

## **Kapitel 10.04 Photosynthese II - Assimilation**



Freies Lehrbuch der Biologie von H. Hoffmeister und C. Ziegler  
(unter GNU Free Documentation License, Version 1.2 (GPL)).

Die jeweils aktuellste Fassung finden Sie unter: <https://hoffmeister.it/index.php/biologiebuch>

**Inhalt**

Kapitel 10.04 Photosynthese II - Assimilation..... 1

  Inhalt..... 2

  Überblick über die Stoffwechselreaktionen..... 4

  Die Leistungen der Photosynthese..... 5

  Einfach energetische Betrachtung der Photosynthese..... 6

    Die Gibbs-Helmholtzgleichung:..... 6

  Licht ist nicht gleich Licht - Wiederholung aus dem Physikunterricht ;- )..... 7

  Das elektromagnetische Spektrum..... 7

    Zur Erinnerung - die metrische Skala..... 7

  Experimentelle Auftrennung des Lichtes in ein Spektrum..... 8

    Lichtabsorption..... 8

  Welche Lichtwellen werden von der Pflanze nun für die Photosynthese genutzt?..... 9

  Wie funktioniert die Absorption des Lichtes im Chloroplasten?..... 11

    V1: Isolation und Extraktion der Photosynthesepigmente aus Blättern..... 11

    V2: Chromatographische Trennung der Blattfarbstoffe..... 12

  Welche Blattpigmente gibt es?..... 13

    Typisches Chromatogramm im voll grünen Blättern (nach dem Frühling)..... 13

    Bau von Chlorophyll a und Chlorophyll b..... 13

  Das Chlorophyllmolekül im Detail..... 14

  Das Carotin ist ebenfalls ein Blattfarbstoff..... 15

  Die Chlorophyll-Absorptionskurve..... 16

  Was passiert mit dem Chlorophyllmolekül bei der Lichtabsorption?..... 17

    Was passiert mit den Valenzelektronen bei Anregung durch Licht?..... 17

      1. und 2. angeregter Zustand:..... 17

  Was geschieht generell, wenn ein Atom Licht absorbiert?..... 18

  Wie sieht diese Lichtabsorption beim Chlorophyll aus?..... 19

  Einfluss der Lichtqualität (Wellenlänge) auf die PS-Rate..... 20

  Vorgehensweise zur Aufklärung des Mechanismus der Photosynthese..... 22

    1. Chloroplastenthylakoide wurden in schwerem Wasser belichtet..... 22

    2. Hillreaktion (Robert Hill, ~ 1940)..... 22

  Der Versuch vom Emerson: Anregung von Farbstoffmolekülen..... 23

    Robert Emerson (1932):..... 23

  Die Lichtsammelfalle (light harvesting complex), der Beginn der Lichtreaktion..... 24

  Kleine Wiederholung der Redoxreaktionen und der Photolyse..... 25

  Die eigentliche Lichtreaktion im Detail - Was passiert mit der Energie des Photons?..... 26

    Die Photolyse des Wassers (Hill-Reaktion):..... 26

  Der wasserspaltende Komplex..... 27

  Anregung des Photosystems..... 28

  Das vereinfachte „Z-Schema“ der Lichtreaktion..... 29

  Redoxpotentiale der Lichtreaktion..... 30

  ATP..... 31

    Die Produktion von ATP..... 31

      b) Adenosintriphosphat..... 32

  Gesamtbilanz der Lichtreaktion..... 32

  Zusammenfassende Erklärung der Vorgänge der Lichtreaktion..... 33

  Zusammenfassende Erklärung der Vorgänge der Lichtreaktion..... 34

  Primärprodukte der Lichtreaktion..... 35

    a) Nicotinsäureamid- Adenosin-Dinukleotid-Phosphat:..... 35

  Energiebilanzen..... 36

    Energiebilanz der gesamten Photosynthese..... 36

    Energiebilanz der Lichtreaktion..... 36

  Energietransformation der Photosynthese..... 37

  Die Dunkelreaktion(en) (Calvin-Zyklus)..... 38

    1945 Melvin Calvin: Versuche mit der Alge „Chlorella“..... 38

  Wie hängen Licht und Dunkelreaktion zusammen?..... 39

  Die Einzelschritte der Dunkelreaktion..... 40

    d) Bruttogleichung der Dunkelreaktionen..... 40

Der gesamte Calvinzyklus.....	41
Phosphat ist mal $PO_4$ mal $H_2PO_4$ .....	42
Zusammenfassung: Dunkelreaktion(en) (Calvin-Zyklus).....	43
Häufig verwendete Abkürzungen:.....	43
Allgemeines.....	43
Die Dunkelreaktion lässt sich in 3 Teilschritte gliedern.....	43
Aufgaben zur Licht- und Dunkelreaktion:.....	44
Abhängigkeit der PS-Rate von Außenfaktoren.....	45
1. Abhängigkeit der Photosynthese vom Licht.....	45
2) Versuche von Blackman zum Einfluss der Temperatur und der Lichtstärke.....	46
Der Lichtkompensationspunkt (erst bei der Zellatmung wichtig).....	48
3) Unterschiede in der Lichtausnutzung bei Licht und Schattenpflanzen.....	49
4) Einfluss der Lichtqualität (Wellenlänge).....	50
5) Einfluss des $CO_2$ -Gehalts der Luft.....	51
6) Einfluss der Temperatur.....	52
Vergleich Licht und Dunkelreaktionen.....	53
Zusammenfassung der Photosynthese.....	54
Die Bedeutung der PS.....	55
Traubenzucker ist erst der Anfang.....	55
Photorespiration (Lichtatmung).....	57
C3-, C4- und CAM-Pflanzen.....	59
a) Internetrecherche.....	59
b) Kohlenstofffixierung bei C4-Pflanzen.....	60
Stoffwechsel der C4-Pflanzen im Detail:.....	61
Herkunft der Säurerestnamen:.....	62
Grafiken zu den C4-Pflanzen.....	63
c) Kohlenstofffixierung bei CAM-Pflanzen (= Crassulaceen-Säurestoffwechsel, Sukkulenz).....	65
Die Vorgänge in CAM-Pflanzen bei Tag und Nacht:.....	66
Vergleich zwischen C3-, C4- und CAM-Pflanzen.....	66
Vergleich C3-, C4- und CAM-Pflanzen.....	67
Stoffwechselwege sind keine geschlossenen chemischen Systeme.....	68
Fragen zur Wiederholung.....	69
a) Allgemeines zu Pflanzen und der Photosynthese.....	69

## Überblick über die Stoffwechselreaktionen

### Anabolismus

(= aufbauender Stoffwechsel)

**E +** energiearme einfache anorganische Stoffe **Assimilation** → komplexe, energiereiche organische Stoffe

endergonisch und endotherm  
(kein freiwilliges Ablaufen und unter Energieverbrauch)

Bsp.: **Photosynthese**

### Katabolismus

(= abbauender Stoffwechsel)

komplexe, energiereiche organische Stoffe **Dissimilation** → energiearme anorganische Stoffe + E

exergonisch und exotherm  
(freiwillige Reaktion und unter Energiefreisetzung)

Bsp.: **Zellatmung**

**In meinem Kanal findet ihr insgesamt 6 Videos zur Photosynthese:**

- Teil 1: <https://youtu.be/xtEEsuyIuh0>
- Teil 2: <https://youtu.be/RmCltRWnPyk>
- Teil 3: <https://youtu.be/N-Cgz7FI2M8>
- Teil 4: <https://youtu.be/KmjEqIA6fAs>
- Teil 5: [https://youtu.be/ua\\_2bEj3Qhg](https://youtu.be/ua_2bEj3Qhg)
- C4/CAM-Pflanzen: <https://youtu.be/40UdyYB6FDM>

#### **Zusatzinformationen:**

- [https://de.wikipedia.org/wiki/Freie\\_Enthalpie](https://de.wikipedia.org/wiki/Freie_Enthalpie)
- <https://de.wikipedia.org/wiki/Enthalpie>
- <https://de.wikipedia.org/wiki/Gibbs-Helmholtz-Gleichung>

### Die Leistungen der Photosynthese

Eine mittlere Buche mit einer Höhe von 20m und einem Kronendurchmesser von ca. 12m hat:

- 20000 Blätter
- 1200m<sup>2</sup>
- 15000m<sup>2</sup> Zelloberfläche für den Gasaustausch. (ca. 2 Fußballfelder)

Pro Tag werden folgende Stoffe gewechselt:

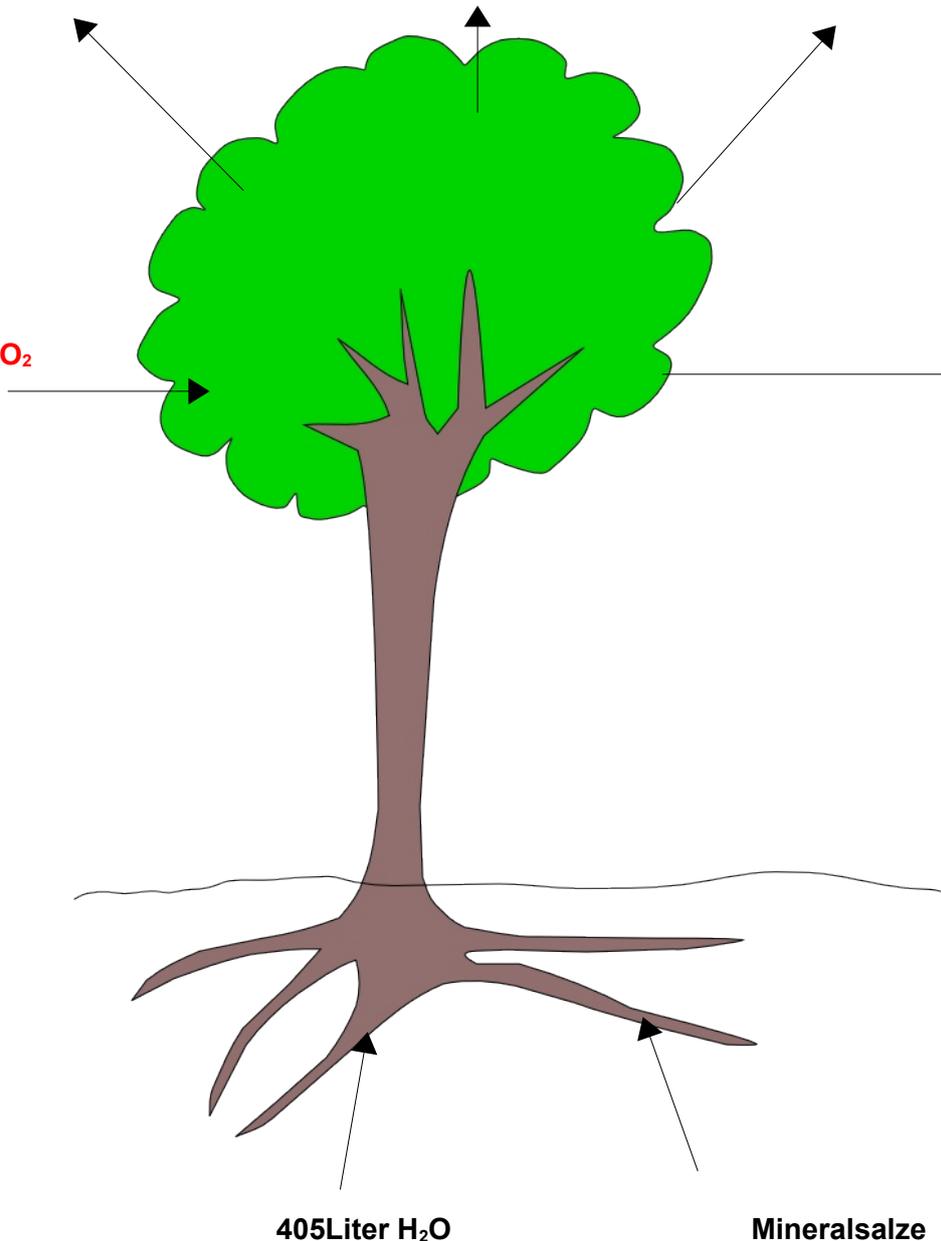
9400Liter O<sub>2</sub>  
(Tagesbedarf von ca. 10 Menschen)

400Liter H<sub>2</sub>O

36000Liter regenerierte Luft

9400l CO<sub>2</sub>

12kg Zucker



Das aufgenommene Wasser verdunstet zum überwiegenden Teil. Ein geringer Anteil allerdings wird für die Photosynthese benötigt. Aus diesem Anteil entsteht auch der abgegebene Sauerstoff (nicht wie früher geglaubt wurde aus dem Kohlenstoffdioxid)!

Das aufgenommene Kohlenstoffdioxid wird unter Energiebedarf in Zucker und andere Kohlenhydrate (wie Stärke) umgewandelt.

### Einfach energetische Betrachtung der Photosynthese

Die bekannte Grundgleichung der Photosynthese zeigt, dass es eine endotherme Reaktion ist, welche mit Lichtenergie abläuft:



Diese Lichtenergie wird durch komplexe Vorgänge umgewandelt und in Form von Traubenzucker ( $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ) gespeichert.

Betrachtet man nun die Photosynthese genauer, so stellt man fest, dass die Reaktionen insgesamt betrachtet nicht nur endotherm, sondern auch endergonisch sind:

#### Die Gibbs-Helmholtzgleichung:

Die Gibbs-Helmholtzgleichung gibt Auskunft darüber, ob chemische Reaktionen freiwillig ablaufen. Mithilfe dieser Gleichung können auch Vorhersagen über das freiwillige Ablaufen einer chemischen Reaktion getroffen werden.

$$\Delta G = \Delta H - T \cdot \Delta S$$

Wenn  $\Delta G < 0$  ist, kann die Reaktion freiwillig ablaufen. Solche Reaktionen nennt man exergonisch. Dies ist besonders bei exothermen Reaktionen der Fall, da sie einen negativen Wert für  $\Delta H$  haben.

Endergonische Reaktionen ( $\Delta G > 0$ ) hingegen laufen nicht freiwillig ab.

**Achtung:** Die Gibbs-Helmholtz-Gleichung bestimmt die freie Enthalpie ( $\Delta G$ ), welche nicht mit der Reaktionsenthalpie ( $\Delta H$ ) verwechselt werden sollte!

Eine weitere Größe, welche in dieser Gleichung auftritt, ist  $\Delta S$ . S gibt in dieser Gleichung die natürliche „Unordnung“ an, welche auch Entropie genannt wird. Insgesamt ist das Konzept der Entropie schwer zu verstehen. Es handelt sich, wie bei  $\Delta G$  und  $\Delta H$  um thermodynamische Größen.

#### **Ein einfaches Beispiel kann aber die Entropie verdeutlichen:**

Verbrennt man Zucker zu Kohlenstoffdioxid, so entsteht aus einem Feststoff ein Gas. Das Volumen nimmt also zu und auch die Teilchen werden sich anschließen schneller bewegen. Die „Unordnung“/ Entropie hat also zugenommen, folglich bekommt  $\Delta S$  einen höheren Wert.

Bei der Photosynthese reagieren nun 2 Gase zu einem Feststoff und einem Gas (aus 12 Molekülen werden 7). Die Entropie nimmt also ab.

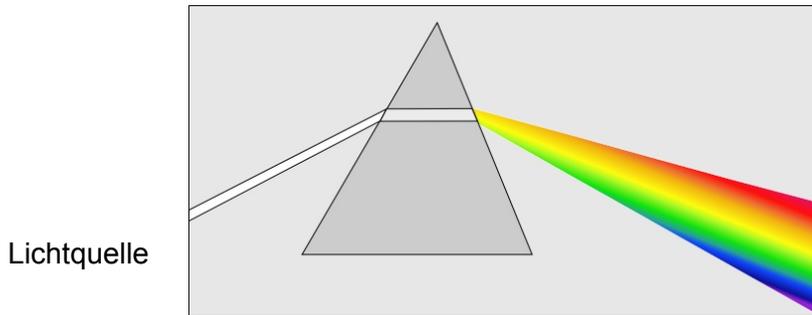
#### **Bezug zur Photosynthese:**

Die Photosynthese ist endotherm, also ist  $\Delta H > 0$ , die Entropie nimmt ab ( $\Delta S < 0$ ). Wenn man nun eine Abschätzung macht und für die Enthalpie Werte mit positiven Vorzeichen einsetzt und für Entropie einen Wert mit negativem Vorzeichen, so ist bei 25°C ( $T = 298\text{K}$ ) der Wert für G auch positiv:

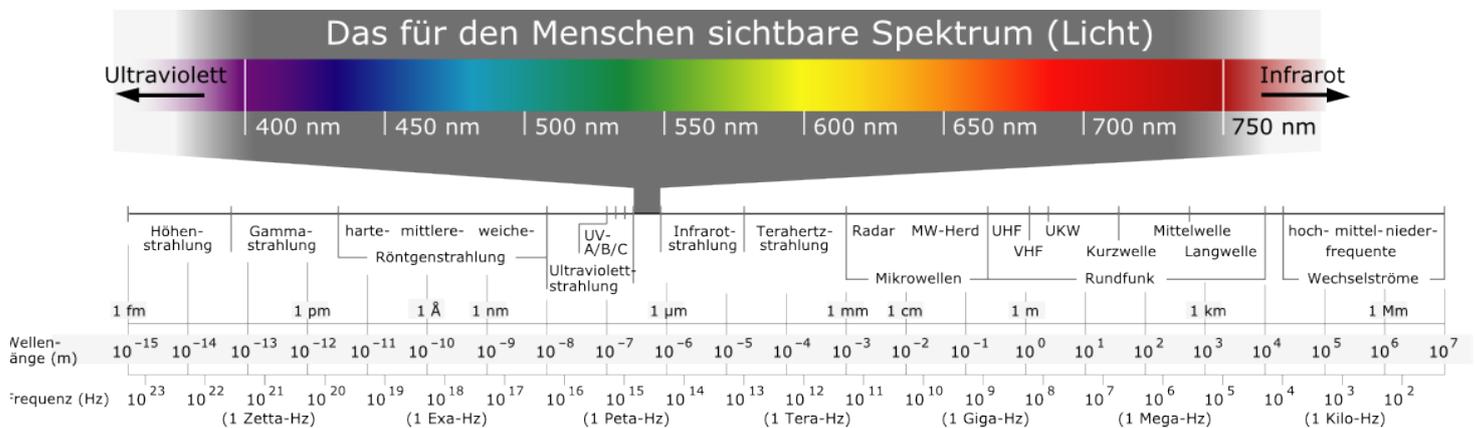
$$\begin{array}{l} \Delta_{\text{R}}H > 0 \\ \Delta_{\text{R}}S < 0 \end{array} \Rightarrow \begin{array}{l} \Delta G = \Delta H - T \cdot \Delta S \\ \Delta_{\text{R}}G = + 2875 \text{ kJ/mol (endergonische Reaktion)} \end{array}$$

**Licht ist nicht gleich Licht - Wiederholung aus dem Physikunterricht ;-)**

Das Prisma trennt weißes Licht in seine Spektralfarben auf:



**Das elektromagnetische Spektrum**



Quelle Bild: GNU-Lizenz für freie Dokumentation & cc-by-sa by Wikicommonsuser Anony & Jailbird & Horst Frank: Lizenz: [https://de.wikipedia.org/wiki/GNU\\_General\\_Public\\_License](https://de.wikipedia.org/wiki/GNU_General_Public_License) [https://commons.wikimedia.org/wiki/Image:Electromagnetic\\_spectrum.svg](https://commons.wikimedia.org/wiki/Image:Electromagnetic_spectrum.svg); <https://www.zeitmaschinen.com/svg/Spektrum.svg>

**Zur Erinnerung - die metrische Skala**

- Meter **m**  $10^0\text{m} = 1$
- Dezi **dm**  $10^{-1}\text{m} = 0,1\text{m}$
- Zenti **cm**  $10^{-2}\text{m} = 0,01\text{m}$
- Milli **mm**  $10^{-3}\text{m} = 0,001\text{m}$
- Mikro  **$\mu\text{m}$**   $10^{-6}\text{m} = 0,000\ 001\text{m}$
- Nano **nm**  $10^{-9}\text{m} = 0,000\ 000\ 001\text{m}$
- Piko **pm**  $10^{-12}\text{m} = 0,000\ 000\ 000\ 001\text{m}$

**Wichtige Zusatzinformationen zum Verständnis:**  
[https://de.wikipedia.org/wiki/Elektromagnetisches\\_Spektrum](https://de.wikipedia.org/wiki/Elektromagnetisches_Spektrum)

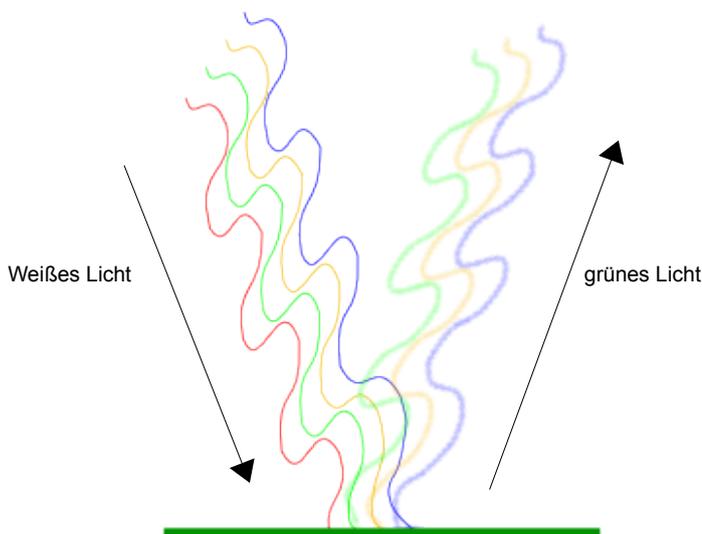
## Experimentelle Auftrennung des Lichtes in ein Spektrum

V1: Auftrennung weißen Lichtes mithilfe der optischen Bank und einem Prisma.

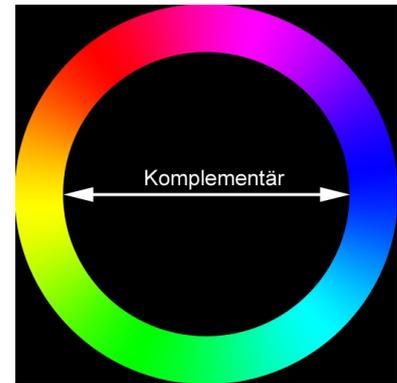
**S: Weißes Licht setzt sich aus vielen einzelnen Wellenlängen zusammen. Menschen sehen dabei nur die Wellenlängen in dem Bereich von ca. 400-760nm. Je langwelliger Lichtwellen sind (also sich mehr dem roten Bereich nähern), desto energieärmer sind sie. Ultraviolettes Licht ist besonders energiereich.**

### Lichtabsorption

Wird aus dem Spektrum des weißen Lichtes eine Wellenlänge absorbiert, d.h. von einem betreffendem Stoff aufgenommen und in eine andere Energieform umgewandelt, dann erscheint der Stoff in der Komplementärfarbe des absorbierten Lichts.



Die Oberfläche wirkt grün, weil rotes Licht absorbiert wird!



Quelle Bild:Wikicommonsuser Golden Arm;  
<https://de.wikipedia.org/wiki/Bild:Komplementär.png>,  
 Lizenz: GNU Free Documentation License, Version 1.2,  
[https://en.wikipedia.org/wiki/GNU\\_Free\\_Documentation\\_License](https://en.wikipedia.org/wiki/GNU_Free_Documentation_License)

**Sonnenlicht bzw. weißes Licht lässt sich mithilfe eines Prismas in die Spektralfarben zerlegen.**

**Stoffe, welche einen Teil des sichtbaren Lichts absorbieren, erscheinen farbig (in der zum absorbierten Licht komplementären Farbe, man sieht also die Mischfarbe, die sich aus den nicht absorbierten Wellenlängenbereichen ergibt!)**

**Fehlen Frequenzen im Lichtspektrum, erscheint ein Gegenstand in der Komplementärfarbe. Beispiele von Komplementärfarben sind: gelb-violett, rot-grün, blau-orange.**

### Zusatzinformationen:

<https://de.wikipedia.org/wiki/Lichtabsorption>  
<https://de.wikipedia.org/wiki/Komplementärfarbe>

**Welche Lichtwellen werden von der Pflanze nun für die Photosynthese genutzt?**

**V2:** Nachweis der selektiven Strahlungsabsorption einer Chlorophylllösung. Dazu wird eine Küvette mit etwas Chlorophylllösung gefüllt und in den Strahlengang der optischen Bank gehalten.



Aufbau der optischen Bank - noch ohne Rohchlorophylllösung

**B:** Licht im Bereich der blauen und roten Wellenlängen wird absorbiert. Im gelb-grünen Bereich wird Licht durchgelassen (die berühmte Grünlücke). Deshalb wirken Pflanzenblätter auf uns auch grün!

