

Pflanzenbiochemie

Hans-Walter Heldt, Birgit Piechulla

Pflanzenbiochemie

5. überarbeitete Auflage

unter Mitarbeit von Fiona Heldt



Springer Spektrum

Prof. Dr. Hans-Walter Heldt
Göttingen, Deutschland
HansWalterHeldt@aol.com

Prof. Dr. Birgit Piechulla
Universität Rostock
Institut für Biowissenschaften
Biochemie
Rostock, Deutschland
birgit.piechulla@uni-rostock.de

ISBN 978-3-662-44397-2
DOI 10.1007/978-3-662-44398-9

ISBN 978-3-662-44398-9 (eBook)

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Springer Spektrum
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1996, 1999, 2003, 2008, 2015

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsgesetz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlags. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Der Verlag, die Autoren und die Herausgeber gehen davon aus, dass die Angaben und Informationen in diesem Werk zum Zeitpunkt der Veröffentlichung vollständig und korrekt sind. Weder der Verlag noch die Autoren oder die Herausgeber übernehmen, ausdrücklich oder implizit, Gewähr für den Inhalt des Werkes, etwaige Fehler oder Äußerungen.

Planung und Lektorat: Merlet Behncke-Braunbeck, Martina Mechler

Gedruckt auf säurefreiem und chlorfrei gebleichtem Papier.

Springer-Verlag GmbH Berlin Heidelberg ist Teil der Fachverlagsgruppe Springer Science+Business Media (www.springer.com)

Gewidmet meinem (H.-W.H.) Lehrer Martin Klingenberg

Gewidmet meinem (B.P.) Lehrer Hans-Walter Heldt

Vorwort zur ersten Auflage

Die Pflanzenwissenschaften wie auch andere Wissenschaftsdisziplinen kranken daran, dass die Lernenden wie auch die wissenschaftlich Tätigen sich immer mehr spezialisieren und oft nur noch über ihr Teilgebiet umfassend informiert sind. Bei der Pflanzenbiochemie kommt hinzu, dass die vielen vorhandenen allgemeinen Lehrbücher der Biochemie sich zumeist auf den Stoffwechsel der Tiere und der Mikroorganismen konzentrieren und selbst fundamentale Aspekte der Pflanzenbiochemie oft unerwähnt bleiben. Dies mag auch ein Grund dafür sein, dass über die biochemischen Abläufe in einer Pflanze – letztlich die Grundlage des Lebens auf unserem Planeten – das Wissen nur wenig verbreitet ist. Diesem abzuhelfen, ist ein Ziel meines vorliegenden Buches.

Ich selbst habe sowohl über die tierische als auch die pflanzliche Biochemie gelehrt und geforscht. Dabei habe ich die Überzeugung gewonnen, dass es für eine fruchtbare Anwendung der Pflanzenbiochemie sehr wichtig ist, über den „Zaun zu gucken“, um zu sehen, dass bestimmte Stoffwechselprozesse sehr oft in sehr ähnlicher, wenn nicht sogar gleicher Weise in Tieren oder Mikroorganismen ablaufen. Da die biochemischen Prozesse der Tiere oder Mikroorganismen oft stärker erforscht sind als die der Pflanzen, ist es deshalb unverzichtbar, dass ein Student der Pflanzenbiochemie sich auch gründliche Kenntnisse der allgemeinen Biochemie aneignet.

Da es sehr viele hervorragende Lehrbücher der allgemeinen Biochemie gibt, habe ich bewusst darauf verzichtet, Grundlagen wie beispielsweise die Struktur und Funktion von Aminosäuren, Kohlenhydraten und Nukleotiden, die Funktion der Nukleinsäuren als Träger der genetischen Information, die Struktur und Funktion von Proteinen und die Grundlagen der Enzymkatalyse zu behandeln. Nur dann, wenn es mir zum unmittelbaren Verständnis notwendig erschien, habe ich auch Gegenstände der allgemeinen Biochemie dargestellt. Dadurch ist dieses Buch letztlich ein Kompromiss zwischen einem allgemeinen und einem speziellen Lehrbuch.

Bei der Auswahl des Stoffes ging es mir darum, dass der Leser bestimmte Grundreaktionen der Pflanzenbiochemie, wie beispielsweise die Photosynthese, auch gedanklich durchdringt. Auf die verständliche Darstellung der Prinzipien des Stoffwechsels habe ich deshalb besonders Wert gelegt.

Die Stoffauswahl habe ich so getroffen, dass der Leser einen Überblick über das gesamte Gebiet der Pflanzenbiochemie erhält. Ich habe versucht, wirtschaftliche Anwendungen aufzuzeichnen und hier vor allem auch die Molekularbiologie mit einzubeziehen. Es geht mir darum, dass jeder Student, der sich für Pflanzenbiochemie interessiert, auch darüber informiert ist, welche

Schritte erforderlich sind, um eine transgene Pflanze zu erzeugen, und über die Ziele der pflanzlichen Gentechnik unterrichtet ist.

Sehr viele Kolleginnen und Kollegen haben mich in Gesprächen und durch Übersendung von Sonderdrucken über ihr Fachgebiet informiert, was mir überhaupt erst ermöglichte, dieses Buch zu schreiben, und wofür ich ihnen sehr dankbar bin. Eine ganz besondere Hilfe war es für mich, dass die im Nachfolgenden aufgelisteten Kolleginnen und Kollegen sich die große Mühe machten, ein oder mehrere Kapitel kritisch durchzusehen, mich auf Fehler aufmerksam machten und viele Verbesserungsvorschläge beisteuerten. Ohne diese Mithilfe hätte ich es nicht wagen können, dieses Buch allein zu schreiben. Hierfür danke ich allen sehr. Ich danke Studentinnen und Studenten unseres Faches sowie Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern unseres Instituts dafür, dass sie mich auf Fehler und auf Unverständlichkeiten des Textes aufmerksam gemacht haben. Mein Dank gilt auch den vielen Kollegen, die mir Abbildungen für dieses Buch zur Verfügung stellten und die in den Legenden namentlich erwähnt sind. An dieser Stelle besonders erwähnen möchte ich Prof. David Robinson, dem ich die meisten der in dem Buch gezeigten elektronenmikroskopischen Aufnahmen verdanke.

