

## ÜBER DEN STOFFWECHSEL DER PFLANZEN

Bei unseren Untersuchungen über den Einfluß von Modellsubstanzen von Huminsäurevorstufen auf das Pflanzenwachstum ist versucht worden, die Wirkung dieser Substanzen auf einzelne Prozesse des Pflanzenstoffwechsels näher zu charakterisieren.

Von besonderem Interesse waren dabei der Kohlenhydratstoffwechsel sowie der Säurestoffwechsel und die Atmung. Der Kohlenhydratstoffwechsel ist für die Pflanze die Grundlage des gesamten Stoffwechsels, denn die Kohlenhydrate stellen die Hauptmenge der zuerst faßbaren Assimilationsprodukte dar. Seit man sich mit der Assimilation der grünen Pflanze beschäftigt, hat man besonders die Stärke als das Produkt der Assimilation nachgewiesen, während der Verlauf der Reduktion der Kohlensäure und die Umwandlung der entstehenden Produkte zunächst unbekannt war.

Erst die Untersuchungen der letzten Jahrzehnte und besonders die Arbeiten mit radioaktiven Isotopen haben Klarheit über den Ablauf der Photosynthese gebracht. Allerdings sind auch heute noch nicht alle Reaktionen bis in alle Einzelheiten aufgeklärt. Besonders schwierig ist dabei die Aufklärung der Mechanismen, die nur an den größeren Organisationseinheiten der Zelle ablaufen und deren Einzelreaktionen deshalb nicht getrennt studiert werden können.

Unser Schema auf Seite 84—85 zeigt vor allem die Zusammenhänge zwischen Kohlenhydrat-, Säure-, Fett- und Proteinstoffwechsel. Daneben ist die Atmung, d. h. die Bildung von Wasser und Kohlendioxyd bei der stufenweisen Verbrennung der Kohlenstoffverbindungen mit Luftsauerstoff, wie auch die Assimilation der Kohlensäure und die damit verbundene Reduktion dieser zu Kohlenhydraten ausführlicher dargestellt. Wie weit die im Schema beschriebenen Reaktionen Haupt- oder Nebenreaktionen des Stoffwechsels sind, läßt sich heute nicht immer sagen.

### Kohlenhydratstoffwechsel

Um beim Kohlenhydratstoffwechsel zu beginnen, sei der Abbau der Glucose bei der alkoholischen Gärung als Leitprinzip angegeben. Bei diesem Abbau wird die Glucose zunächst mit Phosphorsäure verestert. Nach Umlagerung über verschiedene Zuckerphosphate wird schließlich das Fructose-1,6-diphosphat durch die Aldolase in zwei Dreierstücke gespalten. Alle Reaktionen sind dabei umkehrbar, so daß auch die Bildung der Zucker aus den bei der Bindung der Kohlensäure entstehenden Triosen (3-Phosphoglycerinsäure, 1,3-Diphosphoglycerinsäure, 3-Phosphoglycerinaldehyd und Dioxyacetonphosphat) über die genannten Stufen verläuft. Durch Oxydation von 3-Phosphoglycerinaldehyd und Umlagerung der entstehenden Phosphoglycerinsäuren wird schließlich die Brenztraubensäure gebildet, aus der durch Decarboxylierung der Acetaldehyd entsteht. Durch Reduktion des Acetaldehyds unter der katalytischen

Wirkung der Alkoholdehydrogenase bildet sich der Äthylalkohol. Auch die Bildung der Milchsäure erfolgt über die gleichen Stufen mit dem Unterschied, daß die Brenztraubensäure ohne vorherige Decarboxylierung direkt reduziert wird.

Die am Beispiel der alkoholischen Gärung besprochenen Reaktionsabläufe stehen weiter mit dem photosynthetischen Kohlenstoffcyclus, wie ihn M. CALVIN (1) aufgestellt hat, im Zusammenhang. Eine besondere Rolle spielen dabei die Phosphorsäureester der Sedoheptulose, einem Zucker, der schon früher in der Pflanze nachgewiesen worden ist. Im tierischen Organismus erfolgt ein Teil des Glucoseabbaues in der Leber über diese Reaktionsfolge. Dabei wird das Glucose-6-phosphat über mehrere Stufen zu einem Zucker mit 5 Kohlenstoffatomen, dem Ribulose-5-phosphat abgebaut, weshalb dieser Cyclus auch Pentose-Cyclus genannt wird. Über das Glucose-6-phosphat läuft unter Umlagerung in Glucose-1-phosphat auch die Stärkesynthese sowie die Synthese des Rohrzuckers (Saccharose).

