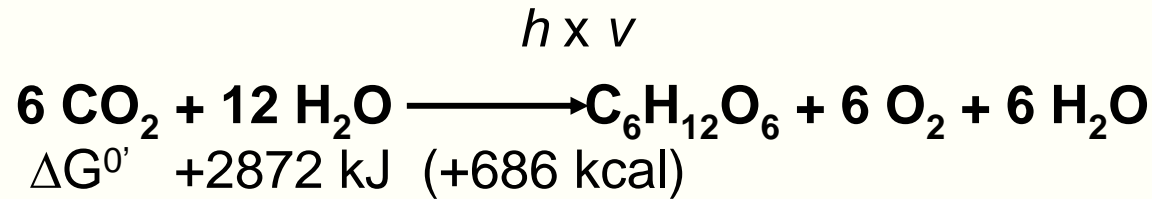


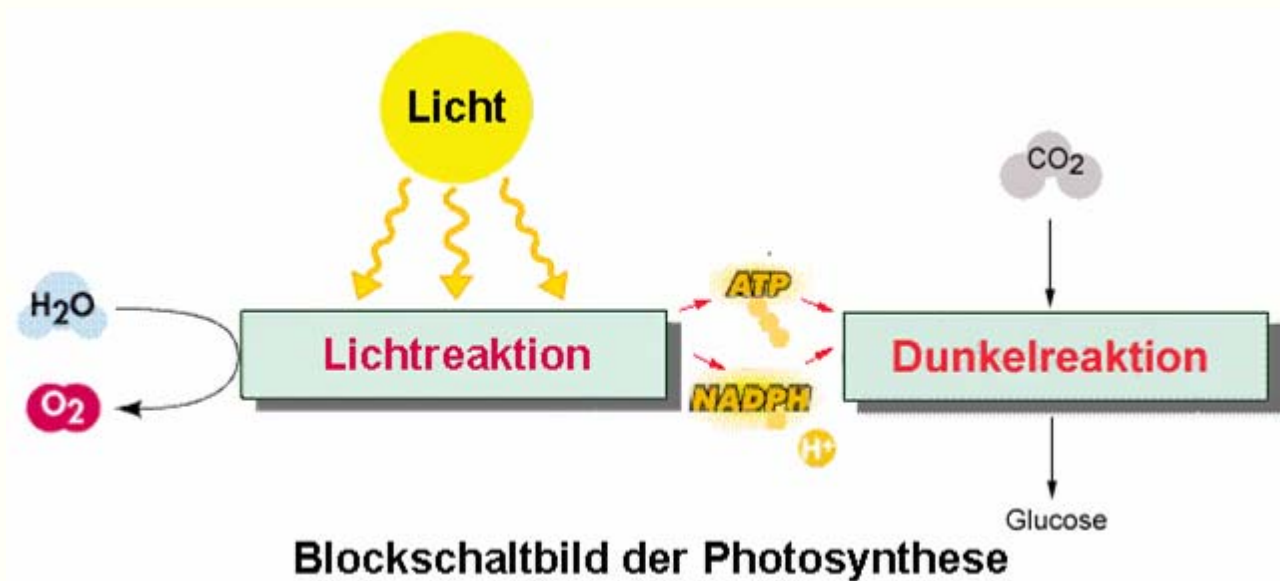
Photosynthese, Teil 1

Gesamtbilanz der Photosynthese



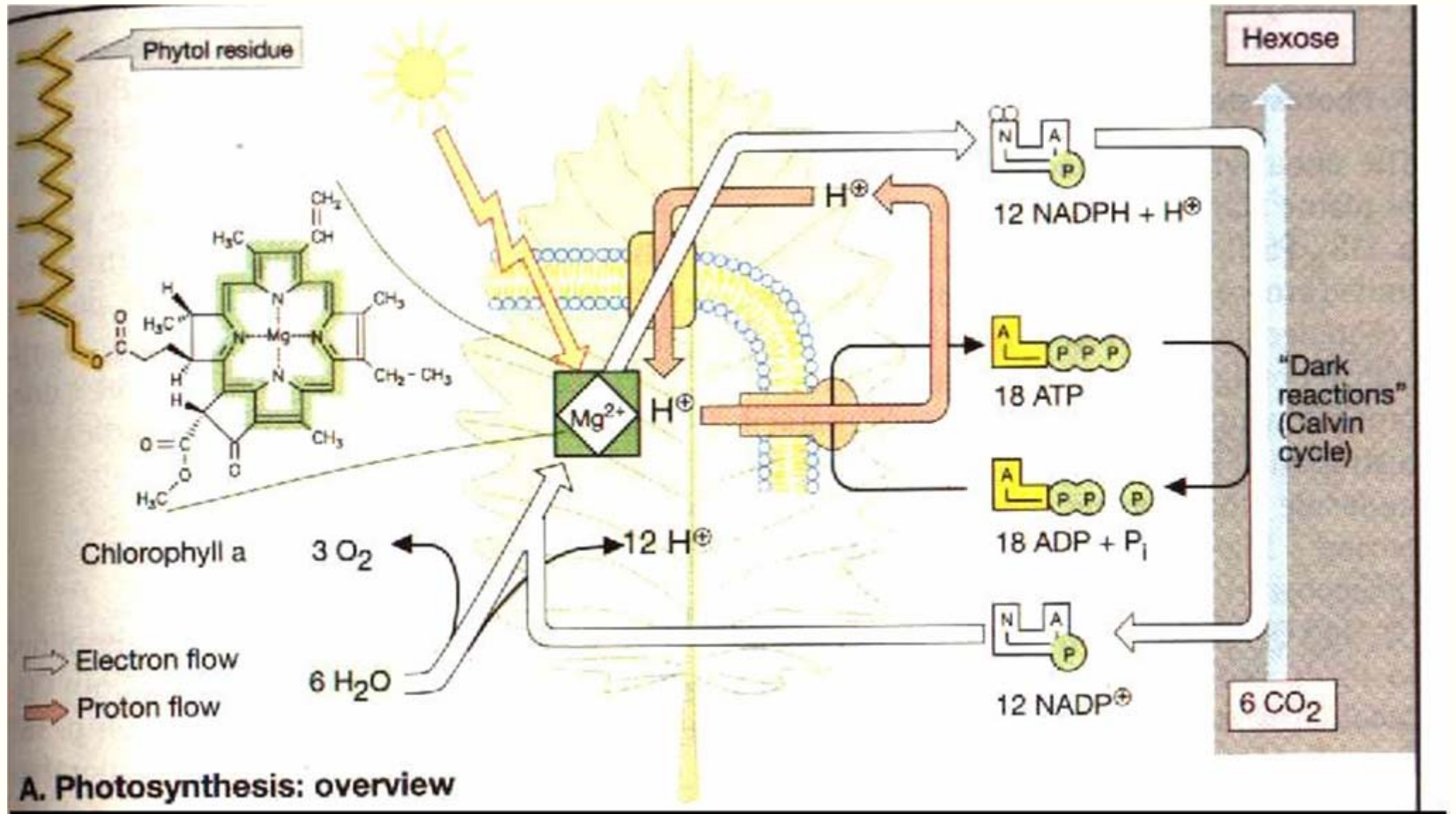
h: Planck'sches Wirkungsquantum

ν : Wellenfrequenz der Strahlung

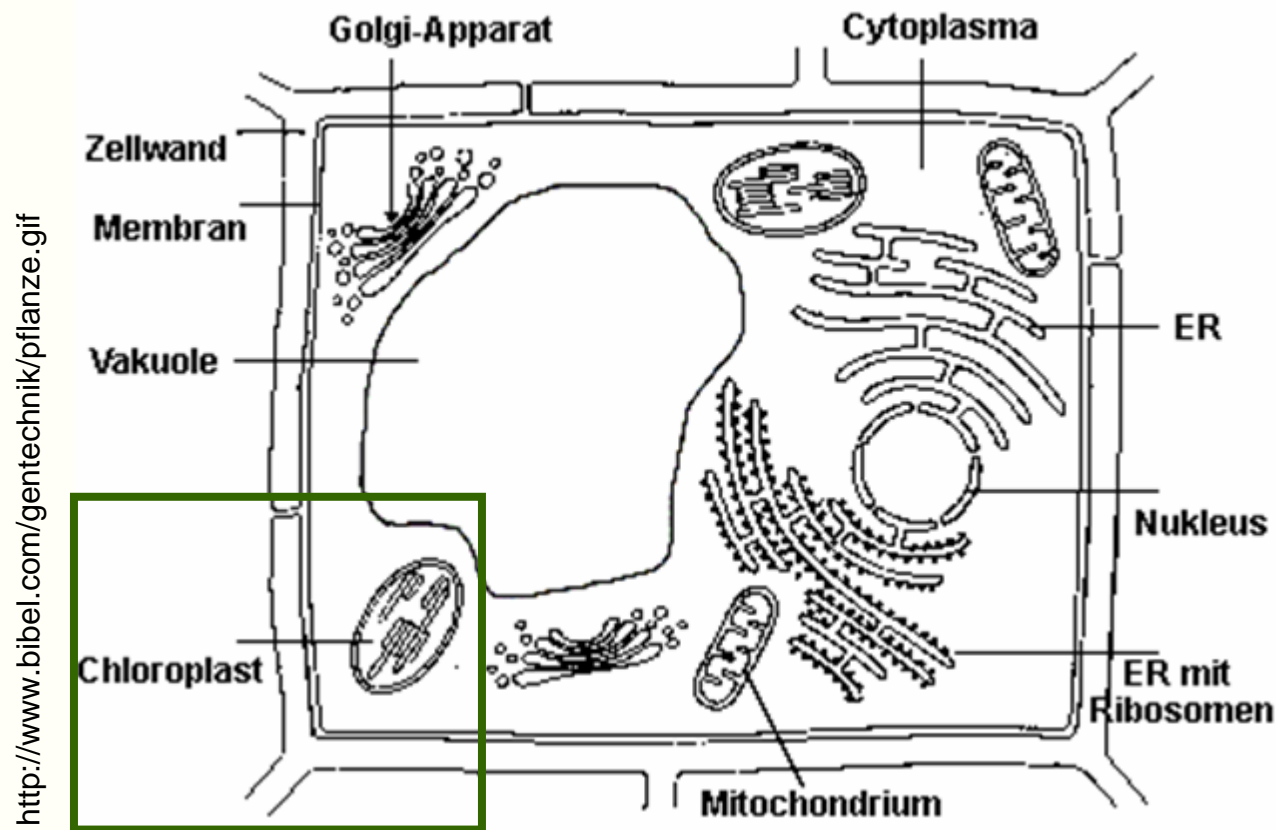


Schritte der Photosynthese (PS)