Das Schreiben dieses Buches wurde durch die Lektorin des Spektrum-Verlages, Frau Karin von der Saal, angeregt. Ich möchte ihr an dieser Stelle für die intensive fachliche Betreuung während der Entstehung dieses Buches herzlich danken. Ihre konstruktive Kritik und ihre Ratschläge haben mir beim Schreiben des Buches sehr geholfen. Mein besonderer Dank gilt auch der Grafikerin, Frau Christiane von Solodkoff, welche die von mir konzipierten Stoffwechselschemata so gut realisiert hat, wie ich es mir besser nicht hätte wünschen können. Herrn Wolfgang Zettlmeier danke ich für die mustergültige Zeichnung der chemischen Formeln. Dem Spektrum-Verlag mit seinen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern danke ich für die mir sehr zusagende Gestaltung des Buches.

Schließlich danke ich ganz besonders meiner Mitarbeiterin und Ehefrau Fiona Heldt. Ohne ihre intensive Unterstützung wäre es mir nicht möglich gewesen, dieses Buch zu schreiben.

Ich habe mich bemüht, Fehler in diesem Buch möglichst auszumerzen, was mir sicher nicht vollständig gelungen ist. Für Hinweise und Kommentare aus der Leserschaft bin ich deshalb dankbar.

Hans-Walter Heldt
Göttingen, im Juni 1996

Vorwort zur 5. überarbeiteten Auflage

Die letzte Auflage des Lehrbuchs Pflanzenbiochemie stammte aus dem Jahr 2008. Seitdem haben sich neue wissenschaftliche Erkenntnisse etabliert, die eine Überarbeitung des Lehrbuchs forderten. Alle Kapitel sind überarbeitet und auf den neuesten Wissensstand gebracht. Wegen des raschen Fortschritts auf den Gebieten wurden besonders viele Änderungen in den Kapiteln Photosynthetischer Elektronentransport (3), Phytohormone und Lichtsensoren (19) und Proteinbiosynthese und -abbau (21) vorgenommen.

Bei der Überarbeitung dieser Auflage haben Fachkollegen ihre Expertise eingebracht und Aktualisierungs- und Ergänzungsvorschläge unterbreitet. Wir möchten uns ganz herzlich bei diesen Kollegen bedanken, dass sie sich die Zeit genommen und die Mühe gemacht haben, das Lehrbuch zu aktualisieren und zu verbessern. Folgende Kollegen waren an der Überarbeitung beteiligt:

Kapitel 1: Ekkehard Neuhaus, Kaiserslautern
Kapitel 2: Ulf-Ingo Flügge, Köln
Kapitel 3: Dario Leister, München
Kapitel 5: Hans-Peter Braun, Hannover
Kapitel 6: Karl-Josef Dietz, Bielefeld
Kapitel 7: Martin Hagemann, Rostock
Kapitel 8, 20: Peter Westhoff, Düsseldorf
Kapitel 9: Raymund Tenhaken, Salzburg
Kapitel 10, 11: Katharina Pawlowski, Stockholm
Kapitel 12: Rüdiger Hell, Heidelberg
Kapitel 13: Gertrud Lohaus, Wuppertal
Kapitel 15: Ingo Heilmann, Halle und Ivo Feussner, Göttingen
Kapitel 16, 18: Jutta Ludwig-Müller, Dresden
Kapitel 19: Günther Scherer, Hannover
Kapitel 21: Michael Schroda, Kaiserslautern
Kapitel 22: Renate Horn, Rostock

Die Literaturangaben in jedem Kapitel haben wir aktualisiert und dabei vornehmlich Übersichtsartikel genannt, um dem Leser eingehendere Informationen zu den im Lehrbuch kompakt dargestellten Zusammenhängen zu ermöglichen.

Erstmalig erscheint das Lehrbuch in einem ebook-Format, was der heutigen digitalisierten Welt Rechnung trägt. Dieses Format erleichtert es den Lesern, insbesondere den Studierenden, den schnellen Zugriff zum Lehrbuch

und zu einzelnen Kapiteln. Leider mussten wir in diesem Zusammenhang auf unser Wiedererkennungsmerkmal „Sonnenblume“ auf dem Cover verzichten.

An dieser Stelle gilt unser Dank dem Team des Springer Spektrum-Verlags, insbesondere Merlet Behncke-Braunbeck und Martina Mechler. Die professionelle und unkomplizierte Zusammenarbeit trägt sehr zum Gelingen des Lehrbuchs bei. Frank Hippauf (Universität Rostock) danken wir für das Korrekturlesen des in das neue Format umgesetzten Lehrbuchs.