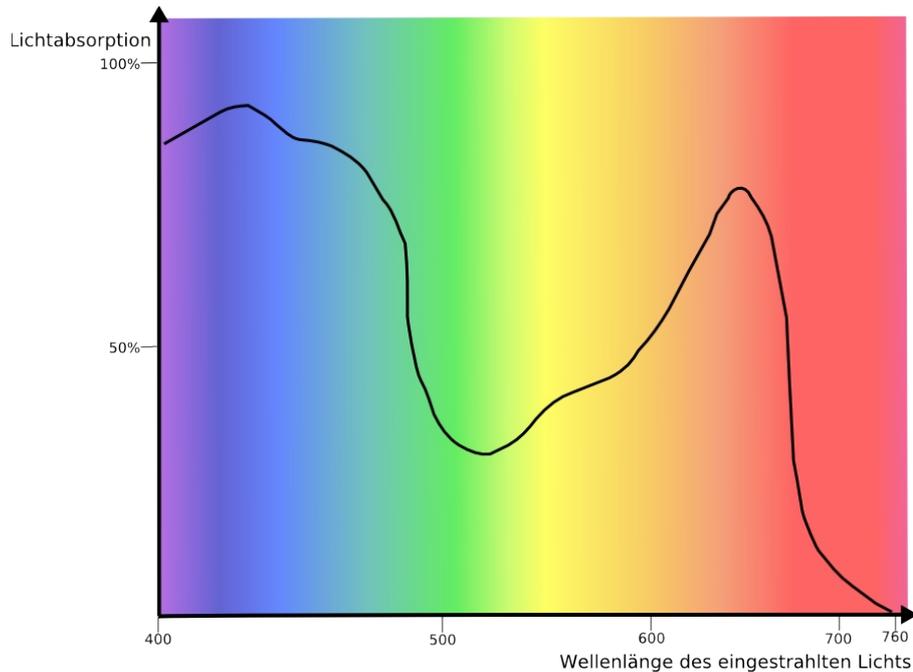
Oben: Normales Lichtspektrum →



Unten: Lichtspektrum durch eine Rohchlorophylllösung. →

**S:** Man sieht, es fehlen Farben, also Wellenlängen, der entsprechenden Farben. Diese Lichtenergie ist nun im Chlorophyll!  
 => Rohchlorophylllösung absorbiert mehrere Wellenlängen des weißen Lichts. Dabei absorbiert die Rohchlorophylllösung vor allem im blau-violetten und im orange-roten Bereich. Diese Energie wird dann für die Photosynthese genutzt. Im grünen Bereich wird viel weniger absorbiert. Man spricht auch von einer Grünlücke.

Wenn man nun einzelne Wellenlängen nacheinander auf die Rohchlorophylllösung gibt und die Lichtabsorption misst, kommt man zu folgendem Diagramm:



=> blaues und rotes Licht werden vom Blatt für die Photosynthese besonders stark aufgenommen (absorbiert)!

**Da grünes Chlorophyll nicht den kompletten Bereich absorbieren kann, folgt daraus, dass es noch weitere Farbpigmente in der Thylakoidmembran geben muss, welche ebenfalls einfallendes Licht absorbieren.**

**V3:** Messung der Lichtabsorption einer Chlorophyll-Pigmentlösung in Abhängigkeit von der Wellenlänge mithilfe eines Photometers

V: Eine Rohchlorophylllösung wird im Photometer untersucht. Das Photometer misst jeweils den Lichtdurchlass (Transmission) in Abhängigkeit von der Wellenlänge.

#### Aufgaben:

1. Warum sind die ultravioletten Strahlen der Sonne für Menschen besonders gefährlich?
2. Welche Reaktionen bewirkt ultraviolettes Licht bei menschlicher Haut (und dem Erbgut)?
3. Man kann das ultraviolette Licht in drei Bereiche aufteilen: UVA, UVb und das besonders kurzwellige UVC. Was vermutest Du, welches UV Licht in Sonnenbänken Verwendung findet?

### Wie funktioniert die Absorption des Lichtes im Chloroplasten?

Mithilfe des Photometers weiß man nun schon recht genau, welche Wellenlängen absorbiert werden. Aber die Ursache ist noch nicht geklärt. Zur genaueren experimentellen Untersuchung muss man den Stoff Chlorophyll untersuchen!

**Material:** grüne Blätter, Quarzsand, Kalk

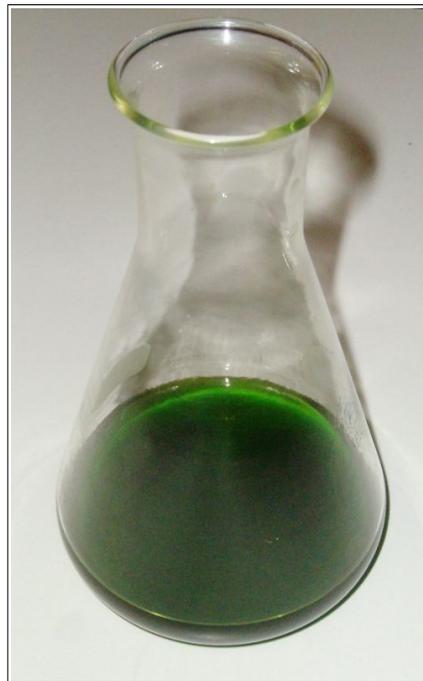
**Geräte:** Schere, Mörser mit Pistill, Messzylinder 100 ml, Trichter mit Filterpapier, Erlenmeyerkolben, Kapillaren, DC-Platten Kieselgel, Chromatographiegläser, Laufmittel

### V1: Isolation und Extraktion der Photosynthesepigmente aus Blättern

Mit diesem Versuch soll ein Rohchlorophyllextrakt gewonnen werden. (im LK u.U. Extraktion von Chlorophyll a und Chlorophyll b). Dazu werden 5-10g Blätter, z.B. vom Efeu, einer Spatelspitze Quarzsand (sowie minimal Kalk<sup>1</sup> oder Calciumhydrogencarbonat) und einem Lösungsmittel im Mörser zerrieben. Als Lösungsmittel bieten sich geringe Mengen Spiritus (96%iges Ethanol<sup>2</sup>) oder Propanon (=Aceton, Vorsicht leichtflüchtig!) an. Anschließend wird die noch grob verunreinigte Lösung filtriert.

B: Es entsteht eine grüne Farbstofflösung (= Pigmentextrakt).

S: Die Lösung enthält Chlorophyll und andere Blattfarbstoffe.



<sup>1</sup> Kalk oder Calciumhydrogencarbonat verhindert die Einlagerung von Protonen anstelle des Magnesiumions im Chlorophyllmolekül (Phaeophytinbildung, Farbe: von grün nach oliv)

<sup>2</sup> Der ethanolsche Extrakt kann gekühlt einige Tage aufbewahrt werden.

## V2: Chromatographische Trennung der Blattfarbstoffe

Allgemeines zur Chromatographie: Unter Chromatographie versteht man eine Trennungsmethode, welche Stoffe hinsichtlich ihrer Affinität zu einem Fließmittel auftrennt. Ist Wasser das Lösungsmittel, so ist die jeweilige Polarität der Moleküle ausschlaggebend für die Trennung. Ist das Lösungsmittel apolar, so entscheidet der apolare Charakter der zu untersuchenden Substanz über die Trennung. Da diese Methode zuerst mit Farbstoffen durchgeführt wurde (chromos = Farbe), wurde die Methode so benannt. Sie eignet sich prinzipiell aber auch für nicht farbige Stoffe.

Die grüne Farbstofflösung wird mit feinen Kapillarröhrchen (z.B. mit Glaspipetten) auf sogenannte Dünnschichtchromatographieplatte (=DC-Platten) aus Kieselgel oder Aluminiumoxid 1cm über dem unteren Rand aufgetragen.

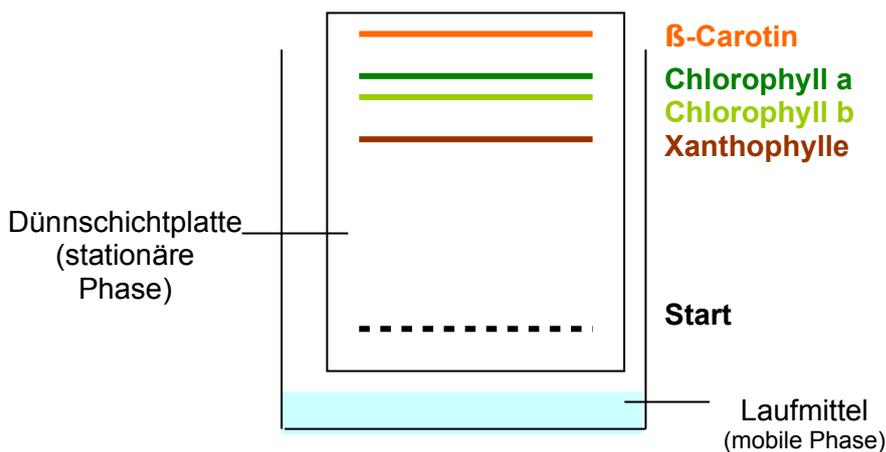
Diese Platte wird dann in ein Chromatographieglas in das Fließmittel gestellt und dort möglichst erschütterungsfrei stehen.

### Das Fließmittel sollte entweder eine Mischung sein aus:

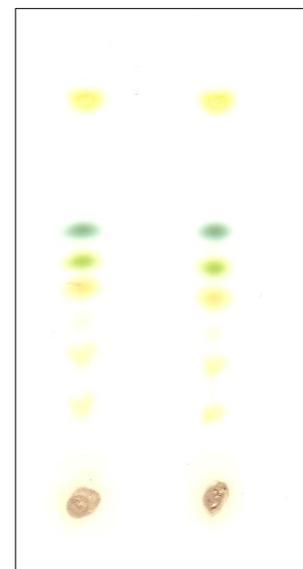
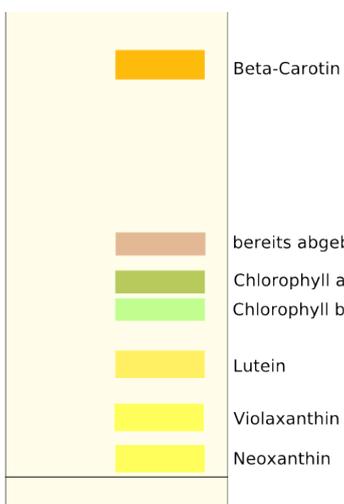
- Petroleumbenzin (100-140°C), Isopropanol und Aqua dest, im Verhältnis 100:10: 0.25
- Methanol (Vorsicht sehr giftig), Aceton und Aqua dest, im Verhältnis 30:20: 1
- einfache Ergebnisse erhält man schon mit reinem Spiritus als Lösungsmittel.

Bei sorgfältigem Arbeiten wird das Laufmittel nicht verunreinigt und kann wiederverwendet werden.

**B:** Es lassen sich mindestens vier „Banden“ unterscheiden.



**S:** Das „Blattgrün“ besteht aus mehreren Farbpigmenten



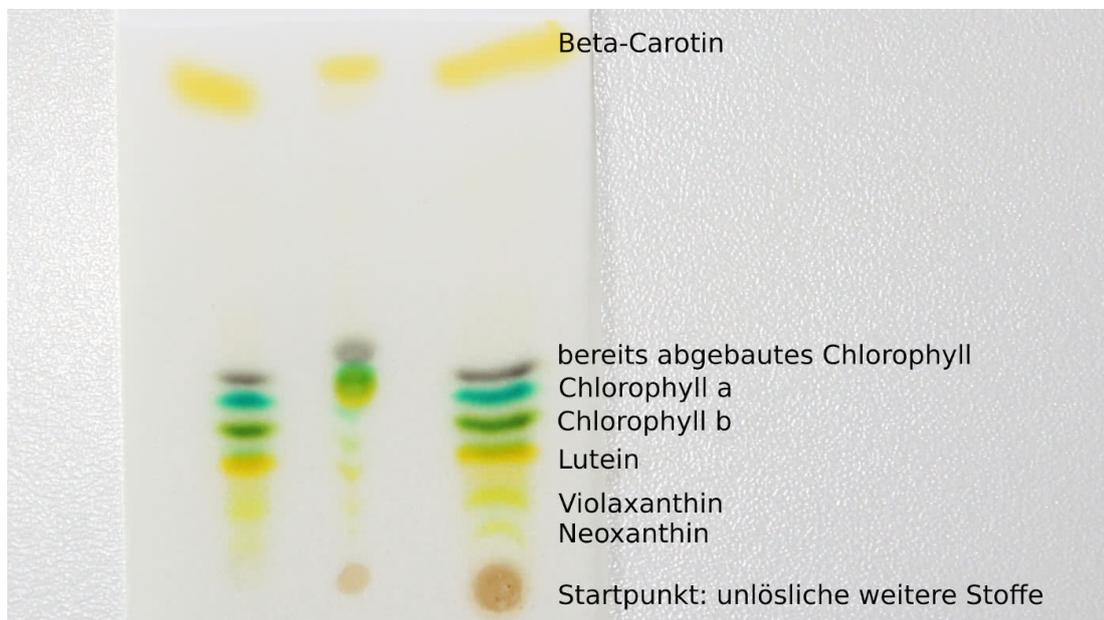
Typisches Chromatogramm einer Rohchlorophylllösung (in Laufmittel b)

**Welche Blattpigmente gibt es?**

Farbpigment	Vorkommen
Chlorophyll a	zu finden in fast allen Grünpflanzen
Chlorophyll b, (c,d,e in Algen)	nur in Sprosspflanzen und Grünalgen
α;β;γ-Carotin	zu finden in fast allen Grünpflanzen
Xanthophylle	zu finden in fast allen Grünpflanzen
Phycoerythrin	nur in Rotalgen und Blaualgen
Phycocyanin	nur in Rotalgen und Blaualgen
Bakterienchlorophyll	Nur in photosynthetisch aktive Bakterien

Carotine und Xanthophylle werden in der Regel mit dem Begriff „Carotinoide“ zusammengefasst.

**Typisches Chromatogramm im voll grünen Blättern (nach dem Frühling)**

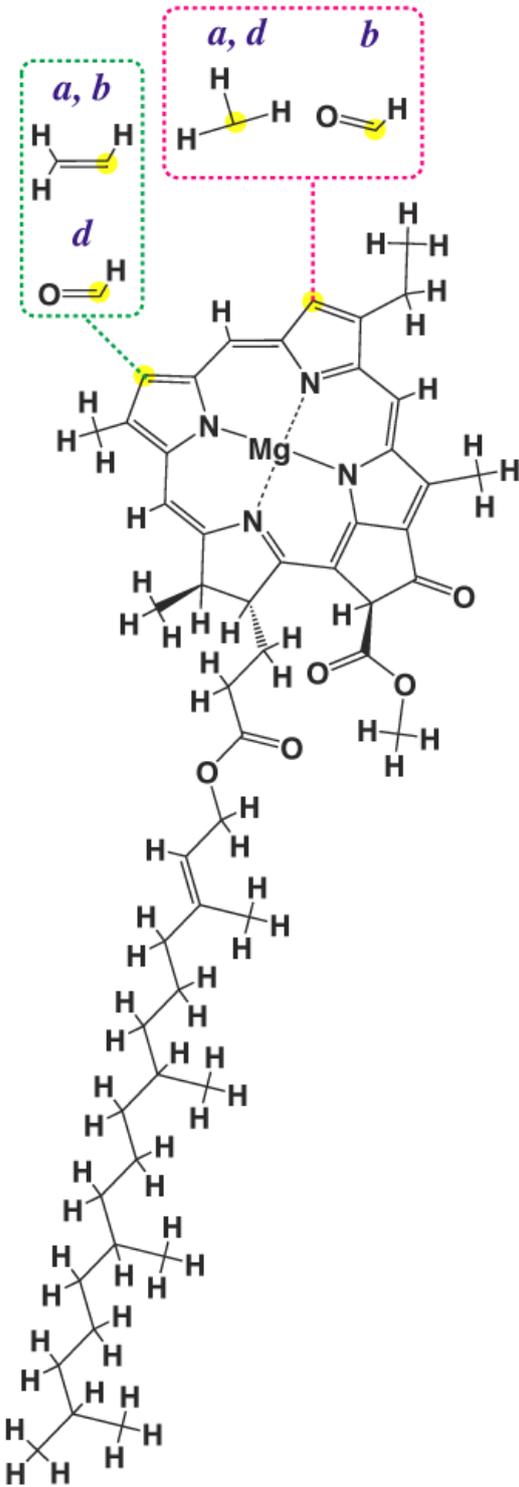


**Bau von Chlorophyll a und Chlorophyll b**

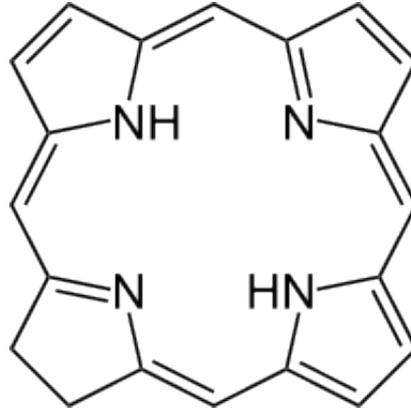
- zentraler Bestandteil ist der Porphyrinring mit  $Mg^{2+}$  als Zentral-Ion (ähnlich gebaut wie Häm-Molekül im Hämoglobin-Molekül mit  $Fe^{2+}$ -Ionen)
- 11 konjugierte BP (mesomeres  $\pi$ -Elektronensystem)  
=>  $\pi$ -Elektronen leicht durch Licht anregbar
- Chlorophylle sind mit in Form von Protein-Chlorophyll-Komplexen in die Thylakoidmembranen eingelagert

**Das Chlorophyllmolekül im Detail**

**Chlorophyll a und b (und d)**



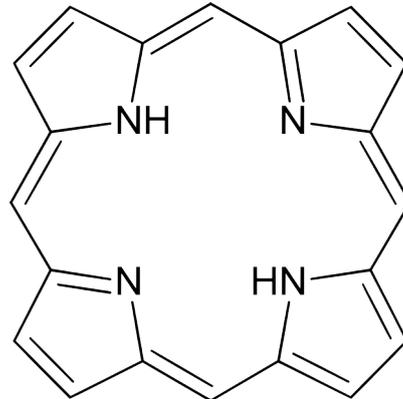
**Chlorin ist das Grundmolekül**



Quelle Bild: Public domain by Wikicommonsuser Neurotiker - Danke  
<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chlorin.svg>

**Chlorin ist dem Porphin ähnlich und wird auch manchmal so bezeichnet.**

**Porphin:**



Quelle Bild: Public domain by Wikicommonsuser Neurotiker - Danke  
<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Porphin.svg>

An das Chlorophyllmolekül ist noch ein Enzym angelagert. Es ist nicht eingezeichnet!

—————▶ Der Kettenrest heißt auch Phytolkette

Quelle Bild: Public domain by Wikicommonsuser Andreas 06 - Thank you; [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chlorophyll\\_structure.svg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chlorophyll_structure.svg)

**Zusatzinformationen:**

<https://de.wikipedia.org/wiki/Porphin>

<https://de.wikipedia.org/wiki/Chlorin>

Sehr gutes Bild: [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:LH2\\_Struktur.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:LH2_Struktur.jpg)

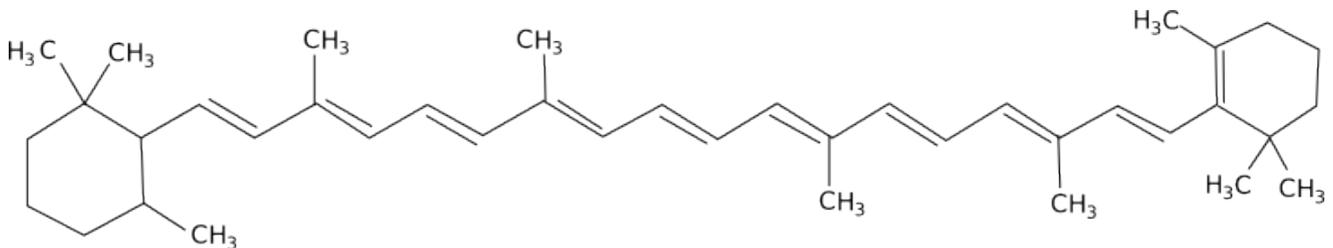
### Das Carotin ist ebenfalls ein Blattfarbstoff

**$\beta$ -Carotin** (Beta-Carotin) ist als Farbstoff in den inneren Chloroplastenmembranen zu finden. Seine Aufgabe besteht unter anderem Licht nicht gelb-oranger Wellenlängen zu absorbieren und diese Energie den Photosystemen nutzbar zu machen.

Bei Tieren mit Linsenaugen wird es ebenfalls verwendet. Mit der Nahrung aufgenommen, wird es durch Enzyme minimal zu dem Sehfärbstoff Retinol verändert (auch Vitamin A genannt).

Weiterhin wird es als Lebensmittelfarbe E 160 verwendet.

Anzumerken ist, dass es im Verdacht steht, bei Rauchern die cancerogene Wirkung der Teerprodukte deutlich zu verstärken. Wie bei all den anderen 1000 krebserregenden Stoffe, welche beim Rauchen entstehen, dürfte das den Rauchern aber auch egal sein.

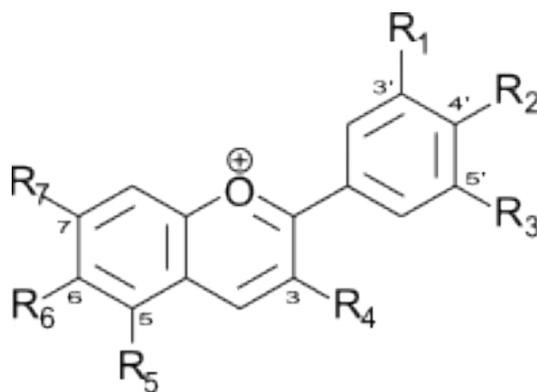


#### **Für Chemiefreaks:**

Damit ein Stoff farbig ist, muss aus dem Lichtspektrum bestimmte Wellenlängen herausfiltern können. Die gelingt nur, wenn weitläufige konjugierte- $\pi$ -(Doppelbindungs)-Elektronensysteme vorliegen. Die ist beim Carotin der Fall. Im Falle des Chlorophylls ist das System sogar noch größer, da ein mesomeres Ringsystem vorliegt.

#### **Zusatzinformationen:**

Weitere Blattfarbstoffe sind z.B. die Xanthophylle, Phycobiline (=Proteine) sowie die Anthocyane. Letztere sind u.a. für die Blattfärbung im Herbst verantwortlich<sup>3</sup>:



Quelle Bild: Public domain by Wikicommonsuser Ayacop - Thank you; <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Anthocyanines.svg>

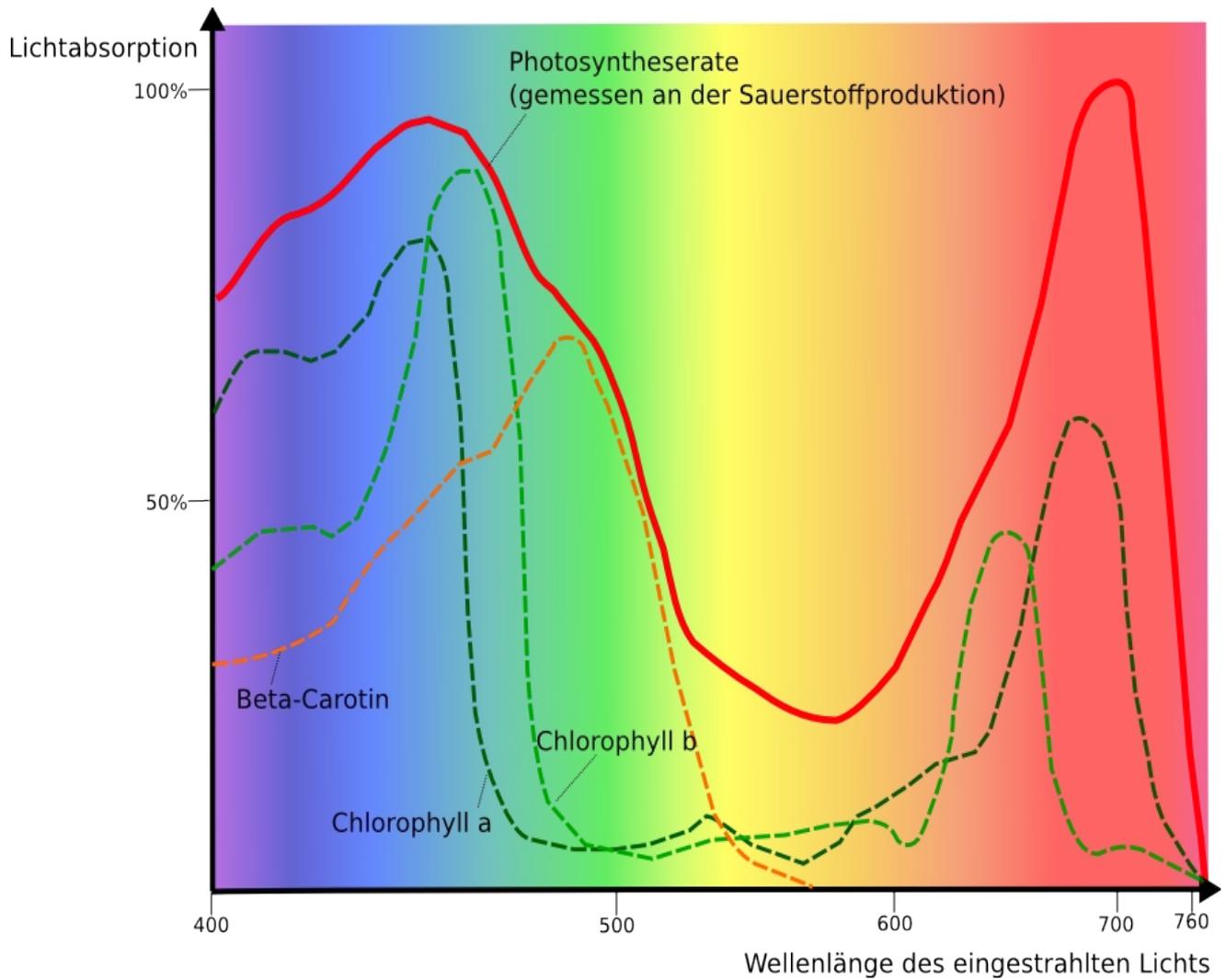
#### **Zusatzinformationen:**

<https://de.wikipedia.org/wiki/Anthocyane>

<https://de.wikipedia.org/wiki/Xanthophylle>; <https://en.wikipedia.org/wiki/Xanthophyll> (ausführlicher)

<sup>3</sup> Quelle Bild des Anthocyanins: Public domain, <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/51/Anthocyanines.svg>

### Die Chlorophyll-Absorptionskurve



Blaue und rote Lichtanteile werden absorbiert, grüne nicht.  
 => Die Pflanze reflektiert also grünes Licht.