1. Lichtquanten werden durch Empfänger-moleküle (Pigmente) absorbiert und ihre Energie wird zu einem photochemischen Reaktionszentrum weitergeleitet.
2. Umwandlung der Lichtquantenenergie in ATP und NADPH + H⁺
3. Mit diesen photochemischen Reaktionen ist der rein biochemische Prozess der CO₂-Reduktion im Stroma der Chloroplasten durch seinen Bedarf an ATP und NADPH + H⁺ eng verbunden.
4. Durch die Fixierung von CO₂ aus der Luft und seine Reduktion zu Kohlenhydraten werden die Endprodukte der Photosynthese gebildet, welche die stabile chemische Energie beinhalten.

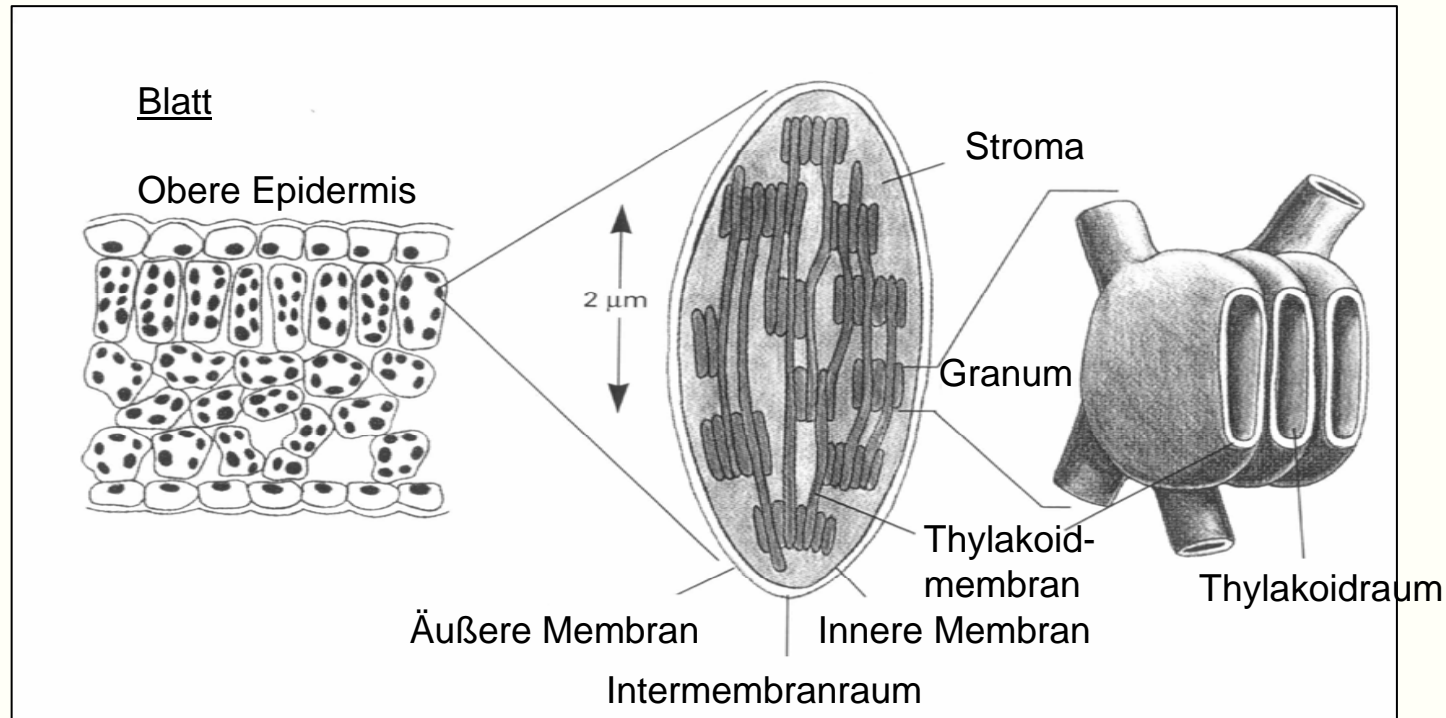


Schematische Darstellung einer Pflanzenzelle



Ort der Photosynthese in der Zelle: Chloroplasten

(aus Lüttge et al., 1988)



Kategorien der Reaktionen während der Photosynthese

1. Photosynthetische Elektronentransferreaktionen („Licht“-Reaktionen)

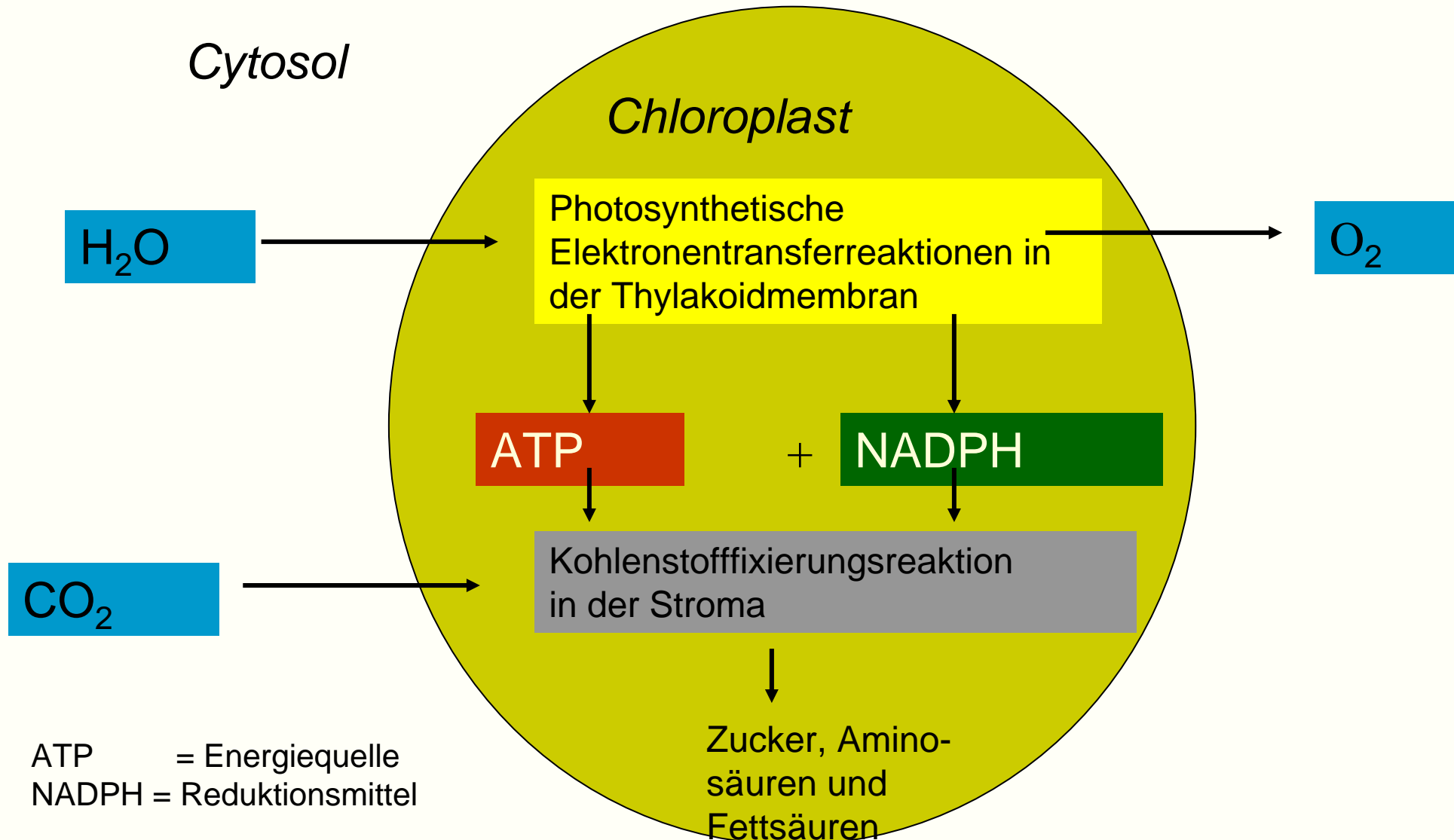
- Energie des Sonnenlichtes regt ein Elektron in Chlorophyll an, so dass es sich entlang der Elektronentransportkette in der Thylakoidmembran bewegen kann.
- Chlorophyll bezieht Elektronen aus H_2O , als Nebenprodukt entsteht O_2 ;
- Während des Elektronentransportes werden H^+ -Ionen durch die Thylakoidmembran gepumpt und der dadurch entstehende elektrochemische Protonengradient treibt die Synthese von ATP im Stroma voran
- Energiereiche Elektronen werden zusammen mit H^+ auf NADP^+ übertragen, so dass NADPH entsteht