Aus dem photosynthetischen Kohlenstoffcyclus geht auch die Bildung der aromatischen Verbindungen der Pflanze hervor. Hierzu gehören z. B. die phenolischen Komponenten der Gerbstoffe und Blütenfarbstoffe. Ausgangsprodukt der Ringbildung ist eine phosphorylierte Zuckersäure mit 7 Kohlenstoffatomen (2-Keto-3-desoxy-7-phospho-d-glucoheptonsäure), die durch Cyclisierung in die Chinasäure übergeht. Über mehrere Zwischenstufen, von denen eine die Shikimisäure ist, wird schließlich der aromatische Ring, wie Phenylbrenztraubensäure oder Gallussäure, gebildet. Shikimisäure und besonders Chinasäure sind im Pflanzenreich weit verbreitet, wo sie z. B. als die Säurekomponente der Alkaloidsalze fungieren. Die beschriebenen Reaktionsfolgen bei der Bildung der aromatischen Verbindungen in der Pflanze zeigen, daß die Zucker die Ausgangsprodukte darstellen, wie man schon früher wegen der gleichen Zahl der Kohlenstoffatome der Hexosen und des aromatischen Ringes vermutet hatte. Andererseits besteht aber der Vorgang nicht in einer einfachen Cyclisierung der Hexosen mit anschließender Aromatisierung.

### Assimilation der Kohlensäure

Nach den Untersuchungen von M. CALVIN u. Mitarbeitern ist die Fixierung des Kohlendioxyds bei der Photosynthese mit einer Dismutation des Anlagerungsproduktes von Ribulose-1,5-diphosphat verbunden. Dabei ist das erste Produkt, wie die Untersuchungen mit markiertem Kohlendioxyd gezeigt haben, die 3-Phosphoglycerinsäure. Durch weitere Phosphorylierung unter der Einwirkung der Triosephosphattransphosphorylase in Gegenwart von energiereichem Phosphat als Adenosintriphosphorsäure (ATP) wird 1,3-Diphosphoglycerinsäure gebildet, die weiter zum 3-Phosphoglycerinaldehyd reduziert wird. Den zur Reduktion benötigten Wasserstoff ge-



winnt die Pflanze mit Hilfe der Lichtenergie durch die Spaltung des Wassers im photochemischen Apparat. Auch ATP kann durch den photochemischen Apparat gebildet werden.

### Citronensäurecyclus und Atmung

Wird die Brenztraubensäure, die eine zentrale Rolle im Stoffwechselgeschehen einnimmt, oxydiert, so entsteht das Acetylcoenzym A. Im Acetylcoenzym A liegt die Essigsäure in energiereicher Form vor und kann in verschiedener Weise in Reaktion treten. Von den verschiedenen Kondensationsmöglichkeiten der „aktiven Essigsäure“ spielen besonders zwei eine wichtige Rolle und sollen näher ausgeführt werden. Aus Brenztraubensäure und Kohlendioxyd entsteht durch die WOOD-WERKMAN-Reaktion die Oxalessigsäure, die unter der Einwirkung des „kondensierenden Enzyms“ mit dem Acetylcoenzym A zur Citronensäure führt. Damit ist das Ausgangsprodukt einer wichtigen Reaktionsfolge erhalten worden, die Citronensäurecyclus genannt wird und für die Energiegewinnung sowie Gewinnung von Produkten für die Synthese im Organismus eine große Bedeutung hat. Aus den verschiedenen  $\alpha$ -Ketosauren des Cyclus können durch Aminierung  $\alpha$ -Aminosäuren erhalten werden, womit ein Zusammenhang mit der Eiweißsynthese hergestellt ist. Gerade die beiden  $\alpha$ -Aminodicarbonsäuren Asparaginsäure und Glutaminsäure, deren Namen zeigen, daß sie zuerst aus den Pflanzen isoliert worden sind, stellen für die Aminierung anderer  $\alpha$ -Ketosauren die Ammoniakquelle dar. Die Namen anderer Glieder des Citronensäurecyclus weisen ebenfalls darauf hin, daß sie, wie die Citronensäure selbst, erstmals aus pflanzlichem Material isoliert worden sind. In der Reaktionsfolge des Citronensäurecyclus wird durch Wasserspaltung, Wasseranlagerung, Dehydrierung und Decarboxylierung schließlich wieder die Oxalessigsäure erhalten, die erneut mit „aktiver Essigsäure“ zu Citronensäure kondensieren kann, womit der Reaktionsablauf sich wiederholt. Über die Isocitronensäure-Lyase ist der Citronensäurecyclus kurzgeschlossen, wobei aus der Isocitronensäure in umkehrbarer Reaktion die Bernsteinsäure und Glyoxylsäure gebildet werden. Aus der Glyoxylsäure entsteht durch Aminierung das Glycin, der einfachste Eiweißbaustein. Durch Reduktion bildet sich die Glykolsäure und durch Oxydation die Oxalsäure, die ebenfalls einen weit verbreiteten Pflanzeninhaltsstoff, Vorkommen z. B. in Sauerklee, darstellt.