**Aufgaben:**

1. Wie können die Einzelkurven (also nicht die dicke rote) mithilfe eines Photometers bestimmt werden?
2. Die rote Kurve wird durch die Abgabe von Sauerstoff gemessen. Kann die rote Kurve durch die Einzelkurven erklärt werden?

## Was passiert mit dem Chlorophyllmolekül bei der Lichtabsorption?

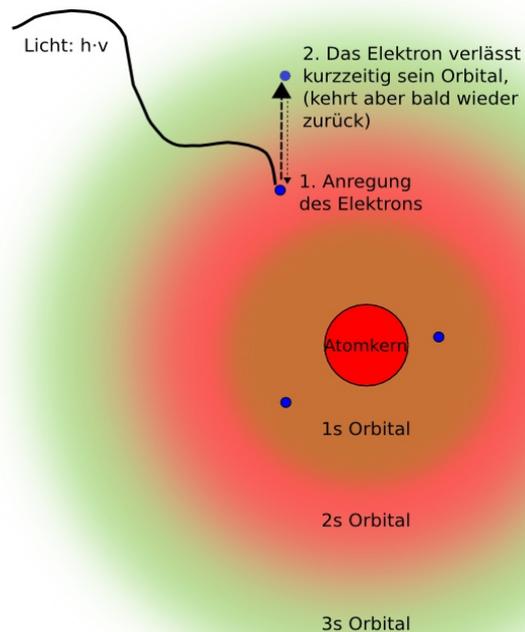
### **Der Aufbau von Atomen:**

Atome sind aus einem Kern (aus Neutronen und Protonen) und Elektronen aufgebaut. Die Elektronen bewegen sich um den Atomkern. Dabei hat nicht jedes Elektron den gleichen Abstand vom Atomkern. Je nach Energiegehalt befinden sich Elektronen näher oder entfernter vom Atomkern. Man spricht in diesem Zusammenhang auch von Aufenthaltswahrscheinlichkeiten oder Orbitalen (bzw. früher von Schalen). Obwohl alle Elektronen sich meistens in den für sie wahrscheinlichen Bereichen aufhalten, sind für die Absorption von Lichtwellen und deren Photonen, welche genau wie Elektronen ja auch kleine Teilchen darstellen, nur die äußeren Elektronen, also die Valenzelektronen von Belang.

### Was passiert mit den Valenzelektronen bei Anregung durch Licht?

Lichtenergie (also Photonen) regt die Valenzelektronen an und führt dazu, dass sie einen Energieimpuls bekommen. Vergleichbar mit einer Billardkugel, welche eine Kollision erfährt (man spricht von „Anregung“). Je nach Energiegehalt des Lichts (also letztlich je nach der Wellenlänge!) können Valenzelektronen sich durch Lichtanregung weiter vom Atomkern entfernen. Man spricht vom ersten und zweiten Anregungszustand.

Für Licht bzw. die Energie der Photonen wird oft die Formel  $h \cdot \nu$  (Aussprache: mü) verwendet. Die Anregung eines Elektrons mit Energie absorbiert die Energie des Photons, d.h. es fand eine Energieübertragung statt. Gleichzeitig wurde dem Lichtspektrum diese eine Wellenlänge „entfernt“.



### 1. und 2. angeregter Zustand:

Nun kann sich das Elektron natürlich nicht beliebig weit vom Atomkern entfernen. Bei normaler Anregung gelangt es in den sogenannten **ersten Anregungszustand**, bei sehr starker Lichtenergie (blaues Licht) gelangt es sogar in den **zweiten angeregten Zustand**.

Es ist zwar nicht Heimweh, sondern vielmehr die Anziehung des Kerns, die das Elektron dazu veranlasst, wieder in seinen Ursprungszustand (den nicht-angeregten) zurückzukehren.

### Was passiert aber mit der vorher absorbierten Energie?

Das Elektron fällt zurück und die Energie wird dabei abgegeben. Dies kann in verschiedener Form stattfinden (als Fluoreszenzlicht, d.h. es wird wieder ein Photon abgegeben (emittiert), aber auch in Form von elektrochemischer „Aktivierungsenergie“).

Dieser „Rückfall“ des Elektrons wird bei der Photosynthese letztlich ausgenutzt und die dabei abgegebene Energie genutzt.

### Zusatzinformationen:

<https://de.wikipedia.org/wiki/Atommodell>

<https://de.wikipedia.org/wiki/Orbital>

<https://de.wikipedia.org/wiki/Aufenthaltswahrscheinlichkeit>

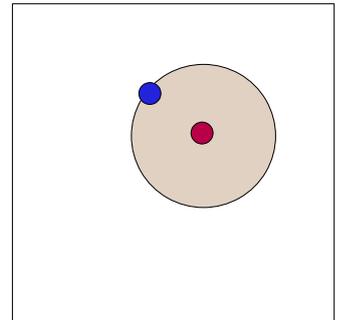
<sup>4</sup> Licht unterliegt dem Welle-Teilchen Dualismus: Es ist gleichzeitig Welle und Teilchen. Vereinfacht kann man sagen, dass Photonen eine andere Erscheinungsform der Lichtwelle sind.

### Was geschieht generell, wenn ein Atom Licht absorbiert?

Wenn man ein Wasserstoffatom, mit seinem einfachen Aufbau betrachtet, dann kann man am ehesten die Vorgänge der Absorption verstehen. Beim Chlorophyllmolekül finden ähnliche Vorgänge statt, nur sind sie dort aufgrund der komplexen Struktur des Chlorophyllmoleküls vielfältiger.

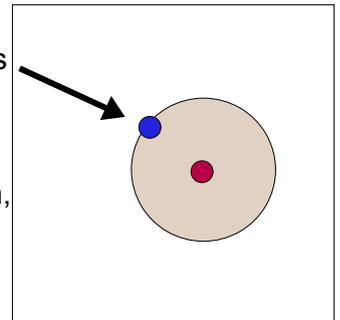
Ein Elektron (blau) bewegt sich um den Atomkern (rot) des Wasserstoffatoms. Der Bereich, in dem es sich bewegt, ist der Bereich der ersten Elektronenhülle (auch früher Schale genannt).

Der Atomkern ist positiv geladen und hat eine recht hohe Anziehungskraft auf das negative Elektron. Wollte man das Elektron entfernen, muss Energie aufgebracht werden, um diese Anziehungskraft zu überwinden. Das Elektron befindet sich im sogenannten Grundzustand.



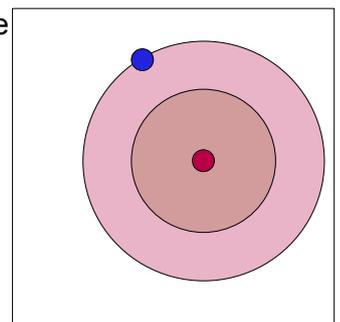
Gelangt ein Lichtstrahl (also ein Photon/ Lichtquant) auf das Atom, so verfügt dieser auch über Energie. Der Betrag dieser Energie ist von der Wellenlänge des Photons abhängig. Rote Photonen (also rotes Licht) ist weniger energiereich als blaues.

Diese Lichtenergie wird nun auf das Atom und somit auf das Elektron übertragen, da ja grundsätzlich keine Energie verloren geht (siehe Energieerhaltungssatz).



Das Elektron verfügt nun über einen größeren Energiebetrag und kann sich nun schneller und v.a. weiter vom Atomkern hinwegbewegen. Die zusätzliche Energie hilft die starke Anziehungskraft des Atomkerns zu überwinden.

Das Elektron befindet sich nun auf einem höheren Energieniveau (=1. angeregter Zustand). Bei starkem Lichteinfall kann das Elektron auch bis in den 2. angeregter Zustand gelangen. Dieser entspricht dann mit einem sehr hohen Energieniveau der 3. Elektronenhülle des Wasserstoffatoms.

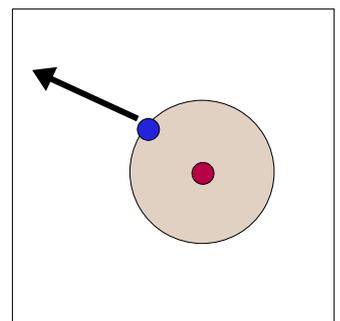


Elektrochemisch betrachtet hat das Wasserstoffatom zuerst ein recht positives Redoxpotential, nach der Anregung nun ein negatives.

=> Das angeregte Wasserstoffatom kann nun leichter sein Elektron abgeben (und somit oxidiert werden).

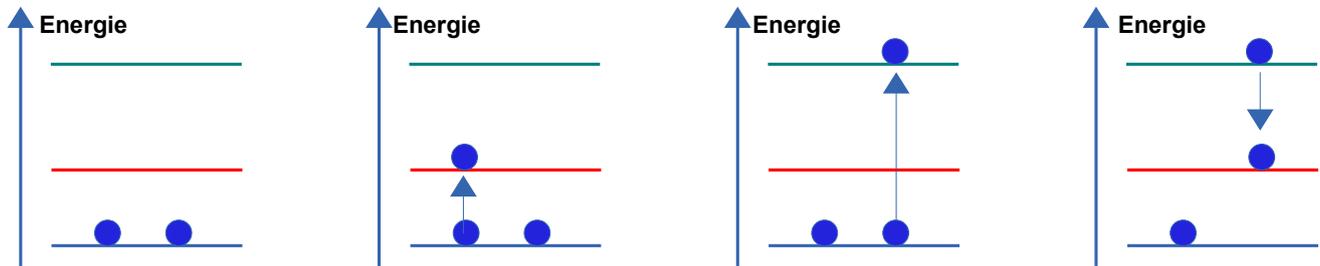
**Generell gilt: Angeregte Atome und Moleküle werden leichter (durch Abgabe eines Elektrons) oxidiert und sind somit gut Reduktionsmittel.**

Das Elektron kann nur unter Abgabe von Energie (z.B. in Form von Fluoreszenzlicht) nun wieder in seinen Grundzustand zurückgelangen.



### Wie sieht diese Lichtabsorption beim Chlorophyll aus?

Chlorophyll absorbiert vor allem rotes und blaues Licht. Mit dem einem vereinfachten Orbitalmodell kann man leicht sehen, warum Redoxpotential von Chlorophyll nach Lichtabsorption so stark negativ wird. Elektronen des unbelichteten Chlorophyll befinden sich im Grundzustand (untere waagerechte Linie). Durch Lichtanregung gelangen diese Elektronen in angeregte Zustände.



**Unbelichtet:**  
2 e<sup>-</sup> im Grundzustand

**Belichtung mit rotem Licht:**  
Durch rotes Licht wird das Elektron so angeregt, dass es in den ersten angeregten Zustand gelangt. Das Redoxpotential des Chlorophylls steigt an  
Erinnere Dich: Reduktion ist die Aufnahme von e<sup>-</sup>

Der erste angeregte Zustand wird auch erster Singulettzustand genannt.

**Belichtung mit blauem Licht:**  
Das energiereiche blaue Licht reicht aus, um das e<sup>-</sup> in den 2. angeregten Zustand zu bringen. Dieser Zustand ist sehr instabil und nur von von kurzer Dauer. Photochemisch bringt er keinen Vorteil.

Der zweite angeregte Zustand wird auch zweiter Singulettzustand genannt.

Erst der Rückfall in den Grundzustand macht die Energie photochemisch nutzbar!

**=> Die Absorption von rotem und blauen Licht lässt das Redoxpotential von Chlorophyll stark ansteigen!**

**Aufgaben:**

1. Warum werden in Gewächshäusern Pflanzen nachts mit Blaulicht angestrahlt?  
→ PS → mehr Biomasse / Bereich der maximalen Absorption von Chl a und Chl b (sowie β-Carotin)

**Zusatzinformationen:**

<https://de.wikipedia.org/wiki/Emerson-Effekt>

**Zusatzinformationen:**

[https://de.wikipedia.org/wiki/Theodor\\_Wilhelm\\_Engelmann](https://de.wikipedia.org/wiki/Theodor_Wilhelm_Engelmann)  
[https://de.wikipedia.org/wiki/Engelmanscher\\_Bakterienversuch](https://de.wikipedia.org/wiki/Engelmanscher_Bakterienversuch)  
<https://de.wikipedia.org/wiki/Grünlücke>

### Einfluss der Lichtqualität (Wellenlänge) auf die PS-Rate

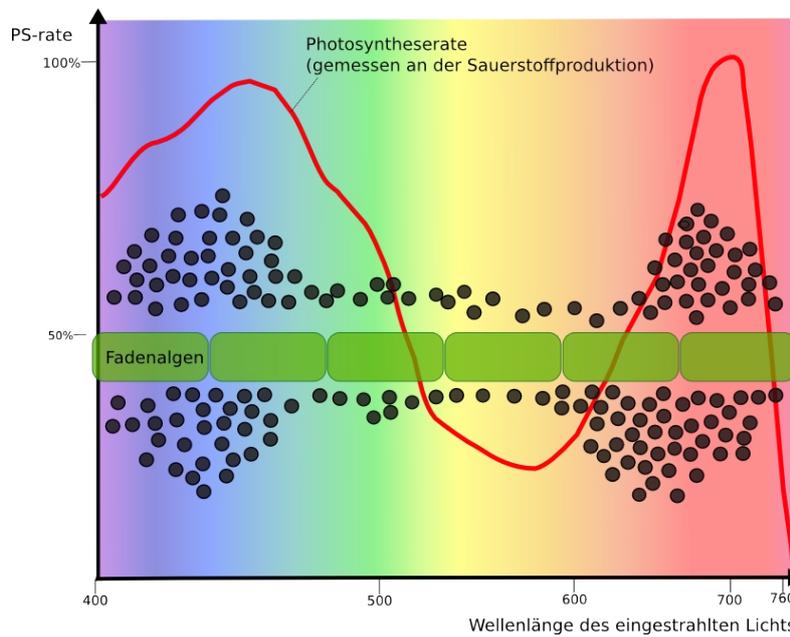
**Engelmanscher Bakterienversuch:** Schon 1882 untersuchte der Biologe Theodor Wilhelm Engelmann photosynthesebetreibende Bakterien mit Licht unterschiedlicher Wellenlängen.

**Ein Versuch bei Fadenalgen kann die Versuchsergebnisse leicht reproduzieren:**

V: Fadenalgen werden mit Sonnenlicht bestrahlt, welches durch ein Prisma zerlegt wurde. So kann Algenfaden über seine ganze Länge mit Lichtstrahlen unterschiedlicher Wellenlänge bestrahlt werden, ohne das das Prisma bewegt werden muss (links ist der violette Bereich des Spektrums, übergehend in blau, grün, gelb, orange, rot.)

Als Nachweis des entstehenden Sauerstoffs befinden sich um die Fadenalge aerobe Bakterien (=sauerstoffliebende Bakterien).

B:



S: Im Bereich des roten und blauen Lichts sind viele Bakterien zu finden. Dort findet besonders viel Photosynthese statt. Es entsteht also viel Sauerstoff, der für das Wachstum der Bakterien wichtig ist.  
 => Bakterien wachsen an den für sie idealen Orten. In diesem Beispiel dort, wo viel Sauerstoff ist.  
 => Bei orange-rotem sowie blau-violettem Licht ist die Photosyntheseleistung der Algen besonders hoch.  
 => Damit ist bewiesen, dass beide Lichtbereiche (orange-rot sowie blau-violett) die entscheidenden Lichtwellenlängen für die Photosynthese sind.

**Zusatzinformationen:**

Die Sonnenlichtenergie, welche im gelb-grünen Bereich nicht von den höheren Pflanzen genutzt wird, die sogenannte Grünlücke, kann trotzdem von einigen Lebewesen genutzt werden. So absorbieren Braunalgen und Rotalgen diesen nicht genutzten Anteil des Sonnenlichts. Dazu verfügen sie über besondere Lichtsammelfallen, welche sich deutlich von denen der höheren Pflanzen unterscheiden. Diese besonderen Lichtsammelfallen absorbieren das Licht, der sonst nicht genutzten Wellenlängen und übertragen diese Energie auf Chlorophyll.

Diese besonderen Antennenpigmente (Farbstoffe) sind z.B. bei braun- und Rotalgen:

- das orange Phycoerythrin (=> Absorption von grün-blauem Licht)
- das blaue Phycocyanin (=> Absorption von gelb-orangem Licht)

Diese so genutzten grün-gelben Lichtanteile, welche von diesen Algen genutzt werden können, sind etwas kurzwelliger als die üblicherweise genutzten. Dies hat den Vorteil, dass sie z.B. tiefer in Wasser eindringen.

=> Rot- und Braunalgen können in größeren Wassertiefen als Grünalgen noch Photosynthese betreiben.

**Zusatzinformationen:**

[https://de.wikipedia.org/wiki/Theodor\\_Wilhelm\\_Engelmann](https://de.wikipedia.org/wiki/Theodor_Wilhelm_Engelmann)

## Vorgehensweise zur Aufklärung des Mechanismus der Photosynthese

### 1. Chloroplastenthylakoide wurden in schwerem Wasser belichtet

Es steht kein CO<sub>2</sub> zur Verfügung

= O-18-Tracer-Methode

(H<sub>2</sub><sup>18</sup>O: <sup>18</sup>O ist ein schweres Sauerstoff-Isotop => schweres Wasser)

Ergebnis: Es entsteht elementarer, schwerer Sauerstoff



Schlussfolgerung: Der in der PS gebildete Sauerstoff stammt nicht aus dem CO<sub>2</sub>, sondern aus dem Wasser!

### 2. Hillreaktion (Robert Hill, ~ 1940)

gleicher Versuch mit „normalem“ Wasser

Ergebnis: Fe<sup>3+</sup> wird zu Fe<sup>2+</sup> reduziert (*fängt e- weg*)  
=> Beweis, dass nicht H<sub>2</sub>, sondern H<sup>+</sup> und e<sup>-</sup> entstehen



## Der Versuch vom Emerson: Anregung von Farbstoffmolekülen

### Robert Emerson (1932):

V1: Belichtung einzelliger Algen (z.B. Chlorella) mit kurzen Lichtblitzen von wenigen Millisekunden. Mit diesem Versuch verknüpfte Emerson die Erwartung, dass die Ausbeute an O<sub>2</sub> mit Intensität der Blitze ansteigt - und zwar so lange, bis jedes Chlorophyllmolekül ein Photon absorbiert hat.

B1: Es entsteht 1 Molekül O<sub>2</sub>/ pro 2500 Chlorophyllmolekülen pro Lichtblitz! (also weniger als erwartet!)

S1: Mehrere Chlorophylleinheiten sind zusammengefasst:

=> Konzept der photosynthetischen Einheit (= Lichtsammelfalle)

=> ca. 300 Pigmentmoleküle sind zu photosynthetisch aktiven Einheiten den Photosystemen (Lichtsammelfallen) zusammengefasst.

### Daraufhin bestrahlte Emerson die Algen mit Licht verschiedener Wellenlängen:

V2: Bestrahlung von Algen mit Licht verschiedenen Wellenlängen. Dabei unterschied Emerson zwischen Algen,

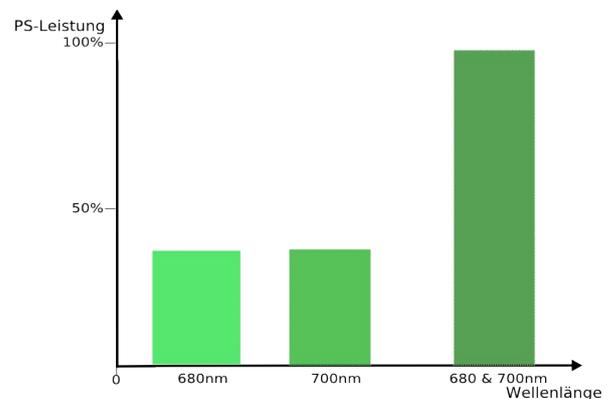
a) welche mit Licht der Wellenlänge < 680 nm und mit Wellenlängen > 700 nm bestrahlt wurden.

b) welche mit Mischlicht aus 680 nm + 700 nm bestrahlt wurden.

Er maß in allen drei Fällen die Photosyntheserate.

B: Er stellte fest, dass die Sauerstoffproduktion bei gleichzeitiger Bestrahlung mit Licht der beiden Wellenlängen 680 nm UND 700 nm eine deutlich höhere Sauerstoffausbeute zeigte, als die Bestrahlung mit den jeweilig einzelnen Wellenlängen.

Addierte man die beiden Gasvolumina der Einzelversuche, so ist die Produktion bei Bestrahlung mit beiden Wellenlängen noch um ein vielfaches höher.



S: Die gleichzeitige Belichtung mit Licht beider

Wellenlängen ergibt eine deutlich höhere

O<sub>2</sub>-Produktion als die Summe der Einzelwerte. Das Ergebnis überraschte ihn etwas, denn, bestrahlt man Algen mit weißem Licht (also dem gesamten Wellenspektrum), dann ist die gemessene Photosyntheserate größer als die Summe der ersten beiden Raten.

**Er zog daraus den Schluss, dass es für die Lichtreaktion zwei miteinander gekoppelte Reaktionssysteme (Reaktionszentren) gibt, welche zusammenarbeiten.**

**Photosystem I:** Höchste Wirksamkeit bei 700 nm  
=> **P 700**

**Photosystem II:** Höchste Wirksamkeit bei 680 nm  
=> **P 680**

Die Energie des absorbierten Lichts wird über Lichtsammelfallen an die Reaktionszentren **P 680** und **P 700** weitergeleitet.

### Der Emerson-Effekt (auch Enhancement-Effekt):

**Die gleichzeitige Bestrahlung mit (monochromatischem) Licht zweier Wellenlängen (von entweder 680 nm oder 700 nm) bewirkt eine größere Photosyntheserate, als die Summe der Bestrahlungen mit jeweils nur einer der beiden Wellenlängen.**

Die gleichzeitige Bestrahlung (mit beiden Wellenlängen) zeigt eine deutlich höhere Photosyntheserate, als durch die Summe der Einzelbelichtungen möglich wäre.

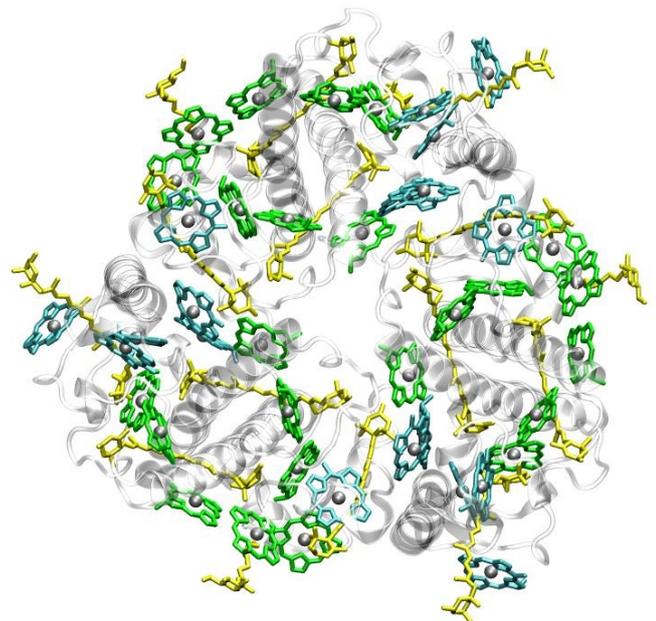
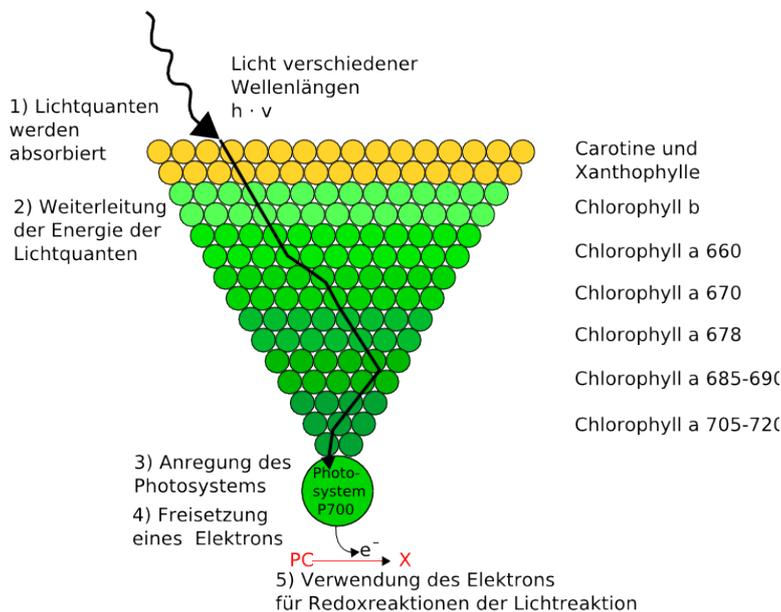
### Die Lichtsammelfalle (light harvesting complex), der Beginn der Lichtreaktion

Die Lichtsammelfalle, auch Lichtsammelkomplex oder Light Harvesting Complex, LHC genannt, dient den Photosystemen der Lichtreaktion dazu, Lichtquanten verschiedenster Wellenlängen einzufangen. Man spricht deshalb auch manchmal von einem Antennenkomplex.

