

# Allgemeine und molekulare Botanik

Elmar Weiler  
Lutz Nover

Begründet von  
Wilhelm Nulsch



Thieme

1	Molekularer Aufbau des pflanzlichen Organismus	
2	Zellstruktur	
3	Zellspezialisierungen	
4	Organisationsformen der Pflanzen	
5	Kormus	
6	Bioenergetik: thermodynamische Grundlagen der Lebensprozesse	
7	Mineralstoff- und Wasserhaushalt	
8	Autotrophie: Photosynthese und Chemosynthese	
9	Haushalt von Stickstoff, Schwefel und Phosphor	
10	Transport und Verwertung der Assimilate	
11	Dissimilation	
12	Sekundärstoffwechsel	
13	Genetik und Vererbung	
14	Fortpflanzung und Vermehrung bei Niederen und Höheren Pflanzen	
15	Genexpression und ihre Kontrolle	
16	Phytohormone und Signalstoffe	
17	Licht und Schwerkraft	
18	Pflanzliche Entwicklung	
19	Pflanzen und Streß	
20	Biotische Stressoren – Wechselwirkung von Pflanzen mit anderen Organismen	

*Herrn Wilhelm Nultsch gewidmet*

# Allgemeine und molekulare Botanik

Elmar W. Weiler  
Lutz Nover

Begründet von  
Wilhelm Nultsch

900 farbige Abbildungen  
und Formelschemata  
30 Tabellen



Georg Thieme Verlag  
Stuttgart · New York

Prof. Dr. Elmar W. Weiler  
Fakultät für Biologie  
Lehrstuhl für Pflanzenphysiologie  
Ruhr-Universität Bochum  
Universitätsstraße 150  
44801 Bochum

Prof. em. Dr. Lutz Nover  
ehem.: Goethe-Universität Frankfurt  
Biozentrum Niederursel  
Molekulare Zellbiologie N200  
Max-von-Laue-Straße 9  
60438 Frankfurt

Begründet von  
Prof. em. Dr. Wilhelm Nultsch  
Rellingen

*Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek*

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

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.

© 1964, 2008 Georg Thieme Verlag  
Rüdigerstraße 14  
D-70469 Stuttgart  
Homepage: [www.thieme.de](http://www.thieme.de)

Printed in Germany

Titelbild: G. Wanner, München  
Umschlaggestaltung: Thieme Verlagsgruppe  
Zeichnungen: Klaus Hagemann, Bochum; BITmap GmbH, Mannheim  
Satz: Hagedorn Kommunikation, Viernheim  
Druck: Firmengruppe APPL, aprinta druck, D-86650 Wemding

ISBN 978-3-13-147661-6

1 2 3 4 5 6

## Vorwort

Als im Jahr 2001 der Nultsch als Lehrbuch-Institution für Studierende der Biologie in seiner 11. und bisher letzten Auflage erschien, konnte man auf eine beachtliche Erfolgsgeschichte von mehr als 35 Jahren zurückblicken. Das Buch erfreute sich mit seiner kompakten Vermittlung von Basiswissen, insbesondere für Studierende im Grundstudium, einer großen Beliebtheit. Der enorme und fast täglich spürbare Zuwachs an Wissen sowie die stark veränderten und gewachsenen Anforderungen an ein zeitgemäßes Biologiestudium machten jedoch eine grundlegende Erneuerung dieses Klassikers notwendig.

Im Frühjahr 2004 wurde daher zusammen mit Wilhelm Nultsch und dem Georg Thieme Verlag die Erarbeitung einer erweiterten Neufassung des Buches beschlossen. Der Inhalt sollte auch weiterhin die Botanik im gewohnten Sinn mit ihren morphologischen, strukturellen und molekularen Grundlagen umfassen. Allerdings verlangten vor allem die immensen neuen Erkenntnisse über die molekularen Grundlagen der Lebensprozesse im Bereich der Botanik verstärkte Berücksichtigung. Die Realisierung dieses Nachfolgewerkes stellte daher eine echte Herausforderung für die beiden Autoren dar und brauchte – wie bei Lehrbuchprojekten dieses Kalibers vermutlich üblich – viel mehr Zeit als ursprünglich geplant.

Während der gesamten Entstehungsphase dieses Buches haben wir nie unser Ziel aus den Augen verloren, ein Buch für Studierende und im besten Fall auch für Hochschullehrer zu schaffen, das für viele Jahre wertvoller und anregender Begleiter sein kann. Wir hoffen, dass uns dies gelungen ist und das Buch sich angesichts der neuen Anforderungen an angehende Biowissenschaftler bewähren wird.

Die mittlerweile für Lehrbücher im Thieme Verlag etablierte Struktur mit durchgehend farbiger Gestaltung der etwa 900 Abbildungen und mit der Gliederung des Textes in Boxen und Plus-Boxen zur Hervorhebung bzw. Abgrenzung spezieller Sachverhalte wurde übernommen. Das Schlagwortverzeichnis verweist mit farbigen Markierungen auf inhaltliche Erläuterungen zu den Begriffen und dient damit zugleich als Glossar. Die Literatur am Schluß des Buches, nach Kapiteln geordnet, ermöglicht den Einstieg in experimentelle und konzeptionelle Details zu einzelnen Fragestellungen.

Moderne Wissenschaft und Ausbildung sind ohne Nutzung des Internets undenkbar geworden. Immer mehr Zeitschriftenartikel sind erfreulicherweise frei und online im Internet verfügbar. Darüber hinaus haben wir Adressen nützlicher Internetseiten an den geeigneten Stellen im Text eingefügt, obwohl im Gegensatz zur Literatur in Zeitschriften und Büchern die Daten im Internet nur aus den persönlichen Quellen einzelner Wissenschaftler stammen und eine externe Qualitätskontrolle kaum stattfindet.

Ohne die Beratung, Hilfe, Überlassung von Daten und Abbildungen durch eine beachtliche Zahl von Kollegen wäre dieses Buch nicht zustande gekommen. Diese sind an entsprechender Stelle im Text bzw. in der diesem Vorwort nachgestellten Liste erwähnt. Für ihre Beiträge bedanken wir uns an dieser Stelle sehr herzlich. Darüber hinaus hat die beharrliche und hoch qualifizierte Betreuung durch die Mitarbeiter des Georg Thieme Verlags den Fortgang der Arbeiten wesentlich erleichtert. Das Projekt angeregt und in Gang gebracht hat Margit Hauff-Tischendorf. Ihre Nachfolgerin Marianne Mauch hat mit großem Engagement und viel Geduld die Realisierung im Verlag betreut. Sie wurde dabei fachredaktionell von Dr. Willi Kuhn (Tübingen) unterstützt, dem sich Lutz Nover zu besonderem

Dank verpflichtet fühlt. Für die professionelle Anfertigung der Zeichnungen und die geduldigen Korrekturen danken wir Klaus Hagemann, Bochum, und Thomas Heinemann (Bitmap GmbH, Mannheim). Elmar Weiler bedankt sich in ganz besonderer Weise bei Inga Eicken, Stuttgart, für die hervorragende Mitarbeit.

Auf längere Sicht kann ein solches Buch nur so gut werden, wie seine wohlwollenden und kritischen Leser es werden lassen. Wir freuen uns über Kommentare und jede Form von Anmerkungen zu Fehlern, Unzulänglichkeiten und wünschenswerten Verbesserungen, die ggf. in einer Folgeauflage berücksichtigt werden können. Sie erreichen uns über [kundenservice@thieme.de](mailto:kundenservice@thieme.de) oder über den Feedback-Link bei der Detailseite zu dem Buch auf [www.thieme.de](http://www.thieme.de), aber auch per Post an die Verlagsanschrift.

Bochum/Frankfurt, im Februar 2008

Elmar Weiler  
Lutz Nover

## Danksagung

Für zahlreiche wissenschaftliche Auskünfte, Abbildungen und kritische Ratschläge bei der Abfassung von Teilen des Buches sind wir folgenden Kollegen und Fotografen zu großem Dank verpflichtet:

R. Aloni, Tel Aviv  
 H. Bäumllein, Gatersleben  
 D. Bartels, Bonn  
 J. Braam, Houston  
 M. Braun, Bonn  
 J. Bright, Bristle  
 C. Büchel, Frankfurt  
 T. Börner, Berlin  
 B. Bukau, Heidelberg  
 H. Daims, Wien  
 G. Farr, New Haven  
 M. Fauth, Frankfurt  
 J. Feierabend, Frankfurt  
 J. Fromm, München  
 D. Görlich, Göttingen  
 D. Grierson, Loughborough  
 H. Grubmüller, Göttingen  
 W. Gruissem, Zürich  
 R. Hagemann, Halle  
 F. U. Hartl, Martinsried  
 K. Harter, Tübingen  
 K. Hauser, Stuttgart  
 T. Heinemann, Mannheim  
 H. Hirt, Wien/Paris  
 A. Horwich, New Haven  
 P. Huijser, Köln  
 M. Hülskamp, Berlin  
 S. Jentsch, Martinsried  
 H. Jeske, Stuttgart  
 G. Jürgens, Tübingen/Wien  
 J. Kadereit, Mainz  
 D. Kahn, Lyon  
 B. Kastner, Göttingen  
 C. Kistner, Bonn  
 S. Kotak, Frankfurt  
 T. Kretsch, Freiburg  
 U. Kück, Bochum  
 T. Laux, Freiburg  
 H. Lehmann, Hannover  
 E. Lifschitz, Haifa  
 R. Lieberei, Hamburg  
 W. Löffelhardt, Wien  
 R. Lührmann, Göttingen  
 W. Martin, Düsseldorf  
 K. Mayer, München  
 A. E. Melchinger, Stuttgart-Hohenheim  
 A. J. Michael, Norwich  
 G. Michaud, Bochum  
 K. Müntz, Gatersleben  
 D. Neumann, Halle  
 P. Nick, Karlsruhe  
 T. Nürnberger, Tübingen  
 H. Osiewacz, Frankfurt  
 H. Paulsen, Mainz  
 L. Peichl, Frankfurt  
 M. Piepenbring, Frankfurt  
 N. Pütz, Vechta  
 C. Reisdorff, Hamburg  
 W. Roos, Halle  
 K.D. Scharf, Frankfurt  
 D. Scheel, Halle  
 B. Scheres, Wageningen, NL  
 K.-H. Schleifer, München  
 E. Schleiff, Frankfurt  
 T. Schmülling, Berlin  
 A. Schnittger, Köln  
 R. Schönwitz, Bonn  
 I. Schubert, Gatersleben  
 C. Schwachheimer, Tübingen  
 S.R. Singh, Frederick  
 Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart  
 D. Staiger, Bielefeld  
 K. Stöcker, Wien  
 T. Stützel, Bochum  
 R. Tenhaken, Salzburg  
 S. Ufermann, Stuttgart  
 P. v. Koskull-Döring, Frankfurt  
 R. Wacker, Guntersleben  
 M. Wagner, Wien  
 G. Wanner, München  
 C. Wasternack, Halle  
 C. Weber, Frankfurt  
 D. Weigel, Tübingen  
 M. Weil, Frankfurt  
 B. Weisshaar, Bielefeld  
 P. Westhoff, Düsseldorf  
 T. Winckler, Jena  
 U. Wobus, Gatersleben  
 D. Wolff, Stuttgart  
 M.H. Zenk, St. Louis  
 R. Zepf, Leonberg  
 M. Zeschnigk, Essen