Rostock und Göttingen, im Mai 2014

Inhalt

Vorwort zur ersten Auflage VII

Vorwort zur fünften Auflage IX

Einleitung 1

1 Eine Blattzelle ist in mehrere metabolische Kompartimente unterteilt 3

- 1.1 Die Zellwand verleiht der Pflanzenzelle mechanische Stabilität 6
Die Zellwand besteht hauptsächlich aus Kohlenhydraten und Proteinen 6
Plasmodesmen stellen eine Verbindung zwischen benachbarten Zellen her 9
- 1.2 Vakuolen haben vielfältige Funktionen 11
- 1.3 Plastiden stammen von Cyanobakterien ab 13
- 1.4 Auch Mitochondrien sind durch Endosymbiose entstanden 17
- 1.5 In den Peroxisomen laufen besondere Stoffwechselwege ab 19
- 1.6 Endoplasmatisches Reticulum und Golgi-Apparat bilden ein Netzwerk zur Verteilung von Biosyntheseprodukten 20
- 1.7 Aus Pflanzenzellen lassen sich funktionell intakte Zellorganellen gewinnen 23
- 1.8 Unterschiedliche Transportmechanismen vermitteln einen Stoffaustausch zwischen verschiedenen Stoffwechsellräumen 26
Translokatoren katalysieren den spezifischen Transport von Substraten und Produkten des Stoffwechsels 27
Der Metabolittransport wird durch Konformationsänderungen bewirkt 30
Aquaporine machen Zellmembranen für Wasser durchlässig 32
Ionenkanäle haben eine sehr hohe Transportkapazität 33
Porine sind aus β -Faltblattstrukturen aufgebaut 38

2 Die Nutzung der Energie des Sonnenlichtes durch die Photosynthese ist die Grundlage für das Leben auf der Erde 43

- 2.1 Wie hat es mit der Photosynthese angefangen? 44
- 2.2 Die Energie des Sonnenlichtes wird durch Farbstoffe eingefangen 45
Der Energiegehalt des Lichtes hängt von seiner Wellenlänge ab 45
Chlorophyll ist der zentrale Photosynthesefarbstoff 47
- 2.3 Die Absorption von Licht führt zur Anregung eines Chlorophyllmoleküls 50

- Die Rückkehr des Chlorophyllmoleküls vom ersten Singulettzustand in den Grundzustand kann auf verschiedenen Wegen erfolgen 52
- 2.4 Für das Einfangen von Licht ist eine Antenne erforderlich 54
 Wie wird die Anregungsenergie der in der Antenne eingefangenen Photonen in die Reaktionszentren geleitet? 56
 Die Funktion einer Antenne lässt sich besonders gut am Beispiel der Antenne des Photosystems II zeigen 57
 Durch Phycobilisomen können Cyanobakterien und Rotalgen auch noch bei geringer Lichtintensität Photosynthese betreiben 60
- 3 Die Photosynthese ist ein Elektronentransportprozess 65**
- 3.1 Photosyntheseapparate sind aus Modulen aufgebaut 65
- 3.2 Bei der Photosynthese entstehen ein Reduktionsmittel und ein Oxidationsmittel 68
- 3.3 Das Konstruktionsprinzip eines photosynthetischen Reaktionszentrums wurde durch Röntgenstrukturanalyse an Purpurbakterien aufgeklärt 70
 Röntgenstrukturanalyse 71
 Das Reaktionszentrum von *Rhodospseudomonas viridis* ist symmetrisch aufgebaut 73
- 3.4 Wie funktioniert das Reaktionszentrum? 75
 Bei der Photosynthese in Algen und Pflanzen sind zwei photosynthetische Reaktionszentren hintereinandergeschaltet 78
- 3.5 Durch Photosystem II wird Wasser gespalten 81
 Der Photosystem-II-Komplex ist dem Reaktionszentrum in Purpurbakterien sehr ähnlich 85
 Maschinelle Landwirtschaft erfordert zumeist den Einsatz von Herbiziden 87
- 3.6 Der Cytochrom-*b₆/f*-Komplex vermittelt den Elektronentransport zwischen Photosystem II und Photosystem I 89
 Eisenatome in Cytochromen und Eisen-Schwefel-Zentren haben eine zentrale Funktion als Redoxüberträger 89
 Der Elektronentransport durch den Cytochrom-*b₆/f*-Komplex ist mit einem Transport von Protonen gekoppelt 91
 Durch einen Q-Cyclus kann die Anzahl der durch den Cytochrom-*b₆/f*-Komplex gepumpten Protonen verdoppelt werden 94
- 3.7 Photosystem I reduziert NADP⁺ 96
 Beim cyclischen Elektronentransport über PS I wird die Lichtenergie nur zur Synthese von ATP genutzt 99
 Durch das Photosystem I werden Elektronen auf Sauerstoff übertragen, wenn andere Akzeptoren fehlen 100
- 3.8 Regulationsvorgänge sorgen dafür, dass die eingefangenen Photonen zwischen den beiden Photosystemen verteilt werden 104
 Überschüssige Lichtenergie wird in Form von Wärme abgegeben 106