Er besteht aus verschiedensten Farbstoffpigmenten, u.a. Chlorophyllen, Carotinen und Xanthophyllen, deren Valenzelektronen jeweils durch einzelne Lichtquanten angeregt werden. Diese Elektronen verlassen kurzzeitig ihre vorgesehene Bahn und fallen nur wenige Millisekunden danach wieder zurück in ihren Ursprungszustand. die dabei freiwerdende Energie wird entweder auf andere Moleküle des LHC oder direkt auf das Reaktionszentrum übertragen. Interessanterweise ist die Aufnahme von Energie durch andere Moleküle schneller, als der „normale“ Rückfall eines Elektrons in den Grundzustand, sodass Fluoreszenz gar nicht erst entstehen kann (ca. 3-9 Pikosekunden<sup>5</sup>).

#### Elektronen werden durch Absorption von Lichtquanten auf ein hohes Energieniveau „gehoben“ (=angeregter Zustand<sup>6</sup>)

Durch die Vielfalt der beteiligten Moleküle werden verschiedene Wellenlänge absorbiert (siehe auch Absorptionsspektren).



Ältere Darstellung: seitliche Sicht

Struktur des LHC II: Aufsicht

Quelle Bild rechts: CC-by-SA-2.5; Autor: Wikipediauser: aegon - Thank you; Quelle des Bildes: <https://de.wikipedia.org/wiki/Bild:LHCII.jpg>  
Lizenz: <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.5/>

#### Zusatzinformationen:

Schönes Paper dazu: <https://www.ks.uiuc.edu/Publications/Papers/PDF/HU97B/HU97B.pdf>  
Bild des LHC: <https://de.wikipedia.org/wiki/Bild:LHCII.jpg>

#### Modell des LHC von oben und der Seite:

[https://en.wikipedia.org/wiki/Image:Light\\_Harvesting\\_Complex\\_sculpture.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/Image:Light_Harvesting_Complex_sculpture.jpg)  
<https://www.bmo.physik.uni-muenchen.de/tutorials/photosynthese/>  
<https://de.wikipedia.org/wiki/Photon>  
<https://de.wikipedia.org/wiki/Lichtsammelkomplex>

<sup>5</sup> 1 ps = 10<sup>-12</sup>s = 0,000.000.000.001 s  
<sup>6</sup> Lebensdauer ca. 10<sup>-9</sup> sec

### Kleine Wiederholung der Redoxreaktionen und der Protolyse

Ist die Photosynthese als Ganzes eigentlich eine Redoxreaktion (Elektronen werden zwischen den Reaktionspartnern ausgetauscht) oder eine Säure-Base-Reaktion (eine Protolyse, bei der Protonen zwischen zwei Reaktionspartnern ausgetauscht werden)?

**Zum Bestimmen helfen die Oxidationszahlen:**



Wie man sieht, verringert Kohlenstoff seine Oxidationszahl, d.h. sie wird negativer, hat also Elektronen aufgenommen. Kohlenstoff wird bei der Photosynthese reduziert.

Sauerstoff hingegen erhöht seine Oxidationszahl, wird also positiver, gibt also Elektronen ab und wird somit oxidiert. (Elektronen**AB**gabe = **OX**idation, Elektronen**AUF**nahme = **RED**uktion).

**Redoxreaktion:** Kohlenstoff aus CO<sub>2</sub> wird reduziert (e<sup>-</sup>-Aufnahme)  
 Sauerstoff aus H<sub>2</sub>O wird oxidiert zu O<sub>2</sub> (e<sup>-</sup>-Abgabe)

**Die Photosynthese ist eine Redoxreaktion!**

**Eine einfache und oft gültige Verallgemeinerung:**

**Der Oxidationsschritt ist oft exotherm, das heißt, er setzt Energie frei.  
 Der Reduktionsschritt ist oft endotherm und benötigt Energie.**

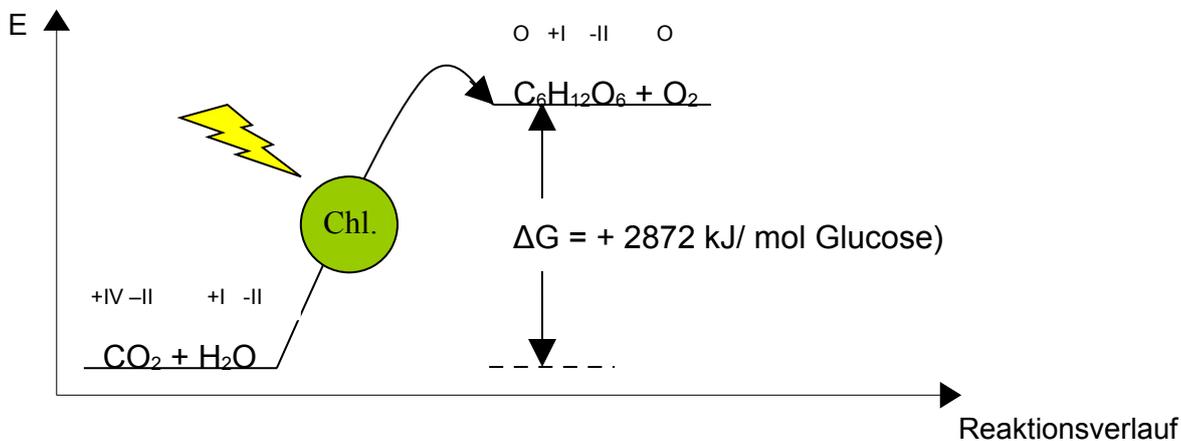
**Zum Aufbau von Glucose wird v.a. durch Reduktionsvorgänge die energiereiche Verbindung Glucose aus dem energiearmen Kohlenstoffdioxid gebildet.**

Diese Teilreaktion entspricht einer Reduktion:



(Achtung, die Gleichung ist nicht ausgeglichen, soll nur die Reduktion verdeutlichen!)

**Das Energiediagramm der Photosynthese:**



## Die eigentliche Lichtreaktion im Detail - Was passiert mit der Energie des Photons?

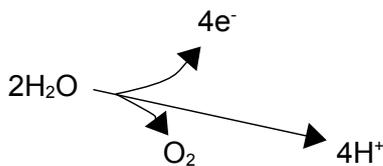
### Nichtzyklischer Elektronentransport

Das Zentrum der Lichtreaktion sind die sogenannten Photosysteme (man unterscheidet dabei PS I und PS II. Beide bilden einen Kernkomplex, welcher aus Proteinen, Reaktionszentrum und der Lichtsammelfalle (ca. 200 bis 300 Chlorophyllmoleküle) besteht. Die Aufgabe der Lichtsammelfalle ist, das Licht "einzufangen". Zum Zentrum der Lichtreaktion gehört weiterhin der primäre Elektronenakzeptor (im PSII ist der primäre Elektronenakzeptor Phaeophytin, im PSI ist es ein Phyllochinon-Molekül).

Ein ankommendes Photon trifft nun auf die Lichtsammelfalle und die darin enthaltenen Pigmentmoleküle des Antennenkomplexes. Die Energie des Photons wird absorbiert und über weitere Pigmentmoleküle auf das Chlorophyll a Molekül des Reaktionszentrums übertragen. Das Chlorophyll a des Reaktionszentrums wird angeregt, ein Elektron verlässt seine Bahn. Bevor es aber wieder in seinen Ausgangszustand zurückkehrt und somit die Energie des ursprünglichen Photons verloren geht, wird das Elektron vom primären Elektronenakzeptor Phaeophytin „gefangen“ und dem Chlorophyll a so entzogen. Obwohl es nicht ganz freiwillig geschah, hat Chlorophyll a ein Elektron abgegeben, es wurde also oxidiert (Elektronen**AB**gabe = **OX**idation, Elektronen**AUF**nahme = **RED**uktion). Dort ist eine Elektronenlücke entstanden, welche durch ein Elektron der Photolyse gefüllt wird.

### Die Photolyse des Wassers (Hill-Reaktion):

**Robert Hill (1939):** Isolierte Thylakoidsysteme entwickeln bei Belichtung Sauerstoff und reduzieren dabei  $\text{Fe}^{3+}$  zu  $\text{Fe}^{2+}$ .



Durch Lichtenergie werden in einem speziellen Protein, dem wasserspaltenden Komplex, Wassermoleküle auf eine sehr ungewöhnliche Art in Protonen ( $\text{H}^+$ ) und Elektronen ( $\text{e}^-$ ) sowie Sauerstoff ( $\text{O}_2$ ) gespalten:



Den Beweis, dass der von Pflanzen freigesetzte Sauerstoff nicht aus dem  $\text{CO}_2$ , sondern aus dem Wasser kommt, liefert die **Hill-Reaktion**:



Die Vermutung Hills wurde durch ein Bestätigungsexperiment von Kamen + Ruben 1941 durch Isotopenmarkierung ( $^{18}\text{O}$ ) durchgeführt:

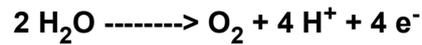


<sup>7</sup> In manchen Büchern wird die Photolyse auf nur ein Wassermolekül bezogen. Dadurch entsteht dann ein Sauerstoffmolekül, welches mit einem zweiten dann erst Sauerstoff bildet. Vereinfacht schreibt man dann  $\frac{1}{2} \text{O}_2$

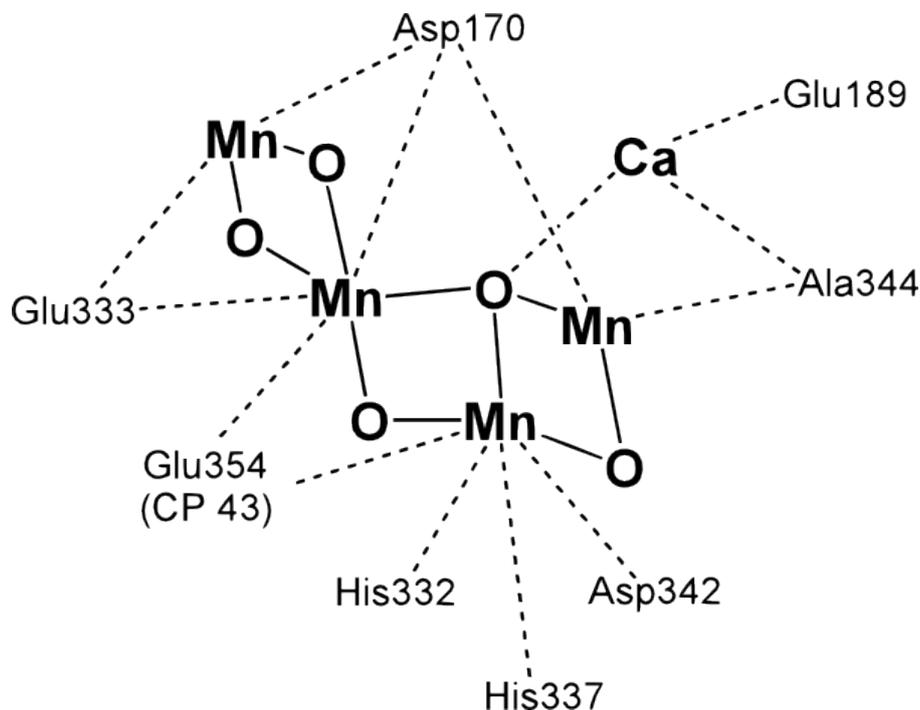
### Der wasserspaltende Komplex

Wasser wird nicht einfach so durch Lichtenergie gespalten, dann würde die Reaktion der Photolyse ja auch in Flüssen und Seen stattfinden. Sie findet an einem besonderen Manganionen enthaltendem Enzym, dem „wasserspaltenden Komplex“ statt. Dieser ist Bestandteil des Photosystems II.

Das Zentrum des Komplexes sind 4 Manganionen welche dem Wasser 4 Elektronen entreißen und kurzzeitig speichern, diese dann aber schnell an das PSII abgeben. Die Folge ist, dass die Manganionen sich schnell mit 4 neuen Elektronen versorgen müssen und somit neue Wassermoleküle oxidieren und dadurch spalten.



**Detaillierens Bild:**



Quelle Bild: Public domain by Wikicommonsuser Yikrazuul - thank you; [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Manganese\\_cluster.svg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Manganese_cluster.svg)

Mangan-Ca-Cluster der sauerstoffproduzierenden Komplexes in der Photosynthese. Die genaue Anordnung der Aminosäurekomplexe ist noch nicht geklärt.

**Zusatzinformationen:**

[https://de.wikipedia.org/wiki/Photosynthese#Sauerstoffproduzierender\\_Komplex](https://de.wikipedia.org/wiki/Photosynthese#Sauerstoffproduzierender_Komplex)

### Anregung des Photosystems

Bei der Photolyse werden Elektronen freigesetzt, welche dazu dienen dem oxidierten Chlorophyll a des PSII wieder ein Elektron zur Verfügung zu stellen. Durch diese Reaktion wird Chlorophyll a wieder reduziert (Aufnahme eines Elektrons), sodass bei einem erneuten Aufprall eines Photons wieder ein Elektron angeregt werden kann. (Welches dann wieder von Phaeophytin gefangen wird... usw.)

Der primäre Elektronenakzeptor Phaeophytin behält das Elektron natürlich nicht. Es wird ihm ebenfalls entrissen. Verantwortlich ist eine zu dem Zeitpunkt oxidierte Verbindung, welche so reduziert wird. Auch diese Verbindung bleibt nicht reduziert und so geht der Vorgang entlang dieser „Elektronentransportkette“ weiter. Am Ende der Elektronentransportkette steht die Verbindung NADP<sup>+</sup> (Nicotinamidadenindinukleotidphosphat), welche mithilfe zweier Protonen und einem Elektron zu NADPH + H<sup>+</sup> reduziert wird.

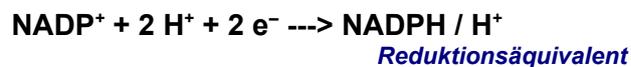
Ach ja, der Sauerstoff... der wird natürlich überhaupt nicht gebraucht. Die Pflanze benötigt aus dem Wasser nur die Elektronen und die Protonen. Also wird der Sauerstoff über die Spaltöffnungen einfach abgegeben. Gut für uns. ;-)

#### Statistisches:

- Für ein Molekül Sauerstoff (O<sub>2</sub>) sind 8 Lichtquanten notwendig. Daran waren ca. 2400 Chlorophyllmoleküle beteiligt (=> Energieausbeute 30%).
- Die Anregung der Chlorophylle ist übrigens gar nicht so häufig. Es muss ein guter Treffer zwischen Photon und Elektron vorliegen. Von 300000 Chlorophyllmolekülen wird im Schnitt eines angeregt.
- Photosystem I absorbiert durch sein Chlorophyll a<sub>I</sub> voll bis über 700 nm, deshalb nennt man es auch P<sub>700</sub>.
- Photosystem II absorbiert durch sein Chlorophyll a<sub>II</sub> voll bis über 682 nm, deshalb nennt man es auch P<sub>682</sub>.
- Lichtreaktion: Spaltung von H<sub>2</sub>O unter Bildung von O<sub>2</sub>, ATP und NADPH / H<sup>+</sup>
- Dunkelreaktion: Synthese von Kohlenhydraten aus CO<sub>2</sub> unter Verbrauch von ATP und NADPH / H<sup>+</sup>.

#### Zusatzinformationen:

- In biologischen Systemen werden Elektronen häufig zusammen mit H<sup>+</sup>-Ionen übertragen (rein formal also durch "H"). (Biologen sind mit kleinen Ladungen, durch + und - gekennzeichnet auch manchmal schlicht überfordert ;-)).
- Die Elektronen der Reaktionskette werden nicht direkt vom CO<sub>2</sub> aufgenommen, sondern als H-Atome auf das Coenzym NADP<sup>+</sup> übertragen:



- NADPH / H<sup>+</sup> dient als Reduktionsmittel der Zelle und wird dann später in der Dunkelreaktion dringend benötigt.
  - Ein Teil der Sonnenenergie wird zum Aufbau von ATP verwendet
- $$\text{ADP} + \text{P} + \text{E}^- \text{ ---> ATP}$$
- Der Elektronenakzeptor Phaeophytin ist ein Chlorophyllmolekül, deren Magnesiumzentralatom durch zwei Protonen ersetzt wurde.

#### Zusatzinformationen:

<https://de.wikipedia.org/wiki/Photosystem>

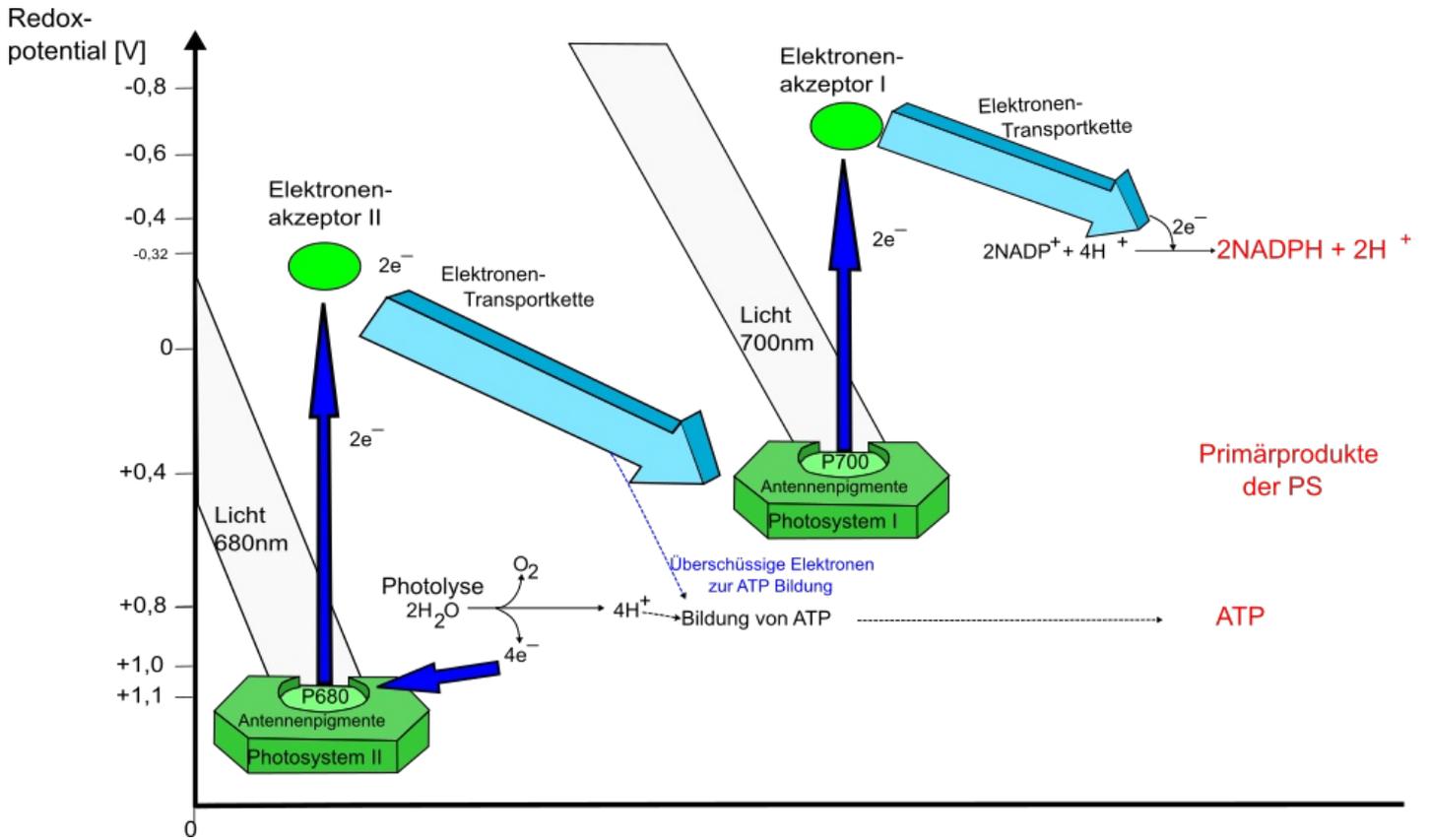
<https://de.wikipedia.org/wiki/Lichtreaktion>

<https://de.wikipedia.org/wiki/Photolyse>

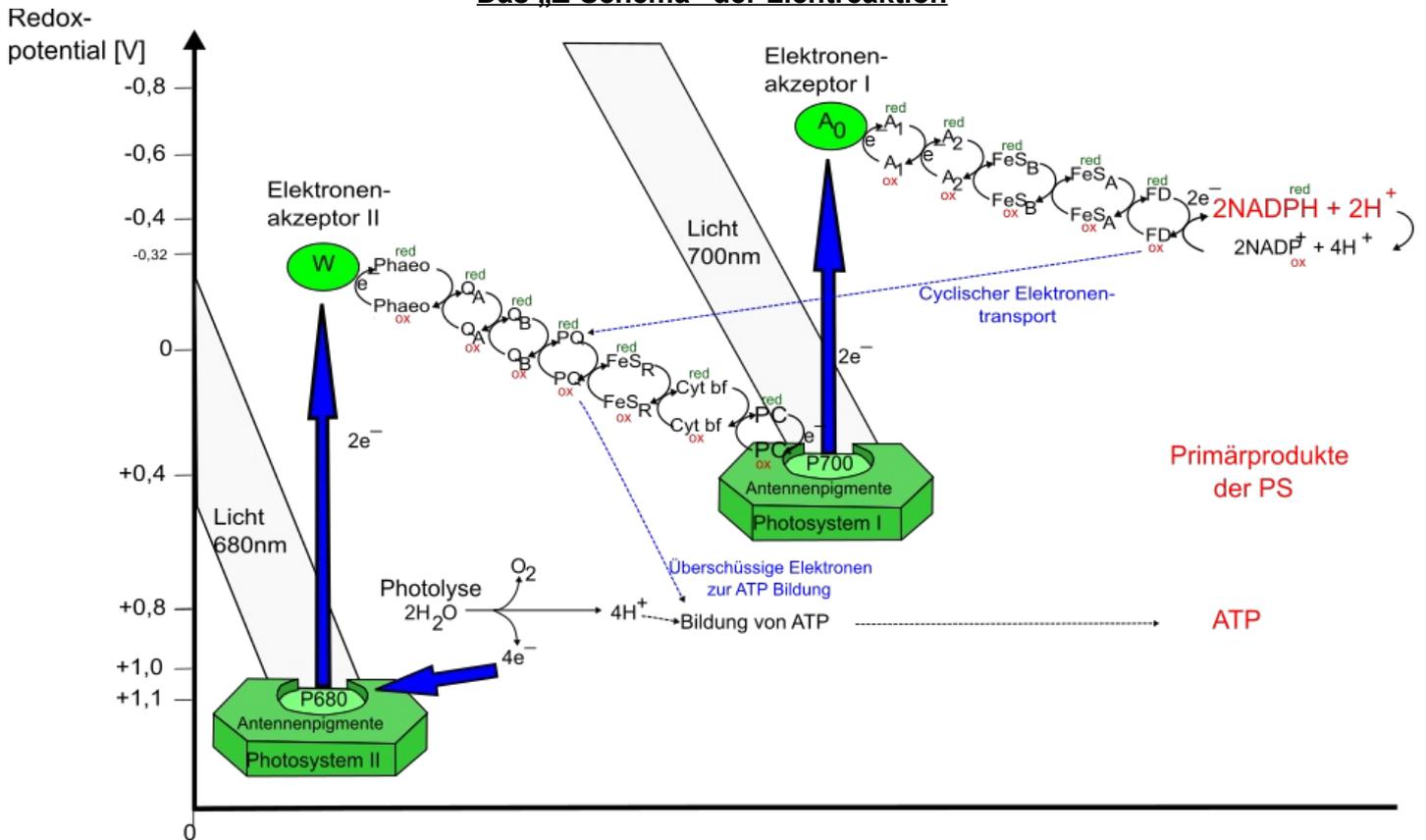
<https://de.wikipedia.org/wiki/Nicotinamidadenindinukleotidphosphat>

Bild: <https://de.wikipedia.org/wiki/Bild:NADP-.png>

**Das vereinfachte „Z-Schema“ der Lichtreaktion**



**Das „Z-Schema“ der Lichtreaktion**



### Redoxpotentiale der Lichtreaktion

Die an der Lichtreaktion beteiligten Stoffe haben ein definiertes, wie schon aus der Chemie bekanntes, Redoxpotential (siehe auch Spannungsreihe). Dieses wird in Volt angegeben und ist auf die Normalwasserstoffzelle (= Standard-Wasserstoffhalbzelle ( $1/2 \text{ H}_2/\text{H}^+$ )) bezogen. Obwohl es von jedem Stoff eine reduzierte und oxidierte Form gibt, ist in einer Spannungsreihe der Redoxpotentiale nur ein Wert angegeben.