Kategorien der Reaktionen während der Photosynthese

2. Kohlenstofffixierungsreaktionen („Dunkel“-Reaktionen)

- ATP dient als Energiequelle und NADPH als Reduktionsmittel bei der Umwandlung von CO_2 in Kohlenhydrate
- beginnen im Chloroplasten und werden im Cytosol fortgesetzt
- Hauptprodukt in den Blättern ist Saccharose; daneben weitere organische Verbindungen
- Saccharose wird in andere pflanzliche Gewebe transportiert und dient als Vorrat an organischem Rohmaterial und als Energiequelle für das Wachstum der Pflanze

Photosynthesereaktionen im Chloroplasten

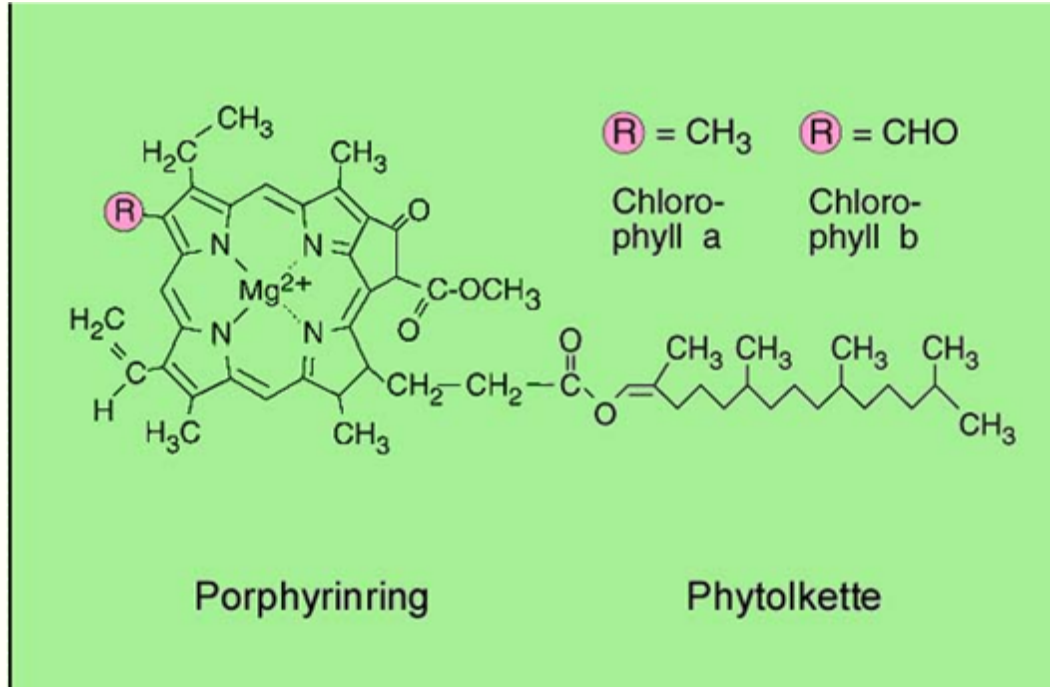


Photochemische Reaktion: beteiligte Pigmente

- beteiligte Pigmente lassen sich in 2 Kategorien einteilen:
 - primäre PS-Pigmente: sind am Photosynthese-Prozess direkt beteiligt: Chlorophyll a bei höheren Pflanzen; z.T. auch Vorkommen von Chlorophyll b (Hilfspigment); Verhältnis von a : b = 3:1
 - Hilfspigmente (akzessorische Pigmente): sind keine direkten Bestandteile der photochemischen Reaktionskette der PS; sondern erhöhen den Wirkungsgrad beim Einfangen von Lichtquanten; neben Chlorophyll b auch Carotinoide

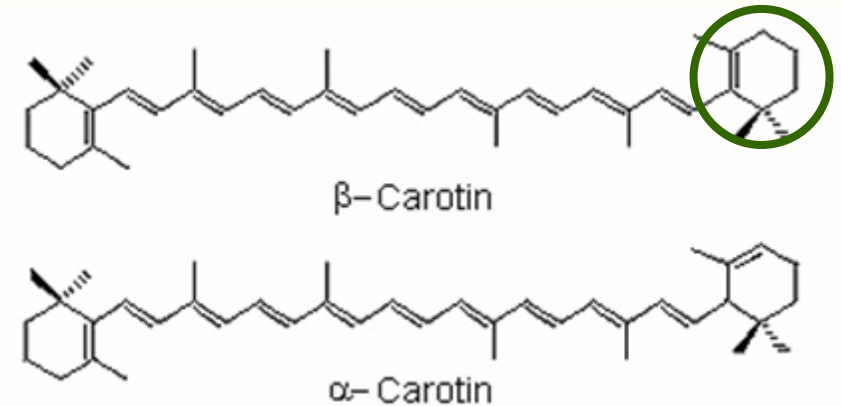
An der Photosynthese beteiligte Pigmente

Chlorophyll



www.uni-duesseldorf.de/.../chlorophyll.jpg

Carotin



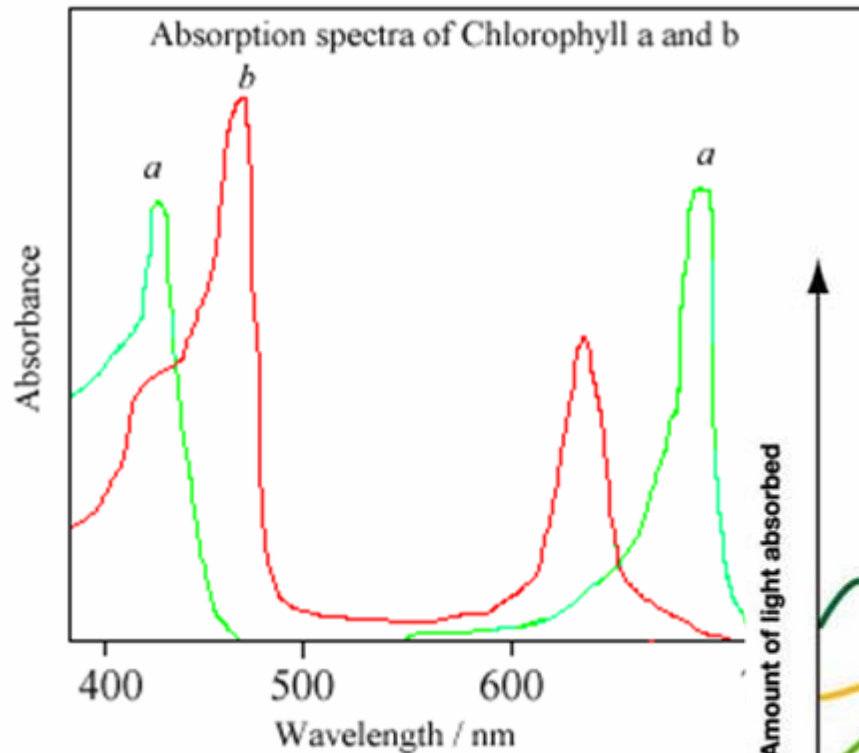
<http://www.egbeck.de/skripten/bilder/carotin1.GIF>

Phytolkette verankert das Chlorophyllmolekül in der Thylakoidmembran

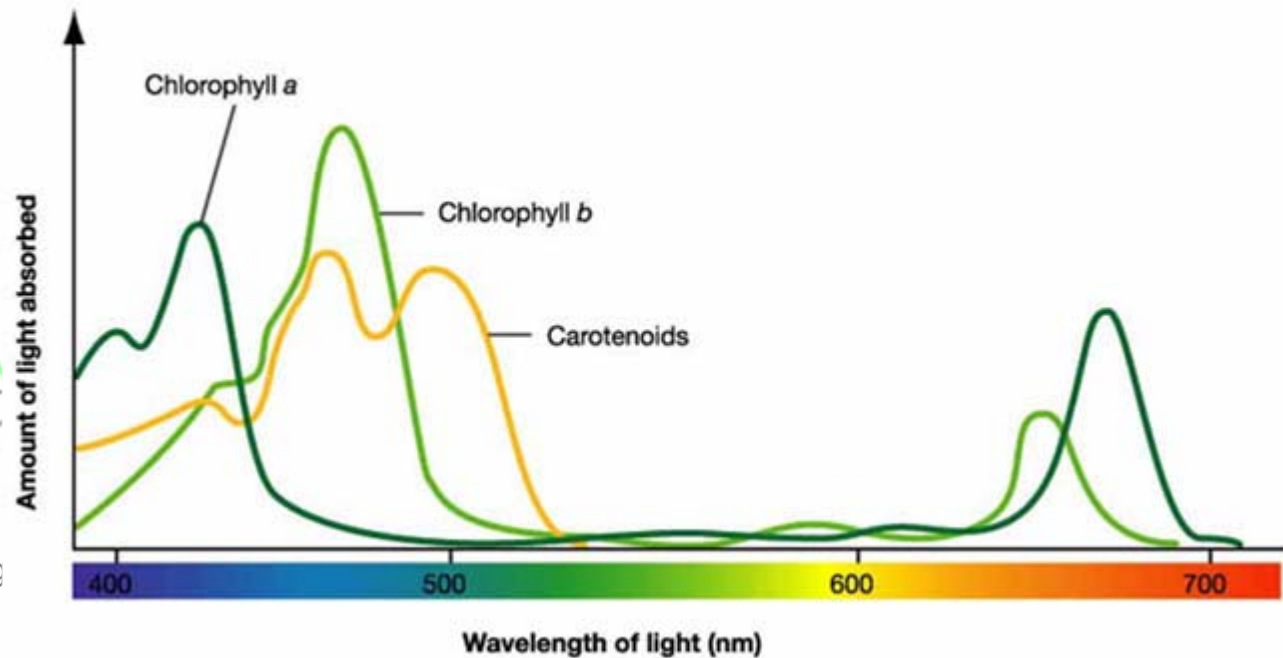
Photochemische Reaktion: beteiligte Pigmente

- die einzelnen Photosynthese-Pigmente haben unterschiedliche charakteristische Absorptionsspektren
- **Chlorophyll a** hat **zwei Absorptionsmaxima** bei 450 nm (blau) und bei 650 nm (rot) (bei gelb...grün erfolgt kaum Absorption); Wirkungsspektrum der PS zeigt, dass blaues bzw. rotes Licht tatsächlich photosynthetisch besonders effektiv ist; auch außerhalb der von Chlorophyll absorbierten Wellenlängen findet PS statt, da dort die Hilfspigmente wirksam werden.