## Inhalt

<b>1</b>	<b>Molekularer Aufbau des pflanzlichen Organismus</b>	1
	<i>Elmar W. Weiler</i>	
<b>1.1</b>	<b>Elementare Zusammensetzung des Pflanzenkörpers</b>	3
<b>1.2</b>	<b>Kohlenstoff: Grundelement organischer Verbindungen</b>	6
<b>1.3</b>	<b>Die wichtigsten organischen Verbindungen</b>	12
1.3.1	Monomere Verbindungen	14
1.3.2	Polymere Verbindungen	26
<b>1.4</b>	<b>Wasser</b>	42
<b>2</b>	<b>Zellstruktur</b>	45
	<i>Elmar W. Weiler</i>	
<b>2.1</b>	<b>Übersicht über die Zellbestandteile</b>	47
<b>2.2</b>	<b>Struktur des Cytoplasmas</b>	48
<b>2.3</b>	<b>Cytoplasmatische Einschlüsse</b>	51
2.3.1	Cytoskelett	51
2.3.2	Ribosomen	57
<b>2.4</b>	<b>Biomembranen</b>	59
2.4.1	Chemische Zusammensetzung	59
2.4.2	Membranmodelle	61
2.4.3	Funktionen von Biomembranen	65
<b>2.5</b>	<b>Das System der Grundmembranen</b>	66
2.5.1	Endoplasmatisches Reticulum	67
2.5.2	Golgi-Apparat	68
2.5.3	Plasmalemma und Tonoplast	69
2.5.4	Zellkern	70
2.5.5	Microbodies	73
2.5.6	Vesikelfluß im System der Grundmembranen	74
2.5.7	Plasmodesmen	77
<b>2.6</b>	<b>Semiautonome Zellorganellen</b>	79
2.6.1	Mitochondrien	79
2.6.2	Plastiden	81
<b>2.7</b>	<b>Zellwand</b>	88
2.7.1	Chemie der Zellwand	88
2.7.2	Aufbau der Zellwand	94
<b>3</b>	<b>Zellspezialisierungen</b>	99
	<i>Elmar W. Weiler</i>	
<b>3.1</b>	<b>Gewebetypen</b>	101
<b>3.2</b>	<b>Wachstum und Differenzierung der Zelle</b>	102
3.2.1	Die Zellsaftvakuole	103
3.2.2	Zellwandwachstum	106
3.2.3	Zellfusionen	113
<b>3.3</b>	<b>Sekundäre Veränderungen der Zellwand</b>	116
3.3.1	Verholzung	117
3.3.2	Mineralstoffeinlagerung	118
3.3.3	Cutinisierung und Ablagerung von Wachsen	118
<b>3.4</b>	<b>Drüsenzellen</b>	123

## 4 Organisationsformen der Pflanzen 125

*Elmar W. Weiler*

<b>4.1</b>	<b>Stammbaum der Pflanzen</b> .....	127
<b>4.2</b>	<b>Prokaryoten</b> .....	134
4.2.1	Bakterien .....	135
4.2.2	Archaea .....	145
4.2.3	Vielzellige Prokaryoten .....	146
<b>4.3</b>	<b>Einzellige Eukaryoten</b> .....	149
<b>4.4</b>	<b>Organisationsformen der Thallophyten</b> .....	154
4.4.1	Zellkolonie .....	154
4.4.2	Coenoblast .....	155
4.4.3	Fadenthallus .....	156
4.4.4	Flechtthallus .....	157
4.4.5	Gewebethallus .....	158
<b>4.5</b>	<b>Organisationsformen der Bryophyten</b> .....	160
<b>4.6</b>	<b>Organisationsform der Kormophyten</b> .....	162

## 5 Kormus 165

*Elmar W. Weiler*

<b>5.1</b>	<b>Sproßachse</b> .....	167
5.1.1	Sproßscheitel .....	167
5.1.2	Bau des Leitsystems .....	168
5.1.3	Primärer Bau der Sproßachse .....	170
5.1.4	Sekundäres Dickenwachstum der Sproßachse .....	171
5.1.5	Morphologie der Sproßachse .....	179
<b>5.2</b>	<b>Blatt</b> .....	182
5.2.1	Entwicklung des Blattes .....	183
5.2.2	Anordnung der Blätter an der Sproßachse .....	184
5.2.3	Anatomie des Laubblattes .....	188
5.2.4	Metamorphosen des Blattes .....	193
<b>5.3</b>	<b>Wurzel</b> .....	194
5.3.1	Wurzelscheitel .....	195
5.3.2	Primärer Bau der Wurzel .....	196
5.3.3	Seitenwurzeln .....	199
5.3.4	Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel .....	202
5.3.5	Metamorphosen der Wurzel .....	203

## 6 Bioenergetik: thermodynamische Grundlagen der Lebensprozesse 205

*Elmar W. Weiler*

<b>6.1</b>	<b>Energie, Arbeit, Leistung</b> .....	207
6.1.1	Hauptsätze der Thermodynamik .....	208
6.1.2	Chemisches Potential .....	210
6.1.3	Wasserpotential .....	211
6.1.4	Energiewandlung und energetische Kopplung .....	216
<b>6.2</b>	<b>Transport durch Biomembranen</b> .....	218
6.2.1	Permeabilität von Biomembranen .....	218
6.2.2	Transportproteine in Biomembranen .....	219
<b>6.3</b>	<b>Enzymatische Katalyse</b> .....	225

**7 Mineralstoff- und Wasserhaushalt** 231*Elmar W. Weiler*

<b>7.1</b>	<b>Aufnahme und Verteilung der Mineralsalze</b> .....	233
<b>7.2</b>	<b>Wasseraufnahme</b> .....	237
<b>7.3</b>	<b>Wasserabgabe</b> .....	240
7.3.1	Cuticuläre Transpiration .....	241
7.3.2	Stomatäre Transpiration .....	242
7.3.3	Molekularer Mechanismus der Spaltöffnungsbewegung .....	243
7.3.4	Guttation .....	246
<b>7.4</b>	<b>Leitung des Wassers</b> .....	246
<b>7.5</b>	<b>Wasserbilanz</b> .....	249

**8 Autotrophie: Photosynthese und Chemosynthese** 251*Elmar W. Weiler*

<b>8.1</b>	<b>Photosynthese der Pflanzen</b> .....	253
8.1.1	Die Lichtreaktionen .....	255
8.1.2	Assimilation des Kohlenstoffs: Calvin-Zyklus .....	277
8.1.3	Photorespiration .....	282
8.1.4	Zusatzmechanismen der CO <sub>2</sub> -Fixierung in C <sub>4</sub> - und CAM-Pflanzen .....	283
8.1.5	Photosynthese am natürlichen Standort .....	288
<b>8.2</b>	<b>Bakterienphotosynthese</b> .....	290
<b>8.3</b>	<b>Chemosynthese</b> .....	293
<b>8.4</b>	<b>Evolution der Photosynthese</b> .....	294

**9 Haushalt von Stickstoff, Schwefel und Phosphor** 297*Elmar W. Weiler*

<b>9.1</b>	<b>Der Stickstoffhaushalt</b> .....	299
9.1.1	Globaler Kreislauf des Stickstoffs .....	299
9.1.2	Biologische Fixierung des Luftstickstoffs .....	301
9.1.3	Stickstoffhaushalt der Pflanzen .....	303
<b>9.2</b>	<b>Haushalt des Schwefels</b> .....	307
9.2.1	Globaler Kreislauf des Schwefels .....	308
9.2.2	Assimilation des Schwefels .....	308
9.2.3	Einbau des reduzierten Schwefels in organische Verbindungen .....	311
9.2.4	Synthese weiterer Schwefelverbindungen .....	311
<b>9.3</b>	<b>Haushalt des Phosphors</b> .....	313

**10 Transport und Verwertung der Assimilate** 315*Elmar W. Weiler*

<b>10.1</b>	<b>Assimilattransport</b> .....	317
<b>10.2</b>	<b>Bildung und Abbau von Speicherstoffen</b> .....	321
10.2.1	Speicherpolysaccharide .....	321
10.2.2	Speicherlipide .....	323
10.2.3	Speicherproteine .....	329

<b>11</b>	<b>Dissimilation</b>	331
	<i>Elmar W. Weiler</i>	
11.1	Übersicht	333
11.2	Glykolyse	334
11.3	Gärungen	335
11.4	Zellatmung	336
11.5	Kreislauf des Kohlenstoffs	342
<b>12</b>	<b>Sekundärstoffwechsel</b>	343
	<i>Elmar W. Weiler</i>	
12.1	Ökochemische Funktionen pflanzlicher Sekundärstoffe	345
12.2	Phenole	349
12.2.1	Der Shikimat-Weg	350
12.2.2	Der Polyketid-Weg	354
12.2.3	Mischaromaten	354
12.3	Terpenoide	357
12.4	Alkaloide	366
<b>13</b>	<b>Genetik und Vererbung</b>	373
	<i>Lutz Nover</i>	
13.1	DNA als Träger genetischer Informationen	375
13.2	Der genetische Code	376
13.3	Verpackung von DNA in Chromatin und Chromosomen	378
13.3.1	Histone als Verpackungsmaterial	379
13.3.2	Histon-Modifikationen	381
13.4	Die drei Genome der Pflanzenzellen	381
13.5	DNA-Replikation	388
13.6	Klassische Genetik	390
13.6.1	Grundbegriffe der klassischen Genetik	390
13.6.2	Drei Grundregeln der Vererbung	391
13.7	Zellzyklus	395
13.7.1	Chromosomentheorie der Vererbung	395
13.7.2	Der Zellzyklus	396
13.7.3	Mitose	397
13.7.4	Rolle der Cytoskelett-Systeme	399
13.7.5	Zellteilung (Cytokinese)	400
13.7.6	Meiose	402
13.8	Mutationen und DNA-Reparatur	406
13.8.1	Genommutationen	406
13.8.2	Chromosomenmutationen	409
13.8.3	Genmutationen	409
13.8.4	Mutagene Agenzien	411
13.8.5	DNA-Reparatur	413
13.9	Vererbungsvorgänge außerhalb der Mendel-Regeln	415
13.9.1	Extrachromosomale Vererbung	415
13.9.2	Transposons und Insertionsmutagene	417
13.10	Genetische Grundlagen der Evolution	420
13.10.1	Grundlagen der Evolution	421
13.10.2	Faktoren zur Beschleunigung der Evolution	422
13.10.3	Natürliche Auslese	424

<b>13.11</b>	<b>Gentechnik und DNA-Sequenzierung</b> .....	425
13.11.1	DNA-Klonierung .....	425
13.11.2	Die Polymerasekettenreaktion (PCR).....	427
13.11.3	Kopplung von reverser Transkription mit PCR (RT-PCR) .....	428
13.11.4	DNA-Sequenzierung .....	429
<b>13.12</b>	<b>Pflanzentransformation und transgene Pflanzen</b> .....	430
13.12.1	Transiente Transformation und Reporterassays .....	431
13.12.2	Herstellung transgener Pflanzen .....	432
13.12.3	Anbau transgener Pflanzen .....	434

**14 Fortpflanzung und Vermehrung bei Niederen und Höheren Pflanzen** \_\_\_\_\_ 437

Lutz Nover

<b>14.1</b>	<b>Definitionen und Grundbegriffe</b> .....	439
14.1.1	Sexualität – Bildung von Gameten und Befruchtung .....	439
14.1.2	Generationswechsel .....	441
14.1.3	Vegetative Vermehrung .....	443
<b>14.2</b>	<b>Drei Formen von Entwicklungszyklen bei Grünalgen</b> .....	445
<b>14.3</b>	<b>Drei Formen von Generationswechsel bei Braunalgen</b> .....	450
<b>14.4</b>	<b>Generationswechsel bei Rotalgen</b> .....	454
<b>14.5</b>	<b>Zelluläre Schleimpilze</b> .....	458
<b>14.6</b>	<b>Fortpflanzung und Vermehrung der echten Pilze</b> .....	462
14.6.1	Ascomyceten (Schlauchpilze) .....	462
14.6.2	Basidiomyceten (Ständerpilze) .....	470
<b>14.7</b>	<b>Generationswechsel der Archegoniaten</b> .....	474
14.7.1	Moose .....	474
14.7.2	Farne .....	476
<b>14.8</b>	<b>Generationswechsel der Samenpflanzen</b> .....	479