Die Redoxsysteme der Lichtreaktion sind neben Wasser und den Chlorophyllen meist integrale Proteine, welche Metallionen enthalten.

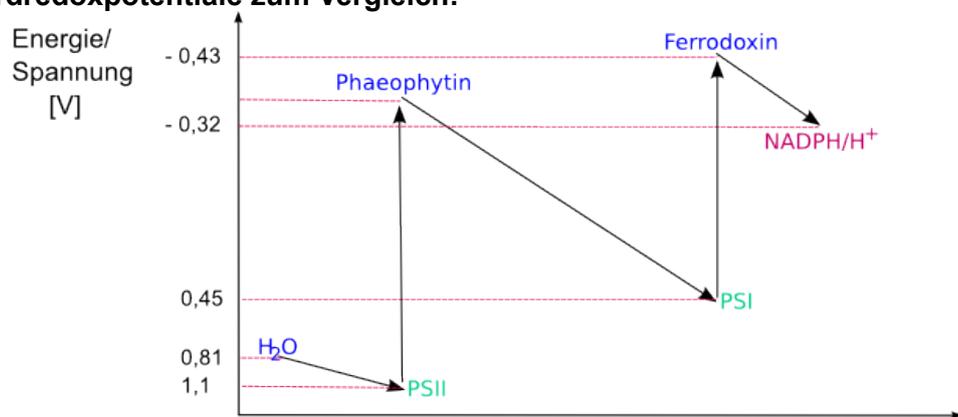
Redoxsystem	Abk.	oxidierte Form	reduzierte Form	Standardredoxpotential
Wasser		$2 \text{ H}^+ + 1/2 \text{ O}_2$	$\text{H}_2\text{O}$	0,82V
P680				0,82V
P680*				-0,60V
Phaeophytin	Phaeo	$\text{Phaeo}_{\text{ox}}$	$\text{Phaeo}_{\text{red}}$	-0,66V – -0,45V
Plastochinon	PQ	$\text{PQ}_{\text{ox}}$	$\text{PQ}_{\text{red}}$	0,06V
Cytochrom bf	Cyt bf	$\text{Fe}^{3+}$	$\text{Fe}^{3+}$	0,37V
Plastocyanin	PC	$2 \text{ Cu}^{2+}$	$2 \text{ Cu}^+$	0,35V
P700				0,45V
P700*				-0,90V
Ferredoxin (2Fe)	FD	$2 \text{ Fe}^{3+}$	$2 \text{ Fe}^{2+}$	-,042V
NADP		NADP	$\text{NADPH} + \text{H}^+$	-0,32V

#### Zum Lesen der Spannungsreihe:

- Je negativer das Redoxpotential, desto leichter wird ein Stoff wieder oxidiert
- Da die Werte natürlich temperaturabhängig sind (RGT Regel), ist die Spannungsreihe auf Standardbedingungen geeicht (25°C, 1013mbar, pH = 7).

Z.B.: Die Elektronen fließen also vom Redoxsystem  $\text{H}_2\text{O}/\text{O}_2 + 2\text{H}^+ + 2 \text{ e}^-$  ( $E^{\circ'} = + 0,81\text{V}$ ) zum Redoxsystem  $\text{NADP}/\text{NADPH} + \text{H}^+$  ( $E^{\circ'} = - 0,32 \text{ V}$ )  $\Rightarrow \Delta E^{\circ'} = 1,13 \text{ V}$

#### Einige Standardredoxpotentiale zum Vergleich:



#### Zusatzinformationen

<https://de.wikipedia.org/wiki/Redoxpotential>

[https://de.wikipedia.org/wiki/Elektrochemische\\_Spannungsreihe](https://de.wikipedia.org/wiki/Elektrochemische_Spannungsreihe)

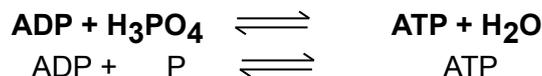
## ATP

### Die Produktion von ATP

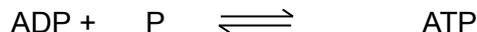
Die Vorgänge der Photosynthese finden an der inneren 6nm dicken Membran der Chloroplasten statt (den Thylakoiden). Der innere Bereich dieser Granathylakoide ist dabei nun von besonderem Interesse. Da dieser Innenraum geschlossen ist, kann er genutzt werden, chemische Ungleichgewichte aufzubauen. Man spricht von der Bildung von sogenannten Gradienten. Gradienten (vergleichbar z.B. mit einer Staumauer eines künstlichen Sees) können zur Energiegewinnung ausgenutzt werden, da beim Ausgleich z.B. eine „Bewegung“ von Teilchen entsteht.

1. Durch die Photolyse entstehen im inneren Protonen, welche sich „anstauen“, sodass im Innenraum eine hohe Konzentration an H<sup>+</sup> vorliegt. Dies kann man z.B. als pH-Wert messen. Der pH-Wert im Innenraum kann bis zu 3,5 Stufen niedriger als auf der Außenseite sein.
2. Durch die Protonen, welche ja eine positive Ladung aufweisen, baut sich zusätzlich ein Ladungsgradient auf. Das Innere des Granas ist positiv geladen, der äußere Bereich im Vergleich negativer.
3. Wenn die Elektronentransportkette zu viele Elektronen transportiert und NADP<sup>+</sup> diese nicht rechtzeitig zur Reduktion nutzen kann, werden diese in einem **zyklischen Elektronentransport** zum **Plastochinon** transportiert und dringen dort (mit Protonen der Außenseite!) in das Innere des Granatylakoids ein. So wird der Protonengradient weiter verstärkt.

Diese Gradienten aus Protonen und Ladungen können nun genutzt werden, durch ein spezielles Tunnelprotein, die ATP-Synthase<sup>8</sup>, Energie umzuwandeln. Durch die ATP-Synthase verlassen Protonen den Granainnenraum. Dabei wandelt die ATP-Synthase, die energieärmeren Verbindungen **ADP** und Phosphat in energiereiches **ATP** um. Dieser Vorgang der ATP-Bildung wird auch Phosphorylierung genannt. Die ATPase ist ein Enzym, welches aus vielen Proteinen besteht. Es läuft folgende Reaktion ab:



Kurzform für Biologen:



Für Checker: Wer sich in Chemie bereits mit Gleichgewichtsreaktionen auskennt, sieht, dass das Gleichgewicht dieser Reaktion stark auf der Seite des ADP liegt. Im Tylokoid wird allerdings bei laufender Photosynthese ständig H<sub>2</sub>O mit den Protonen der Photolyse reagieren, sodass insgesamt H<sub>2</sub>O aus dem Gleichgewicht entfernt wird. Nach dem Gesetz von Le Chatelier wird das Gleichgewicht so ausweichen, so das ständig neues ATP gebildet wird!

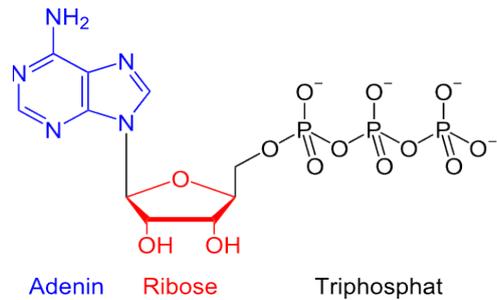
### **Weitere Informationen:**

- ATP wurde 1932 aus Muskelgewebe erstmals isoliert. ATP ist aber in allen Zellen zu finden.
- Es ist der wichtigste Energie-Kurzzeitspeicher in allen Lebewesen
- Die dreifache Anknüpfung von Phosphat macht ATP Energereich.
- Spaltung von ATP in ADP und Phosphat setzt die Energie frei, welche zu seiner Bildung eingesetzt wurde. An der Spaltung und am Aufbau sind Enzyme beteiligt. Die Spaltung selbst ist eine stark exotherme, hydrolytische Spaltung.
- Bei der Spaltung eines Mols ATP werden 29 kJ Energie frei
- Max. 20 - 30g ATP kann ein Mensch speichern (reicht nur für wenige Sekunden Muskelarbeit => Langzeitspeicher wie Glycogen und Fette sind ebenfalls notwendig)
- Ein Erwachsener hat einen täglichen Energiebedarf von 13 000 kJ (entspricht 3000 kcal). Dafür werden im Körper ca. 75kg ATP umgesetzt.
- ATP wird auch nicht nur als energiereiche Verbindung genutzt, sondern manchmal auch, um Phosphat auf andere Verbindungen zu übertragen => Phosphorylierung. Da dies durch die Lichtreaktion geschieht, spricht man auch von **Photophosphorylierung**.
- Durch Phosphorylierung entstandene Verbindungen sind demzufolge energiereich.
- Das Abspalten von Phosphat nennt man hingegen Dephosphorylierung.

<sup>8</sup> der alte Name ATP-Synthetase sollte nicht mehr verwendet werden

**Aufbau von ATP:**

- Adenin + Ribose = Adenosin (Nucleosid)
- An das Adenosin sind mit Phosphorsäurereste (Phosphate) gebunden (verestert).
- Die Phosphate sind bei pH-Wert 7 dissoziiert, d.h. sie tragen negative Ladungen.
- Adenosindiphosphat (ADP) + Phosphat = ATP
- Adenosinmonophosphat (AMP) + Phosphat = ADP
- Die drei Phosphate stoßen sich untereinander ab (elektrostatischer Abstoßung), sodass die sie haltenden Atombindungen wie eine gespannte Feder sehr energiegeladen sind.

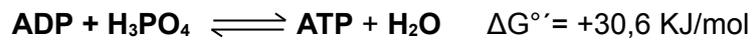


Quelle Bild: PD by Wikicommonsuser Neurotiker, Thank you;  
[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Adenosintriphosphat\\_beschriftet.svg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Adenosintriphosphat_beschriftet.svg)

**b) Adenosintriphosphat**

**ATP** ist ein Kurzzeit-Energiespeicher, welcher aus Adenin, einer Pentose (Ribose) und 3 Phosphorsäureresten aufgebaut ist.

Die Bildung von ATP aus ADP und Phosphat speichert Energie:



**Zusatzinformationen:**

<https://de.wikipedia.org/wiki/Adenosintriphosphat>

<https://de.wikipedia.org/wiki/Adenosintriphosphat>; <https://de.wikipedia.org/wiki/ATP-Synthase>

**Gesamtbilanz der Lichtreaktion**



### **Zusammenfassende Erklärung der Vorgänge der Lichtreaktion**

1. Beschreibe die einzelnen Schritte sowie die Ziele der Lichtreaktion unter Verwendung der folgenden Begriffe: nichtzyklischer Elektronentransport, zyklischer Elektronentransport, Protonengradient, Elektronentransportkette, Photolyse, Thylakoidinnenraum, Stroma, Granathylakoid, NADP<sup>+</sup>, Reduktion/ Oxidation, Photophosphorylierung.
2. Kennzeichne ebenfalls alle Stellen, an denen der Protonengradient aufgebaut bzw. verstärkt wird und stelle dar, wie dies die Bildung von ATP bewirkt.

**Vorgang 1:    *Anregung von PS II (P 680)***

**Vorgang 2:    *Photolyse des Wassers***

**Vorgang 3:    *Elektronentransportkette***

**Vorgang 4:    *Anregung von PS I (P 700)***

**Vorgang 5a:    *Reduktion von NADP<sup>+</sup>***

**Vorgang 5b:    *Zyklischer Elektronentransport***

**Vorgang 6:    *Synthese von ATP***

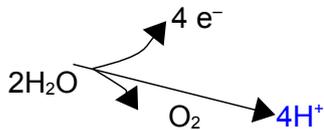
## Zusammenfassende Erklärung der Vorgänge der Lichtreaktion

### Vorgang 1: Anregung von PS II (P 680)

Weitergabe der angeregten Elektronen an eine Kette von Redoxsystemen (=Elektronentransportkette).

### Vorgang 2: Photolyse des Wassers

Auffüllung der 2 e<sup>-</sup> in P 680 durch Elektronen aus der Photolyse des Wassers:



Die gebildeten H<sup>+</sup> werden in den Thylakoidinnenraum abgegeben.

(=> **Protonengradient wird aufgebaut**)

### Vorgang 3: Elektronentransportkette

Übertragung der e<sup>-</sup> aus dem PS II über eine Reihe von Redoxsystemen auf PS I.

Dabei werden für je 2e<sup>-</sup> zwei Protonen (2H<sup>+</sup>) aus dem Stroma in den Thylakoidinnenraum transportiert (gepumpt). (=> **Protonengradient wird aufgebaut**).

### Vorgang 4: Anregung von PS I (P 700)

Die bei der Anregung von PS I abgegebenen e<sup>-</sup> werden von PS II aufgefüllt (=> Ursache für den **Emerson-Effekt**)<sup>9</sup>

### Vorgang 5a: Reduktion von NADP<sup>+</sup>

Die im PS I angeregten e<sup>-</sup> werden auf NADP<sup>+</sup> übertragen. Das energiereiche NADPH / H<sup>+</sup> entsteht. Für seine Bildung sind 2 Protonen und 2e<sup>-</sup> notwendig. Jedes Elektron benötigte dazu je ein Photon an jedem Photosystem (also werden in der Summe 4 Photonen für 2e<sup>-</sup> benötigt).



Die für diese Reaktion notwendigen Protonen sind die aus der Photolyse. Sie wurden durch die ATP-Synthase nach außen befördert und somit NADP<sup>+</sup>-Reduktase zur Verfügung gestellt, um NADPH/H<sup>+</sup> zu bilden.

### Vorgang 5b: Zyklischer Elektronentransport

Auch bei Mangel von NADP<sup>+</sup> läuft die Lichtreaktion noch eine Zeitlang weiter.

e<sup>-</sup> aus den PS I werden auf die Elektronentransportkette übertragen.

=> **Protonengradient zwischen Grana & Thylakoidinnenraum wird weiter verstärkt**

Vergleich	<b>nichtzyklischer</b> Bildung von NADPH/H <sup>+</sup> und ATP Photolyse von Wasser => O <sub>2</sub>	-	<b>zyklischer Elektronentransport</b> Bildung von ATP
-----------	--	---	--

### **Wann stehen e<sup>-</sup> für die nichtzyklische ATP Gewinnung zur Verfügung?**

Ganz einfach - wenn durch die Dunkelreaktion momentan kein Bedarf für NADPH/H<sup>+</sup> ist, weil dort noch genügend vorhanden ist, dann gibt es einen Elektronen-„Stau“ in der Elektronentransportkette und NADP<sup>+</sup> liegt nicht in seiner oxidierten Form vor und kann keine e<sup>-</sup> mehr vom Ferredoxin übernehmen.

### Vorgang 6: Synthese von ATP (Mitchell-Hypothese), Photophosphorylierung

Thylakoidinnenraum: pH-Wert ca. 4

Protonengradient: ca. 3,5 pH-Einheiten<sup>10</sup>

Pro synthetisiertes ATP „fließen“ ca. 3 Protonen.

ATP wird im Stromaraum freigesetzt. Die Produkte der Lichtreaktion stehen der Dunkelreaktion zur Verfügung.

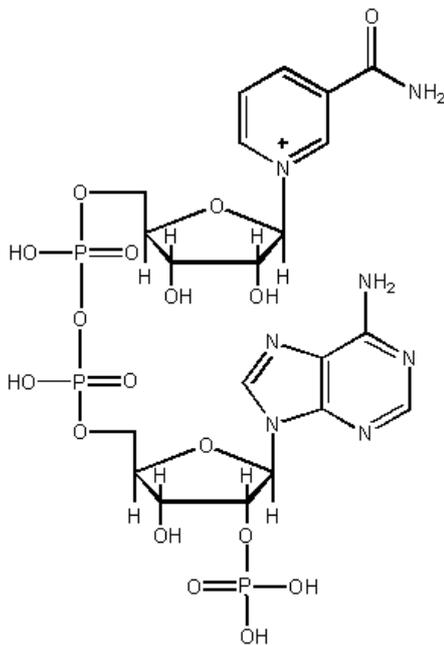
<sup>9</sup> Man spricht von einem Synergieeffekt

<sup>10</sup> Beträgt der pH-Gradient weniger als 2 Einheiten, wird kein ATP synthetisiert.

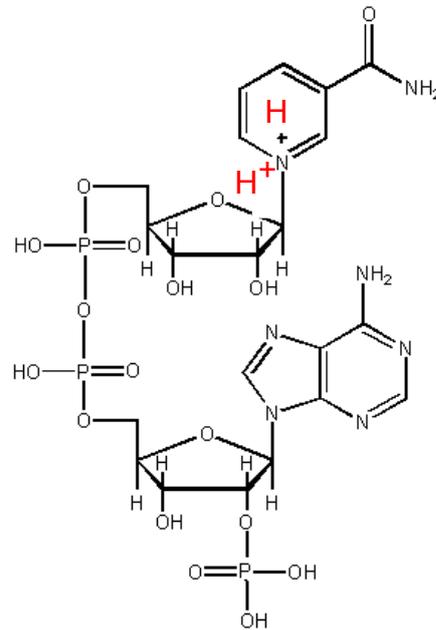
## Primärprodukte der Lichtreaktion

### a) Nicotinsäureamid- Adenosin-Dinukleotid-Phosphat:

**NADP<sup>+</sup>**



**NADPH + H<sup>+</sup>**



Quelle Bild: Public Domain by wikicommonsuser Scientomas - Thank you; <https://en.wikipedia.org/wiki/Image:NADPlus.png>

Das Molekül ist aus 2 Nucleotiden aufgebaut. Eines ist das auch in der DNA verwendete AMP = Adenosin-Monophosphat. Ein anderer Bestandteil des Moleküls ist das Nicotinsäureamid, welches auch als Vitamin der B2-Gruppe klassifiziert ist.

Die Verbindung kommt bei Pflanzen mit Phosphat (NADP<sup>+</sup>) und bei Tieren ohne Phosphat vor (NAD<sup>+</sup>). Bei beiden kommt die Bindung der Wasserstoffe im Nicotinsäureamidring zustande:



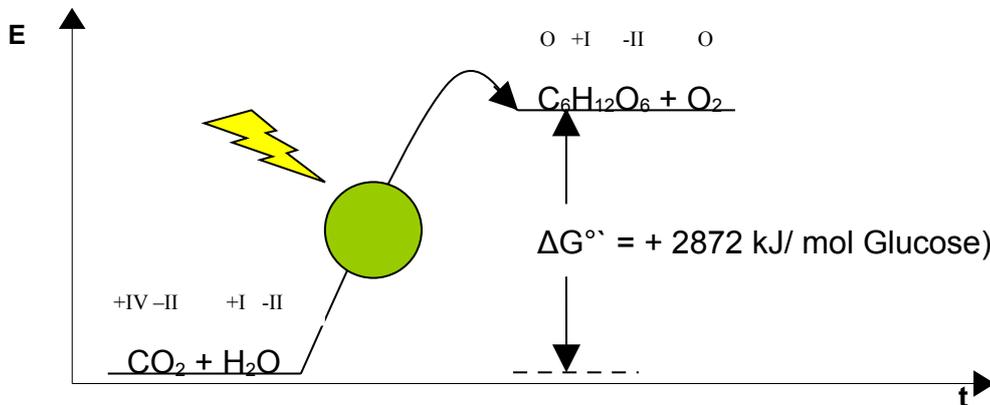
Unterscheide: Im Fließtext wird häufig die Schreibweise NADPH verwendet, in Schemata für Reaktionsabläufe dagegen in der Regel NADPH/H<sup>+</sup> (bzw NADPH + H<sup>+</sup>).

### Zusatzinformationen:

<https://de.wikipedia.org/wiki/Nicotinamidadenindinukleotidphosphat> - In der Photosynthese verwendet  
<https://de.wikipedia.org/wiki/Nicotinamidadenindinukleotid> - In der Zellatmung verwendet

## Energiebilanzen

### Energiebilanz der gesamten Photosynthese



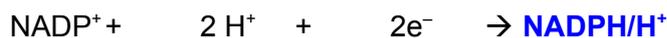
### Energiebilanz der Lichtreaktion

#### NADPH/H<sup>+</sup>

- $2 e^-$  werden zusammen mit  $2 \text{ H}^+$  übertragen => rein formal: 2 H-Atome **2 <H>**  
=> Oxidation: Wasserstoffabgabe  
=> Reduktion: Wasserstoffaufnahme
- Elektronen werden nicht direkt vom  $\text{CO}_2$  aufgenommen, sondern zusammen mit  $\text{H}^+$  als <H> auf das Cosubstrat **NADP<sup>+</sup>** übertragen.

**NADP<sup>+</sup>:** Nicotinsäureamidadenindinucleotidphosphat

wasserstoffübertragendes Cosubstrat



Reduktionsäquivalen/ Reduktionsmittel!  
(„Elektronenspeichermolekül“)

**Redoxpotential:** Maß für die Tendenz, Elektronen abzugeben

- Je negativer eine Redoxpotential, (gemessen in Volt), desto leichter werden Elektronen abgegeben und desto schwerer wieder aufgenommen
- Redoxreaktion: Elektronenübertragung erfolgt stets vom Partner mit dem negativeren Redoxpotential zum Partner mit dem positiveren Redoxpotential, nie umgekehrt!
- Redoxpotential  $E^\circ (\text{NADH/H}^+) = - 0,32 \text{ V}$   
=> geeignetes Reduktionsmittel für  $\text{CO}_2$

#### ATP

Reduktion von  $\text{CO}_2$  zu Glucose ist eine endergonische Reaktion

=> es wird Energie benötigt,

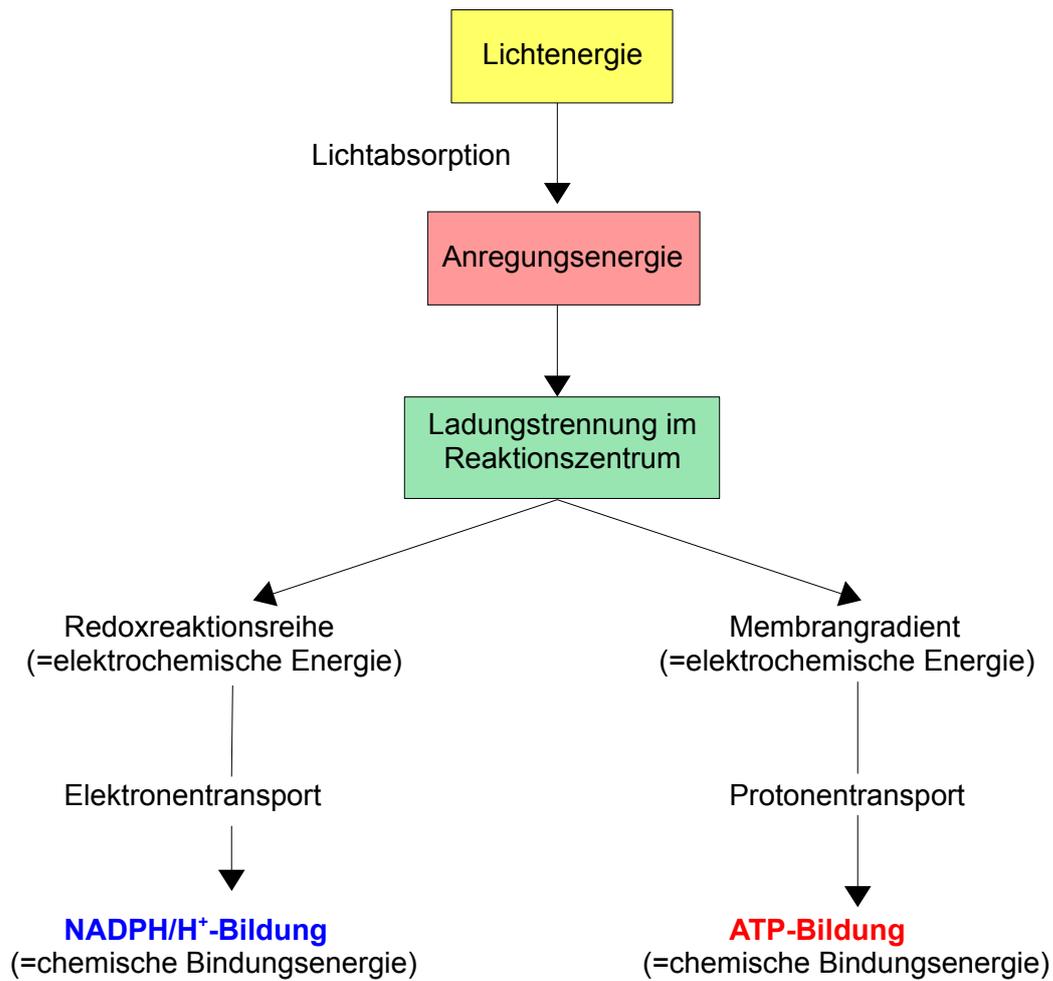
d.h. bei der Photosynthese müssen zunächst Energieäquivalente in Form von **ATP** gebildet werden.

=> sowohl **ATP** als auch **NADPH/H<sup>+</sup>** werden mithilfe des Sonnenlichtes aufgebaut!