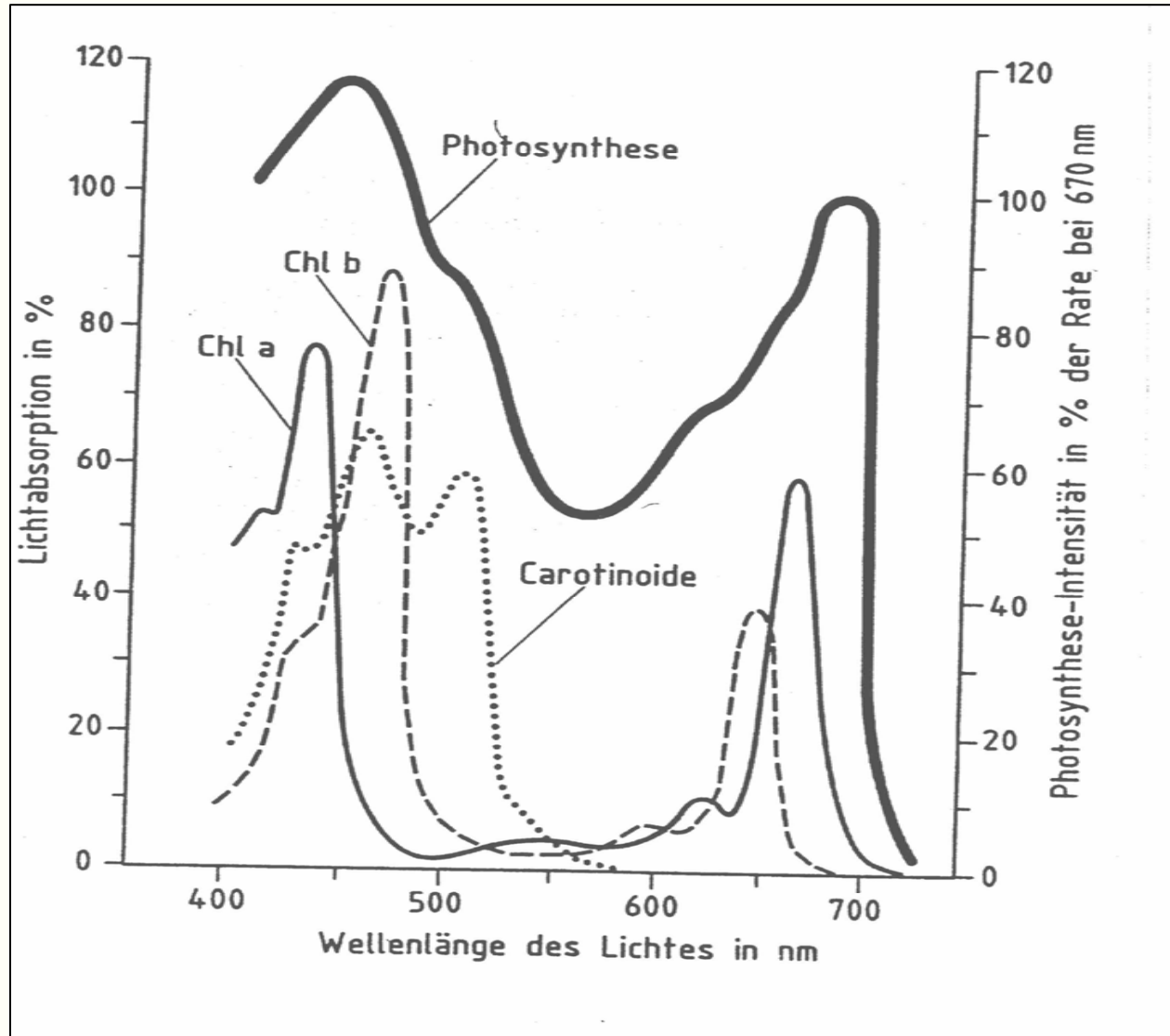
Absorptionsspektren von Pigmenten, die an der Photosynthese beteiligt sind



<http://www.chm.bris.ac.uk/motm/chlorophyll/chloroabs.c>

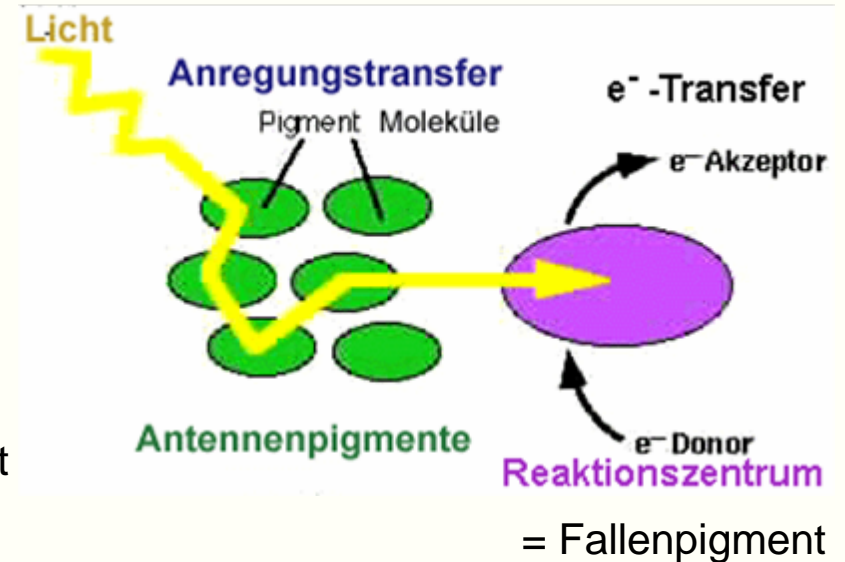


Verlauf der Photosynthese in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes (aus Lüttge et al., 1988)



Photochemische Reaktionen: Photosysteme

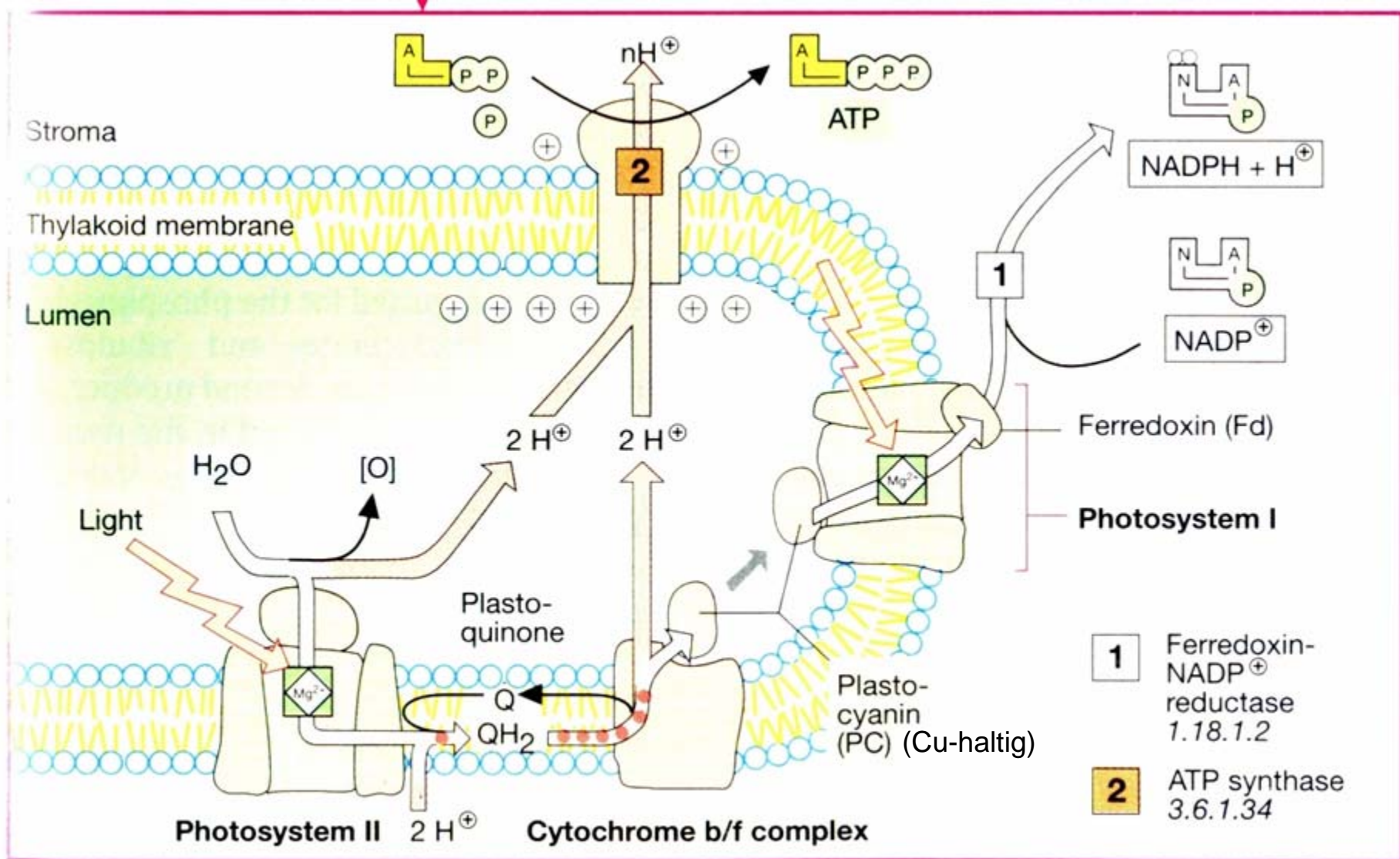
- bei der Absorption von Sonnenlicht durch Chlorophyll werden energiereiche Elektronen erzeugt. Die Energie wird von Photosystemen (Pigment-Protein-Komplexe) eingefangen, die sich in der Thylakoidmembran von Chloroplasten befinden.
- **Photosystem** besteht aus 2 unterschiedlichen Funktionseinheiten:
 - **Sammelpigmente (Antennenpigmente)**: sie fungieren als Antennenschirm, indem sie Lichtquanten einfangen und deren Energie in das Reaktionszentrum weiterleiten, wo das Fallenpigment die Energie aufnimmt und in photochemische Arbeit umsetzt
 - **Fallenpigmente**: sind die Empfänger des Antennenmodells; das Fallenpigment wird „angeregt“ und so Bestandteil eines Redoxsystems; es kann durch Abgabe seines Elektrons einen Akzeptor reduzieren und wird dabei selbst oxidiert; das durch die Oxidation im Fallenpigment entstandene Elektronendefizit muss durch einen Elektronendonator wieder ausgeglichen werden.