**15 Genexpression und ihre Kontrolle** \_\_\_\_\_ 485

Lutz Nover

<b>15.1</b>	<b>Informationsverarbeitung</b> .....	487
15.1.1	Genexpression und Informationsamplifikation .....	487
15.1.2	Genstruktur und Grundprozesse der Genexpression .....	488
<b>15.2</b>	<b>Transkription bei <i>E. coli</i></b> .....	494
15.2.1	Biochemie der Transkription .....	495
15.2.2	RNA-Polymerase von <i>E. coli</i> .....	496
15.2.3	Drei Phasen der Transkription .....	496
<b>15.3</b>	<b>Regulation der Transkription bei <i>E. coli</i></b> .....	498
15.3.1	Das <i>Lac</i> -Operon .....	498
15.3.2	Promotorstärke und alternative Sigmafaktoren .....	503
<b>15.4</b>	<b>Transkription und RNA-Verarbeitung in Pflanzenzellen</b> .....	505
15.4.1	Sechs RNA-Polymerasen in Pflanzenzellen .....	505
15.4.2	RNA-Verarbeitung: Kappenbildung und Spleißen .....	506
15.4.3	Alternatives Spleißen .....	511
15.4.4	RNAP II als biologische Maschine .....	513
15.4.5	Organisation der Transkription am Chromatin .....	519
<b>15.5</b>	<b>Transkriptionskontrolle bei Eukaryoten</b> .....	520
15.5.1	Klassifizierung von Transkriptionsfaktoren .....	521
15.5.2	Funktionelle Anatomie von Transkriptionsfaktoren .....	524
15.5.3	Kernimport und -export .....	525
15.5.4	Das Galactose-Regulon in Bäckerhefe .....	527
15.5.5	Transkriptionskontrolle bei der Hitzestressantwort .....	529

<b>15.6</b>	<b>Ribosomensynthese</b> .....	530
<b>15.7</b>	<b>Proteinbiosynthese</b> .....	535
	15.7.1 Aminosäureaktivierung .....	535
	15.7.2 Der Translationszyklus an Ribosomen .....	537
	15.7.3 Eukaryotische mRNP-Komplexe .....	540
	15.7.4 Postsynthetische Modifikation von Proteinen .....	541
<b>15.8</b>	<b>Kontrolle der Translation</b> .....	546
<b>15.9</b>	<b>Proteinfaltung und die Rolle molekularer Chaperone</b> .....	548
	15.9.1 Entstehung der Raumstruktur von Proteinen .....	548
	15.9.2 Hitzestressproteine als molekulare Chaperone .....	550
	15.9.3 Zwei biologische Nanomaschinen .....	552
	15.9.4 Faltung von Proteinen in einem Netzwerk von Chaperonen .....	554
<b>15.10</b>	<b>Proteintopogenese</b> .....	556
	15.10.1 Zwei Klassen von Proteinen werden bei der Translation getrennt .....	557
	15.10.2 Proteinimport in Plastiden .....	559
	15.10.3 Vesikeltransport von Proteinen .....	562
	15.10.4 Entstehung und Reifung von Glykoproteinen .....	566
<b>15.11</b>	<b>Proteinabbau und seine Kontrolle</b> .....	570
	15.11.1 Das Ubiquitin-Proteasom-System .....	570
	15.11.2 E3-Ubiquitin-Ligase-Komplexe .....	571
	15.11.3 Pflanzliche Proteasen .....	574
<b>15.12</b>	<b>Genexpression in Plastiden</b> .....	574
	15.12.1 Plastidengenom und Transkription .....	575
	15.12.2 Prozessierung polycistronischer mRNAs .....	577
	15.12.3 RNA-Editing .....	579
	15.12.4 Translation und Proteinfaltung .....	580
	15.12.5 Lichtkontrollierte Translation am Beispiel des D1-Proteins .....	581
	15.12.6 Abstimmung der Genexpressionsprozesse zwischen Kern und Plastiden .....	583
<b>15.13</b>	<b>Mikrobielle Sekundärmetabolite als Antibiotika und Biopharmaka</b> .....	585

## **16 Phytohormone und Signalstoffe**

589

Lutz Nover

<b>16.1</b>	<b>Begriffe und Analysen</b> .....	591
<b>16.2</b>	<b>Phytohormone – auf einen Blick</b> .....	593
<b>16.3</b>	<b>Cytokinine</b> .....	594
	16.3.1 Struktur, Biosynthese, Abbau .....	595
	16.3.2 Biologische Wirkungen der Cytokinine .....	597
	16.3.3 Molekularer Wirkungsmechanismus .....	598
<b>16.4</b>	<b>Auxine</b> .....	600
	16.4.1 Struktur, Biosynthese und Abbau der Auxine .....	601
	16.4.2 Auxintransport .....	605
	16.4.3 Wirkung von Auxinen .....	606
	16.4.4 Auxinrezeptoren und Signaltransduktion .....	609
<b>16.5</b>	<b>Gibberelline</b> .....	612
	16.5.1 Struktur, Biosynthese und Abbau von Gibberellinen .....	612
	16.5.2 Biologische Wirkung .....	615
	16.5.3 Signaltransduktion .....	618
<b>16.6</b>	<b>Brassinosteroide</b> .....	620
	16.6.1 Biosynthese und Inaktivierung der Brassinosteroide .....	621
	16.6.2 Biologische Wirkungen der Brassinosteroide .....	624
	16.6.3 Molekularer Wirkungsmechanismus .....	624

<b>16.7</b>	<b>Ethylen</b> .....	627
16.7.1	Biosynthese von Ethylen .....	627
16.7.2	Biologische Wirkungen .....	628
16.7.3	Ethylen und Fruchttechnologie .....	630
16.7.4	Ethylenrezeption und Signaltransduktion .....	633
<b>16.8</b>	<b>Abscisinsäure</b> .....	635
16.8.1	ABA-Biosynthese und -Abbau .....	636
16.8.2	Biologische Wirkungen .....	638
16.8.3	ABA-Rezeption und Signaltransduktion .....	640
<b>16.9</b>	<b>Jasmonsäure</b> .....	641
16.9.1	JA-Biosynthese und Metabolisierung .....	642
16.9.2	Wirkungen der Jasmonsäure .....	644
16.9.3	Wirkungsmechanismus .....	647
<b>16.10</b>	<b>Weitere pflanzliche Signalstoffe</b> .....	648
16.10.1	Peptidsignale .....	648
16.10.2	Stickstoffmonoxid (NO) .....	650
16.10.3	Ca <sup>2+</sup> und Signaltransduktionsketten .....	655
16.10.4	Salicylsäure .....	657
<b>16.11</b>	<b>Hormonnetzwerke</b> .....	659
16.11.1	Zellzykluskontrolle durch Hormone .....	660
16.11.2	Apikaldominanz .....	662
16.11.3	Pflanzenregeneration .....	665

**17 Licht und Schwerkraft**

669

Lutz Nover

<b>17.1</b>	<b>Pflanzen und Licht</b> .....	671
17.1.1	Lichtrezeptoren .....	673
17.1.2	Phytochrome .....	674
17.1.3	Cryptochrome .....	678
17.1.4	Phototropine .....	679
<b>17.2</b>	<b>Lichtgesteuerte Wachstumsprozesse</b> .....	680
17.2.1	Etiolierung und Deetiolierung von Keimpflanzen .....	681
17.2.2	Schattenvermeidungssyndrom .....	685
17.2.3	Circadiane Rhythmen .....	688
17.2.4	Photoperiodismus .....	693
17.2.5	Kontrolle der Nitrat-Reductase .....	699
<b>17.3</b>	<b>Gravitropismus</b> .....	701
17.3.1	Begriffe und Definitionen .....	701
17.3.2	Wahrnehmung und Verarbeitung von Schwerkraftreizen .....	703

**18 Pflanzliche Entwicklung**

709

Lutz Nover

<b>18.1</b>	<b>Grundlagen pflanzlicher Entwicklung</b> .....	711
<b>18.2</b>	<b>Meristeme</b> .....	713
18.2.1	Vegetative Meristeme in Pflanzen .....	713
18.2.2	Das Sproßapikalmeristem (SAM) .....	714
18.2.3	SAM als morphogenetisches Feld für die Entstehung von Blattanlagen .....	716
18.2.4	Entwicklung von Blättern und Leitbündeln .....	720
18.2.5	Das Apikalmeristem der Wurzel (RAM) .....	724
<b>18.3</b>	<b>Muster der Zellspezialisierungen in der Epidermis</b> .....	727
18.3.1	Entwicklung von Trichomen bei <i>Arabidopsis</i> .....	728
18.3.2	Bildung von Wurzelhaaren .....	729

<b>18.4</b>	<b>Blütenentwicklung</b> . . . . .	731
18.4.1	Blühinduktion . . . . .	731
18.4.2	Kontrolle der Blütenorganidentität . . . . .	733
18.4.3	Realisierung der Blütenmorphologie . . . . .	737
<b>18.5</b>	<b>Bestäubung und Befruchtung</b> . . . . .	742
18.5.1	Pollenentwicklung auf der Narbe . . . . .	742
18.5.2	Blütenbiologie und Bestäubungsbiologie . . . . .	747
18.5.3	Molekulare Mechanismen der Selbstinkompatibilität . . . . .	750
<b>18.6</b>	<b>Embryonal- und Fruchtentwicklung</b> . . . . .	753
18.6.1	Embryogenese . . . . .	754
18.6.2	Samen- und Fruchtentwicklung . . . . .	758
18.6.3	Samen und Früchte als Verbreitungseinheiten . . . . .	764
18.6.4	Samenruhe und Samenkeimung . . . . .	766

## **19 Pflanzen und Streß** \_\_\_\_\_ 771

Lutz Nover

<b>19.1</b>	<b>Das Streßsyndrom im Alltag der Pflanzen</b> . . . . .	773
<b>19.2</b>	<b>Hitzestreßantwort</b> . . . . .	776
<b>19.3</b>	<b>Kälte-, Salz- und Wassermangelstreß</b> . . . . .	778
19.3.1	Molekulare Mechanismen . . . . .	780
19.3.2	Kältestreß . . . . .	782
19.3.3	Salzstreß . . . . .	783
<b>19.4</b>	<b>Oxidativer Streß</b> . . . . .	783
<b>19.5</b>	<b>Hypoxie durch Überflutung</b> . . . . .	786
<b>19.6</b>	<b>Wirkung chemischer Stressoren</b> . . . . .	788
19.6.1	Schwermetallstreß . . . . .	789
19.6.2	Chemischer Streß durch Herbizide . . . . .	791
<b>19.7</b>	<b>Mechanischer Streß und Verwundung</b> . . . . .	796

## **20 Biotische Stressoren – Wechselwirkung von Pflanzen mit anderen Organismen** \_\_\_\_\_ 803

Lutz Nover

<b>20.1</b>	<b>Direkte und indirekte Wechselwirkung zwischen Organismen</b> . . . . .	805
<b>20.2</b>	<b>Pflanzenparasiten</b> . . . . .	809
<b>20.3</b>	<b>Flechten</b> . . . . .	811
<b>20.4</b>	<b>Mykorrhiza</b> . . . . .	813
<b>20.5</b>	<b>Symbiotische Stickstoff-Fixierung</b> . . . . .	816
<b>20.6</b>	<b>Pflanzenpathogene Mikroorganismen</b> . . . . .	822
20.6.1	Erkennung von Pflanzen und Mikroorganismen . . . . .	822
20.6.2	Entstehung von Pflanzentumoren nach Infektion mit <i>Agrobacterium tumefaciens</i> . . . . .	828
<b>20.7</b>	<b>Viren und Viroide</b> . . . . .	833
20.7.1	Symptome von Viruserkrankungen . . . . .	834
20.7.2	Virusgenome: Replikation und Expression . . . . .	835
20.7.3	Wege der Infektion und Verbreitung . . . . .	841
20.7.4	Pflanzliche Abwehr gegen Viruserkrankungen . . . . .	843

## **21 Anhang** \_\_\_\_\_ 845

<b>Weiterführende Literatur</b> . . . . .	847
<b>Sachverzeichnis</b> . . . . .	858



# 1 Molekularer Aufbau des pflanzlichen Organismus

Alle Lebewesen sind aus Molekülen aufgebaut, und alle Lebensvorgänge beruhen auf Umwandlungen von – oder Vorgängen an – Molekülen. Um die Lebensäußerungen eines Organismus umfassend zu verstehen, müssen sie bis in die molekulare oder gar atomare Dimension aufgeklärt werden. Die stoffliche Zusammensetzung der Lebewesen ist durch zwei Grundprinzipien gekennzeichnet:

- Wasser ( $H_2O$ ) ist das Lösungsmittel für fast alle Stoffwechselreaktionen und der Masse nach Hauptbestandteil der meisten Gewebe.