=> In einem zweiten Reaktionsschritt werden sie wieder verbraucht!

### Energietransformation der Photosynthese

Lichtenergie wird in chemische Energie umgewandelt. Diese kann von Lebewesen gespeichert werden.



Die so in ATP und NADPH+H<sup>+</sup> gespeicherte wird von Pflanzen genutzt, um Kohlenhydrate herzustellen.

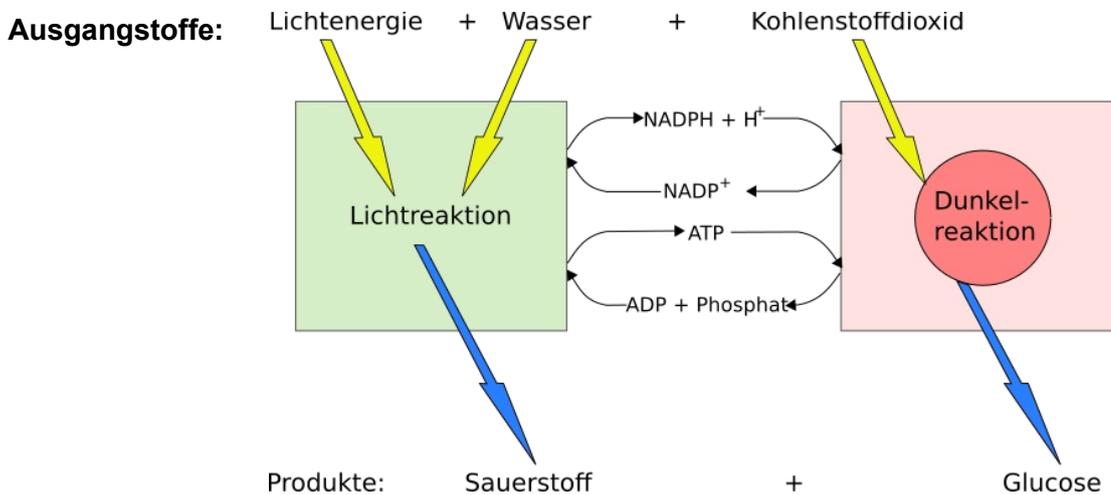
## Die Dunkelreaktion(en) (Calvin-Zyklus)

### 1945 Melvin Calvin: Versuche mit der Alge „Chlorella“

**Ziel:** Bestimmung der Stoffwechselwege die CO<sub>2</sub> in Kohlenhydrate umgewandelt.

- Vorgehen:**
- belichtete Algensuspension wird mit radioaktivem <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> versorgt.
  - Algen werden nach einer vorausgewählten Zeit getötet (indem man die Suspension in Alkohol eintropft).
  - radioaktive Kohlenstoffe werden isoliert und chromatographisch aufgetrennt.
  - Kontaktabzüge mit Photofilm (Radiochromatogramm: Radioaktive Strahlung schwärzt Photoplatten).
  - Vergleich mit Chromatogramm bekannter Substanzen.

### Die Produkte der Lichtreaktion stehen der Dunkelreaktion zur Verfügung:

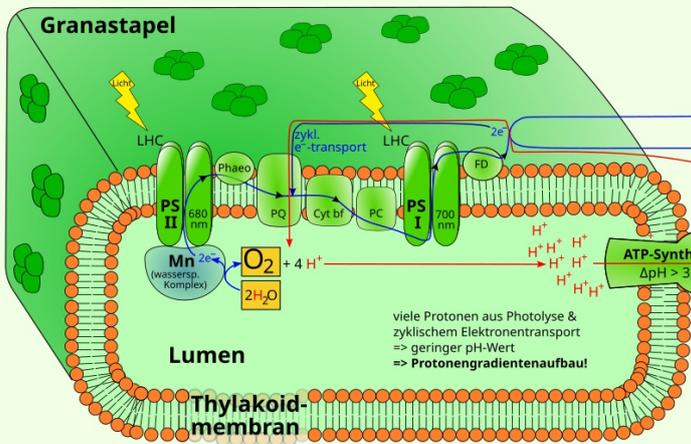


**Die Dunkelreaktion läuft im STROMA ab. Sie benötigt die in der Lichtreaktion hergestellten Reduktionsäquivalente (NADPH + H<sup>+</sup>) und den energiereichen Stoff ATP. In der Dunkelreaktion wird Glucose hergestellt.**

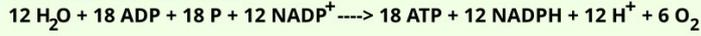
### Wie hängen Licht und Dunkelreaktion zusammen?

#### Lichtreaktion

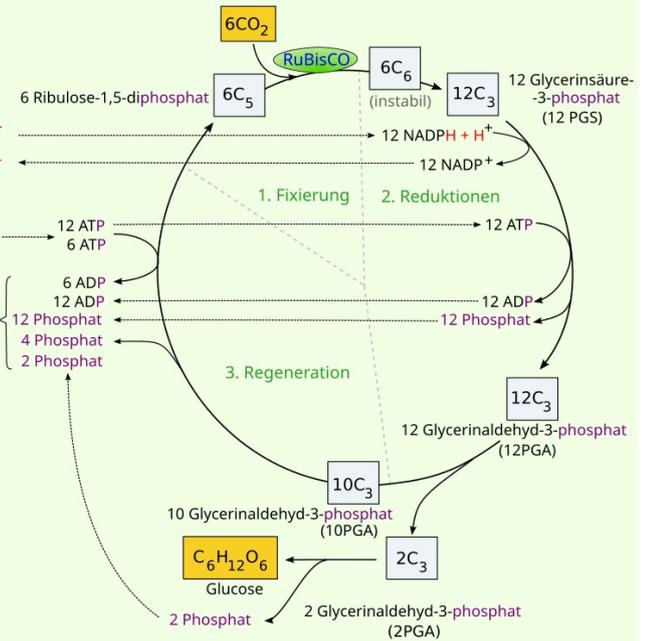
Im Chloroplasten (Stroma)



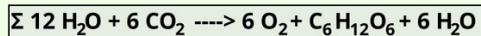
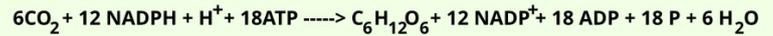
Bilanz der Lichtreaktion:



#### Lichtunabhängige Reaktionen (=Dunkelreaktion)



Bilanz der Dunkelreaktion:



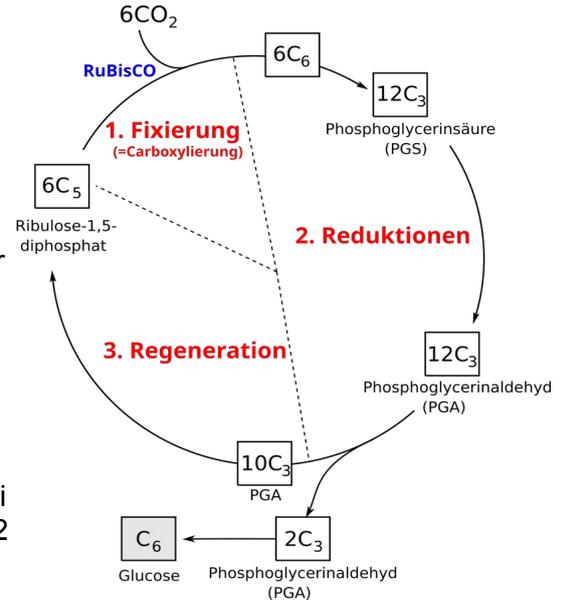
### Die Einzelschritte der Dunkelreaktion

Die Dunkelreaktion lässt sich in 3 Teilschritte gliedern:

#### a) Schritt 1: Fixierung von CO<sub>2</sub>

Calvin und seine Mitarbeiter gaben den Algen das radioaktive Kohlenstoffisotop <sup>14</sup>C in Form von NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub> (diese Methode wird auch Autoradiogramm genannt) und stoppten die Reaktion bereits nach 5 Sekunden. Sie untersuchten die Pflanze und fanden einen neuen radioaktiv markierten Stoff: Glycerinsäure-3-Phosphat (früher auch 3-Phosphoglycerinsäure (PGS) genannt).

Ein Zusatzversuch zeigte, dass so lange man den Algen nun CO<sub>2</sub> zuführt ein weiterer Stoff (Ribulosediphosphat - RudP - früher auch Ribulosebiphosphat genannt) in dem Maße abnahm, wie PGS zunahm. Die Wissenschaftler schlossen daraus, dass der erste Schritt der Dunkelreaktion die Fixierung von CO<sub>2</sub> an RudP ist. Dabei entsteht ein instabiler C<sub>6</sub>-Körper als Zwischenprodukt, der sofort in 2 Glycerinsäure-3-Phosphat (zwei C<sub>3</sub>-Körper) zerfällt.



**CO<sub>2</sub> wird an einen C<sub>5</sub>-Körper (Ribulose-1,5-di-Phosphat) gebunden.  
Es entstehen zwei C<sub>3</sub>-Körper**



Da die RudP-Carboxylase (auch Rubisco<sup>11</sup>) sehr langsam arbeitet, muss sie für eine hohe Effizienz sehr häufig im Chloroplasten vorhanden sein. Sie ist somit das häufigste Enzym der Natur.

#### b) Schritt 2: Reduktionsphase

Calvin probierte nun den Versuch zuerst mit Licht, welches er dann ausschaltete. Zuerst fand weiterhin die Fixierung statt, dann kam die Reaktion zum Erliegen. Er schloss daraufhin, dass für die Dunkelreaktion die Produkte der Lichtreaktion zur Verfügung stehen müssen.

Unter Verbrauch von ATP reduziert NADPH/H<sup>+</sup> PGS (Glycerinsäure-Phosphat) zu Glycerinaldehydphosphat (GAP) reduziert. Aus ATP bildet sich ADP und Phosphat.



#### c) Schritt 3: Regenerationsphase

Die 12 Moleküle Glycerinaldehydphosphat werden nun unterschiedlich genutzt:

- 2 PGA-Moleküle (2C<sub>3</sub>-Körper) dienen zum Aufbau eines Moleküls Glucose (C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>)

- 10 PGA-Moleküle (also 3·10=30 Kohlenstoffe) dienen der Regeneration von 6RudP (6·5=30 Kohlenstoffe!). Dabei wird wieder ATP in ADP und Phosphat umgewandelt.



So wird der CO<sub>2</sub> Akzeptor (Ribulose-1,5-diphosphat) wieder hergestellt. Dabei werden 6ATP in ADP umgewandelt.

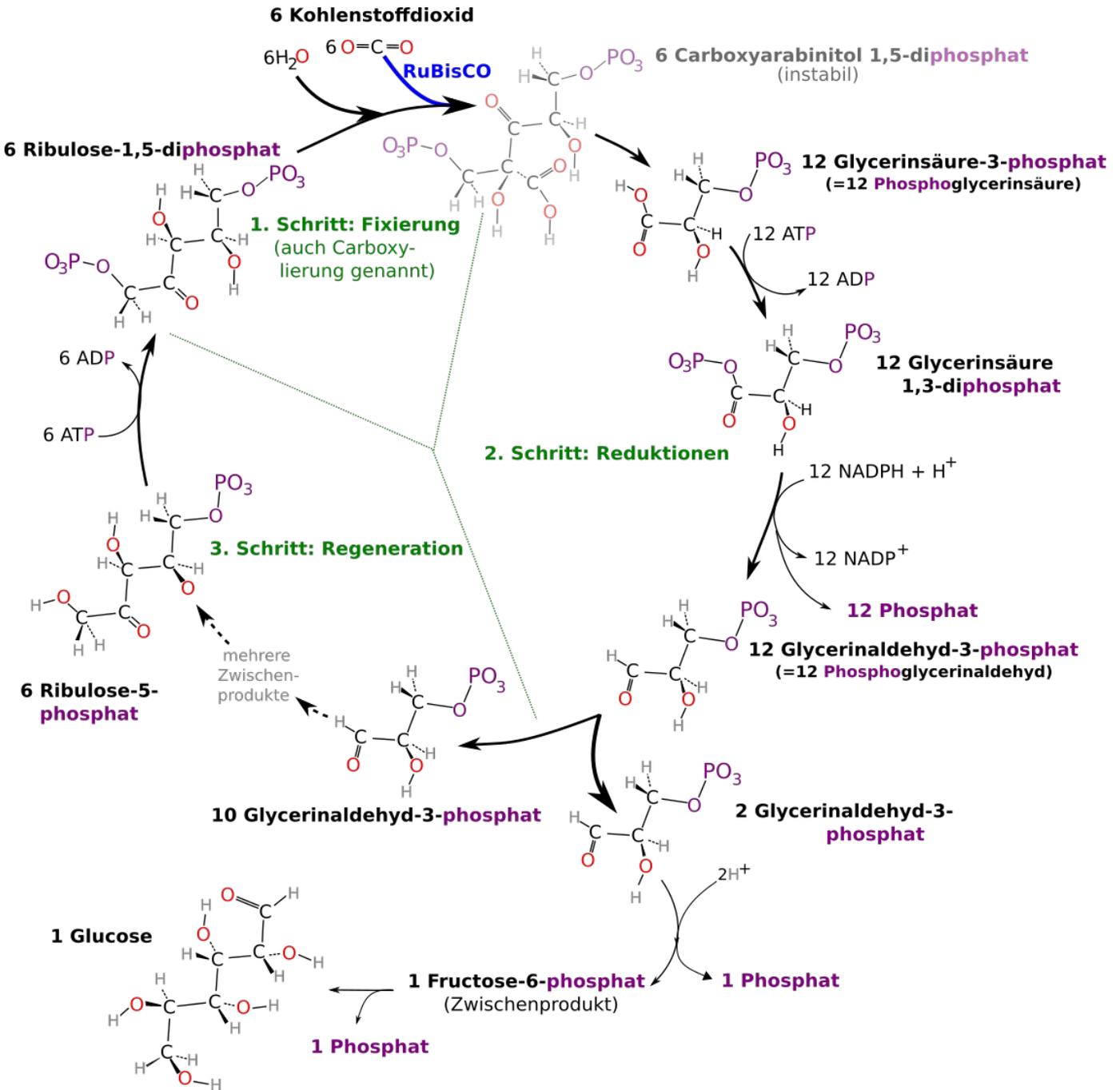
#### d) Bruttogleichung der Dunkelreaktionen

<b>Fixierung:</b>	6H <sub>2</sub> O + 6CO <sub>2</sub> + 6RudP	----->	12PGS
<b>Reduktion:</b>	12PGS + 12ATP + 12NADPH/H <sup>+</sup>	----->	12PGA + 12NADP <sup>+</sup> + 12ADP + 12P + 12H <sub>2</sub> O
<b>Regeneration:</b>	12PGA + 6ATP	----->	C <sub>6</sub> H <sub>12</sub> O <sub>6</sub> + 6RudP + 6ADP + 6P
<b>Brutto:</b>	6CO <sub>2</sub> + 12NADPH/H <sup>+</sup> + 18ATP	----->	C <sub>6</sub> H <sub>12</sub> O <sub>6</sub> + 12NADP <sup>+</sup> + 18ADP + 18P + 6H <sub>2</sub> O

<sup>11</sup> Die alten biologischen Namen verwendeten die Silbe „bis“, anstelle von „di“. Der vollständige Name war Ribulose-bisphosphat-carboxylase

### Der gesamte Calvinzyklus

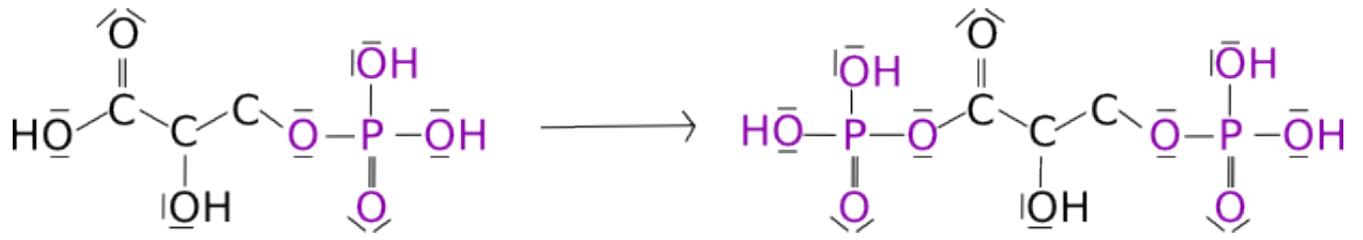
Glucose (Traubenzucker) kann dann von der Pflanze zu anderen Verbindungen, wie Stärke weiterverarbeitet werden.



**Anmerkungen:**

- Tatsächlich treten in den Calvinzyklus  $12\text{H}_2\text{O}$  Moleküle ein. Sechs davon werden in die Glucose eingebaut. Die fehlenden sechs Moleküle werden für die Hydrolyse von ATP verwendet (davon 4 bei der Bildung von Fructose-6-phosphat und 2 bei der Bildung von Seduheptulose-7-phosphat).

Phosphat ist mal  $PO_4$  mal  $H_2PO_4$ ...



## Zusammenfassung: Dunkelreaktion(en) (Calvin-Zyklus)

### Häufig verwendete Abkürzungen:

**RubP** = Ribulose-1,5-bisphosphat = Ribulose-1,5-diphosphat  
**PGS** = 3-Phosphoglycerinsäure = Glycerinsäure-3-Phosphat  
**PGA** = 3-Phosphoglycerinaldehyd = Glycerinaldehydphosphat (auch GPA genannt)

### Allgemeines

- Die Dunkelreaktion läuft im **STROMA** ab.
- Sie verbraucht die in der Lichtreaktion hergestellten Reduktionsäquivalente und den energiereichen Stoff ATP.

### Die Dunkelreaktion lässt sich in 3 Teilschritte gliedern

1. Fixierung von CO<sub>2</sub>
2. Reduktionsphase
3. Regeneration des CO<sub>2</sub>-Akzeptors

#### Schritt 1: Fixierung von CO<sub>2</sub>

CO<sub>2</sub> wird an einen C<sub>5</sub>-Körper (Ribulose-1,5-diphosphat) gebunden.  
 Es entsteht ein instabiler C<sub>6</sub>-Körper, der sofort in 2 C<sub>3</sub>-Körper (3-Phosphoglycerinsäure) zerfällt.



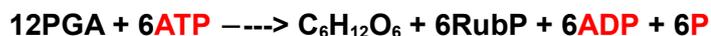
#### Schritt 2: Reduktionsphase

Unter Verbrauch von **ATP** und **NADPH/H<sup>+</sup>** wird 3-PGS nun zu 3-PGA reduziert



#### Schritt 3: Regenerationsphase

- **2 PGA-Moleküle** dienen zum Aufbau eines Moleküls Glucose (C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>)
- **10 PGA-Moleküle** dienen der Regeneration von **6 RubP**.  
 Dabei wird **ATP** verbraucht.



**Aufgaben zur Licht- und Dunkelreaktion:**

1. Erinnere Dich an den Chemieunterricht: Carbonsäure reduzieren zu Aldehyden, welche weiter zu Alkoholen reduziert werden. Findest Du das hier wieder?
2. Kennzeichne die Kohlenstoffatome mit ihrer Oxidationszahl und ordne danach Oxidations- und Reduktionsschritte zu.
3. Erkläre mit Deinen Worten, wie die Sonnenenergie letztlich von der Pflanze gespeichert wird.
4. Die gebildete Glucose wird von den Pflanzen weiter verarbeitet, in der Regel zu Stärke, die auch als Speicherform bezeichnet wird. Finde Gründe für dieses Vorgehen der Pflanze.
5. Ist folgende Aussage richtig: „Alles höhere Leben beruht letztlich auf dem Energiegefälle zwischen Wasser und seinen Protonen (gebunden als  $\text{NADPH}^+ + \text{H}^+$ )“. Begründe.
6. Was passiert, wenn die Pflanze zwar genügend Wasser zur Verfügung hat, aber zu wenig  $\text{CO}_2$ ? Was passiert im umgekehrten Falle?
7. In Schulbüchern ist manchmal, verursacht durch die Begriffe Dunkel- und Lichtreaktion, zu lesen. Pflanzen betreiben tagsüber die Lichtreaktion und nur Nachts die Dunkelreaktion. Ist diese Aussage richtig?
8. Durch Pflanzen werden pro Jahr ca.  $28 \cdot 10^{10}$ t Kohlenstoffdioxid der Atmosphäre entzogen. Wie viel Sauerstoff und wie viel Glucose wird dabei freigesetzt?
9. Diskutiere die in Aufgabe 7 angegebene Menge an  $\text{CO}_2$  in Verbindung mit den weltweiten Rodungen der Wälder, den Vergiftungen der Meere sowie dem Klimawandel.
10. Die Photosynthese ist von abiotischen Faktoren abhängig. Welche sind Deiner Meinung nach besonders entscheidend?

## Abhängigkeit der PS-Rate von Außenfaktoren

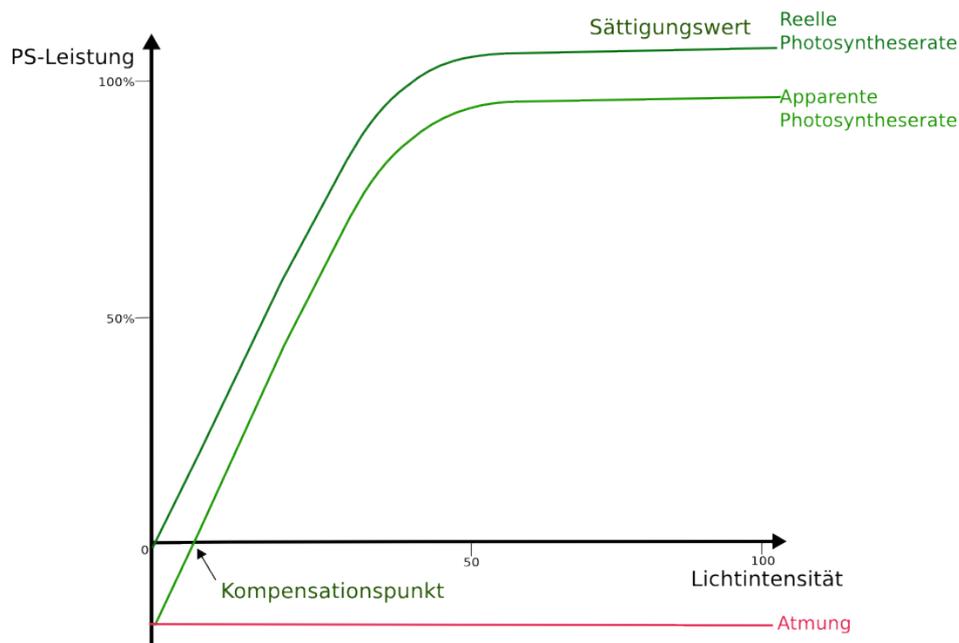
### **Einflussfaktoren:**

- Licht
- CO<sub>2</sub>
- Temperatur

### **1. Abhängigkeit der Photosynthese vom Licht**

Wie könnte man die Leistung der PS/ die PS-Rate messen?

=> CO<sub>2</sub>-Konzentration, O-Konzentration, (gebildete Stärke)



**Sättigungswert:** zunehmende Beleuchtungsstärke führt nicht zu steigender PS-Rate (=> andere Faktoren wirken begrenzend)

**Reelle Photosyntheserate:** Tatsächliche Menge an gebildetem Sauerstoff durch Photosynthese.

**Apparente Photosyntheserate:** Messbare Menge an gebildetem bzw. verbrauchtem Sauerstoff (= reelle Photosyntheserate – Atmung)

**Atmung:** Menge an verbrauchtem Sauerstoff durch pflanzeigene Zellatmung.

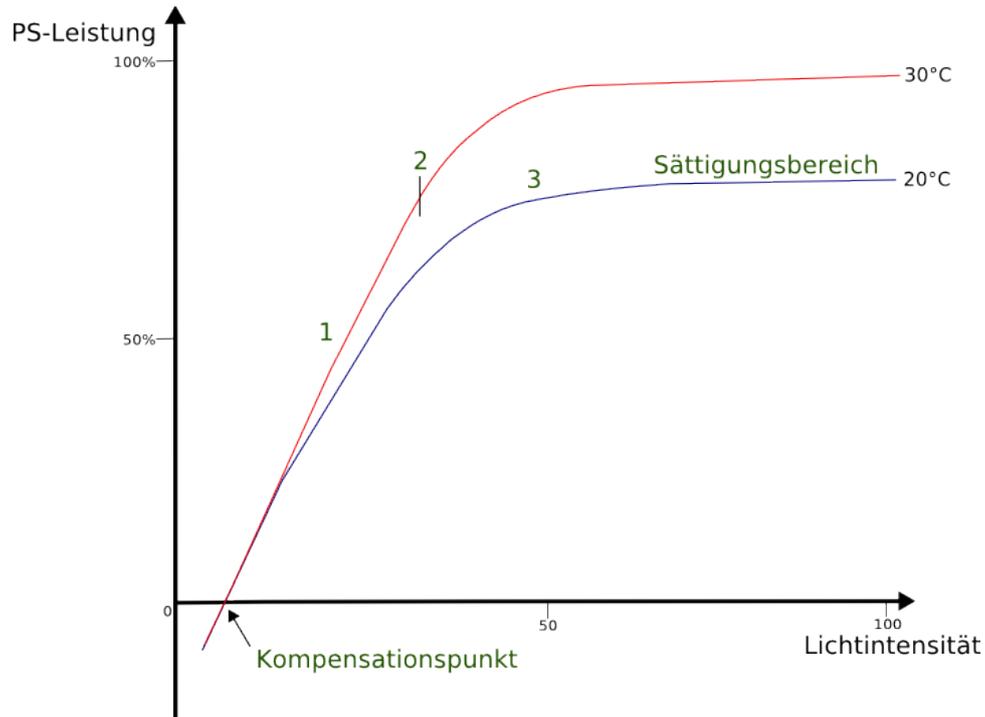
**Kompensationspunkt K:** Beleuchtungsstärke, bei der in der PS genau so viel Sauerstoff gebildet wird, wie in der Atmung verbraucht wird.