-
- 4 Bei der Photosynthese wird ATP erzeugt 111**
- 4.1 Ein Protonengradient dient als energiereicher Zwischenzustand bei der ATP-Synthese 111
- 4.2 Entkoppler bewirken die Dissipation des elektrochemischen Protonengradienten in Wärme 114
Die chemiosmotische Hypothese wurde experimentell bestätigt 116
- 4.3 H⁺-ATP-Synthasen in Bakterien, Chloroplasten und Mitochondrien besitzen eine einheitliche Grundstruktur 117
Die Röntgenstrukturanalyse des F₁-Teils der ATP-Synthase liefert einen Einblick in die ATP-Synthese 121
- 4.4 Die Synthese des ATP wird durch eine Konformationsänderung des Proteins bewirkt 122
Beim photosynthetischen Elektronentransport ist die Stöchiometrie zwischen der Bildung von NADPH und ATP noch nicht endgültig geklärt 126
Die H⁺-ATP-Synthase der Chloroplasten wird durch Licht reguliert 126
Eine V-ATPase ist mit der F-ATP-Synthase verwandt 127
- 5 Mitochondrien sind die Kraftwerke der Zellen 129**
- 5.1 Vor der biologischen Oxidation werden die Substrate in gebundenen Wasserstoff und Kohlendioxid zerlegt 129
- 5.2 Zellatmung findet in den Mitochondrien statt 130
Mitochondrien bilden ein eigenes Stoffwechselkompartiment 131
- 5.3 Die Substrate für die biologische Oxidation werden im Matrixraum fragmentiert 132
Pyruvat wird durch einen Multienzymkomplex oxidiert 132
Im Citratcyclus wird Acetat vollständig oxidiert 133
Durch anaplerotische Reaktionen wird ein Verlust von Intermediaten des Citratcyclus ausgeglichen 137
- 5.4 Wieviel Energie wird bei der Oxidation von NADH umgesetzt? 138
- 5.5 Die mitochondriale Atmungskette besitzt Gemeinsamkeiten mit der Elektronentransportkette der Photosynthese 140
Die Komplexe der mitochondrialen Atmungskette 141
- 5.6 Der Elektronentransport der Atmungskette ist über einen Protonentransport mit der ATP-Synthese gekoppelt 145
Der mitochondriale Protonentransport führt zur Bildung eines Membranpotenzials 147
Die mitochondriale ATP-Synthese dient der Versorgung des Cytosols 148
- 5.7 Mitochondrien aus Pflanzen haben spezielle Stoffwechselfunktionen 150
Mitochondrien können überschüssiges NADH auch ohne ATP-Bildung oxidieren 150
In Pflanzen können durch die mitochondriale Atmungskette auch NADH und NADPH aus dem Cytosol oxidiert werden 152
- 5.8 Die Kompartimentierung des mitochondrialen Stoffwechsels erfordert spezifische Membran-Translokatoren 153

- 6 Der Calvin-Cyclus ist Reaktionsweg für die photosynthetische CO₂-Assimilation 157**
 - 6.1 Die CO₂-Assimilation erfolgt durch die Dunkelreaktion der Photosynthese 157
 - 6.2 Ribulosebisphosphat-Carboxylase katalysiert die Fixierung von CO₂ 159
 - Die Oxygenierung des Ribulosebisphosphats: Eine kostspielige Nebenreaktion 161
 - Ribulosebisphosphat-Carboxylase/Oxygenase: Besonderheiten 163
 - Aktivierung der Ribulosebisphosphat-Carboxylase/Oxygenase 164
 - 6.3 Die Reduktion von 3-Phosphoglycerat führt zu Triosephosphat 165
 - 6.4 Aus Triosephosphat wird Ribulosebisphosphat regeneriert 167
 - 6.5 Neben dem reduktiven Pentosephosphatweg gibt es auch einen oxidativen Pentosephosphatweg 174
 - Reduktiver und oxidativer Pentosephosphatweg werden reguliert 177
 - Reduzierte Thioredoxine übertragen das Signal für „Belichtung“ auf Enzymproteine 178
 - Die durch Thioredoxin modulierte Aktivierung chloroplastidärer Enzyme besteht in der Lösung einer eingebauten Sperre 179
 - Eine Reihe weiterer Regulationsvorgänge sorgt dafür, dass der Cyclus des reduktiven Pentosephosphatweges in den einzelnen Schritten abgestimmt ist 181

- 7 Über den Photorespirationsweg wird das durch die Oxygenaseaktivität der RubisCO gebildete Phosphoglycolat recycelt 185**
 - 7.1 Durch das Recycling von 2-Phosphoglycolat wird Ribulose-1,5-bisphosphat zurückgewonnen 185
 - 7.2 Das im Photorespirationsweg freigesetzte Ammonium-Ion wird mit hoher Effizienz refixiert 191
 - 7.3 Für die Reduktion des Hydroxypyruvats müssen Peroxisomen von außen mit Reduktionsäquivalenten versorgt werden 193
 - Die Aufnahme von Reduktionsäquivalenten in die Peroxisomen erfolgt über den Malat-Oxalacetat-Shuttle 193
 - Mitochondrien exportieren Reduktionsäquivalente ebenfalls über einen Malat-Oxalacetat-Shuttle 195
 - Der Export von Reduktionsäquivalenten aus den Chloroplasten wird durch das „Malatventil“ geregelt 195
 - 7.4 Die peroxisomale Matrix ist ein spezielles Kompartiment für die Entsorgung toxischer Produkte 197
 - 7.5 Wie hoch sind die Kosten der Ribulosebisphosphat-Oxygenase-Reaktion für die Pflanze? 198
 - 7.6 Am Kompensationspunkt findet keine Netto-CO₂-Fixierung statt 199
 - 7.7 Der energieverbrauchende Photorespirationsweg kann für die Pflanze auch nützlich sein 200