- Die Biomoleküle basieren auf der Chemie des Elements Kohlenstoff (Elementsymbol C) und enthalten stets auch Wasserstoff (H) sowie meist Sauerstoff (O) und oft Stickstoff (N), Schwefel (S) oder Phosphor (P). Seltener kommen auch andere Elemente, z. B. Chlor (Cl), in Biomolekülen vor.

Die wichtigsten Bausteine der Organismen sind Zucker, Aminosäuren, Nucleotide und Lipide. Diese kommen entweder als Einzelmoleküle (Monomere) vor oder sie bilden Oligomere bzw. Polymere. Wichtige Biopolymere sind Polysaccharide, Proteine, Nucleinsäuren und Lignin. Lignin ist spezifisch für die Höheren Pflanzen und fehlt den Niederen Pflanzen, Pilzen, Tieren und den Prokaryoten. Weitere pflanzentypische Biopolymere sind Cutin, Suberin und Polyterpene.

Ihren unterschiedlichen Eigenschaften entsprechend, erfüllen Biopolymere in der Zelle ganz verschiedene Aufgaben: Sie stellen Gerüst- oder Speichersubstanzen dar, üben Schutzfunktionen aus, wirken als Biokatalysatoren, bewirken Energieumwandlungen oder dienen der Speicherung und Weitergabe von Informationen.

## **Molekularer Aufbau des pflanzlichen Organismus**

- 1.1 Elementare Zusammensetzung des Pflanzenkörpers ... 3**
- 1.2 Kohlenstoff: Grundelement organischer Verbindungen ... 6**
- 1.3 Die wichtigsten organischen Verbindungen ... 12**
  - 1.3.1 Monomere Verbindungen ... 14
    - Verbindungen mit Hydroxylgruppen: Alkohole ... 14
    - Verbindungen mit Oxogruppen:  
Carbonylverbindungen ... 16
    - Verbindungen mit Oxohydroxygruppen:  
Carbonsäuren ... 22
    - Aminogruppen tragende Verbindungen ... 23
  - 1.3.2 Polymere Verbindungen ... 26
    - Nucleinsäuren ... 27
    - Proteine ... 32
    - Polysaccharide ... 37
    - Lignin ... 41
- 1.4 Wasser ... 42**

## 1.1 Elementare Zusammensetzung des Pflanzenkörpers

Wie bei allen Organismen, so macht auch bei Pflanzen Wasser ( $\text{H}_2\text{O}$ ) den größten Gewichtsanteil (bis über 90%) aus. Die nach Entfernen des Wassers zurückbleibende Trockensubstanz besteht zum größten Teil aus den Nichtmetallen Kohlenstoff (C), Sauerstoff (O), Wasserstoff (H), Stickstoff (N), Schwefel (S) und Phosphor (P), also den Elementen, aus denen die organischen Verbindungen überwiegend aufgebaut sind. Zum geringen Teil liegen diese Elemente im Organismus auch als Ionen vor. Daneben finden sich zahlreiche weitere Elemente, die in ionischer Form auftreten. Als kovalente Bindungspartner in organischen Verbindungen kommen diese dagegen entweder gar nicht vor, z. B. Magnesium (Mg), Calcium (Ca) und andere Metalle, oder selten, z. B. Chlor (Cl). Dem pflanzlichen Bedarf entsprechend werden Makroelemente und Mikroelemente unterschieden.

Das Vorkommen eines Elements (Box 1.1) in einer Pflanze ist natürlich noch kein Beweis dafür, daß es für diese wirklich lebensnotwendig ist. Aufschluß hierüber gaben erst Anzuchtversuche unter streng kontrollierten Bedingungen in Klimakammern mit einer definierten Atmosphäre und unter Verwendung von Nährlösungen genau bekannter Zusammensetzung (Plus 1.1). Dabei hat sich gezeigt, daß einige Elemente, die daher **Makroelemente** genannt werden, in weit größeren Mengen benötigt werden als andere, die Spuren- oder **Mikroelemente**. Zu den Makroelementen gehören Kohlenstoff (C), Sauerstoff (O) und Wasserstoff (H), die in Form von Kohlendioxid ( $\text{CO}_2$ ) über den Sproß, Wasser ( $\text{H}_2\text{O}$ ) über die Wurzeln bzw. molekularem Sauerstoff ( $\text{O}_2$ ) über die gesamte Oberfläche in die Pflanze gelangen, sowie die folgenden, die in ionischer Form über die Wurzeln aufgenommen werden und in Konzentrationen von über  $20 \text{ mg l}^{-1}$  in Nährlösungen vorhanden sein müssen: Stickstoff (N), Schwefel (S), Phosphor (P), Kalium (K), Calcium (Ca) und Magnesium (Mg). Ebenfalls als Ionen über die Wurzeln werden alle Mikroelemente aufgenommen. Sie müssen in Nährlösungen in nur geringen Konzentrationen vorliegen (wenige  $\text{mg l}^{-1}$  bis  $\mu\text{g l}^{-1}$ ): Chlor (Cl), Bor (B), Mangan (Mn), Zink (Zn), Kupfer (Cu) und Molybdän (Mo). Eisen (Fe) wird manchmal zu den Makro- und manchmal zu den Mikroelementen gerechnet. Tab. 1.1 gibt eine Übersicht über die für alle Pflanzen essentiellen Elemente, die Form, in der sie aufgenommen werden, ihren relativen Bedarf sowie über wichtige Funktionen in der Pflanze, auf die in späteren Kapiteln näher eingegangen wird. Das Fehlen auch nur eines einzigen essentiellen Elements ruft schwerwiegende Schäden hervor (Plus 1.1).

Neben diesen für alle Pflanzen essentiellen Elementen besitzen andere nur für bestimmte Pflanzengruppen Bedeutung, so Silicium (Si) für Schachtelhalme und Süßgräser. Einige Pflanzen benötigen Nickel (Ni), manche Halophyten (Salzpflanzen) gedeihen kaum in Abwesenheit von Natrium (Na).

Die Ansprüche der Niederen Pflanzen weichen von denen der Höheren in manchen Fällen stark ab. So ist Calcium für viele Algen eher ein Mikro- als ein Makroelement, und für manche Pilze scheint es sogar ganz entbehrlich zu sein. Diatomeen (Kieselalgen) brauchen Silicium nicht nur für den Aufbau ihres Kieselpanzers, sondern auch für das Funktionieren ihres Stoffwechsels. Die Grünalge *Chlamydomonas* benötigt als einzige bisher bekannte Pflanze Selen (Se). Braunalgen (Tange) können große Mengen Jod (J) speichern, dessen Funktion in der Pflanze jedoch nicht bekannt ist.

### Box 1.1 Elemente

Atome sind aus Protonen, Neutronen und Elektronen aufgebaut. Protonen sind elektrisch positiv, Elektronen negativ und Neutronen nicht geladen. Protonen und Neutronen bilden den Atomkern, die Elektronen umgeben den Atomkern in diskreten Bezirken („Elektronenschalen“) und bilden um ihn die Elektronenhülle. Als **Element** bezeichnet man einen Stoff, dessen Atome die gleiche Kernladung – also die gleiche Protonenzahl – besitzen. Im nichtionisierten Zustand besitzt ein Atom ebensoviele Elektronen wie Protonen, ist also elektrisch insgesamt neutral.

Die Elektronenhülle bestimmt das chemische Verhalten. Daher ist jedes Element durch charakteristische chemische Eigenschaften ausgezeichnet. Die Anzahl der Protonen – also die **Kernladungszahl** – entspricht der **Ordnungszahl** des Elements. Das Auffüllen der Elektronenschalen mit steigender Ordnungszahl folgt einem periodisch sich wiederholenden Muster; ist eine Schale gefüllt, wird die nächsthöhere besetzt usw. Elemente mit gleicher Elektronenzahl in der jeweils äußersten Schale weisen ähnliche chemische Eigenschaften auf und werden im **Periodensystem** der Elemente als Gruppe aufgeführt.

Die Summe der Anzahl der Protonen und Neutronen im Atomkern wird **Massenzahl** genannt (da Elektronen nahezu masselos sind, wird die Atommasse durch die Masse der Protonen plus der Neutronen bestimmt). Ordnungs- und Massenzahl eines Elements werden zur einfachen Charakterisierung dem Elementsymbol beigegeben, die Massenzahl oben links, die Ordnungszahl unten links, z. B.  ${}^1_1\text{H}$ ,  ${}^{12}_6\text{C}$ . Die Differenz zwischen Massen- und Ordnungszahl ergibt die Anzahl der Neutronen im Atomkern.

### Plus 1.1 Hydroponik und Nährstoffmangel

Julius Sachs war der Erste, der versuchte, durch **Hydroponik**, d.h. durch Anzucht von Pflanzen in Nährlösungen, deren mineralische Nährstoffbedürfnisse zu ermitteln. Damals, 1887, waren jedoch hochreine anorganische Salze noch nicht verfügbar. Deshalb gelang es Sachs nicht, sämtliche essentiellen Spurenelemente aufzufinden, denn diese waren in den verwendeten Salzen der Makroelemente als Verunreinigungen enthalten.

Auf Sachs' Experimenten aufbauend wurden später optimal auf die Bedürfnisse von Pflanzen zugeschnittene Nährlösungen entwickelt, von denen die Hoaglandsche Nährlösung eine der meistverwendeten ist.

**Zusammensetzung der Hoaglandschen Nährlösung.** Die fertige Lösung besitzt einen pH-Wert von 5,8. Sie kann im Verhältnis 1 : 2 bis 1 : 4 mit Wasser verdünnt verwendet werden.