Das bei der Oxydation der  $\alpha$ -Ketoglutarsäure zu Bernsteinsäure als Zwischenprodukt entstehende Succinylcoenzym A bildet zusammen mit Glycin die  $\delta$ -Aminolävulinsäure, die weiter zu Porphobilinogen kondensieren kann. Aus dem Porphobilinogen entstehen im tierischen Organismus der Blutfarbstoff, Hämin, und in der Pflanze das Chlorophyll. Der bei den Dehydrierungen im Citronensäurecyclus anfallende Wasserstoff, der in der Hauptsache von den Pyridinnucleotiden (DPNH und TPNH) übernommen wird, wie überhaupt der Wasserstoff aus allen Dehydrierungsreaktionen des Stoffwechsels, kann über die Atmungskette des Endoxydasesystems mit dem Sauerstoff der Luft zur Reaktion gebracht werden. Dabei wird das hydrierte Diphosphopyridin-

nucleotid (DPNH) zu DPN dehydriert. Beim Transport von 2 Elektronen über die Atmungskette werden 2 bis 3 Mol Phosphorsäure in energiereicher Form als ATP gebunden, wodurch die bei der Oxydation gebildete Energie in speicherbarer Form festgelegt wird, da sie anderenfalls als Wärme für die synthetischen Prozesse nutzlos wäre. In neuerer Zeit hat man gefunden, daß bei Pflanze und Tier dieser „oxydative Phosphorylierung“ genannte Prozeß durch verschiedene Substanzen, die als Vitamine bekannt sind, beeinflußt wird. Es sind dies die drei Vitamine C, E und K. Vermutlich wirken diese Stoffe beim Elektronentransport, da z. B. beim Vitamin C die Dehydroascorbinsäure, das Oxydationsprodukt des Vitamin C, unwirksam ist. Über den Mechanismus der oxydativen Phosphorylierung läßt sich allerdings noch nichts aussagen.

### Fettstoffwechsel

Die „aktive Essigsäure“ kann unter der Wirkung der  $\beta$ -Ketoacylthiolase mit einem zweiten Molekül unter Bildung des Acetacetylcoenzym A reagieren. Diese Verbindung wird durch die  $\beta$ -Ketoxygenase, die das Diphosphopyridinnucleotid (DPN) als prosthetische Gruppe besitzt, hydriert, d. h. reduziert, wobei die  $\beta$ -Oxybuttersäure in aktiver Form als  $\beta$ -Oxybutyryl-Coenzym A entsteht. Diese wird durch Abspaltung von Wasser, wobei die Crotonase als Enzym wirkt, in das Crotonylcoenzym A übergeführt. Aus Crotonylcoenzym A entsteht durch die Einwirkung der Äthylenhydrogenase, die ein Flavinenzym ist, das Butyrylcoenzym A. Damit ist aus 2 Molekülen Essigsäure in aktiver Form die Buttersäure in aktiver Form entstanden. Das Butyrylcoenzym A kann nun wiederum mit Acetylcoenzym A kondensieren, so daß nach dem Durchlaufen der beschriebenen Reaktionen eine Fettsäure mit 6 Kohlenstoffatomen in aktiver Form erhalten wird. Auf diese Weise werden durch Verlängerung der Kohlenstoffkette um jeweils 2 Kohlenstoffatome schließlich die höheren Fettsäuren aufgebaut. Aus diesem Mechanismus erklärt sich die schon lange bekannte Tatsache, daß fast alle Fettsäuren eine gerade Zahl an Kohlenstoffatomen besitzen. Durch Kondensation der aktiven Fettsäuren mit Glycerinphosphorsäureester bilden sich schließlich die sogenannten Neutralfette, die Ester der Fettsäuren mit Glycerin sind. Alle Reaktionen des Fettsäurecyclus sind umkehrbar, und der Abbau erfolgt somit über die gleichen Stufen, wobei als Endprodukt Acetylcoenzym A erhalten wird. Die Verbrennung der Fette verläuft über die aktive Essigsäure im Citronensäurecyclus. Fehlen dabei die Kohlenhydrate, so kann wegen der fehlenden Brenztraubensäure die Oxalessigsäure nicht gebildet werden. Hierdurch unterbleibt die Verbrennung der Fettsäuren im Citronensäurecyclus.

*Dieses Stoffwechselschema, das noch nicht einmal alle Einzelheiten enthält, zeigt bereits, welche komplizierten Reaktionen in der Pflanze ablaufen, um aus Kohlendioxyd und Wasser mit Hilfe der Sonnenenergie die organischen Stoffe aufzubauen, welche zusammen mit den anorganischen die Grundlagen des Lebens auf der Erde darstellen.*

### Schrifttumsnachweis

1. CALVIN, M.: Angew. Chem. 68, 253 (1956).



# SCHEMA DES STOFFWECHSELS DER PFLANZE

Institut für Biochemie des Bodens  
der Forschungsanstalt für Landwirtschaft  
Braunschweig - Völkenrode