-
- 8 Photosynthese ist mit Wasserverbrauch verbunden 203**
- 8.1 Bei der Aufnahme von CO₂ in das Blatt geht Wasser aus dem Blatt in Form von Wasserdampf verloren 203
Stomata regulieren den Gasaustausch in einem Blatt 205
Im Stoffwechsel der Schließzellen spielt Malat eine wichtige Rolle 205
Die Stomaöffnung unterliegt einer komplexen Regulation 207
- 8.2 Diffusion von CO₂ in eine Pflanzenzelle 209
- 8.3 C₄-Pflanzen benötigen bei der CO₂-Assimilierung weniger Wasser als C₃-Pflanzen 211
Die CO₂-Pumpe in C₄-Pflanzen 213
C₄-Stoffwechsel des NADP-Malat-Enzymtyps 215
C₄-Stoffwechsel des NAD-Malat-Enzymtyps 219
C₄-Stoffwechsel des Phosphoenolpyruvat-Carboxykinasentyps 220
Enzyme des C₄-Stoffwechsels werden durch Licht reguliert 222
Produkte des C₄-Stoffwechsels können durch Massenspektrometrie identifiziert werden 223
Zu den C₄-Pflanzen gehören wichtige Agrarpflanzen, aber auch hartnäckige Unkräuter 223
- 8.4 Durch den Crassulaceensäure-Stoffwechsel können viele Pflanzen auch noch bei sehr großem Wassermangel überleben 224
Das während der Nacht fixierte CO₂ wird als Äpfelsäure gespeichert 225
Die Photosynthese erfolgt bei geschlossenen Stomata 227
- 9 Polysaccharide sind Speicher- und Transportform der bei der Photosynthese gebildeten Kohlenhydrate 231**
- In vielen Pflanzen sind Stärke und Saccharose die Hauptprodukte der CO₂-Assimilation 231
- 9.1 In Form von Stärke können in der Zelle sehr große Kohlenhydratmengen gespeichert werden 232
Die Synthese von Stärke verläuft über ADP-Glucose 235
Der Abbau von Stärke erfolgt auf zwei verschiedenen Wegen 237
Durch die Stärkesynthese können in den Chloroplasten überschüssige Photosyntheseprodukte zwischengelagert werden 240
- 9.2 Die Saccharose wird im Cytosol synthetisiert 242
- 9.3 Die Verwertung des bei der Photosynthese gebildeten Triosephosphats muss strikt reguliert werden 243
Fructose-1,6-bisphosphatase funktioniert als Eingangsventil für die Synthesekette der Saccharose 244
Die Saccharosephosphat-Synthase wird sowohl durch Metabolite als auch durch kovalente Modifikation reguliert 247
Die Verteilung der Assimilate zwischen Saccharose und Stärke beruht auf dem Zusammenspiel mehrerer Regulationsmechanismen 248
Trehalose ist eine wichtige Signalsubstanz 249
- 9.4 In manchen Pflanzen erfolgt der Export der Assimilate aus den Blättern in Form von Zuckeralkoholen oder von Oligosacchariden der Raffinosefamilie 250

- 9.5 Fructane werden als Speichersubstanz in der Vakuole gelagert 251
- 9.6 Cellulose wird durch Enzyme der Plasmamembran synthetisiert 256
 - Die Synthese von Callose wird oft durch Gewebsverletzungen ausgelöst 257
 - Zellwand-Polysaccharide werden auch im Golgi-Apparat synthetisiert 258

10 Die Assimilation von Nitrat wird zur Synthese von organischem Material benötigt 261

- 10.1 Die Reduktion des Nitrat zu NH_3 erfolgt in zwei Teilreaktionen 261
 - Nitrat wird im Cytosol zu Nitrit reduziert 262
 - Die Reduktion von Nitrit zu Ammonium findet in den Plastiden statt 265
 - Die Assimilierung des NH_4^+ erfolgt in gleicher Weise wie bei der Photorespiration 266
 - Die Nitratassimilation erfolgt auch in der Wurzel 268
 - Der oxidative Pentosephosphatweg liefert Reduktionsäquivalente 268
- 10.2 Die Nitratassimilation unterliegt einer strengen Kontrolle 270
 - Die Synthese der Nitrat-Reduktase wird auf der Ebene der Genexpression reguliert 270
 - Die Nitrat-Reduktase wird auch durch reversible kovalente Modifikation reguliert 272
 - 14-3-3-Proteine sind wichtige Regulatoren des Stoffwechsels 272
 - Die Regulation der Nitrat-Reduktase und der Saccharosephosphat-Synthase weisen große Ähnlichkeiten auf 273
- 10.3 Endprodukt der Nitratassimilation ist die ganze Palette der Aminosäuren 273
 - Die CO_2 -Assimilation liefert die Kohlenstoffgerüste, die dann in der Endstufe der Nitratassimilation für die Aminosäuresynthese verwendet werden 274
 - Die Synthese von Glutamat erfordert eine Beteiligung der Mitochondrien 276
 - Biosynthese von Prolin und Arginin 276
 - Aspartat ist die Vorstufe für fünf Aminosäuren 278
 - Die Acetolactat-Synthase ermöglicht die Synthese von hydrophoben Aminosäuren 281
 - Über den Shikimatweg werden aromatische Aminosäuren synthetisiert 284
 - Glyphosat wirkt als Herbizid 284
 - Ein großer Teil der Pflanzensubstanz wird über den Shikimatweg gebildet 286
- 10.4 Glutamat ist Ausgangssubstanz für die Synthese von Chlorophyllen und Cytochromen 287
 - Protoporphyrin ist auch Ausgangssubstanz für die Hämsynthese 291

11 Durch N_2 -Fixierung kann der Luftstickstoff für das Pflanzenwachstum genutzt werden 293

- 11.1 Leguminosen bilden eine Symbiose mit Knöllchenbakterien 294
 - Die Knöllchenbildung beruht auf einem regulierten Zusammenspiel der Expression spezifischer bakterieller und pflanzlicher Gene 296
 - Zwischen Bakteroiden und Wirtszelle findet ein Austausch von Stoffwechselprodukten statt 297