Bestandteil	Konzentration g l <sup>-1</sup>	Bestandteil	Konzentration mg l <sup>-1</sup>
KNO <sub>3</sub>	1,02	H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	2,86
Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub>	0,49	MnCl <sub>2</sub> · 4H <sub>2</sub> O	1,81
MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	0,49	Fe <sup>3+</sup> *	1,00
NH <sub>4</sub> H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	0,23	ZnSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	0,22
		H <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> · H <sub>2</sub> O	0,09
		CuSO <sub>4</sub> · 5H <sub>2</sub> O	0,08

\* als Na,Fe-Ethylendiamino-di(o-hydroxyphenylacetat)-Chelatkomplex (Sequestren)

Bereits das Fehlen oder der Mangel eines einzigen Elements bewirkt schwerwiegende **Mangelsymptome**, wie bei den in der Abbildung gezeigten 12 Wochen alten Tabakpflanzen, die entweder in vollständiger Nährlösung (linke Pflanze) oder unter Fehlen des jeweils angegebenen Elements herangezogen wurden. Eisenmangel wie auch Mangel an Magnesium z. B. ruft Chlorosen (Störungen der Chlorophyllbildung) hervor. Magnesium wird als Zentralatom des Chlorophylls benötigt, Eisen zur Biosynthese des Chlorophyll-Ringsystems. Da Stickstoff in jeder Aminosäure und somit jedem Protein, aber auch in allen Purin- und Pyrimidinbasen und damit allen Nucleinsäuren enthalten ist, führt auch Stickstoffmangel zu sehr schwerer Schädigung der Pflanze.

Kaliummangel ruft die sog. „Starrtracht“ hervor, die Pflanzen bleiben kleinwüchsig und versteifen. Die besonders gravierenden Calcium-Mangelsymptome erklären sich aus dem Calciumbedürfnis der Meristeme, aus der Beteiligung des Calciums am Aufbau der pflanzlichen Mittellamellen und der primären Zellwände und schließlich aus seiner Funktion als Regulator zahlreicher Zellfunktionen.

An natürlichen Standorten herrschen hinsichtlich der **Mineralstoffversorgung** nur selten optimale Bedingungen. Mangel an Mikroelementen ist jedoch wegen des geringen pflanzlichen Bedarfs kaum anzutreffen. Auch Phosphormangel ist eher selten, besonders häufig dagegen Stickstoffmangel. Im Gegensatz zum Phosphor, der ständig als Phosphat infolge der Gesteinsverwitterung freigesetzt wird, gibt es keine mineralischen Stickstoffvorkommen. Der gesamte Stickstoff der Biosphäre stammt aus der Tätigkeit Luftstickstoff fixierender Prokaryoten. Durch die Tätigkeit denitrifizierender Mikroorganismen geht allerdings etwa gleichviel Stickstoff in Form gasförmiger Stickoxide an die Atmosphäre verloren, sodaß sich ein delikater Stickstoffkreislauf ergibt (Kap. 9.1.1). In diesen Kreislauf sind die Pflanzen als Konkurrenten eingefügt. Um ein optimales Wachstum von Kulturpflanzen zu erreichen, muß der Mensch durch Stickstoffdüngung einen Beitrag leisten.

Auch Eisenmangel ist verbreitet, trotz hohen Eisenvorkommens in den meisten Böden. Er beruht auf der schlechten Verfügbarkeit des Eisens im Boden. Bodenlebende Mikroorganismen und Pflanzenwurzeln scheiden organische Verbindungen, die **Siderophore**, in den Boden aus, die Eisen-Ionen komplexieren und so daran hindern, sich als unlösliche Oxide niederzuschlagen (S. 236). Bekannt ist der Eisen-EDTA-Komplex, der in käuflichen Mineraldünger-Lösungen verwendet wird.



Originalaufnahme M. H. Zenk, mit freundlicher Genehmigung.

**Tab. 1.1 Allgemeine Makronährelemente (blau) und Mikronährelemente (rot) der Pflanzen.** Eisen (grün) wird manchmal auch als Makronährelement bezeichnet, obwohl es mengenmäßig zu den Mikronährelementen zu rechnen ist.

Element	relativer Bedarf (Anzahl der Atome im Verhältnis zu Molybdän)	von der Pflanze aufgenommen als	wichtige Funktionen bzw. Vorkommen in der Pflanze
Wasserstoff (H)	60 000 000	H <sub>2</sub> O	Wasser („biologisches“ Lösungsmittel), alle organischen Verbindungen
Kohlenstoff (C)	35 000 000	CO <sub>2</sub>	alle organischen Verbindungen
Sauerstoff (O)	30 000 000	H <sub>2</sub> O, CO <sub>2</sub> , O <sub>2</sub>	sehr viele organische Verbindungen, erhöht deren Polarität; z. B. Zucker, organische Säuren, Aminosäuren und davon abgeleitete Substanzen wie z. B. Polysaccharide, Proteine, Nucleinsäuren
Stickstoff (N)	1 000 000	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> )*	Aminosäuren, Purin- und Pyrimidinbasen sowie davon abgeleitete Verbindungen (Proteine, Nucleinsäuren, viele Coenzyme), Alkaloide
Kalium (K)	250 000	K <sup>+</sup>	Hauptosmotikum, Gegen-Ionen insbesondere Cl <sup>-</sup> , organische Säuren
Calcium (Ca)	125 000	Ca <sup>2+</sup>	Vernetzung der Pectinsäuren der Zellwände und Mittellamellen, Regulator vieler Zellprozesse
Magnesium (Mg)	80 000	Mg <sup>2+</sup>	Zentralatom im Chlorophyll, reguliert die Aktivität vieler Enzyme (z. B. RubisCO), Cofaktor ATP-umsetzender Enzyme (z. B. Kinasen)
Phosphor (P)	60 000	H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> (HPO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> )**	Bestandteil von Nucleotiden und davon abgeleiteten Verbindungen wie z. B. Nucleinsäuren, NAD(P); Phosphorsäureanhydride dienen der Aktivierung von Carboxylgruppen und der Energiespeicherung (insbesondere ATP, GTP)
Schwefel (S)	30 000	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Aminosäuren und Protein, Eisen-Schwefel-Zentren von Redoxproteinen, einige Coenzyme (Liponsäure, Coenzym A, Thiaminpyrophosphat), Glutathion
Eisen (Fe)	2 000	Fe <sup>2+</sup> (Fe <sup>3+</sup> )***	Eisen-Schwefel-Zentren von Redoxproteinen, Zentralatom im Häm, Cofaktor der Chlorophyllbiosynthese
Chlor (Cl)	3 000	Cl <sup>-</sup>	Regulator der Photosynthese, benötigt für die Schließzellenfunktion
Bor (B)	2 000	BO <sub>3</sub> <sup>3-</sup>	essentiell für Meristemfunktionen
Mangan (Mn)	1 000	Mn <sup>2+</sup>	Katalysator der Wasserspaltung und Elektronenspeicher im Photosystem II
Zink (Zn)	300	Zn <sup>2+</sup>	Cofaktor von Metalloenzymen (z. B. Alkoholdehydrogenase)
Kupfer (Cu)	100	Cu <sup>+</sup> , Cu <sup>2+</sup>	Cofaktor von Metalloenzymen, Elektronenüberträger der Photosynthese (Plastocyanin) und der Atmungskette (Endoxidase)
Molybdän (Mo)	1	MoO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Bestandteil von Molybdopterin, dem Cofaktor einiger Metalloenzyme (Aldehydoxidasen, Nitrat-Reductase), Cofaktor der Nitrogenase

\* NH<sub>4</sub><sup>+</sup> wird nur aufgenommen, wenn kein Nitrat verfügbar ist

\*\* das in stark sauren Böden vorliegende HPO<sub>4</sub><sup>2-</sup> kann ebenfalls aufgenommen werden

\*\*\* Fe<sup>3+</sup> nur bei Poaceen (Süßgräsern), S. 237

## 1.2

## Kohlenstoff: Grundelement organischer Verbindungen

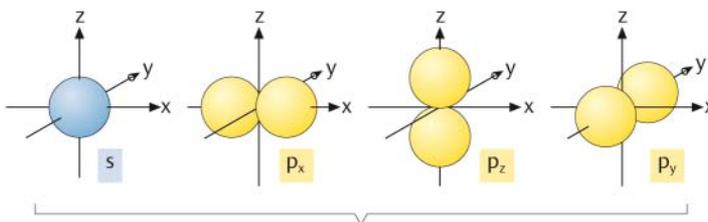
Die Sonderstellung des Kohlenstoffs als Grundelement organischer Verbindungen hat ihre Ursache vor allem in der Eigenschaft der Kohlenstoffatome, Ketten oder Ringe zu bilden, eine Eigenschaft, die keines der anderen bekannten Elemente in diesem Maße besitzt. Sie gibt die Möglichkeit zur Bildung großer Moleküle. Kohlenstoffatome gehen zudem verhältnismäßig leicht kovalente Bindungen mit Atomen weiterer Elemente ein, insbesondere mit Wasserstoff-, Sauerstoff-, Stickstoff- und Schwefelatomen. Diese beiden Eigenschaften des Kohlenstoffs waren eine unerläßliche Voraussetzung für die Entstehung einer nahezu unbegrenzten Zahl verschiedener Stoffe während der Evolution, und sie sind die Grundlage für die funktionelle Spezifität der die Organismen aufbauenden Substanzen.

**Bindungsverhalten des Kohlenstoffs:** Das Element Kohlenstoff ist in allen seinen Verbindungen vierbindig, es nutzt vier seiner insgesamt sechs Elektronen zur Ausbildung kovalenter Bindungen mit anderen Atomen. Neben Sigma- $(\sigma)$ -Bindungen kommen Pi- $(\pi)$ -Bindungen vor. Jede kovalente Bindung – in den Strukturformeln durch einen Strich zwischen den verbundenen Atomen dargestellt – entsteht durch Wechselwirkung zweier Elektronen, je eines von jedem Bindungspartner bereitgestellt, die ein gemeinsames Molekülorbital ausbilden. Ein Bindungsstrich in einer Formel entspricht daher einem gemeinsamen Elektronenpaar der Bindungspartner eines Moleküls (Box 1.2 und Box 1.3).

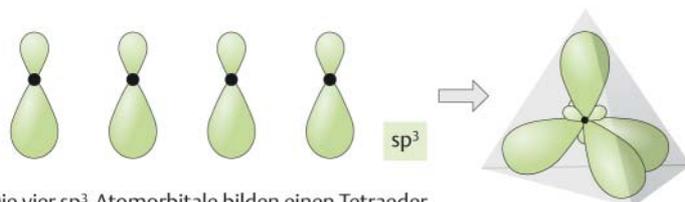
### Box 1.2 Atomorbitale

Im einfachsten Fall kann man sich ein Elektron als punktförmige negative Ladung vorstellen, die in einem bestimmten Bereich um den Atomkern auftreten kann. Würde man diesem Modell zufolge den Aufenthaltsort des Elektrons in einer Reihe sehr schnell aufeinanderfolgender Photographien sichtbar machen und viele solcher Bilder übereinanderlegen, so käme man zu einem Bild wie dem in Box 1.3 gezeigten. Jeder rote Punkt wäre der Aufenthaltsort des Elektrons in einem bestimmten Moment. Der Raum um den Atomkern, in dem sich das betrachtete Elektron aufhalten kann, wird dessen **Atomorbital** genannt. Jedes Atomorbital kann maximal mit zwei Elektronen antiparallelen Spins besetzt sein, die einen definierten Energiezustand besitzen. Den Spin kann man sich in diesem Punktladungsmodell des Elektrons als dessen Drehmoment vorstellen. Ein **s-Orbital** besitzt Kugelgestalt, jedes der drei **p-Orbitale** ist hantelförmig, bei Elementen höherer Perioden (z. B. Phosphor und Schwefel) können noch **d-Orbitale** auftreten. Durch Kombination (Hybridisierung) solcher Orbitale können **Hybrid-Atomorbitale** gebildet werden, z. B. vier  $sp^3$ -Hybridorbitale aus der Kombination von einem s- und drei

p-Orbitalen. Solche Hybridisierungen treten aber erst während der Ausbildung kovalenter Bindungen auf. Orbitale sind keine realen Gebilde, sondern der mathematische Ausdruck für die Aufenthaltswahrscheinlichkeit eines Elektrons in einem Atom oder Molekül.