Photochemische Reaktion: Photosysteme

- an der PS höherer Pflanzen sind 2 Photosysteme an der Lichtabsorption beteiligt:
- Photosystem I und II
Antennenpigment von Photosystem I: Carotinoide und Chlorophyll b
Fallenpigment von Photosystem I: Chlorophyll a-700 = P 700
Antennenpigment von Photosystem II: Xanthophylle und mehr Chlorophyll b als in I;
Fallenpigment von Photosystem II: Chlorophyll a-680 = P 680
- die Absorption von Anregungsenergie verwandelt die Fallenpigmente der Photosysteme in starke Reduktionsmittel; sie geben Elektronen über eine in Serie geschaltete Kette von Redoxsystemen weiter

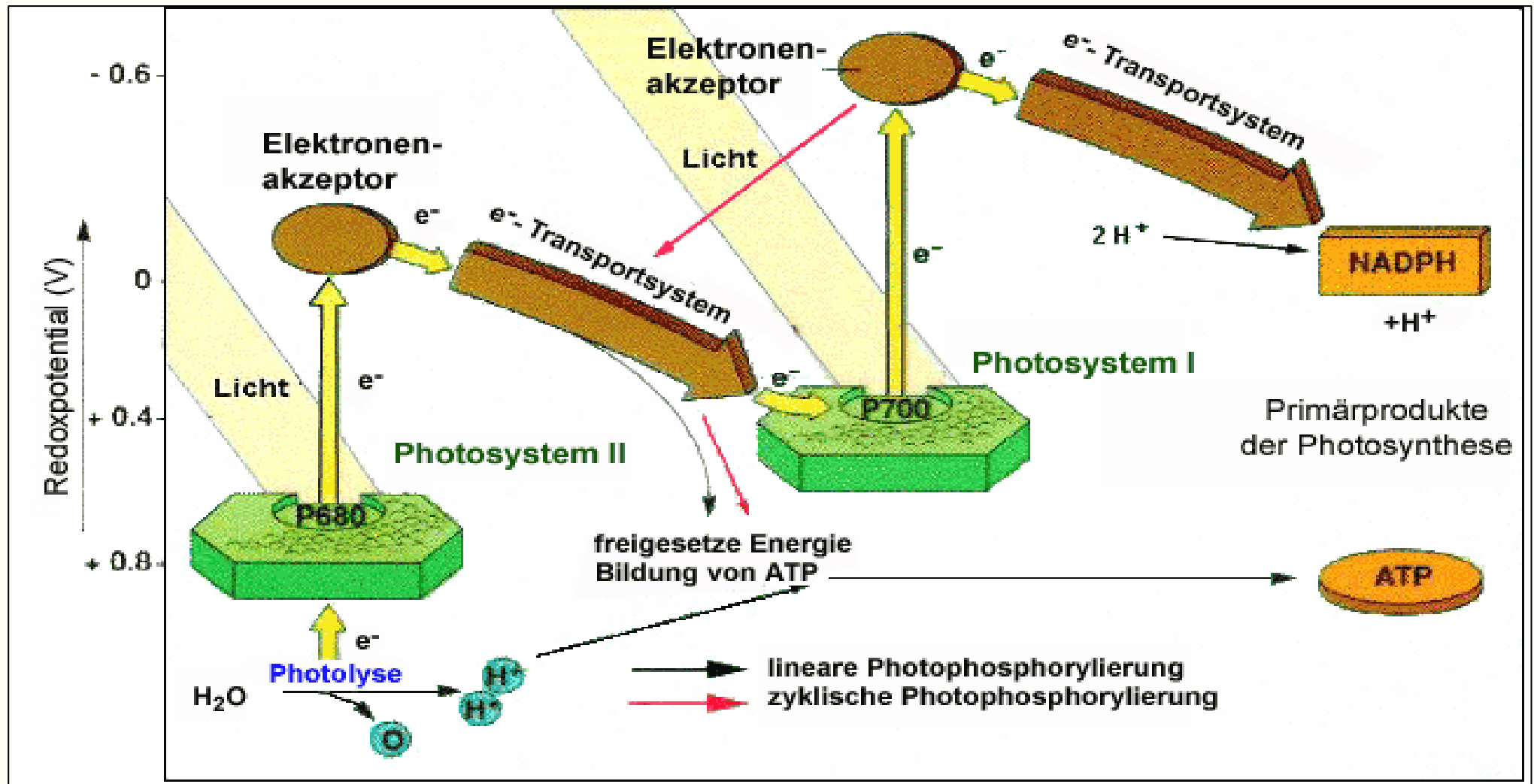
Lichtreaktionen



B. Light reactions

(Koolman und Röhms, 2005)

Änderung des Redoxpotentials während der Photosynthese

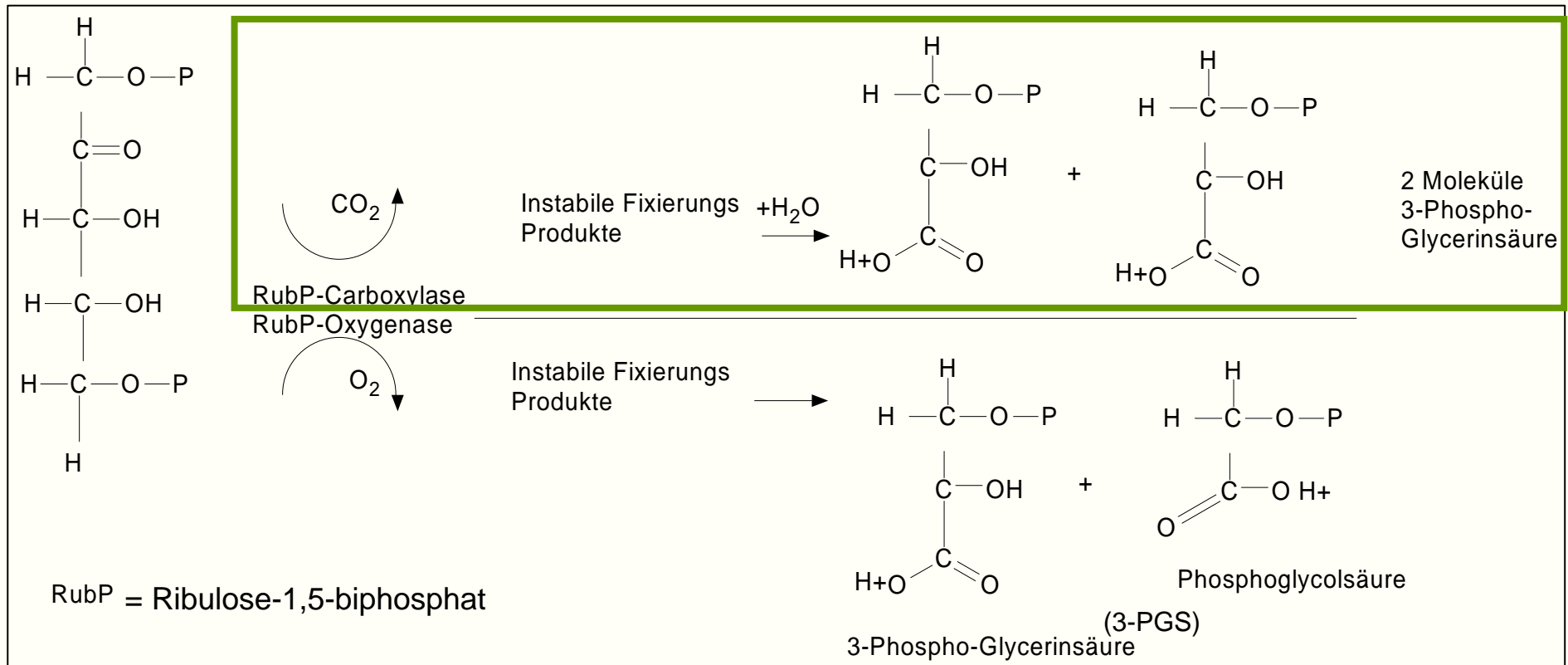


An Photolyse von H_2O ist ein noch unbekanntes Redoxsystem (enthält Mn) beteiligt
NADPH ist stabiler Transportmetabolit für Wasserstoff

Kohlenstofffixierungsreaktionen (Dunkelreaktionen)