- Die Dinitrogenase-Reduktase liefert Elektronen für die
Dinitrogenasereaktion 298
- Durch die Dinitrogenase werden sowohl N_2 als auch H^+ reduziert 299
- 11.2 Die N_2 -Fixierung kann nur bei sehr niedrigen Sauerstoff-
konzentrationen erfolgen 301
- 11.3 Die Energiekosten für die Nutzung des N_2 als Stickstoffquelle
sind höher als bei der Nutzung von NO_3^- 304
- 11.4 Pflanzen verbessern ihre Nährstoff-Versorgung durch die Symbiose
mit Pilzen 304
- Besonders häufig ist die arbuskuläre Mykorrhiza 304
- Ectomykorrhiza versorgt Waldbäume mit Nährstoffen 305
- 12 Die Assimilation von Sulfat ermöglicht die Synthese schwefelhaltiger
Verbindungen 309**
- 12.1 Sulfatassimilation erfolgt durch Photosynthese 309
- Die Sulfatassimilation zeigt Parallelen, aber auch Unterschiede
zur Nitratassimilation 309
- Vor der Reduktion wird das Sulfat aktiviert 311
- Die Sulfit-Reduktase ist der Nitrit-Reduktase sehr ähnlich 311
- H_2S wird in Form von Cystein fixiert 313
- 12.2 Glutathion dient der Zelle als Antioxidans und zur Entgiftung
von Schadstoffen 314
- Xenobiotika werden durch Konjugation unschädlich gemacht 315
- Phytochelatine schützen die Pflanze vor Schwermetallen 316
- 12.3 Aus Cystein wird Methionin synthetisiert 318
- S-Adenosylmethionin ist ein universelles Methylierungsreagens 319
- 12.4 Im Überschuss ist Schwefeldioxid für Pflanzen ein Schadstoff 319
- 13 Durch den Phloemtransport erreichen die Photoassimilate
ihre Verbrauchsorte 323**
- 13.1 Es gibt zwei Wege der Phloembeladung 324
- 13.2 Der Phloemtransport erfolgt durch einen Massenstrom 327
- 13.3 Durch Phloementladung werden Sink-Gewebe versorgt 328
- 13.4 Der Glykolyseweg hat eine zentrale Funktion bei der Verwertung
der Kohlenhydrate 330
- 14 Produkte der Nitratassimilation werden in der Pflanze in Form
von Proteinen gespeichert 335**
- 14.1 Globuline sind die am weitesten verbreiteten Speicherproteine 336
- 14.2 Prolamine werden als Speicherproteine in Gräsern gebildet 337
- 14.3 2S-Proteine kommen in Samen dikotyler Pflanzen vor 337
- 14.4 Proteine schützen den Samen davor, von Tieren gefressen
zu werden 338

- 14.5 Die Proteinsynthese der Speicherproteine erfolgt am rauhen endoplasmatischen Reticulum 338
- 14.6 Proteinasen mobilisieren die in den Speicherproteinen deponierten Aminosäuren 341
- 15 Lipide wirken als Membranbausteine und als Kohlenstoffspeicher 343**
 - 15.1 Polare Lipide sind wichtige Membranbausteine 343
 - Die Fluidität der Membran wird durch den Anteil ungesättigter Fettsäuren und den Gehalt an Sterolen geprägt 346
 - Membranlipide enthalten eine Vielfalt hydrophiler Kopfgruppen 347
 - Sphingolipide sind wichtige Bausteine der Plasmamembranen 349
 - 15.2 Triacylglycerine sind Reservesubstanzen 351
 - 15.3 Die Neusynthese von Fettsäuren erfolgt in Plastiden 352
 - Ausgangsprodukt für die Synthese der Fettsäuren ist Acetyl-CoA 352
 - Die Acetyl-CoA-Carboxylase ist das Startenzym der Fettsäuresynthese 355
 - Weitere Schritte der Fettsäuresynthese erfolgen ebenfalls an einem Multienzymkomplex 357
 - In der neugebildeten Fettsäure wird die erste Doppelbindung durch eine lösliche Desaturase eingefügt 358
 - Das in den Plastiden als Produkt der Fettsäuresynthese gebildete Acyl-ACP hat zwei Verwendungszwecke 361
 - 15.4 Glycerin-3-phosphat ist Ausgangssubstrat für die Synthese von Glycerolipiden 362
 - An der ER-Membran werden Fettsäuren verlängert und in der ER-Membran desaturiert 363
 - Ein Teil der plastidären Membranlipide wird über den eukaryontischen Weg gebildet 365
 - 15.5 Triacylglycerine werden in den Membranen des endoplasmatischen Reticulums gebildet 367
 - Pflanzliche Fette werden nicht nur als Nahrungsmittel, sondern auch als Rohstoffe für die Industrie genutzt 367
 - Durch *molecular engineering* werden Pflanzenfette maßgeschneidert 369
 - 15.6 Die Mobilisierung des Kohlenstoffs aus den Speicherlipiden während der Samenkeimung erfolgt in den Glyoxysomen 371
 - Über den Glyoxylatcyclus können Pflanzen aus Acetyl-CoA Hexosen synthetisieren 372
 - Reaktionen mit toxischen Zwischenprodukten laufen in den Peroxisomen ab 374
 - 15.7 Lipoxxygenasen sind an der Synthese von Aroma-, Abwehr- und Signalstoffen beteiligt sowie auch an der Mobilisierung von Speicherlipiden 376
- 16 Spezialmetabolite erfüllen in Pflanzen spezielle ökologische Funktionen 383**
 - 16.1 Spezialmetabolite dienen oft dem Schutz gegen pathogene Mikroorganismen und Herbivoren 383
 - Mikroben als Krankheitserreger 384