Kombination eines s- und dreier p-Atomorbitale ergibt vier  $sp^3$ -Atomorbitale.



Die vier  $sp^3$ -Atomorbitale bilden einen Tetraeder.

### Box 1.3 Kovalente Bindung und Ionenbindung

Kovalente Bindungen kommen dadurch zustande, daß zwei mit jeweils nur einem Elektron besetzte Atomorbitale (s-, p-, d-Orbitale oder Hybridorbitale) sich gegenseitig zu einem gemeinsamen Molekülorbital durchdringen, dessen beide Elektronen antiparallelen Spin besitzen. Im Bereich zwischen den beiden Atomkernen weist die Elektronenwolke ihre höchste Dichte auf (d.h. die Aufenthaltswahrscheinlichkeit der beiden Elektronen ist am größten). Die „Bindung“ ist demnach das Resultat der elektrostatischen Anziehung der beiden positiv geladenen Atomkerne und der negativen Ladung zwischen ihnen (Abb. a).

Das an der kovalenten Bindung beteiligte Elektronenpaar wird in der üblichen Formelschreibweise durch einen Bindungsstrich symbolisiert. Die Bindungselektronen werden auch als **Valenzelektronen** bezeichnet.

**Sigma-Bindungen ( $\sigma$ -Bindungen)** kommen zustande, wenn sich zwei s-Orbitale (Abb. b), ein s- und ein p-Orbital (Abb. c) oder zwei Hybridorbitale (Abb. d) überlappen. Das sich bildende  $\sigma$ -Molekülorbital ist axialsymmetrisch um die gedachte Verbindungsachse beider Atomkerne angeordnet, die  $\sigma$ -Bindung erlaubt eine freie Drehung der Atome um diese Achse.

**Pi-Bindungen ( $\pi$ -Bindungen)** entstehen, wenn zwei p-Orbitale (oder ein p- und ein d-Orbital, oder zwei d-Orbitale) sich überlappen. Die Knotenebene des sich bildenden  $\pi$ -Molekülorbitals liegt auf der gedachten Bindungsachse zwischen beiden Atomkernen. Die  $\pi$ -Bindung erlaubt daher keine freie Drehung der Atome um die Bindungsachse (Abb. e).

**Doppelbindungen** oder **Dreifachbindungen** entstehen, wenn neben einer  $\sigma$ -Bindung noch eine oder zwei  $\pi$ -Bindungen zwischen den miteinander reagierenden Atomen ausgebildet werden (Abb. 1.1).

Damit es zur Reaktion von Atomen zu Molekülen kommen kann, muß in der Regel zunächst Energie, z. B. Wärme, Strah-

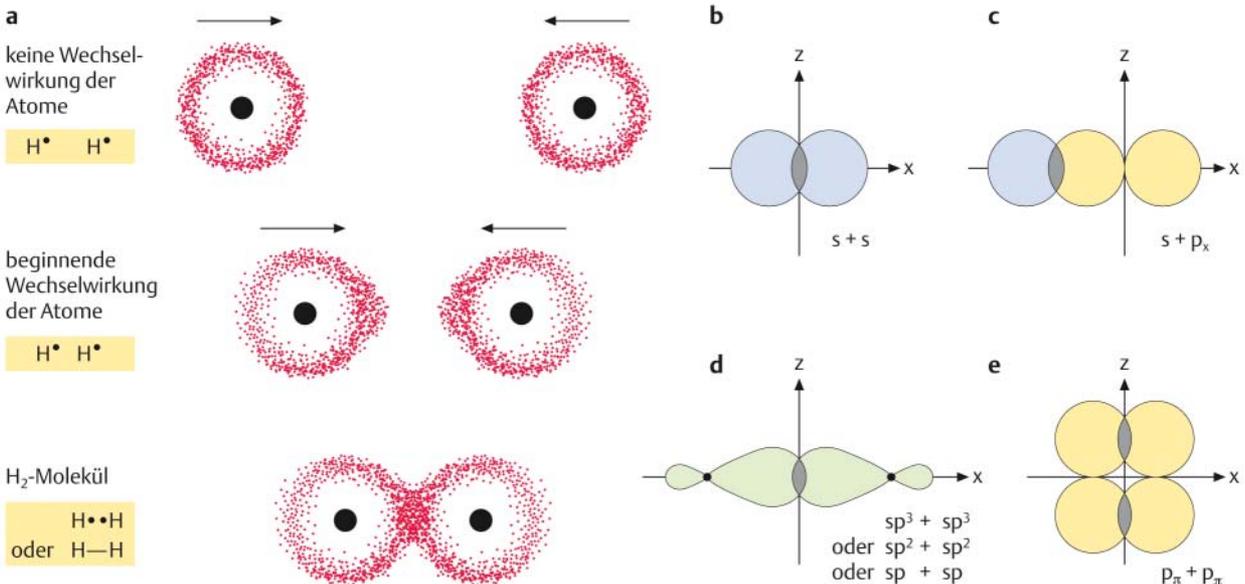
lung oder auch Energie in Form elektrischer Entladungen zugeführt werden. Thermisch angeregte Atome besitzen eine höhere kinetische Energie und kommen sich beim Zusammenstoß u.U. nahe genug, um eine Wechselwirkung der Elektronenwolken zu ermöglichen. Die Absorption von Strahlungsenergie überführt einzelne Elektronen eines Atoms in energiereichere und damit reaktivere Zustände, die die Ausbildung chemischer Bindungen begünstigen.

Unter Umständen ist die absorbierte Strahlungsenergie sogar ausreichend, um ein oder mehrere Elektronen ganz aus einem Atom oder einem Molekül auszustoßen. Entsteht dabei ein stabiles **Kation** (positiv geladenes Ion), kann dieses mit einem **Anion** (negativ geladenes Ion) unter Ausbildung einer elektrostatischen **Ionenbindung** reagieren, z. B. das Natrium-Ion mit dem Chlorid-Ion unter Bildung von Natriumchlorid (Kochsalz):  $\text{Na}^+ + \text{Cl}^- \rightarrow \text{NaCl}$ .

Häufiger entstehen durch den Verlust einzelner Elektronen jedoch instabile Atome oder Moleküle mit einzelnen ungepaarten Elektronen; solche Atome oder Moleküle nennt man **Radikale**. Sie reagieren mit anderen Molekülen, wobei es zum Zerfall des Moleküls in Bruchstücke kommen kann. Häufig reagieren sie auch in Form einer Kettenreaktion, bei der sich kovalent verbundene Polymere bilden können.

Das „Grundelement“ organischer Verbindungen, der Kohlenstoff, geht kovalente Bindungen außer mit sich selbst mit Wasserstoff (H), Sauerstoff (O), Stickstoff (N), Schwefel (S) und Phosphor (P) sowie mit den Halogenen Fluor (F), Chlor (Cl), Brom (Br) und Jod (I) ein.

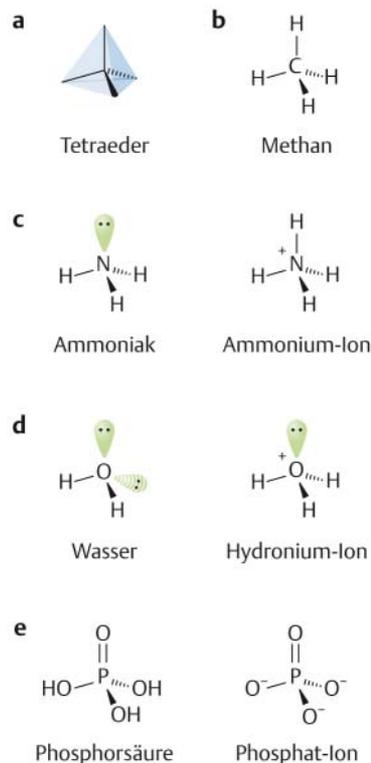
Aufgrund ihrer Stärke werden kovalente Bindungen und Ionenbindungen oft auch als **Hauptvalenzen** den schwächeren **Nebervalenzen** (Wasserstoffbrückenbindungen, Van-der-Waals-Kräfte, hydrophobe Wechselwirkungen) gegenübergestellt.



### Box 1.4 Tetraedrische Moleküle

Neben Kohlenstoff treten in biochemischen Zusammenhängen weitere Atome mit  $sp^3$ -Hybridorbitalen auf, deren Bindungen in die Ecken eines Tetraeders (Abb. a, b) weisen: Stickstoff (N) im Ammoniak ( $NH_3$ ), im Ammonium-Ion ( $NH_4^+$ ) oder in der  $NH_2$ -Gruppe (Abb. c), Sauerstoff (O) im Wasser ( $H_2O$ ), im Hydronium-Ion ( $H_3O^+$ ) oder in der OH-Gruppe (Abb. d) und Phosphor (P) in der Phosphorsäure ( $H_3PO_4$ ) bzw. in den Phosphaten  $H_2PO_4^-$ ,  $HPO_4^{2-}$  und  $PO_4^{3-}$  (Abb. e). Diese Moleküle bzw. funktionellen Gruppen sind tetraedrisch aufgebaut (Abb. 1.1).

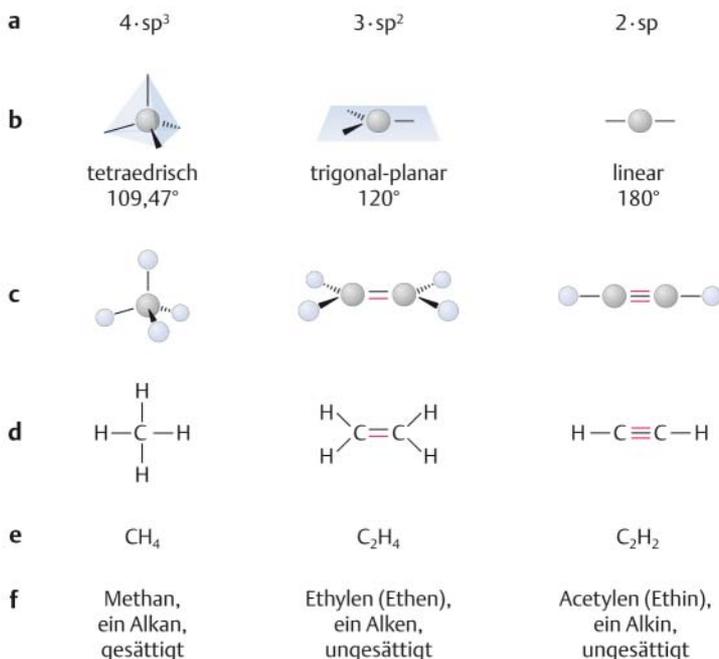
Es gibt eine allgemeine Konvention zur Darstellung von Substituenten an  $sp^3$ -hybridisierten Atomen: Ausgefüllte Keile zeigen nach vorn aus der Papierebene heraus, schraffierte Keile zeigen hinter die Papierebene, einfache Striche liegen in der Papierebene.



In der Abbildung bedeuten: .. freie Elektronenpaare mit annähernder Darstellung der Form des  $sp^3$ -Hybridorbitals (grün).