- Die infolge der PS erzeugten ATP- und NADPH-Moleküle werden in den Chloroplasten verwendet, um den Kohlenstofffixierungszyklus im Chloroplastenstroma anzutreiben; dabei werden aus CO_2 Kohlenhydrate gebildet
→ **photosynthetische Kohlendioxid-Assimilation**
- Abschnitte der photosynthetischen Kohlendioxid-Assimilation:
 1. Kohlendioxid-Fixierung (Carboxylierung)
 2. Reduktion des fixierten Kohlenstoffs
 3. Regeneration des Kohlendioxid-Akzeptors
 4. Synthese von Endprodukten der Kohlendioxid-Assimilation bzw. Verwertung der Assimilate

1. Carboxylierung mittels Ribulose-biphosphat-Carboxylase-Oxygenase (RUBISCO)*



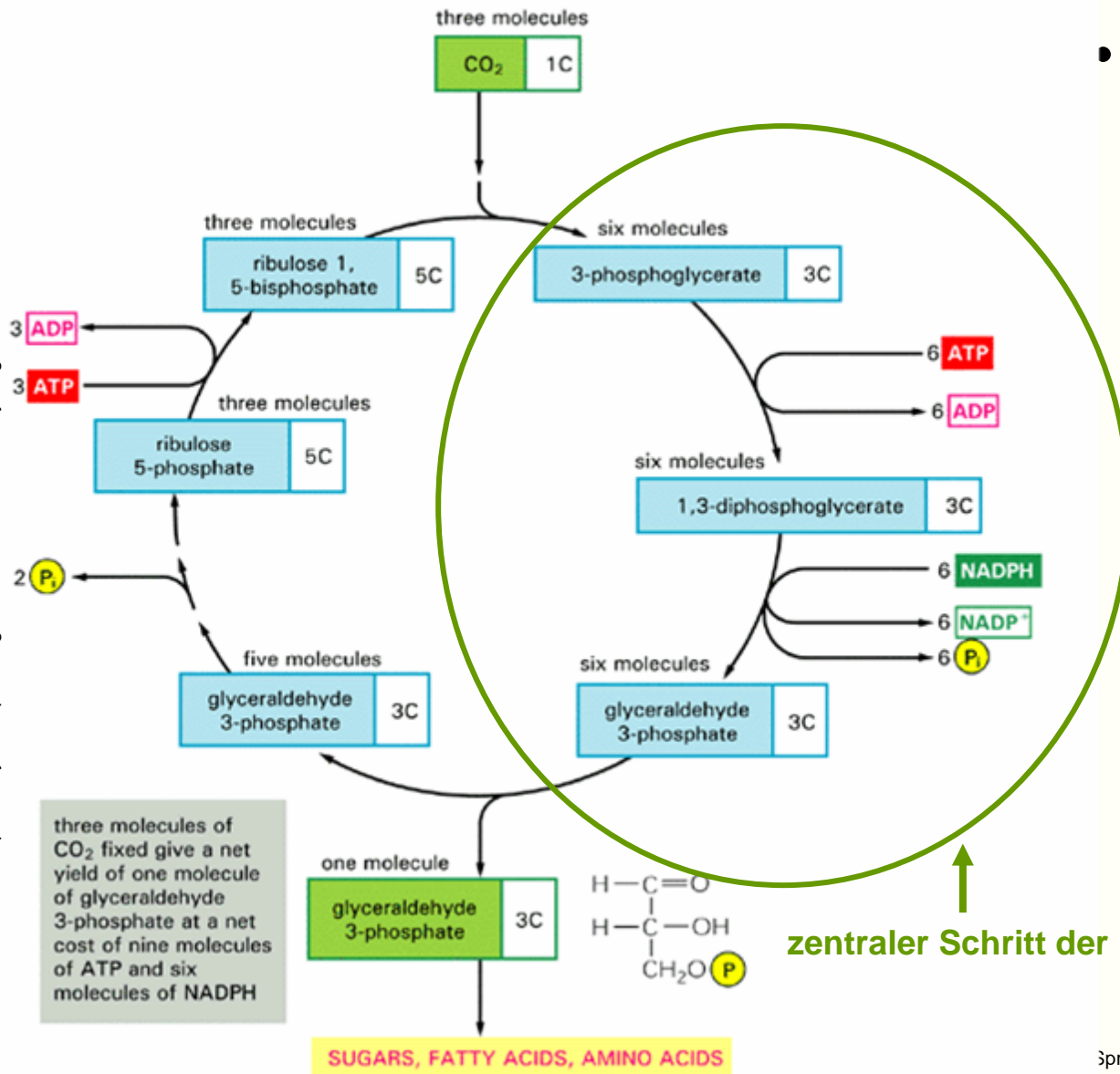
- Liegen CO_2 und O_2 gemeinsam vor, konkurrieren beide Substrate um das aktive Zentrum des Enzyms, d.h. fixiert die RUBISCO Kohlendioxid in Anwesenheit von Sauerstoff, so entsteht neben 3-PGS auch das Produkt der Oxygenierung Phospho-Glykolsäure; die Affinität von RUBISCO ist gegenüber Kohlendioxid höher als gegenüber Sauerstoff.
- Für jedes CO_2 -Molekül, das in Kohlenwasserstoff umgewandelt wird, werden drei Moleküle ATP und zwei Moleküle NADPH benötigt.

* das am häufigsten vorkommende Protein auf der Erde ²⁰

2. Reduktion des fixierten Kohlenstoffs

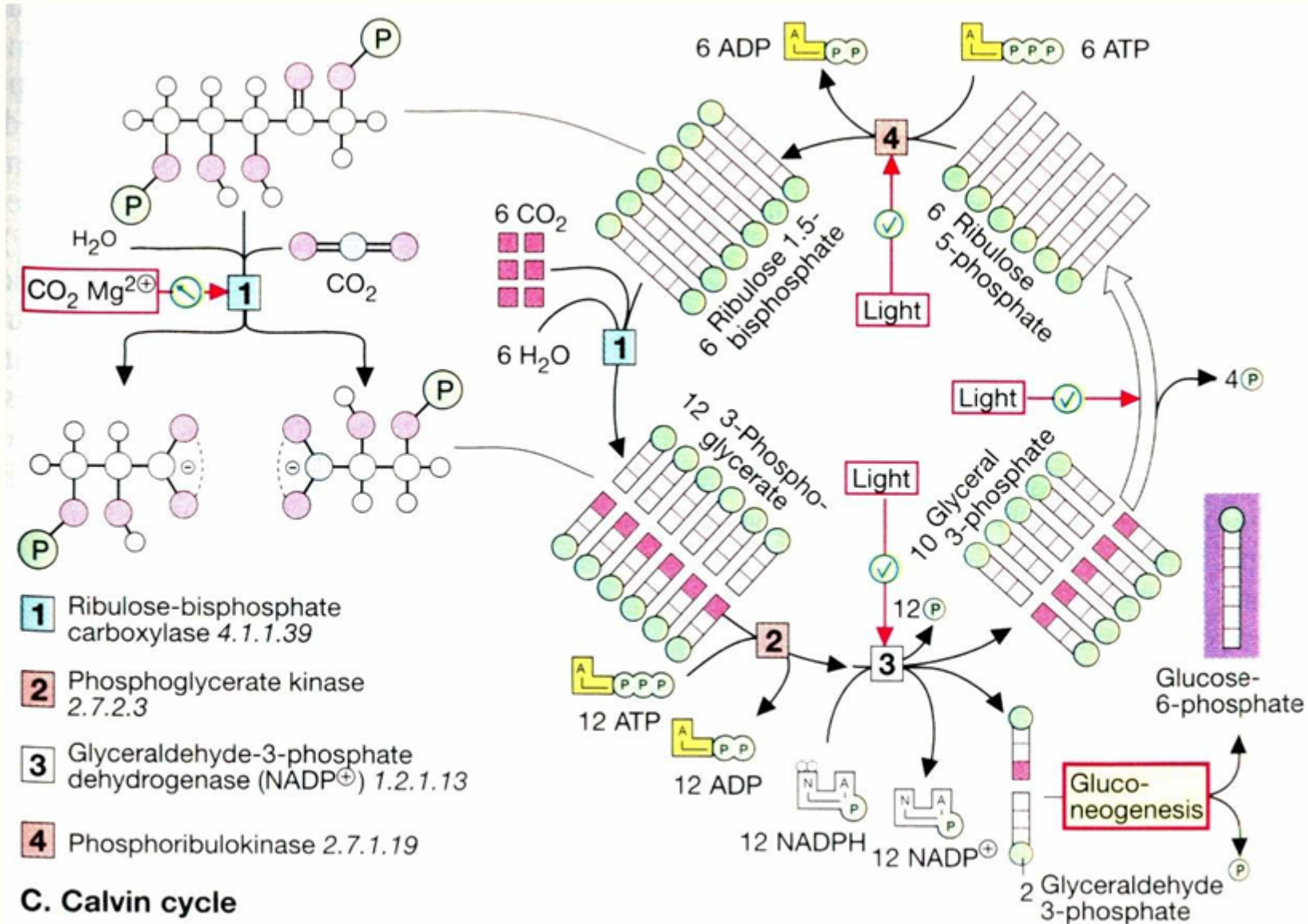
- für den Kohlendioxid-Einbau gibt es zwei Wege:
 - a. **Calvin-Zyklus**, bei dem der Einbau von CO_2 direkt über C3-Körper erfolgt
 - b. **C4-Dicarbonsäureweg**, bei dem vorübergehend C4-Körper gebildet werden
→ **C3- und C4-Pflanzen**
- **Calvin-Zyklus:**
 - die aus der Carboxylierung von RubP hervorgehende 3-PGS wird reduziert, um die energetische Stufe von Kohlenhydraten zu erreichen; Reduktion ist endergonisch und erfordert das bei der Lichtabsorption gebildete ATP und $\text{NADPH} + \text{H}^+$