- Phytoalexine werden von der Pflanze als Antwort auf eine Mikrobeninfektion gebildet 384
- Pflanzliche Abwehrstoffe können auch für den Menschen ein Risiko darstellen 385
- 16.2 Die Stoffklasse der Alkaloide umfasst eine Vielfalt heterocyclischer Spezialmetabolite 386
- 16.3 Pflanzen setzen Blausäure frei, wenn sie von Tieren verletzt werden 389
- 16.4 Einige Pflanzen setzen bei Verletzung flüchtige Senföle frei 390
- 16.5 Pflanzen schützen sich vor Herbivoren durch ungewöhnliche Aminosäuren 391
- 17 Eine große Vielfalt von Isoprenoiden erfüllt sehr unterschiedliche Funktionen im Pflanzenstoffwechsel 393**
- 17.1 Für die Bildung von Isoprenoiden gibt es in höheren Pflanzen zwei verschiedene Synthesewege 395
- Ausgangssubstanz für die Synthese von Isopentenylpyrophosphat im Cytosol ist Acetyl-CoA 395
- Ausgangssubstanzen für die Synthese von Isopentenylpyrophosphat in den Plastiden sind Pyruvat und D-Glycerinaldehyd-3-phosphat 396
- Prenyltransferasen katalysieren die Verknüpfung der Isopreneinheiten 398
- Manche Pflanzen emittieren Isopren in die Luft 400
- 17.2 Vom Geranylpyrophosphat leiten sich viele Geruchsstoffe ab 401
- 17.3 Farnesylpyrophosphat ist Ausgangsverbindung für die Bildung von Sesquiterpenen 403
- Aus Farnesylpyrophosphat werden Steroide gebildet 404
- 17.4 Geranylgeranylpyrophosphat ist Ausgangssubstanz für Abwehrsubstanzen, Phytohormone und Carotinoide 406
- Oleoresine schützen Bäume vor Schädlingsbefall 406
- Die Carotinsynthese liefert Pigmente für die Pflanze und ein wichtiges Vitamin für den Menschen 407
- 17.5 Viele Substanzen sind aufgrund einer Prenylkette in Membranen löslich 409
- Durch Prenylierung können Proteine in einer Membran verankert werden 409
- Dolichol vermittelt die Glycosylierung von Proteinen 410
- 17.6 Die Regulation der Isoprenoidsynthese 411
- Isoprenoide sind sehr stabile Substanzen 412
- 18 Die Phenylpropanoide umfassen eine Vielfalt pflanzlicher Spezialmetabolite und Zellwandbestandteile 415**
- 18.1 Die Phenylalanin-Ammoniak-Lyase und Monooxygenasen sind wichtige Enzyme des Phenylpropanstoffwechsels 416
- 18.2 Phenylpropane polymerisieren zu Makromolekülen 421
- Lignane wirken als Abwehrsubstanzen 422
- Durch radikalische Polymerisation von Phenylpropanen entsteht Lignin 423

- Suberine bilden eine gas- und wasserundurchlässige Isolierschicht 425
- Cutin ist isolierender Bestandteil der Cuticula 426
- 18.3 Für die Bildung von Flavonoiden und Stilbenen wird ein zweiter aromatischer Ring aus Acetatresten gebildet 426
 - Zu den Stilbenen zählen sehr wirksame natürliche Fungizide 427
 - Flavonoide haben in der Pflanze vielfältige Funktionen 427
 - Anthocyane sind Blütenfarbstoffe und dienen dem Lichtschutz von Pflanzen 430
- 18.4 Tannine binden fest an Proteine und haben dadurch Abwehrfunktionen 431
- 19 Vielfältige Signale koordinieren Wachstum und Entwicklung verschiedener Pflanzenorgane und bewirken deren Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen 435**
 - 19.1 Signalketten und Netzwerke starten mit Rezeptoren 436
 - Kleine G-Proteine haben verschiedene regulative Funktionen 440
 - Ca²⁺ wirkt als Botenstoff bei der Signaltransduktion 440
 - Der Phosphoinositolweg steuert die Öffnung von Ca²⁺-Kanälen 441
 - Calmodulin vermittelt die Botenstoffwirkung von Ca²⁺-Ionen 443
 - Phosphorylierte Proteine bilden Elemente der Signaltransduktion 444
 - 19.2 Phytohormone umfassen eine Vielfalt unterschiedlicher Substanzen 446
 - Auxin stimuliert das Streckungswachstum im Spross 446
 - Gibberelline regulieren das Längenwachstum von Stängeln 450
 - Cytokinine stimulieren die Zellteilung 453
 - Abscisinsäure kontrolliert den Wasserhaushalt der Pflanze 455
 - Ethylen lässt Früchte reifen 456
 - Jasmonat ist nicht nur ein Duftstoff, sondern auch ein Hormon 459
 - Strigolactone sind eine neue Hormongruppe bei Pflanzen 459
 - Brassinosteroide sind pflanzliche Steroidhormone und kontrollieren das Zellwachstum 460
 - 19.3 Peptide beeinflussen das Wachstum von Pflanzen 462
 - Systemin löst die Verteidigung gegen den Fraß von Herbivoren aus 462
 - Phytosulfokine regulieren die Zellproliferation 463
 - Alkalisierung des Zellkulturmediums wird durch ein kleines Protein hervorgerufen 463
 - Kleine Cystein-reiche-Proteine regulieren die Selbstinkompatibilität 464
 - 19.4 Abwehrreaktionen werden durch das Zusammenspiel vieler Signalsubstanzen ausgelöst 464
 - 19.5 Lichtsensoren steuern die Entwicklung von Pflanzen 467
 - Phytochrome sind Rotlichtsensoren 467
 - Cryptochrome und Phototropin sind Blaulicht-Sensoren 471
- 20 Eine Pflanzenzelle besitzt drei verschiedene Genome 477**
 - 20.1 Im Kern sind die Gene auf mehrere Chromosomen verteilt 478
 - Von einer dikotylen und einer monokotylen Pflanze ist die DNA-Sequenz des Kerngenoms bekannt 481

