzenwissenschaften. Demgemäß waren neue Forschungsergebnisse und sich abzeichnende Entwicklungen bei der Neufassung des Stoffwechsels pflanzlicher Organismen angemessen zu berücksichtigen.

Da mit der „Biochemie der Pflanzen“ nunmehr ein Lehrbuch von umfassendem und vertiefendem Inhalt vorliegt, konnte bei der vorliegenden Neuauflage auf eine allzu detaillierte Beschreibung mancher komplexer Sachverhalte und spezieller Biosynthesen verzichtet werden; so sind u. a. die Synthesewege für Aminosäuren und einige Sekundärverbindungen entfallen. Bei der Darstellung des Stoffes wurde zwar die bewährte Gliederung der letzten Auflage beibehalten, doch hat sich der Inhalt einzelner Kapitel im Hinblick auf den überwiegend einführenden Charakter des Buches und der anstehenden Aktualisierung mehr oder weniger deutlich verändert. Auch die äußere Form hat sich gewandelt: Der Text ist durch die Einführung von Merksätzen und Boxen didaktisch neu gestaltet worden; in den letzteren finden sich neben den Beschreibungen von gängigen Methoden auch ergänzende Informationen zum Basistext. Zum besseren Verständnis sollen auch die zweifarbig ausgeführten Abbildungen, Schemata und Formeln beitragen. Jedes Kapitel beginnt mit einer einführenden Zusammenfassung.

Für die vielen Anregungen, aber auch kritischen Hinweise von Kollegen und Studierenden, welche zur 5. Auflage eingegangen sind, bedanke ich mich; sie sind weitgehend bei der Neufassung des Textes berücksichtigt worden. Mein Dank gilt auch den Mitarbeitern des Thieme Verlags, insbesondere Frau Hauff-Tischendorf, welche mit großem Engagement die Entstehung dieses Buches in entscheidender Weise beeinflusst und beschleunigt hat, Frau Hauser und den Herren Helms, Kummer, Lehnert und Neumann. Zu danken habe ich auch Frau Hammelehle für die gelungene Ausführung von Strukturformeln und Reaktionsschemata. Meine Frau war mir in vielfältiger Weise eine große Hilfe, wofür ich mich herzlich bedanke. Nicht vergessen beim Danksagen sei Katze Minou, welche mir in manch nächtlicher Stunde Gesellschaft geleistet hat.

Hannover, im Oktober 1997

Gerhard Richter



# 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 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 ...	109
3.5.1	Allgemeines ...	109
3.5.2	Strahlungsabsorption durch Atome und Moleküle ...	114
3.5.3	Photochemie des Chlorophylls ...	115
3.5.4	Die Kopplung zweier Lichtreaktionen ...	119
3.5.5	Räumliche Anordnung der Komponenten des photochemischen Reaktionsbereiches in der Thylakoidmembran (Membran-Architektur) ...	141
3.5.6	Verteilung von Anregungsenergie zwischen den Photosystemen ...	145
3.5.7	Photophosphorylierung ...	147
3.5.8	Quantenbedarf der Photosynthese ...	158
3.6	Umwandlung von Kohlendioxid zu Kohlenhydrat ...	158
3.6.1	Aufklärung der Kohlendioxid-Reduktion mittels Radioisotopen ...	159
3.6.2	Biochemischer Mechanismus der Kohlenhydratbildung ...	162
3.6.3	Regulation der photosynthetischen Kohlendioxid-Reduktion ...	173
3.6.4	Kompartimentierung ...	175
3.6.5	Biosynthesen als Folgereaktionen der Kohlendioxid-Reduktion ...	175
3.6.6	C <sub>4</sub> -Dicarbonsäurezyklus ...	179
3.6.7	Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM) ...	184
3.7	Photorespiration (Lichtatmung) ...	189
3.7.1	Reaktionssequenz und Kompartimentierung ...	190
3.7.2	Biologische Bedeutung ...	192
3.8	Transport der Assimilate ...	194
3.8.1	Das Transportsystem ...	194
3.8.2	Transportmechanismus ...	197
3.8.3	Transportrichtung ...	198
3.9	Photosynthese ohne Sauerstoff ...	199
3.9.1	Allgemeines ...	199
3.9.2	Purpurbakterien ...	200
3.9.3	Grüne Schwefelbakterien ...	206
3.9.4	Bildung von Reduktionsäquivalenten ...	209
3.9.5	Photophosphorylierung ...	210
3.9.6	Reduktion von Kohlendioxid im Licht ...	210

## 4 Kohlenhydrate ... 213

- 4.1 Monosaccharide ... 213
  - 4.1.1 Intramolekulare Umlagerungen ... 213
  - 4.1.2 Hexoseabbau: Pentosephosphatzyklus ... 214
  - 4.1.3 Nucleosiddiphosphat-Zucker: energiereiche Überträger für Monosaccharide ... 218
- 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 ... 261

- 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 ... 271
  - 5.3.4 Anaerobiose bei der Keimung ... 272
  - 5.3.5 Pasteur-Effekt ... 272
- 5.4 Aerobe Dissimilation ... 272
  - 5.4.1 Allgemeines ... 272
  - 5.4.2 Umwandlung von Pyruvat in Acetyl-Coenzym A ... 275

- 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 ... 301
- 6.2 Fette als pflanzliche Speicherstoffe ... 303
- 6.3 Fettbildung ... 305
- 6.3.1 Biosynthese von Fettsäuren ... 305
- 6.3.2 Veresterung mit Glycerol ... 311
- 6.4 Fettabbau ... 313
- 6.4.1 Allgemeines ... 313
- 6.4.2  $\beta$ -Oxidation der Fettsäuren ... 315
- 6.4.3 Umwandlung von aktivierter Essigsäure in Kohlenhydrat ... 317
- 6.5 Membranlipide ... 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 ... 331**

- 7.1 Isopren als gemeinsamer Molekül-Baustein ... 331
- 7.1.1 Allgemeines ... 331
- 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 ... 351
- 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
- 7.7.3 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 ... 371
- 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 ... 381
- 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 ... 391**

- 9.1 Stickstoff-Assimilation ... 391
- 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 ... 412
  - 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 ... 471

**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 ... 511
  - 12.5.3 Nicotiana- oder Tabakalkaloide ... 513
  - 12.5.4 Tropanalkaloide ... 516
  - 12.5.5 Chinolizidinalkaloide ... 517
  - 12.5.6 Benzylisochinolinalkaloide (Isochinolinalkaloide) ... 519
  - 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 ... 551**