a. Calvin-Zyklus



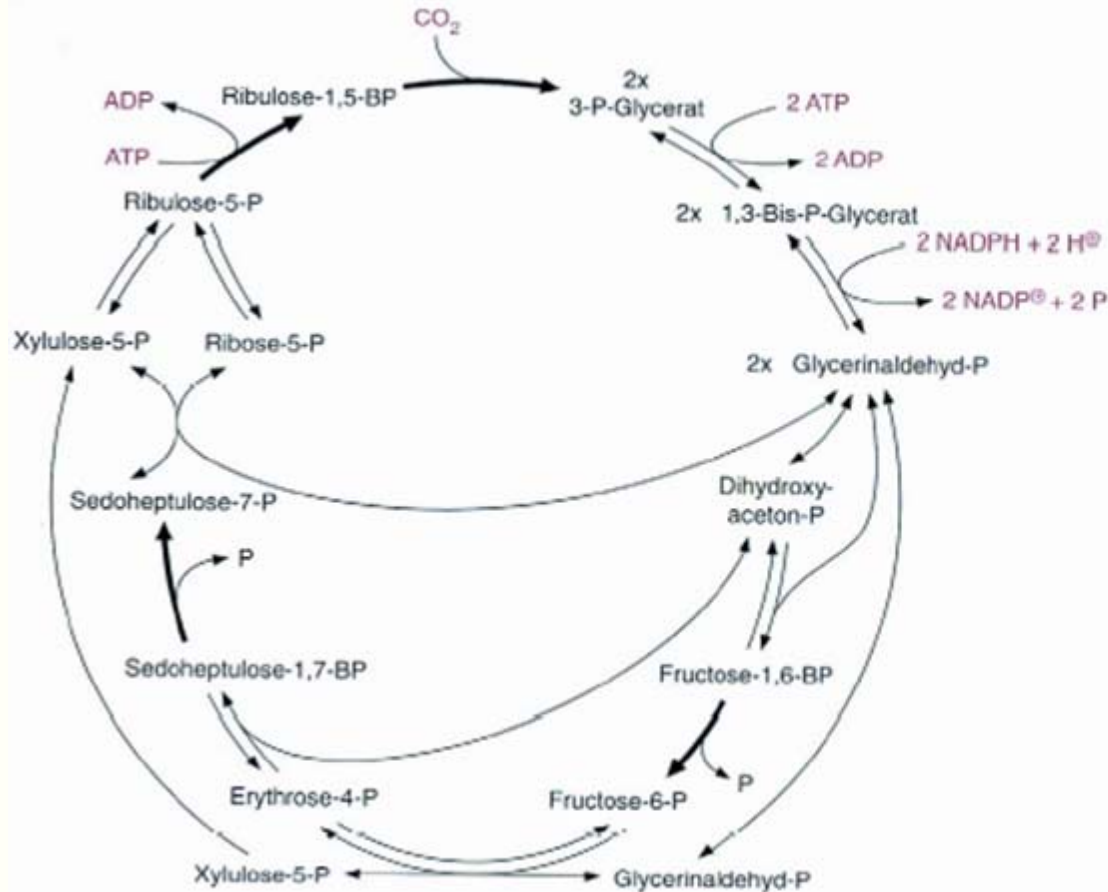
- die Reduktion erfolgt in 2 Schritten:
 - 3-PGS wird unter Verbrauch von ATP zur 1,3-di-PGS phosphoryliert; 1,3-di-PGS wird reduziert, wobei NADPH + H⁺ die erforderlichen Reduktionsäquivalente liefert;
 - Glyceraldehyd-3-Phosphat (phosphorylierte Form eines C₃-Zuckers mit Aldehyd-Gruppe - Aldotriose) entsteht;
- ❖ Nutzung des Triosephosphates als Baustein für die Regeneration des CO₂-Akzeptors RubP bzw. zur Bildung speicherfähiger Endprodukte der Photosynthese

a. Calvin-Zyklus



(Koolman und Röhms, 2005)

Zusammenfassung Calvin-Zyklus



4 irreversible Schritte
im Calvin-Zyklus, die die
Richtung vorgeben:
Carboxylierung
Phosphorylierung von
Ribulose-5-P
2 Dephosphorylierungen

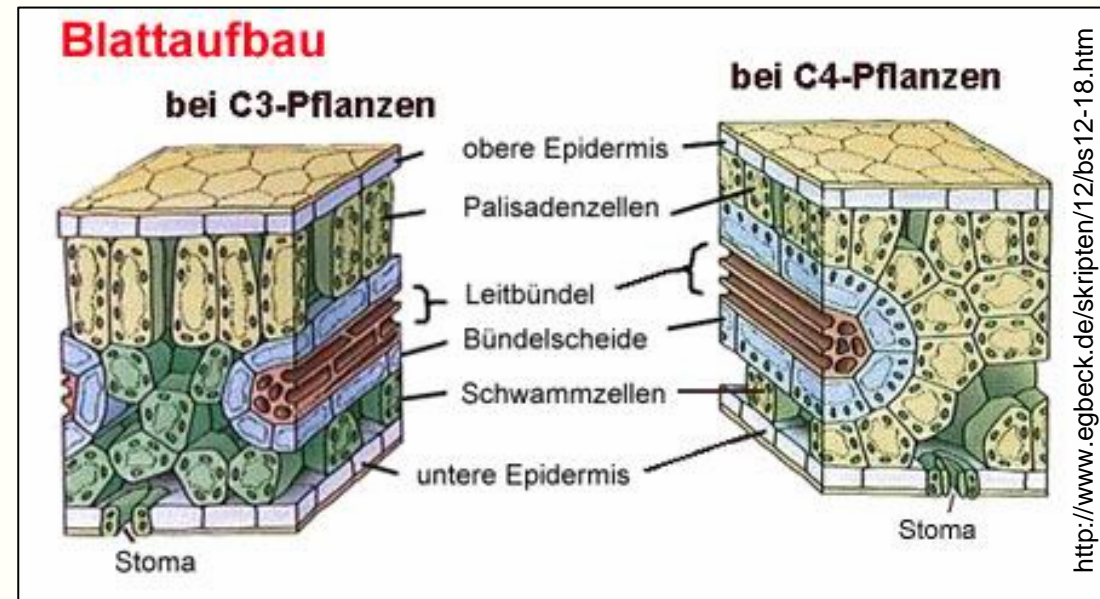
Verbraucht werden pro
fixiertem CO_2 :
3 ATP
2 NADPH

5 Triosen werden für die
Regeneration von
Ribulose-1,5-BP benötigt

1 Triose steht für die
Synthese von Zuckern
zur Verfügung

b. C4-Dicarbonsäure-Weg

- in den Blättern der C4-Pflanzen findet eine Arbeitsteilung zwischen den Mesophylzellen und den die Leitbündel kranzförmig umgebenden Bündelscheidenzellen statt.
- In den ersteren erfolgen der primäre CO_2 -Einbau (Vorfixierung) und die Bildung von Malat; in den letzteren der CO_2 -Einbau im Calvin-Zyklus und die Bildung von Kohlenhydraten;



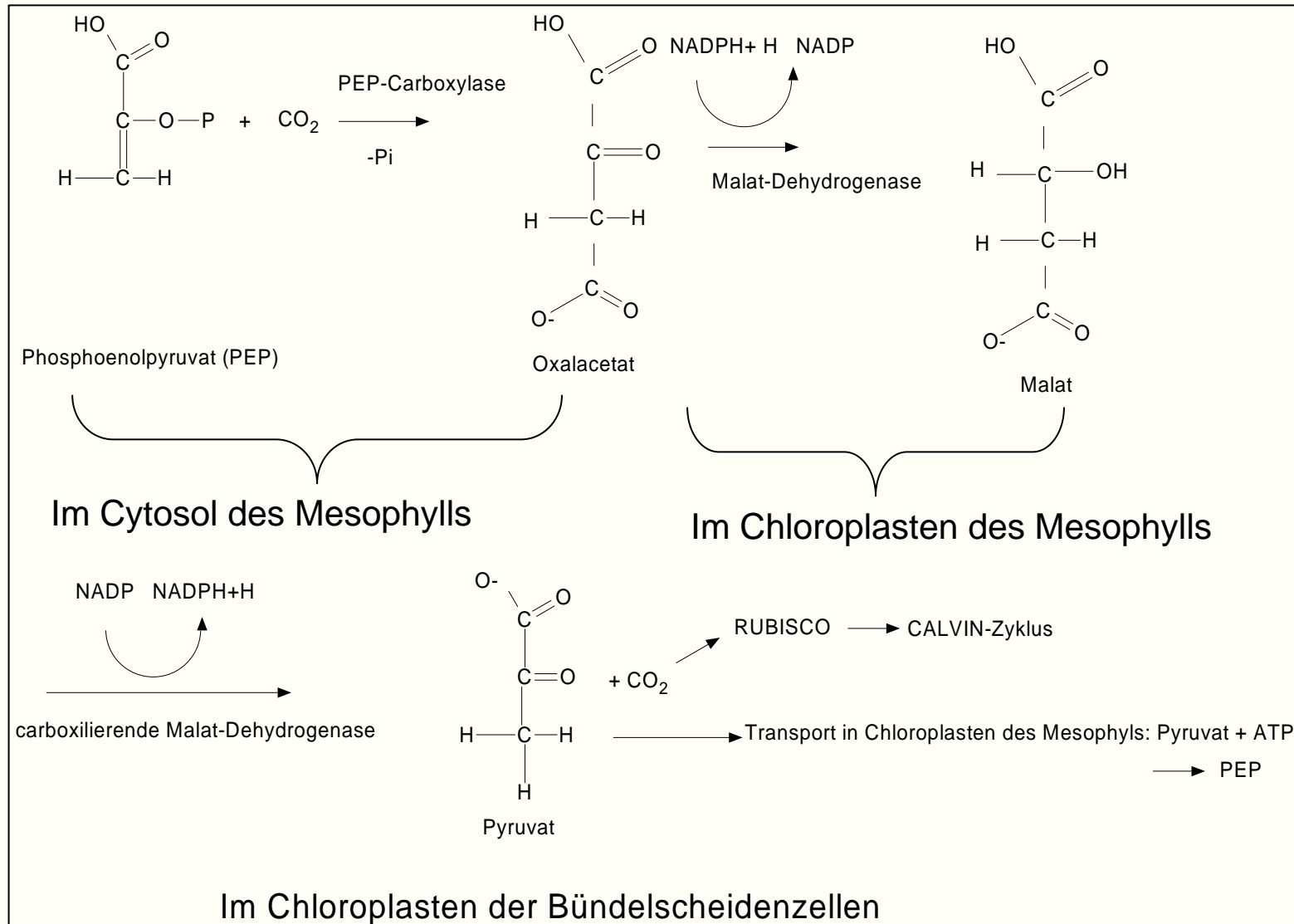
b. C4-Dicarbonsäure-Weg

- als primärer CO₂ -Akzeptor dient bei der C4-Pflanze nicht RubP, sondern Phosphoenolpyruvat (PEP) (Salz der Phosphoenol-Brenztraubensäure)
- PEP wird durch die Phosphorylierung von Brenztraubensäure unter Mitwirkung des Enzyms Pyruvat-Phosphat-Dikinase gebildet:



Pi = Orthophosphat; PPi = Pyrophosphat

b. C4-Dicarbonsäure-Weg



b. C₄-Dicarbonsäure-Weg

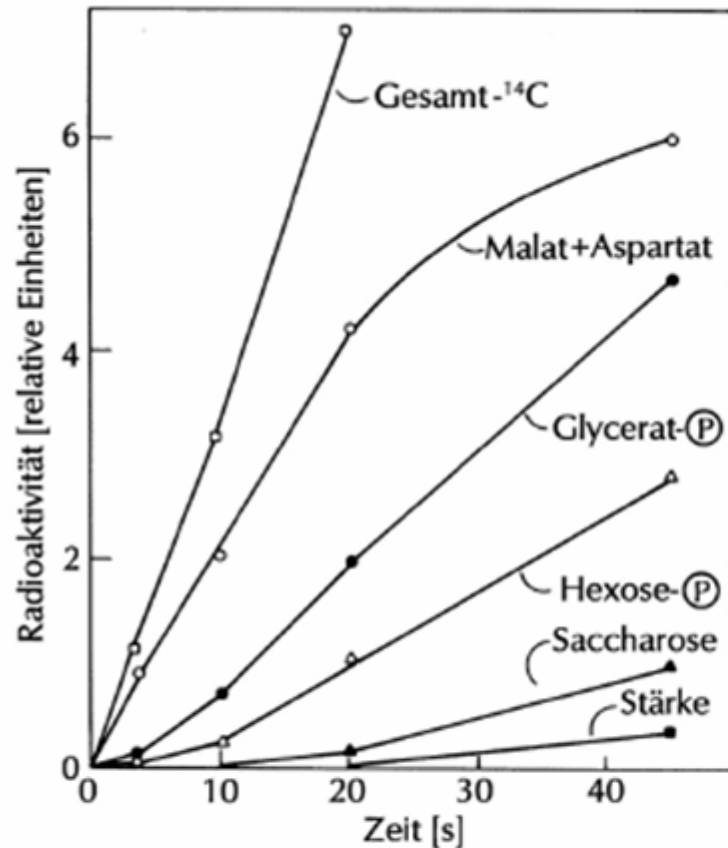
- CO₂ wird durch PEP-Carboxylase* in PEP eingebaut, wodurch unter Abspaltung von anorganischem Phosphat Oxalacetat (Oxalessigsäure) entsteht; diese Reaktionen finden im Cytosol der Mesophyllzellen statt;
- Oxalacetat wird in die Chloroplasten überführt und dort durch NADPH + H⁺ unter Mitwirkung von Malatdehydrogenase zu Malat (Äpfelsäure) reduziert;
- pro CO₂ -Molekül werden 2 ATP und 1 NADPH + H⁺, das während der PS gebildet wurde, verbraucht;
- Malat wird aus den Chloroplasten des Mesophylls über das Cytosol in die Chloroplasten der die Leitbündel umgebenden Bündelscheidenzellen transportiert; hier erfolgt durch eine carboxilierende Malat-Dehydrogenase unter Reduktion von NADP⁺ zu NADPH + H⁺ die Spaltung des Malats in Pyruvat und CO₂, das dann über die RUBISCO in den Calvin-Zyklus eingeschleust wird.

* benötigt Mg⁺ als Cofaktor, hat hohe Affinität zu CO₂

Vorteile des C4-Dicarbonsäure-Weges

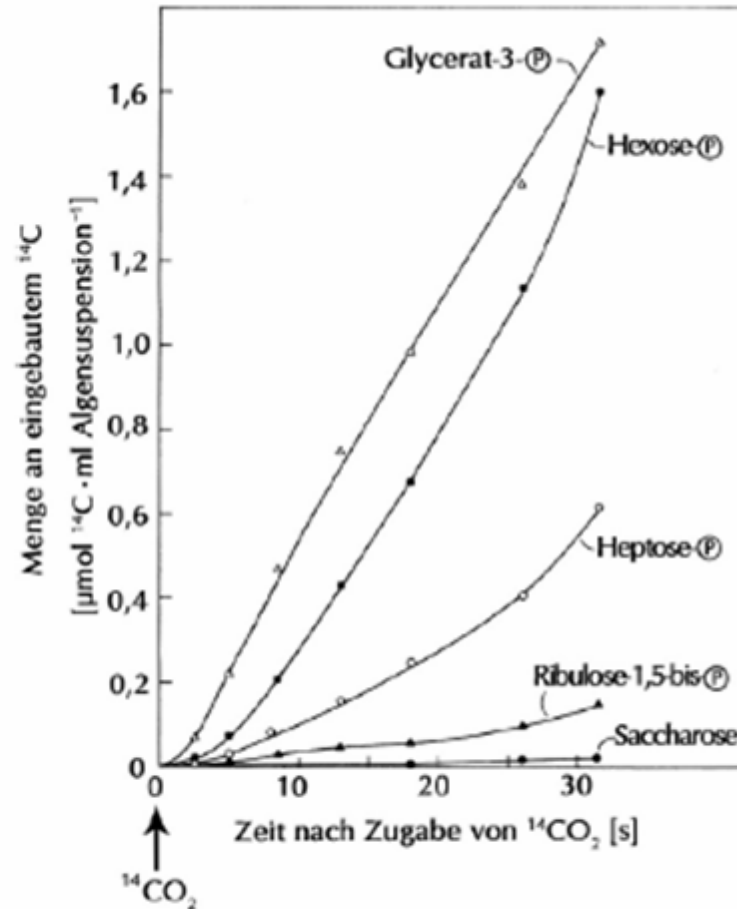
- der vorübergehende Einbau von Kohlendioxid in eine C4-Dicarbonsäure ist zwar energieaufwendig, aber PEP-Carboxylase hat eine wesentlich höhere Affinität zu CO_2 als RUBISCO, so dass der CO_2 -Einbau auch noch bei einer Konzentration erfolgen kann, die um eine Zehnerpotenz geringer ist als bei den C3-Pflanzen;
- wegen der CO_2 -Anreicherung in den Bündelscheidenzellen wird das Sättigungsniveau der PS auch bei hoher Beleuchtungsintensität nicht erreicht, da CO_2 nicht zum begrenzenden Faktor wird;
- aufgrund des CO_2 -Vorrates ist es möglich, dass die C4-Pflanzen ihre Spaltöffnungen bei Vorliegen eines starken Wasserpotentialgefälles weniger weit öffnen, als C3-Pflanzen;
- durch die hohe CO_2 -Spannung im Gewebe wird die Photorespiration gehemmt und der dadurch bedingte Substanzverlust herabgesetzt, so dass bei C4-Pflanzen eine höhere Produktivität der PS gegeben ist.

Effizienz von C3- und C4-Pflanzen: Vergleich des Einbaus von $^{14}\text{CO}_2$ in PS-Produkte



Schopfer/Brennicke, Pflanzenphysiologie 6.Aufl., © 2005 Elsevier GmbH

C4 Pflanze: Mais



Schopfer/Brennicke, Pflanzenphysiologie 6.Aufl., © 2005 Elsevier GmbH

C3 Pflanze: Chlorella

Daten zur Wasser- und Kohlenstoffökonomie bei der PS von C3 - und C4 – Pflanzen (aus: Lüttge et al., 1988)

Merkmal	C3	C4
Transpirationsquotient in g Wasser g ⁻¹ Kohlenstoff	450 bis 950	250 bis 350
Maximale Rate der Netto- Photosynthese in mg CO ₂ m ⁻² Blattfläche s ⁻¹	0,41 bis 1,10	1,1 bis 2,2
Maximale Zuwachsrate in g TM m ⁻² Blattfläche Tag ⁻¹	50 bis 200	400 bis 500

Der Transpirationsquotient gibt an, wie viel Gramm Wasser durch Transpiration verloren gehen, wenn 1 g Kohlenstoff aus der Atmosphäre aufgenommen und photosynthetisch assimiliert wird

Nachteil des C4-Dicarbonsäure-Weges

- es werden 5 - 6 ATP sowie 2 NADPH pro fixiertem CO₂ benötigt
- Vergleich C3-Pflanzen: 3 ATP sowie 2 NADPH pro fixiertem CO₂

3. Regeneration des Kohlendioxid-Akzeptors

- die Regeneration der RubP aus Triosephosphat besteht darin, dass 5 C3-Skelette (Triosephosphat) in 3 C5-Skelette umgelagert werden → Calvin-Zyklus; bei der Umwandlung von Pentose-Phosphat zum Ribulose-1,5-Phosphat wird ATP verbraucht.