-
- 20.2 Die DNA des Kerngenoms wird durch drei spezialisierte RNA-Polymerasen transkribiert 481
- Die Transkription von Strukturgenen ist reguliert 482
 - Einem Gen sind Nukleotidsequenzen mit Promotor- und Regulatorfunktion vorgeschaltet 482
 - Transkriptionsfaktoren regulieren die Ablesung eines Gens 483
 - Kleine (sm) RNAs hemmen die Genexpression durch Inaktivierung von mRNAs 485
 - Die Transkription von Strukturgenen erfordert einen komplexen Transkriptionsapparat 485
 - Für die Bildung der reifen Messenger-RNA ist eine Prozessierung erforderlich 487
 - rRNA wird durch RNA-Polymerase I und III synthetisiert 490
- 20.3 Der DNA-Polymorphismus liefert genetische Marker für die Pflanzenzüchtung 491
- Durch Restriktionsfragmentlängen-Polymorphismus lassen sich Individuen der gleichen Art unterscheiden 491
 - Die RAPD-Technik ist eine besonders einfache Methode zur Untersuchung des DNA-Polymorphismus 494
 - Der Polymorphismus der Mikrosatelliten-DNA wird als genetischer Marker verwendet 496
- 20.4 Springende Gene vagabundieren durch das Genom 497
- 20.5 Die meisten Pflanzenzellen enthalten Viren 498
- Retrotransposons sind degenerierte Retroviren 501
- 20.6 Plastiden besitzen ein zirkuläres Genom 502
- Der Transkriptionsapparat der Plastiden besitzt Ähnlichkeiten mit dem der Bakterien 505
- 20.7 Das mitochondriale Genom von Pflanzen variiert stark in seiner Größe 505
- Die mitochondriale DNA enthält fehlerhafte Informationen, die nach der Transkription korrigiert werden 509
 - Eine durch Mitochondrien verursachte männliche Sterilität bei Pflanzen ist ein wichtiges Hilfsmittel bei der Hybridzüchtung 510
- 21 Synthese, Prozessierung und Abbau von Proteinen in Pflanzen 517**
- 21.1 Die Proteinsynthese erfolgt durch Ribosomen 518
- Eine Peptidkette wird geknüpft 519
 - Durch den Einsatz spezifischer Hemmstoffe der Translation lässt sich entscheiden, ob ein Protein entweder im Kern oder im Genom der Plastiden oder Mitochondrien codiert wird 523
 - Die Translation wird reguliert 524
- 21.2 Proteine erreichen durch eine kontrollierte Faltung ihre dreidimensionale Struktur 525
- Die Faltung der Proteine erfolgt in einem mehrstufigen Prozess 525
 - Proteine werden während der Faltung geschützt 525
 - Hitzeschockproteine schützen vor Hitzeeinwirkung 526
 - Chaperone binden ungefaltete Proteine 527

- 21.3 Kerncodierte Proteine werden auf verschiedene Zellkompartimente verteilt 529
 - Die meisten in die Mitochondrien importierten Proteine müssen zwei Membranen passieren 531
 - Der Import von Proteinen in Chloroplasten erfordert mehrere Translokationsapparate 533
 - In die Peroxisomen werden zumeist bereits gefaltete Proteine importiert 536
- 21.4 Proteine werden in streng kontrollierter Weise durch Proteasomen abgebaut 537

- 22 Durch Gentechnik können Pflanzen den Bedürfnissen von Landwirtschaft, Ernährung und Industrie angepasst werden 541**
- 22.1 Ein Gen wird isoliert 541
 - Zur Isolierung von Genen wird eine Genbibliothek benötigt 542
 - Eine Genbibliothek kann in Phagen aufbewahrt werden 543
 - Auch Plasmide eignen sich für die Aufbewahrung einer Genbibliothek 545
 - Die Genbibliothek wird nach einem Gen durchsucht 546
 - Ein Klon wird durch Antikörper identifiziert 547
 - Ein Klon wird durch DNA-Sonden identifiziert 548
 - Durch Komplementierung lassen sich Gene für bislang unbekannte Proteine isolieren 549
 - Gene können mithilfe von Transposons oder T-DNA aufgespürt werden 551
- 22.2 Agrobakterien können Pflanzenzellen transformieren 551
 - Das Ti-Plasmid enthält die genetische Information für die Tumorbildung 553
 - Ti-Plasmide werden als Transformationsvektoren benutzt 555
 - Durch die Transformation einer Zelle aus einem Blatt wird eine neue Pflanze erzeugt 558
 - Pflanzen können durch ein abgewandeltes Schrotgewehr transformiert werden 560
 - Protoplasten können durch die Aufnahme von DNA transformiert werden 560
 - Die Plastidentransformation als Methode zur gentechnischen Veränderung von Pflanzen bietet Vorteile für die Umwelt 562
- 22.3 Die Auswahl von Promotoren erlaubt eine gezielte Expression eines eingeschleusten Gens 564
 - Durch Adressierungssequenzen werden Genprodukte in ein bestimmtes subzelluläres Kompartiment dirigiert 565
- 22.4 Durch Antisense und RNAi Technik können Gene ausgeschaltet werden 565
- 22.5 Für die pflanzliche Gentechnik bestehen vielfältige Anwendungsmöglichkeiten 567
 - Durch das Bt-Protein werden Pflanzen gegen Insektenfraß geschützt 568
 - Durch Gentechnik können Pflanzen vor Viren geschützt werden 570
 - Die Erzeugung pilzresistenter Pflanzen ist noch in der Anfangsphase 570
 - Durch die Herstellung herbizidresistenter Pflanzen können Totalherbizide als selektive Herbizide eingesetzt werden 571
 - Einsatz der Gentechnik zur Verbesserung des Ertrages oder der Qualität von Ernteprodukten 572

Einsatz der Gentechnik zur Erzeugung von Rohstoffen für die Industrie
und von Pharmazeutika 572

Die Gentechnik eröffnet Möglichkeiten, den Schutz von Agrarpflanzen gegen
abiotischen Stress zu erhöhen 573

Index 577