### **Aufgaben:**

1. Was sagt die Lage des Kompensationspunktes für die Pflanze aus?

=> Der Kompensationspunkt gibt die Beleuchtungsstärke an, ab der die Pflanze für sich selber „Gewinn“ macht

## 2) Versuche von Blackman zum Einfluss der Temperatur und der Lichtstärke



### Zur Erklärung

#### Blaue Kurve:

Die Lichtreaktion ist von physikalischen und chemischen Reaktionen abhängig. Die chemischen Reaktionen sind langsamer als die physikalischen, zum Teil bremst das Enzym, welches Ferredoxin reduziert und Elektronen auf  $\text{NADP}^+$  überträgt. Das Akzeptieren des Eletrons an PSII geht hingegen sehr schnell.

Die Dunkelreaktion ist stark temperaturabhängig. Es gilt die RGT-Regel.

Je stärker das Licht, desto besser läuft die Lichtreaktion ab und desto mehr ATP und  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  werden durch die Lichtreaktion gebildet. Es stehen also bei Starklicht mehr Ausgangsstoffe für die Dunkelreaktion zur Verfügung.

Bei Starklicht sieht man, dass bei ca.  $30^\circ\text{C}$  die Dunkelreaktion so stark beschleunigt wird, dass alle Produkte der Lichtreaktion verwendet werden können.

**Der Calvinzyklus bremst also bei starkem Licht die Photosynthese bei geringen Temperaturen ab. Seine Limitierung der Photosynthese kann nur durch Temperaturerhöhung aufgehoben werden.**

#### Rote Kurve:

Bei Schwachlicht: Die Lichtreaktion bremst die Photosynthese enorm ab.

Eine Beschleunigung der Calvinzyklus durch Temperaturerhöhung bringt keine Steigerung der Photosyntheseleistung, da die Lichtreaktion kaum Ausgangsstoffe zur Verfügung stellt.

**Bei wenig Licht ist die Lichtreaktion der limitierende Faktor der Photosynthese.**

Man erkennt gut, dass mehr Licht zu einer Steigerung der Photosynthese führt. Es kommt in jedem Fall zu einer Sättigung, bei welcher eine Steigerung der Lichtintensität keine weitere Steigerung der Photosynthese mehr bedeutet! Daraus folgt, dass ab diesem Sättigungspunkt andere Faktoren die Photosynthese begrenzen. Der nun wesentlich begrenzende Faktor ist die Temperatur.

Solange nun eine Steigerung der Lichtmenge eine Steigerung der Photosyntheseleistung bringt, ist folglich die Lichtreaktion der begrenzende Faktor. Das dort entstehende ATP und NADPH+H<sup>+</sup> wird jederzeit vom Calvinzyklus aufgenommen und verwendet. Steigert man die Lichtmenge bis zum Sättigungspunkt, kommt der Calvinzyklus nicht nach, das ATP und NADPH+H<sup>+</sup> zu verbrauchen und somit stehen auch nicht genügend ADP, P und NADP<sup>+</sup> zur Verfügung. AB diesem Punkt bremst also der Calvinzyklus die Photosynthese.

Da die Geschwindigkeit des Calvinzyklus im Wesentlichen durch das (langsame) Enzym RubisCo vorgegeben ist, kann eine erhöhte Temperatur dieses Enzym beschleunigen und so auch den Calvinzyklus beschleunigen.

1. Die Lichtreaktion ist unter normalen Bedingungen in Mitteleuropa der begrenzende Faktor der Photosynthese.
2. Der Lichtsättigungspunkt ist der **Punkt, ab dem eine Erhöhung der Lichtintensität die PS-Leistung nicht weiter steigt.**
3. Eine zweite Reaktion begrenzt die Photosynthese, sie wird Dunkelreaktion genannt.

Wird über den **Lichtsättigungspunkt** die Lichtintensität weiter erhöht, kann es zu einer zu großen Sauerstoffproduktion der Pflanze kommen (Sauerstoffstress). Dies kann die Pflanze schädigen und die Enzyme der Lichtreaktion irreversibel schädigen. Allerdings ist der Lichtsättigungspunkt bei allen Pflanzen unterschiedlich (vergleiche Licht- und Schattenpflanzen sowie Licht und Schattenblätter). Besonders hoch ist er bei C4-Pflanzen.

**Die Photosyntheserate steigt proportional zur Lichtintensität. Bei ausreichender Temperatur, erreicht sie ihr Maximum bei einer bestimmten Lichtintensität, welche artspezifisch ist. Dieser Punkt wird Lichtsättigungspunkt genannt.**

#### **Beispiele für die Lichtabhängigkeit von Pflanzen:**

- Untere Grenze für das Ablaufen der Photosynthese: ca. 20 Lux
- Lichtsättigungspunkt für Sonnenpflanzen: ca. 20 000 Lux (entspricht ca. 10% des vollen Tageslichts)
- Lichtsättigungspunkt für Schattenpflanzen: ca. 2000 Lux (1% des vollen Tageslichts)

**Der Lichtkompensationspunkt (erst bei der Zellatmung wichtig)**

(Dies wirst Du erst ganz verstehen können, wenn Du die Zellatmung im UR behandelt hast.)

Zur vorläufigen Erklärung bedenke, dass auch Pflanzen atmen und so Sauerstoff benötigen. Wenn man nun die Photosyntheseleistung anhand der Produktion von Sauerstoff misst, so wird bei Dunkelheit, kein Sauerstoff produziert (logisch, es läuft ja keine Photosynthese ab, aber Sauerstoff durch die Zellatmung verbraucht!)

**Der Lichtkompensationspunkt gibt an, ab welcher Beleuchtungsstärke das bei der Zellatmung der Pflanze entstehende (und dann durch den Calvinzyklus gebundene) Kohlenstoffdioxid und das durch die Photosynthese benötigte Kohlenstoffdioxid den gleichen Betrag haben.**

Am Lichtkompensationspunkt findet bei einer Pflanze kein messbarer  $\text{CO}_2$ -Austausch mit der Umgebung statt.

Wird dieser Punkt überschritten, findet eine Kohlenstoffspeicherung (C-Nettofixierung) in Form von Kohlenhydraten bei der Dunkelreaktion statt.

**Besonderheiten:**

- Der Lichtkompensationspunkt ist bei Sonnen- und Schattenpflanzen verständlicherweise unterschiedlich. Bei Sonnenpflanzen wird er vergleichsweise erst bei relativ hohen Beleuchtungsstärken erreicht.
- C4-Pflanzen haben den höchsten Lichtkompensationspunkt, da sie wesentlich mehr Licht als C3-Pflanzen brauchen.

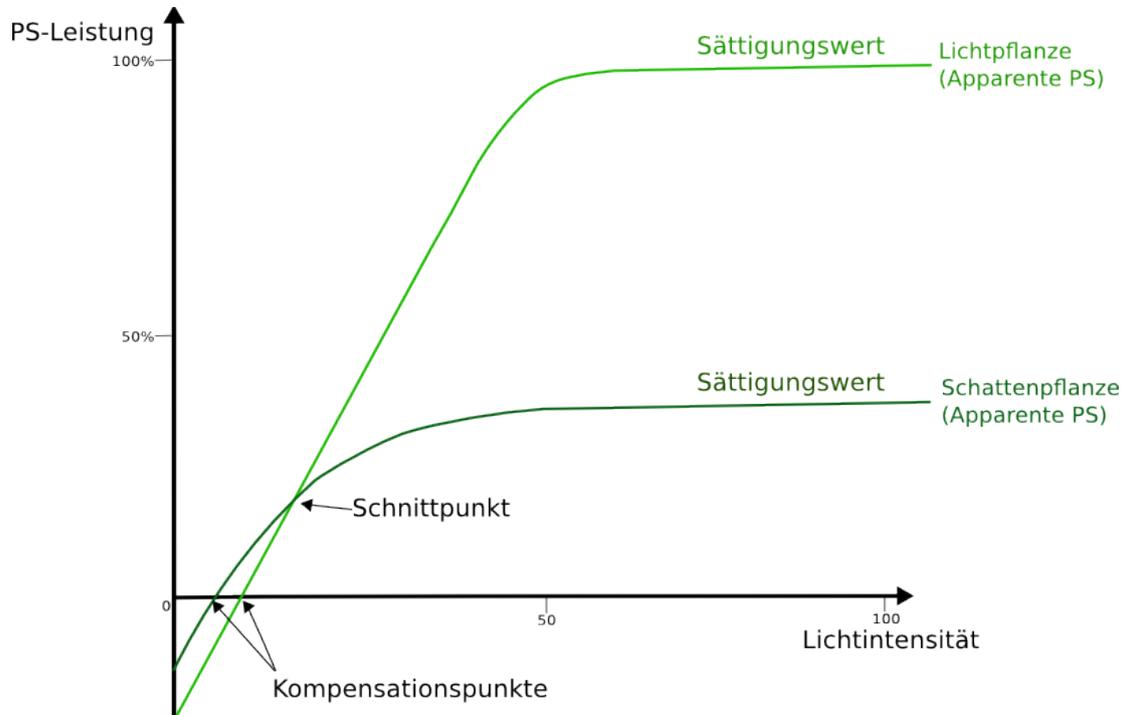
**Zusatzinformationen:**

<https://de.wikipedia.org/wiki/C4-Pflanzen>

<https://www.geo.unizh.ch/~uruetsch/ggzf/Pflanzenoekologie.html>

### 3) Unterschiede in der Lichtausnutzung bei Licht und Schattenpflanzen

Pflanzen und deren Blätter sind unterschiedlich an die Beleuchtungsstärke angepasst. Schattenpflanzen sind z.B. Farne und Moose. Bei Bäumen findet man sogar beide Typen von Blättern an einem Baum! (Blätter im Kronen- und Außenbereich sind Sonnenblätter, Blätter im Kern- und Stammbereich sind Schattenblätter).



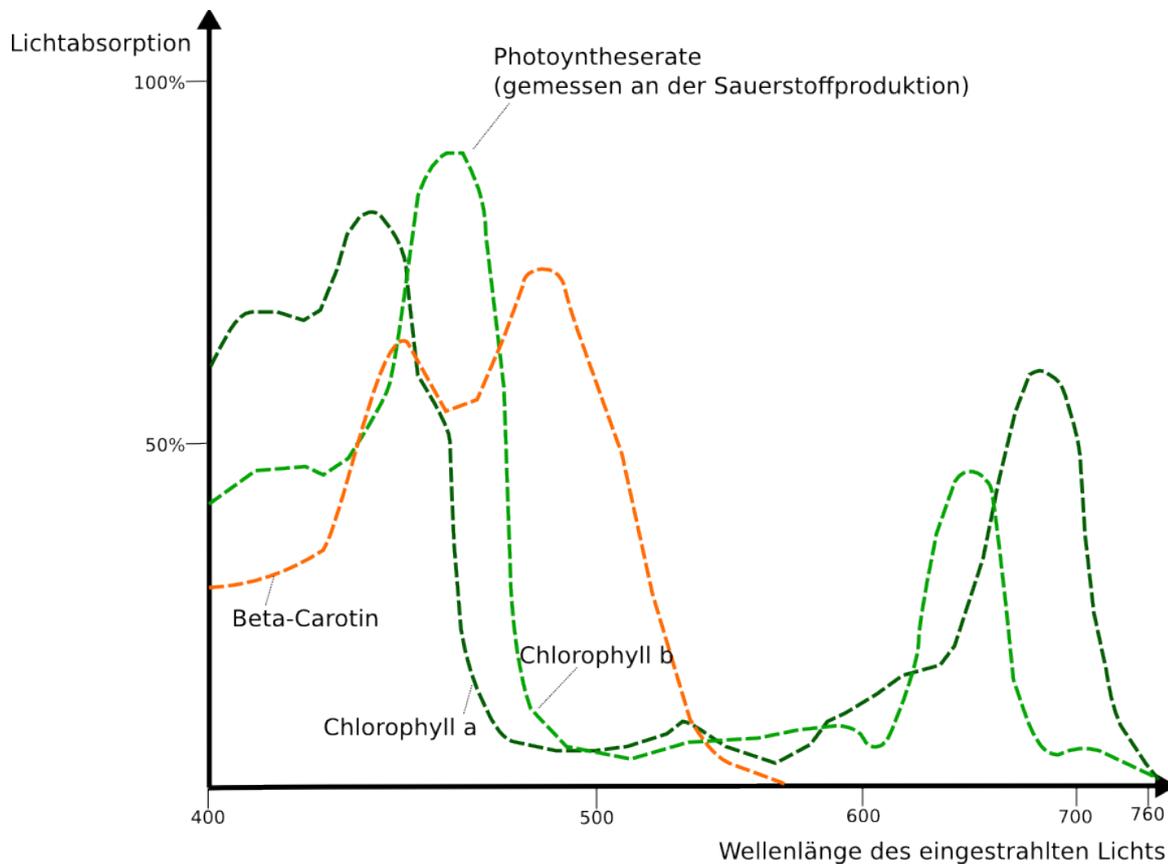
**Sonnenpflanzen:** Kompensationspunkt wird erst spät erreicht  
Sättigungsbereich beginnt erst ab 20.000 Lux

**Schattenpflanzen:** Kompensationspunkt wird schon früh erreicht  
Sättigungsbereich beginnt bereits ab 2.000 Lux

#### 4) Einfluss der Lichtqualität (Wellenlänge)

Siehe Engelmannscher Bakterienversuch (1882) sowie Versuch mit Fadenalge

Lichtabsorption durch Licht verschiedene Farbstoffe:

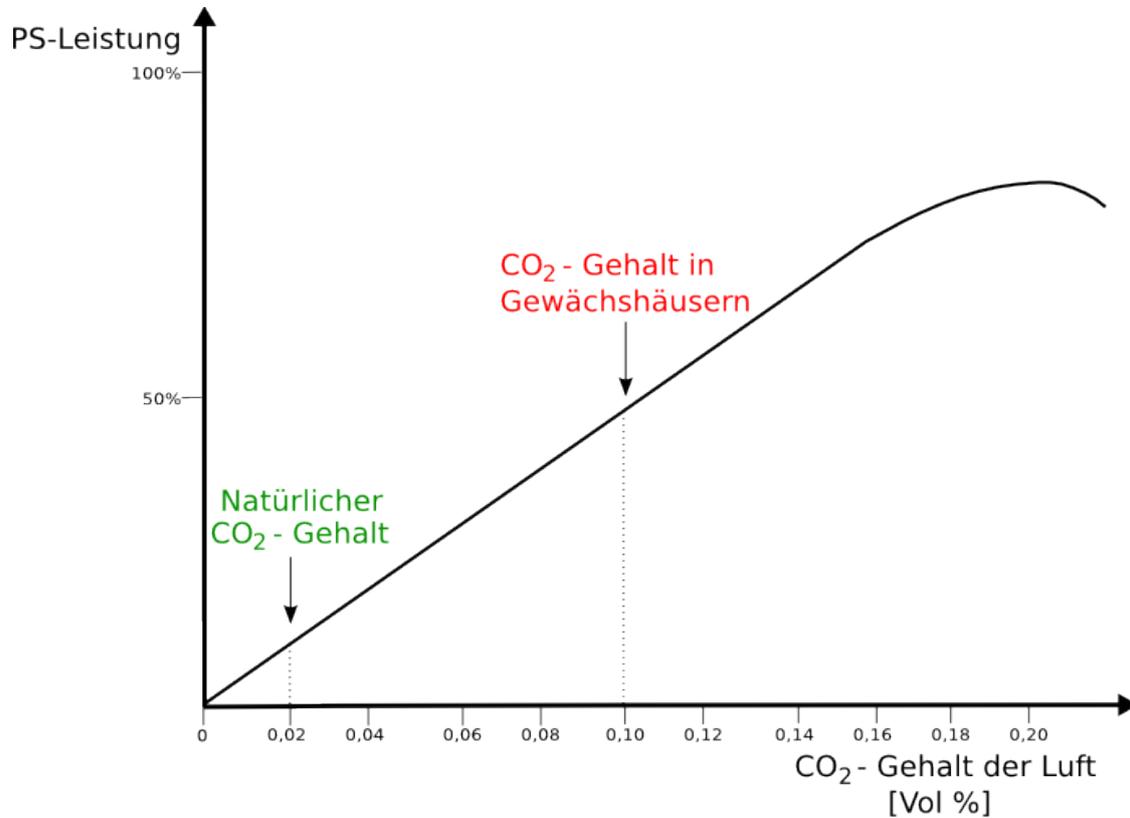


#### Aufgaben:

1. In welchen Bereichen wird besonders „gut“ absorbiert?
2. Erkläre die Absorption physikalisch.
3. Was versteht man unter der „Grünlücke“?
4. Wer nutzt die Grünlücke?

### 5) Einfluss des CO<sub>2</sub>-Gehalts der Luft

Gehalt in der Erdatmosphäre ca. 0,02-0,04 Vol.%



Aus Gründen der Ertragssteigerung wird in Gewächshäusern oft der CO<sub>2</sub>-Gehalt künstlich angehoben. Dadurch steigt die Photosyntheserate und somit auch die Zunahme der Biomasse (Pflanzenwachstum und Fruchtwachstum) - bei ansonsten idealen Bedingungen (Licht, Temperatur) - um das 2- bis 3-fache.

**Steigerung des CO<sub>2</sub>-Gehalts führt zur Steigerung der PS-Rate.  
Ab über ca. 0,2 Vol.% wirkt CO<sub>2</sub> toxisch auf Pflanzen.**

#### Aufgaben:

1. In einem Buch für Hobbygärtner steht: „Gießen sie ihre Topfpflanzen doch mit dem nicht mehr benötigtem Mineral-(Sprudel)-Wasser. Auch wenn dies abgestanden ist, zeigt sich ein besseres Wachstum“. Diskutiere diesen Vorschlag in Bezug auf seine Wirksamkeit.

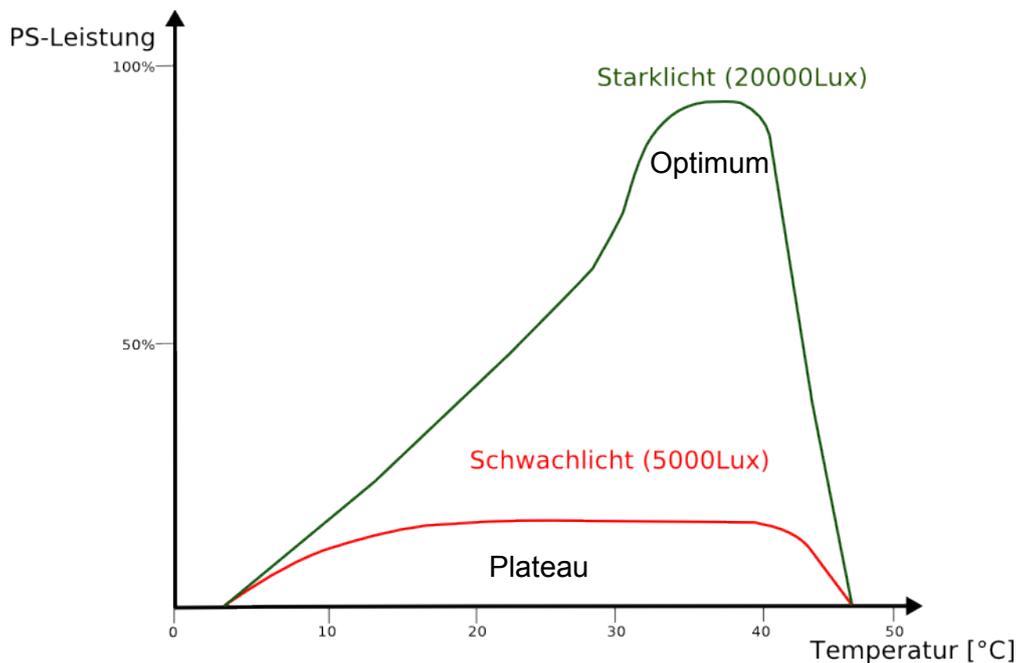
2. Aus Nachbarländern, welche über wenig Sonne verfügen, gelangt Gemüse, wie z.B. Tomaten, in unsere Supermärkte, die aus Gewächshäusern stammen. Informiere Dich zuerst über die Tomatenzucht in Holland.

a) Woran erkennt man diese Tomaten oft schon beim Aufschneiden?

b) Warum ist deren Geschmack oft so minderwertig?

c) Warum kann man fast keine anderen Tomaten mehr in deutschen Supermärkten kaufen?

## 6) Einfluss der Temperatur



Alle chemischen Reaktionen (also auch die Photosynthese) sind dem Einfluss der Temperatur ausgesetzt. Die RGT-Regel sagt eine Verzwai- bis Vervierfachung der Reaktionsgeschwindigkeit bei einem Temperaturanstieg von 10°C (10K) voraus.

Dies erkennt man an der Starklicht-Kurve gut: Die Photosynthese ist temperaturabhängig! Je höher die Temperatur ist, desto höher ist die Photosyntheseleistung. Bei 42°C sinkt die Photosyntheseleistung aber rapide, was darauf schließen lässt, dass Enzyme denaturieren und die Reaktionen so nicht mehr ablaufen können.

Den wesentlichen Anteil hat dabei die Dunkelreaktion, insbesondere die Fixierung des Kohlenstoffdioxids durch das Enzym RubisCo. Eine Erhöhung der Temperatur bringt vor allem hier eine Beschleunigung. Somit ist die Dunkelreaktion hier der limitierende Faktor.

**Liegt zu wenig Licht vor, sind auch kaum die Produkte der Lichtreaktion verfügbar, sodass kaum Dunkelreaktion abläuft. Bei wenig Licht ist also die Lichtreaktion der begrenzende Faktor, bei ausreichend Licht begrenzen eher die chemischen Reaktionen der Dunkelreaktion die Photosynthese.**

### Unterscheidung Starklicht - Schwachlicht

Hat eine Pflanze ausreichend Licht zur Verfügung (hier Starklicht), so wird ein **Optimum** bezüglich der Temperatur erreicht. Dieses ist allerdings von Pflanze zu Pflanze unterschiedlich.

So liegt das Temperaturoptimum arktischer Pflanzen oder bei Hochgebirgspflanzen in der Regel bereits unterhalb von 10°C.

In Mitteleuropa liegt es in der Regel deutlich höher (meist zwischen +15°C und +25°C).

Tropische Pflanzen haben ihre Temperaturoptima oft sogar bei über 40°C.

Verfügt eine Pflanze nur über wenig Licht, so erreicht sie ihr Temperaturoptimum nicht. Das Licht ist der limitierende Faktor, sodass über einen weiten Temperaturbereich ein Plateau mit unveränderter Photosyntheseaktivität vorliegt. Bei hohen Temperaturen fällt auch dieses dann gegen null.

**Der Vergleich dieser beiden Kurven lässt ebenfalls den Schluss zu, dass die Photosynthese in zwei Schritten abläuft (Licht- und Dunkelreaktionen).**

Da aber bei der Photosynthese neben den reinen chemischen Vorgängen auch die Verfügbarkeit der Ausgangsstoffe (Wasser und Kohlenstoffdioxid) sowie die durch Temperaturerhöhung beeinflusste zunehmende Öffnung der Spaltöffnungen (und damit ein erhöhter Einstrom von CO<sub>2</sub> einhergeht), nimmt die Photosyntheserate zunächst stärker zu als die Atmung!

Bei Temperaturen > 30°C schließen sich die Spaltöffnungen wieder, um so einer zunehmenden Verdunstung entgegenzuwirken. Die Konsequenz ist eine Abnahme der Photosyntheserate. Bei ca. 50°C kommt die Photosynthese schließlich ganz zum Stillstand.

**Bei Schwachlicht kommt es nicht zu einer Zunahme der Photosyntheseleistung, da die Produkte der Lichtreaktion ATP und NADPH+H<sup>+</sup> nicht in ausreichendem Maße der Dunkelreaktion zur Verfügung stehen.**

**Vergleich Licht und Dunkelreaktionen**

<b>Lichtreaktion</b>	<b>Dunkelreaktion</b>
Abhängig vom Licht	(weitgehend) lichtunabhängig
Temperaturunabhängig	Temperaturabhängige Reaktionen
	von Enzymen katalysiert
Ort: Thylakoidmembran	Ort: Stroma
Durch Absorption von Licht werden energiereiche Zwischenprodukte gebildet (ATP, NADPH/H <sup>+</sup> ).	Zwischenprodukte werden durch enzymkatalysierte Schritte zum Aufbau von Glucose verwendet.

## Zusammenfassung der Photosynthese

### Lichtreaktion:

Die Lichtreaktion stellt die Primärprodukte NADPH + H<sup>+</sup> und ATP bereit. Dazu werden Wasser und Lichtenergie benötigt:



D.h. für ein Molekül Glucose werden 18 Moleküle ATP und 12 Moleküle NADPH + H<sup>+</sup> benötigt. Diese stellt die Lichtreaktion bereit.