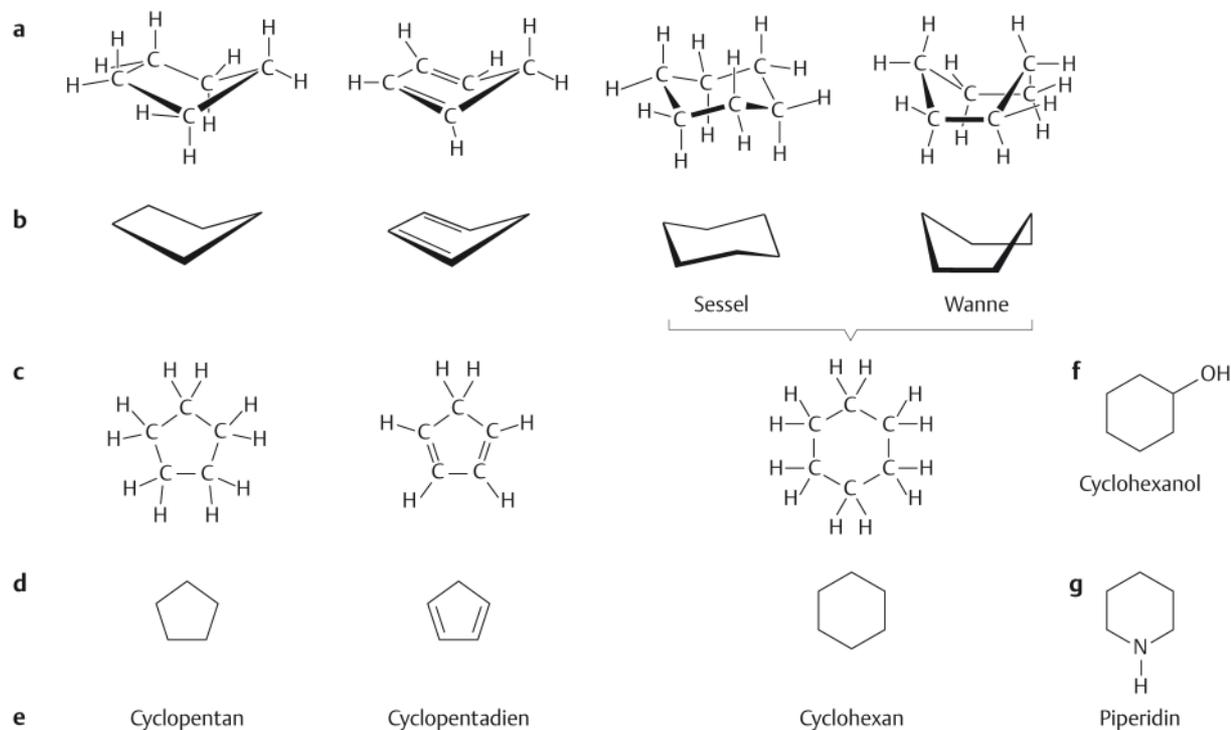
Kohlenstoff bildet entweder vier  $\sigma$ -Bindungen, drei  $\sigma$ -Bindungen und eine  $\pi$ -Bindung oder zwei  $\sigma$ -Bindungen und zwei  $\pi$ -Bindungen aus, je nachdem, ob seine vier für Bindungen verfügbaren Elektronen vier  $sp^3$ -Hybridorbitale, drei  $sp^2$ - (und ein nicht hybridisiertes p-Orbital) oder zwei  $sp$ -Hybridorbitale (und zwei nicht hybridisierte p-Orbitale) zur Verfügung stellen (Box 1.3). Solche hybriden Atomorbitale bilden sich, wenn zum einen das Kohlenstoffatom durch Aufnahme von Energie (z. B. in Form von elektromagnetischer Strahlung) in einen angeregten Zustand überführt wird und zum anderen sich zugleich ein geeigneter Reaktionspartner in genügend kleinem Abstand vom angeregten Kohlenstoffatom befindet, sodaß die beiden Elektronenhüllen miteinander in Wechselwirkung treten können. Atomorbitale und Molekülorbitale sind allerdings keine realen Gebilde, sondern mathematische Beschreibungen der Aufenthaltswahrscheinlichkeit der Elektronen um den Atomkern bzw. die Atomkerne eines Moleküls.

Die vier  $\sigma$ -Bindungen des  $sp^3$ -hybridisierten Kohlenstoffatoms zeigen in die Ecken eines Tetraeders, wohingegen die drei  $\sigma$ -Bindungen des  $sp^2$ -hybridisierten Kohlenstoffs trigonal-planar und die beiden des  $sp$ -hybridisierten Kohlenstoffs linear angeordnet sind (Abb. 1.1 und Box 1.4). Die zusätzliche(n)  $\pi$ -Bindung(en) bilden sich über jeweils einer der  $\sigma$ -Bindungen aus, sodaß Doppel- bzw. Dreifachbindungen entstehen. Diese weisen gegenüber einer einfachen  $\sigma$ -Bindung jeweils entsprechend



**Abb. 1.1 Bindungsverhalten von Kohlenstoff.** a Anzahl und Typ der möglichen Hybridorbitale. b Raummodelle und Bindungswinkel der  $\sigma$ -Bindungen. c–e Beispiele für einfache Kohlenwasserstoffverbindungen des  $sp^3$ -,  $sp^2$ - bzw.  $sp$ -hybridisierten Kohlenstoffatoms in verschiedenen Darstellungen. c Raummodelle und d Strukturformeln der Moleküle. Kohlenstoff grau, Wasserstoff blau,  $\sigma$ -Bindungen schwarz,  $\pi$ -Bindungen rot. Jeder Strich entspricht einem Paar Bindungselektronen (Valenzelektronen). e Summenformeln der in c, d gezeigten Moleküle. f Bezeichnungen der dargestellten Verbindungen und Zuordnung zur Kohlenwasserstoffklasse.





**Abb. 1.4 Beispiele für cyclische Kohlenstoffverbindungen.** **a** Dreidimensionale Strukturformeln, **b** vereinfacht. **c** Repräsentation der Moleküle in zweidimensionaler Schreibweise, **d** vereinfacht. **e** Chemische Bezeichnungen oder Trivialnamen der dargestellten Moleküle. Aus Gründen der Übersichtlichkeit verwendet man in der Regel entweder die Notierung **b** oder **d**. Gesondert dargestellt werden auch in der vereinfachten Schreibweise auf alle Fälle funktionelle Gruppen (**f**) oder Heteroatome und an sie gebundene Wasserstoffatome (**g**). Cyclohexanmoleküle liegen in zwei Konformationen vor, der Sesselkonformation und der Wannenkongformation. Wegen der geringeren sterischen Behinderung der Atome überwiegt die energieärmere Sesselkonformation (Abb. 1.12 S. 19).

gegenüberstellt. Es handelt sich bei Aromaten um ungesättigte cyclische Kohlenwasserstoffe mit  $4n + 2$  ( $n = 1, 2, 3, \dots$ )  $\pi$ -Elektronen im ein- oder auch mehrkernigen Ringsystem (Hückel-Regel) (Abb. 1.3). Alle  $\pi$ -Elektronen bilden ein gemeinsames Molekülorbital, das sich über das gesamte Ringsystem erstreckt. Aromaten zeichnen sich durch besondere Stabilität aus und absorbieren ultraviolettes Licht sehr stark. In Pflanzen üben Aromaten daher häufig Funktionen als Schutzstoffe, z. B. vor UV-Strahlung, oder als toxische, antimikrobiell wirksame Stoffe aus (Kap. 12).

**Polarität von Kohlenstoff-Verbindungen:** Die Struktur eines Moleküls bestimmt seine Eigenschaften. Ausschließlich aus Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen aufgebaute Verbindungen sind unpolar, sie lösen sich schlecht oder gar nicht im polaren Lösungsmittel Wasser und werden daher als **hydrophob** („wasserfliehend“) bezeichnet. Der Grund ihrer Hydrophobizität liegt darin, daß die Bindungselektronen zwischen den Kohlenstoff- und den Wasserstoffatomen nahezu „gleich verteilt“ vorliegen, die Bindung also nicht polarisiert ist und auch keine freien (nicht an den Bindungen beteiligten) Elektronenpaare in Hybridorbitalen vorkommen.

Durch Reaktion von Kohlenstoffatomen mit Atomen anderer Elemente, insbesondere des Stickstoffs und des Sauerstoffs, entstehen hingegen polarisierte Bindungen, und auch die Bindung zwischen Stickstoff- bzw. Sauerstoffatomen und Wasserstoffatomen ist deutlich polarisiert. Der Grund für die Polarität dieser Bindungen liegt in der im Vergleich zum Kohlenstoff bzw. Wasserstoff stärkeren Anziehung der Bindungselektronen durch die Atomkerne des Sauerstoffs bzw. Stickstoffs (diese Elemente besitzen eine höhere **Elektronegativität** als Kohlenstoff und Wasserstoff, Box 1.6). Zudem besitzt sowohl der gebundene Stickstoff als auch der gebundene Sauerstoff freie Elektronen – Stickstoff ein Paar, Sauerstoff deren

zwei –, die mit Atomen in anderen Molekülen wechselwirken können. Wichtig im biologischen Zusammenhang ist insbesondere die Ausbildung von **Wasserstoffbrückenbindungen**, z.B. mit Wassermolekülen, aber auch vielen anderen Molekülen (S. 43). Auf der Bildung von Wasserstoffbrücken beruht die Basenpaarung der DNA-Einzelstrangmoleküle zum Doppelstrang (S. 28).

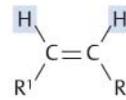
Besonders polar sind Moleküle, die Gruppen tragen, welche in wässriger Lösung unter Abgabe von Wasserstoff-Ionen dissoziieren oder Wasserstoff-Ionen binden. Solche Moleküle liegen gelöst demnach als Ionen vor. Hierzu zählt in organischen Verbindungen insbesondere die Carboxylgruppe, die in wässriger Lösung unter Abgabe eines Wasserstoff-Ions ( $\text{H}^+$ -Ion, Proton) ein einfach negativ geladenes Carboxylat-Ion bildet, also eine Säure darstellt. Allerdings kommen freie Protonen nicht vor, das dissoziierte  $\text{H}^+$ -Teilchen liegt, an ein Wassermolekül gebunden, als Hydronium-Ion ( $\text{H}_3\text{O}^+$ ) vor, wie in Abb. 1.17a (S. 22) dargestellt. Auch die Aminogruppe ist sehr polar. Sie bildet in Wasser unter Addition eines Wasserstoff-Ions ein einfach geladenes Ammonium-Kation und ist demnach eine Base (Abb. 1.20 S. 24). Kationen und Anionen bilden als Feststoffe Ionenpaare („Salze“), die sich in der Regel jedoch in Wasser leicht auflösen, wie auch allgemein polare Substanzen gut in dem polaren Lösungsmittel Wasser löslich sind (Abb. 1.36 S. 42). Solche Verbindungen werden daher **hydrophil** („wassermögend“) genannt. Moleküle, die sowohl hydrophobe als auch hydrophile Bereiche aufweisen, nennt man **amphiphil** (oder amphipolar). In diese Gruppe gehören die am Aufbau biologischer Membranen entscheidend beteiligten Phospho- und Glykolipide (Abb. 1.18 S. 23).

Über die **Evolution organischer Moleküle** während der präbiotischen Phase der Erde gibt es einige plausible und zum Teil durch experimentelle Befunde gestützte Hypothesen, naturgemäß aber keine letzte Gewissheit (Plus 1.2).

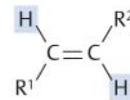
### Box 1.5 cis/trans-Isomerie

Steht an einer  $\text{C}=\text{C}$ -Doppelbindung (Abb.) neben anderen Resten an jedem C-Atom ein Wasserstoffatom, so sind zwei Anordnungen denkbar: Die Wasserstoffatome stehen auf einer Seite der Doppelbindung (cis) oder auf unterschiedlichen Seiten der Doppelbindung (trans). Entsprechend kann man cis- und trans-isomere Verbindungen unterscheiden. Stehen jedoch vier unterschiedliche Liganden an einer Doppelbindung, ist das cis/trans-System zur Benennung nicht brauchbar. Daher wurde ein allgemein anwendbares Nomenklatorsystem für Doppelbindungen entwickelt. Man betrachtet an jedem C-Atom der Doppelbindung den Liganden mit der höchsten Prioritätsstufe (diese wird nach den auch für die Festlegung der R/S-Nomenklatur gültigen Regeln ermittelt, Box 1.9 S. 15). Stehen die beiden „höchstwertigen“ Liganden auf einer Seite der Doppelbindung, also zusammen, dann herrscht Z-Isomerie, stehen sie auf entgegengesetzten Seiten der Doppelbindung, liegt E-Isomerie vor. Bei den in Abb. 1.34 (S. 40) dargestellten Zimtalkoholen handelt es sich demnach um die trans- bzw. E-Isomere.

cis/trans-Nomenklatur:

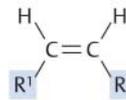


cis-Isomer

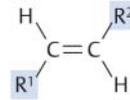


trans-Isomer

E/Z-Nomenklatur:



Z-Isomer



E-Isomer

in Kurzschreibweise:



### Plus 1.2 Entstehung der Moleküle

Unser Kosmos entstand vor  $13,7 \pm 0,1$  Milliarden Jahren (1 Milliarde =  $10^9$ ). Im frühesten Weltall existierte vermutlich zunächst ein heißes Plasma aus isolierten Elementarteilchen, aus denen sich beim Abkühlen – ca. 380 000 Jahre nach der Entstehung des Kosmos – die ersten Wasserstoffatome bildeten. Etwa 200 Millionen Jahre später begann durch Kernfusionsreaktionen in den ersten Sternenerationen die Bildung von Heliumatomen ( ${}^4\text{He}$ ) aus Wasserstoffatomen – ein Prozeß, der auch in unserer Sonne abläuft, die mit einem Alter von 4,7 Milliarden Jahren ein spät entstandener, junger Stern ist. Elemente mit Ordnungszahlen über 2 entstanden und entstehen bis heute vor allem bei Supernova-Explosionen. So verdanken wir die Materie unseres Planeten, für den man ein Alter von ca. 4,6 Milliarden Jahren ermittelt hat, dem Tod früherer Sternenerationen.

Schon bald nach dem Abkühlen der Erdoberfläche vor etwa 4,3–4,4 Milliarden Jahren begann die chemische Evolution. Durch Reaktionen zwischen den Atomen der vorhandenen Elemente entstanden zunächst kleinere Moleküle wie Ammoniak ( $\text{NH}_3$ ), Methan ( $\text{CH}_4$ ), Schwefelwasserstoff ( $\text{H}_2\text{S}$ ), Cyanwasserstoff ( $\text{HCN}$ ) sowie Spuren von Kohlendioxid ( $\text{CO}_2$ ) bzw. Kohlenmonoxid ( $\text{CO}$ ). Da elementarer Sauerstoff fehlte, herrschte also eine reduzierende Uratmosphäre. Andere Elemente lösten sich als Kationen bzw. Anionen im Urmeer.

Unter diesen Bedingungen entstanden größere organische Moleküle. Die hierzu nötige Anregungsenergie mag zunächst thermischer Natur gewesen sein, doch haben sicherlich auch die Strahlungsenergie der Sonne, vor allem das ultraviolette Licht (UV) sowie gewitterartige elektrische Entladungen dazu beigetragen. Zahlreiche Experimente, in denen unter Einfluß ultravioletter, ionisierender oder radioaktiver Strah-

lung sowie elektrischer Entladungen oder starker Hitze aus Gemischen von  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}_2$  und  $\text{CH}_4$  Carbonsäuren, Aminosäuren, Zucker, Nucleotidbasen u. a. hergestellt wurden, haben die Entstehung organischer Substanzen unter den Bedingungen der Urerde gezeigt.

Moleküle, unter ihnen auch organische Verbindungen wie z. B. Formaldehyd und selbst Aminosäuren, wurden sogar in interstellaren Wolken entdeckt. Sie entstehen dort aus Atomen, die durch die energiereiche kosmische Strahlung in angeregte Zustände überführt werden. Für einen Beitrag zur chemischen Evolution auf der Erde – wie gelegentlich vorgeschlagen – sind solche Moleküle vermutlich aber belanglos gewesen.

Auch für die Bildung von Oligomeren und Polymeren aus einfachen Monomeren unter den auf der Erde während der präbiotischen Phase herrschenden Bedingungen gibt es experimentelle Hinweise. So reagieren Aminosäuren in heißem Wasser bei Anwesenheit von Eisen-Nickel-Sulfiden und Kohlenmonoxid ( $\text{CO}$ ) zu Peptiden, aber unter gleichen Bedingungen bilden sich auch Harnstoffderivate und purinähnliche Derivate dieser Aminosäuren, die ihrerseits die Spaltung von Peptiden herbeiführen. Solche oder ähnliche Reaktionen bildeten wohl die Grundelemente eines primordialen chemoautotrophen Stoffwechsels (Kap. 8.4 und Plus 4.1 S. 130).

Aus den geschilderten Experimenten läßt sich folgern, daß auf der präbiotischen Erde Proteine und Nucleinsäuren womöglich in miteinander verknüpften Reaktionsfolgen gleichzeitig entstanden sind, und daß die ersten organokatalytischen Reaktionen von Metallopeptid-Komplexen durchgeführt wurden, Vorstufen der in allen Organismen auch heute noch in großer Vielfalt anzutreffenden Metalloenzyme.

### 1.3

## Die wichtigsten organischen Verbindungen

Organische Verbindungen lassen sich anhand von Atomgruppen, die den Molekülen besondere chemische Eigenschaften verleihen und deshalb als **funktionelle Gruppen** bezeichnet werden, übersichtlich einteilen.

Die wichtigsten funktionellen Gruppen (Abb. 1.5) und die durch sie charakterisierten Verbindungsklassen sowie einige ihrer charakteristischen Reaktionen werden nachstehend kurz besprochen. Im Anschluß an die monomeren Verbindungen und ihre Reaktionen werden einige Hauptgruppen von Biopolymeren, die aus diesen Monomeren aufgebaut sind, behandelt. Unabhängig davon, ob es sich um Monomere handelt oder um aus gleichen oder verschiedenen Monomeren zusammengesetzte Moleküle, nennt man Substanzen mit Molekülmassen bis zu 1 000–1 500 Da oft niedermolekulare Verbindungen und spricht ab etwa 4 000 Da von Makromolekülen. Diese Einteilung ist zwar gebräuchlich aber ungenau, sie wird deshalb im Folgenden nicht zur Klassifikation verwendet (Box 1.7).

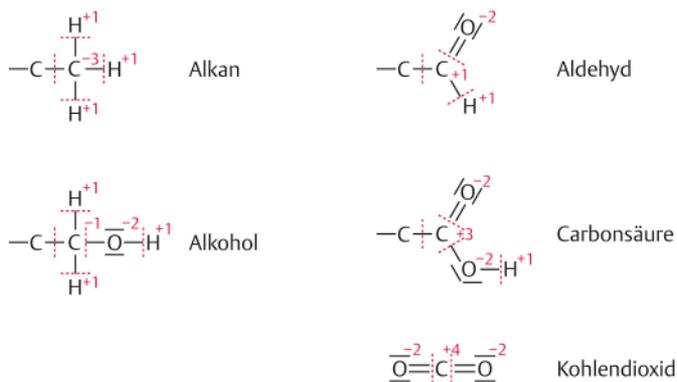
### Box 1.6 Oxidationsstufe

Die **Oxidationsstufe** oder **Oxidationszahl** eines Atoms in einer Verbindung ist die fiktive Ladung, die dem Atom verbleibt, wenn man die Valenzelektronen des betrachteten Atoms und seiner Bindungspartner dem jeweils elektronegativeren Atom zuschlägt (rote Strichelung). Valenzelektronen zwischen zwei gleichen Atomen, also z.B. die einer C–C-Bindung, werden symmetrisch auf beide Atome aufgeteilt. Die Oxidationszahl eines ungeladenen Atoms in einer Elementarsubstanz (z. B. Kohlenstoff im Diamant) ist gleich Null. Demnach gibt die Oxidationszahl an, um wieviele Elektronen ärmer oder reicher bezogen auf den Elementarzustand das betrachtete Atom in seiner Verbindung ist. Die Oxidationszahl eines einatomigen Ions ist folglich gleich seiner Ladung. Die Ermittlung der Oxidationsstufe ist nützlich, um Reduktions- bzw. Oxidationsprozesse an einem Atom zu erkennen. Darüber hinaus benötigt man ihre Kenntnis zur korrekten Anordnung von Molekülstrukturen in der Fischer-Projektion (Box 1.8).

Bei einer **Reduktion** nimmt das Atom Elektronen auf, seine Oxidationszahl erniedrigt sich. Bei einer **Oxidation** gibt das Atom Elektronen ab, seine Oxidationszahl erhöht sich. Die Summe aller Oxidationszahlen der Atome eines Moleküls ist gleich dessen Ladung.

Unter **Elektronegativität** versteht man ein Maß für die Kraft, mit der ein Atom die Valenzelektronen einer kovalenten Bindung an sich zieht. Kovalente Bindungen zwischen Atomen stark unterschiedlicher Elektronegativität sind daher elektrische Dipole, da die Aufenthaltswahrscheinlichkeit der Bindungselektronen am elektronegativeren Bindungspartner größer ist (man sagt, die Bindung sei „polarisiert“). Die Elektronegativität der Atome biologisch wichtiger Elemente nimmt in folgender Reihenfolge zu:  $H < P < C < S < N < Cl < O < F$ . Fluor ist das elektronegativste bekannte Element.

Für häufige Atomgruppen organischer Verbindungen sind die Oxidationszahlen und ihre Ermittlung in der Abbildung mit rot gestrichelten Linien dargestellt; man schreibt sie als römische Zahl mit entsprechendem Vorzeichen an das Elementsymbol (S. 338).



### Box 1.7 Kenndaten von Molekülen

Die Einheit der **Atommasse** ist das Dalton,  $1 \text{ Da} = 1,66 \cdot 10^{-24} \text{ g}$  entsprechend der Masse von  $\frac{1}{12}$  des Isotops Kohlenstoff-12. Die **Molekülmasse** (ebenfalls in Dalton) erhält man aus der Summenformel des Moleküls durch Addieren aller Atommassen. Beispiel: Ethanol, Summenformel  $\text{C}_2\text{H}_6\text{O}$ , Molekülmasse  $= 2 \cdot \text{Atommasse Kohlenstoff} + 6 \cdot \text{Atommasse Wasserstoff} + 1 \cdot \text{Atommasse Sauerstoff}$ .

Die relative Atom- bzw. Molekülmasse darf man nicht mit der **molaren Masse** eines Atoms oder eines Moleküls verwechseln. Letztere wird in Gramm pro Mol (Einheit:  $\text{g mol}^{-1}$ ) angegeben. Ein **Mol** ist definiert als die Anzahl der in 12 g Kohlenstoff-12 vorhandenen Atome,  $6,022 \cdot 10^{23}$ . Diese Zahl wird auch **Avogadro-Zahl** ( $N_A$ ) genannt. Atom- bzw. Molekülmasse und molare Masse entsprechen sich daher zahlenmäßig. Beispiel: Wasser ( $\text{H}_2\text{O}$ ) besitzt eine Molekülmasse von 18 Da und eine molare Masse von  $18 \text{ g mol}^{-1}$ . In der Biochemie werden Stoffumsätze in der Regel auf der Basis der Einheit mol betrachtet.

Verbindungsklasse	funktionelle Gruppe
	Hydroxylgruppe
Alkohole	
	Oxogruppe
Carbonylverbindungen	
	Oxohydroxygruppe
Carbonsäuren	
	Aminogruppe
Amine	
	Thiolgruppe
Thiole	

Abb. 1.5 Wichtige funktionelle Gruppen organischer Verbindungen.