### Dunkelreaktion:

In der Dunkelreaktion wird CO<sub>2</sub> sowie die Produkte der Lichtreaktion benutzt, um die energiereiche Verbindung Glucose (=Traubenzucker) aufzubauen:



### Die Bilanz der Photosynthese ist also:

Fasst man beide Reaktionsgleichungen zusammen, kommt man zur altbekannten Photosynthesegleichung:



**ΔG = +2875 kJ/mol**  
(bzw: ΔG° = +2994 KJ/mol)

### Beachte folgende Punkte zur Photosynthese:

- Der entstehende Sauerstoff kommt aus der Photolyse des Wassers, nicht aus dem CO<sub>2</sub> (ein historischer Irrtum, man dachte, Kohlenhydrate seien so aufgebaut: C<sub>n</sub>(H<sub>2</sub>O)<sub>n</sub>).
- In der Dunkelreaktion entsteht auch Wasser (6 Moleküle, da aber 12 Moleküle für die Photolyse verwendet werden tauchen in der Nettogleichung nur 6 Moleküle als Edukt auf).
- Die Photosynthese ist eine endergonische Reaktion!
- Der Calvinzyklus ist weit komplexer als hier dargestellt. Aus all seinen Zwischenprodukten und der Glucose stellt die Pflanze sämtliche anderen organischen Stoffe her.
- Da Pflanzen ihre energiereichen Verbindungen selbst herstellen, sagt man, sie sind autotroph (wörtlich: sich selbst ernährend).
- RuBisCo ist das häufigste Enzym des Planeten.
- Der Atmosphärensauerstoff (ca. 21% Gehalt in der Luft) ist durch die Photosynthese in den letzten 3,5 Mrd. Jahren entstanden.
- In Büchern oft verwendete Abkürzungen: RuBP = Ribulose-1,5-diphosphat; PGS = Phosphoglycerinsäure = Glycerinsäure-3-Phosphat; GAP = Glycerinaldehyd-3-phosphat)

### Zusatzinformationen:

<https://de.wikipedia.org/wiki/Calvin-Zyklus>

<https://de.wikipedia.org/wiki/Traubenzucker>

<https://de.wikipedia.org/wiki/Phosphat>

<https://de.wikipedia.org/wiki/Adenosintriphosphat>

## Die Bedeutung der PS

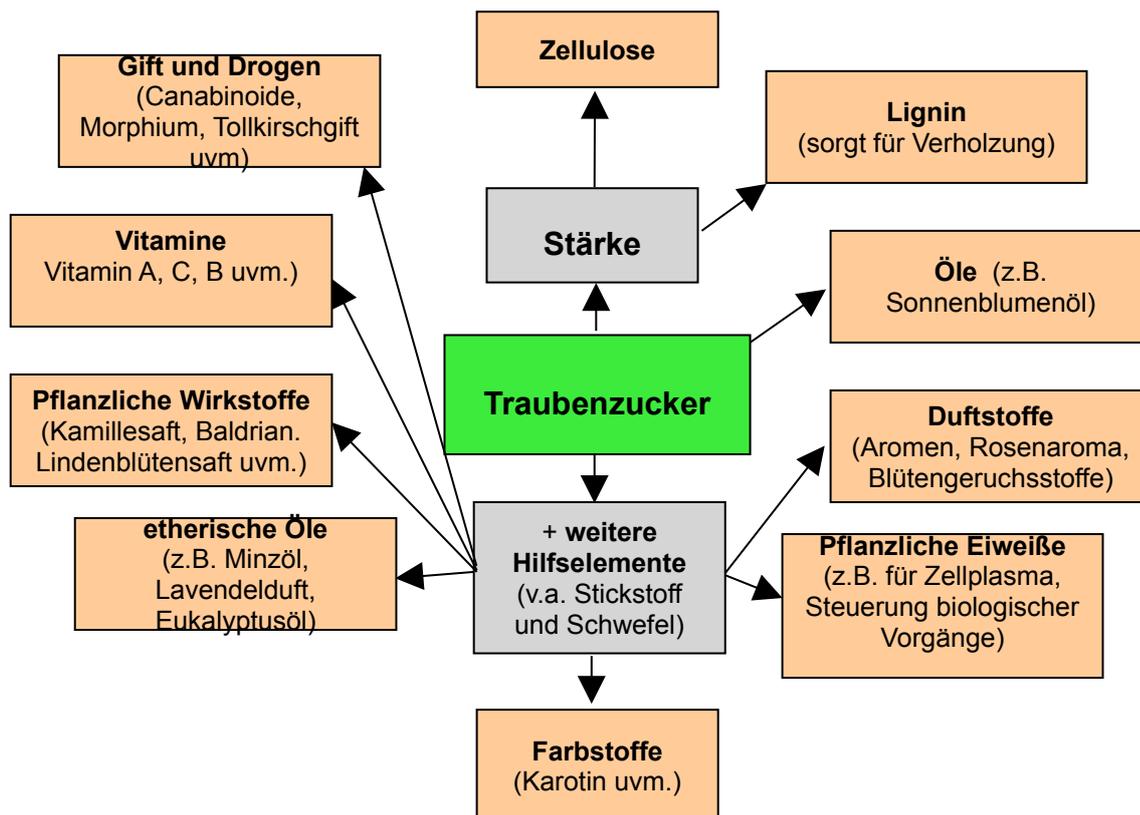
**Die Photosynthese ist auf der Erde Grundlage für:**

- 1. Energiebindung:** Einfangen von Lichtenergie und Fixierung in Form von chemisch gebundener Energie (**ATP** und **NADPH + H<sup>+</sup>**)
- 2. Stoffaufbau:** Herstellung von energiereichen organischen Substanzen (Bau- und Betriebsstoffe)  
=> Voraussetzung für alle heterotrophen Lebewesen.
- 3. Sauerstoffproduktion:** Ermöglicht den aeroben Stoffabbau (=Atmung) und damit die effektivste Form der Energiegewinnung aus organischen Substanzen

### Traubenzucker ist erst der Anfang

Viele Pflanzen produzieren, vor allem wenn sie genügend Licht zur Verfügung haben soviel Traubenzucker, dass sie ihn nicht für ihre eigene Energiegewinnung durch Zellatmung benötigen. Alle weiteren biochemischen Pflanzenprodukte werden übrigens aus Verbindungen des Calvinzyklus synthetisiert.

**Überschüssiger Traubenzucker wird von Pflanzen weiterverarbeitet!**

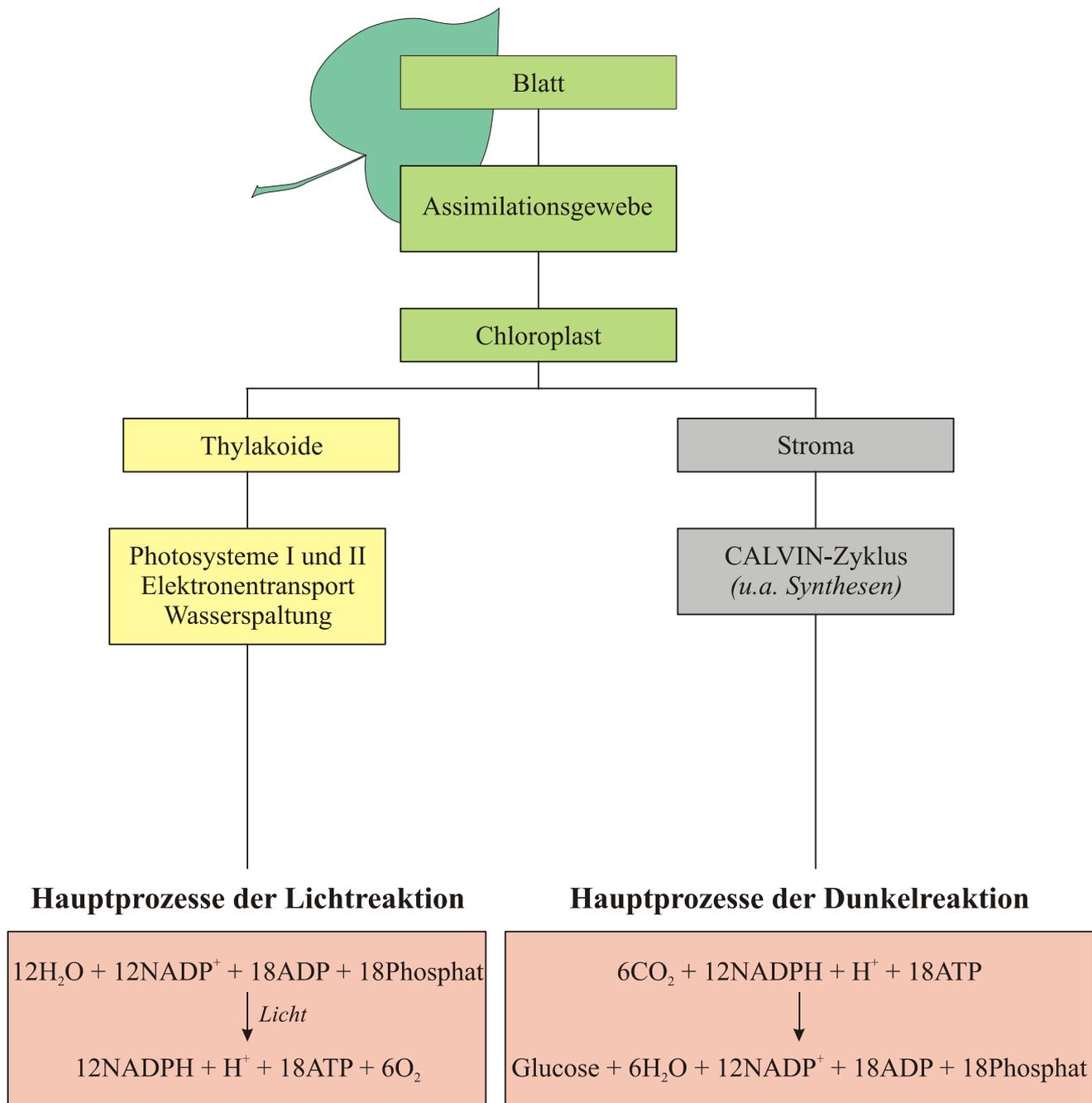


Besonders reich an biochemischen Pflanzeninhaltsstoffen sind die Nachtschattengewächse, welche durch gebildete Alkaloide und Steroide als Medizin-, Rausch- und Kulturpflanzen gelten. Beispiele sind Stechapfel, Tomaten, Auberginen, Tabak, Paprika, Kartoffeln, Tollkirsche.

**Lesenswert:**

<https://de.wikipedia.org/wiki/Nachtschattengewächse>

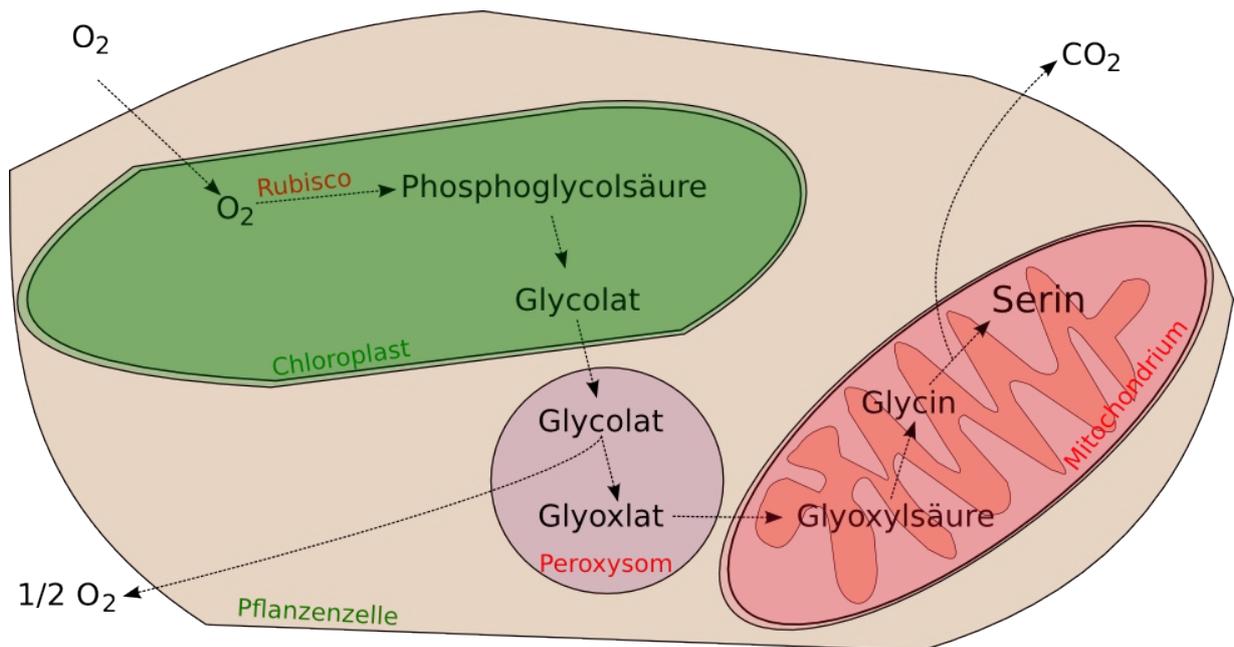
## Teilprozesse der Photosynthese und ihre Lokalisation



### Photorespiration (Lichtatmung)

RuBisCO, das Enzym welches eigentlich Kohlenstoffdioxid für den Calvinzyklus fixiert (und welches mengenmäßig das vorherrschende Enzym des Planeten ist!), kann in einer (unerwünschten) Nebenreaktion auch Sauerstoff binden. RuBisCO wirkt dann als Oxygenase und Ribulose-1,5-Diphosphat wird oxidiert und somit abgebaut. Es geht also immer etwas Ribulose-1,5-Diphosphat dem Calvinzyklus verloren. Das Ersetzen dieses Verlustes benötigt Energie!

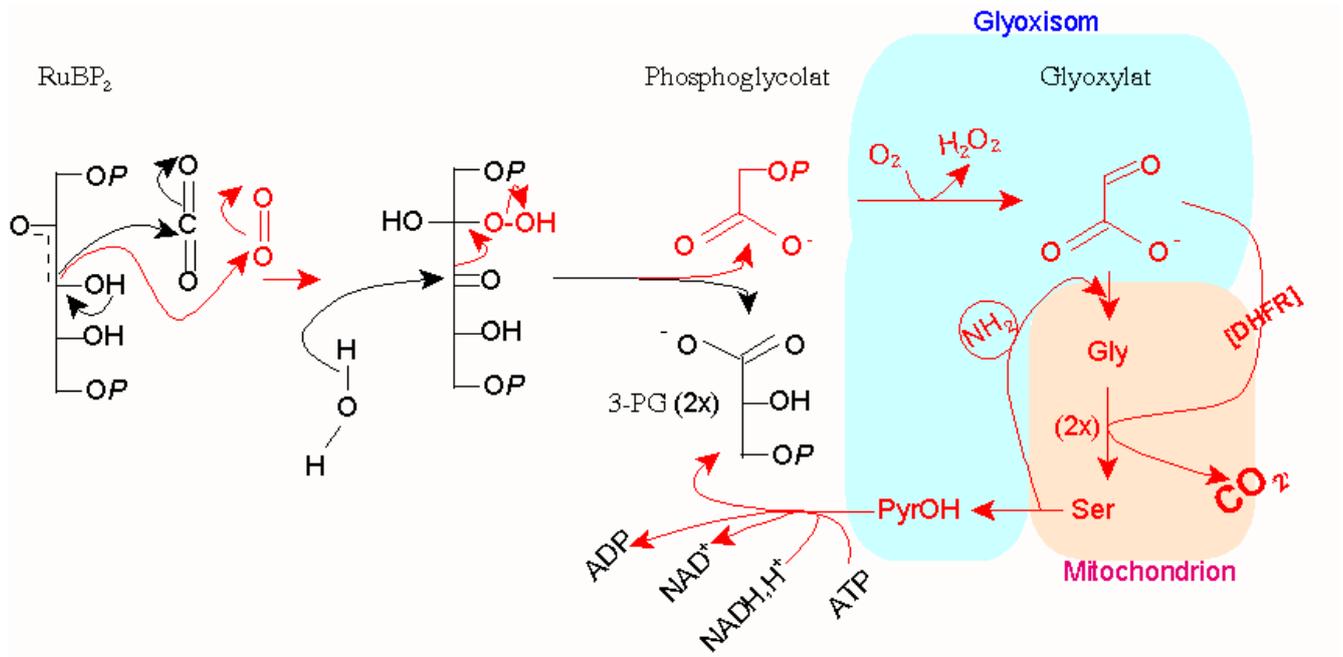
Die Photorespiration ist eine am Tag ablaufenden verlustreiche Nebenreaktion. Aus Ribulose-1,5-Diphosphat wird in Chloroplast, Peroxysom und Mitochondrium Serin gebildet. Dabei geht ein Teil des Kohlenstoffs als  $\text{CO}_2$  verloren. Die Pflanze gewinnt bei diesem Wege aber geringe Mengen an ATP (die Photorespiration bleibt letztlich ein dissimilativer Vorgang, bei dem Energie freigesetzt wird)



Der Anteil der Photorespiration zum Einschleusen von Kohlenstoffdioxid in den Calvinzyklus ist nicht fest. Er wird durch das Verhältnis von  $\text{CO}_2$  und  $\text{O}_2$  in der Umgebungsluft bestimmt. Dabei gilt:  
Je mehr  $\text{CO}_2$  vorhanden ist, desto stärker kommt es zur  $\text{CO}_2$  Fixierung und zum normalen Ablaufen des Calvinzyklus.

Generell können aber bis zu 20% des bereits durch Photosynthese gebundenen Kohlenstoffs durch Photorespiration verloren gehen!

Zusammenfassend kann man also sagen, dass Photorespiration also nicht als Atmung (Respiration - oxidativer Substratabbau zu  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2\text{O}$ ) der Photosynthese gegenübersteht, sondern durchaus auch simultan ablaufen kann.



**Photorespiration (roter Weg)** ist ein alternativer Weg der **Dunkelreaktion (schwarzer Weg)** zur ATP-Bildung.

Quelle Bild: GNU-Lizenz für freie Dokumentation by Wikicommonsuser Juergen Bode; <https://de.wikipedia.org/wiki/Datei:Photorespiration3.png>; [https://de.wikipedia.org/wiki/GNU-Lizenz\\_für\\_freie\\_Dokumentation](https://de.wikipedia.org/wiki/GNU-Lizenz_für_freie_Dokumentation)

**Zusatzinformationen:**

<https://de.wikipedia.org/wiki/Photorespiration>

### C3-, C4- und CAM-Pflanzen

#### **a) Internetrecherche**

Ein der Regel bewirkt eine  $\text{CO}_2$ -Konzentration unter den Normalwert von ca. 0,2 Vol% bei vielen Pflanzen ein Stillstand des Wachstums. Es fehlt einfach der notwendige Kohlenstoff zum Aufbau der Biomasse. Ursache ist die recht hohe Trägheit des  $\text{CO}_2$  fixierenden Enzyms Rubisco.

Es gibt aber Pflanzen (sie werden C4-Pflanzen genannt), welche sogar bei noch niedrigeren Konzentrationen wachsen können. Zu diesen Pflanzen gehört der Mais. Folglich fixieren diese Pflanzen  $\text{CO}_2$  über einen anderen Mechanismus und somit über ein anderes Enzym. Dieses Enzym muss offensichtlich effizienter als Rubisco arbeiten. Es heißt PEP-Carboxylase.

a) Informiere Dich im Internet über diesen besonderen Stoffwechselweg und nimm Bezug auf Vor- und Nachteile (schließlich muss es Gründe geben, warum nicht jede Pflanze dieses effektivere Enzym nutzt!). Welche besonderen Organe sind an diesem Stoffwechselweg beteiligt?

b) Erstelle ein Übersichtsschema, welche den Stoffwechsel der C4-Pflanzen darstellt.

c) Stellt dieser besondere Stoffwechsel der C4-Pflanzen eine besondere Anpassung der Pflanze dar? Wenn ja, beschreibe, in welcher Art diese Anpassung(en) der Pflanze Vorteile bringen. In welchen Ökosystemen findet man C4-Pflanzen.

d) Ein weiterer Stoffwechselweg, welcher eine besondere Anpassung an extreme Lebensräume darstellt, wird von den sogenannten CAM-Pflanzen betrieben. Finde Informationen zu deren Stoffwechsel und dem Lebensraum der CAM-Pflanzen. Erstelle ebenfalls eine Übersichtsskizze über den Stoffwechsel. Welche besonderen Organe sind an diesem Stoffwechselweg beteiligt?

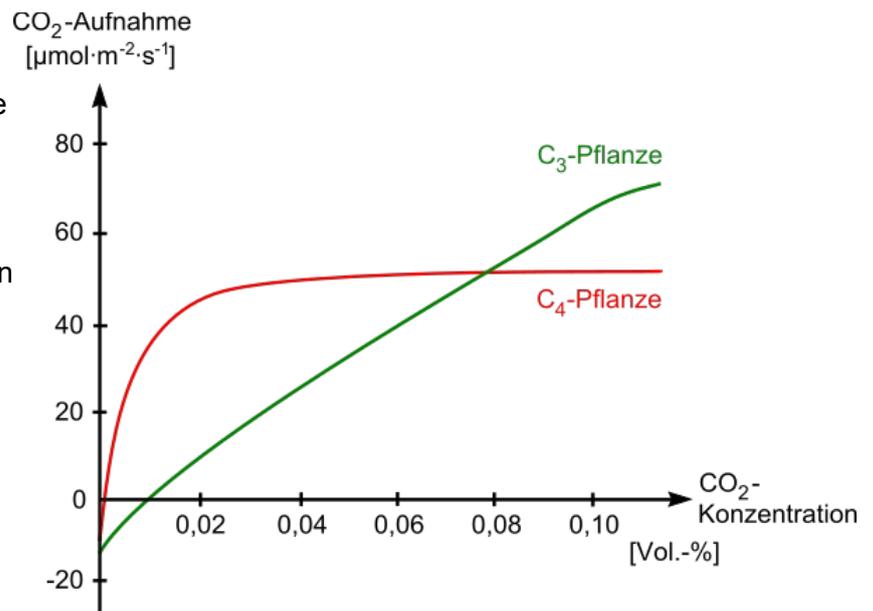
e) Vergleiche die Stoffwechsel und Anpassungen von C4- und CAM-Pflanzen in einem Schema.

### b) Kohlenstofffixierung bei C<sub>4</sub>-Pflanzen

Der Stoffwechsel vieler Pflanzen läuft im Calvin Zyklus über C<sub>3</sub>-Kohlenstoffverbindungen. Deshalb werden diese auch C<sub>3</sub>-Pflanzen genannt.

C<sub>4</sub>-Pflanzen hingegen verfügen über weitere Kohlenstoffverbindungen, welche als Grundstruktur eine Kette aus vier miteinander verbundenen Kohlenstoffen haben.

C<sub>4</sub>-Pflanzen sind v.a. Gräser und Seggen wie Amaranthusarten, Hirse, Mais, Zuckerrohr und Chinaschilf sowie einer Reihe von zweikeimblättrigen Pflanzen wie Fuchsschwanzgewächsen, Wolfsmilchgewächsen, vereinzelt bei Windengewächsen und Korbblütlern und sogar einige wenige einkeimblättrige Pflanzen wie Nelkengewächse.



Quelle Bild: cc-by-sa 3.0 by Wikipediauser Yikrazuul, Thank you; [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Photosynthese\\_CO2-Konzentration.svg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Photosynthese_CO2-Konzentration.svg)

**C<sub>4</sub>-Pflanzen sind an geringe Kohlenstoffdioxidmengen angepasst. Sie wachsen oft in starker Konkurrenz zueinander, z.B. Maispflanzen, wo nur wenig Kohlenstoffdioxid vorhanden ist.**

**C<sub>4</sub>-Pflanzen nutzen im Vergleich zu den C<sub>3</sub>-Pflanzen CO<sub>2</sub> und Wasser ökonomischer.**

Vor allem aber sind sie an warmes Wetter (in noch feuchten Klimazonen) angepasst, wo an Tagen mit viel Sonneneinstrahlung die Spaltöffnungen (Stomata) (als Schutz vor Wasserverlust) weitgehend geschlossen sind (daraus folgt natürlich auch eine Beschränkung der Photosynthese, da so nur sehr wenig CO<sub>2</sub> aufgenommen wird). C<sub>4</sub>-Pflanzen führen also eine effektivere CO<sub>2</sub>-Fixierung durch, wodurch selbst geringste CO<sub>2</sub> Konzentrationen für die Photosynthese nutzbar sind. Diese Fixierung von CO<sub>2</sub> findet zuerst durch das Enzym PEP-Carboxylase statt. Dieses Enzym ist effizienter als RuBisCo. Es hat eine höhere CO<sub>2</sub>-Affinität als RuBisCo. Es kann also auch geringe Mengen CO<sub>2</sub> binden. CO<sub>2</sub> wird in der ersten Fixierung an Phosphoenolpyruvat (PEP) gebunden.

**Das Enzym PEP-Carboxylase hat eine viel höhere CO<sub>2</sub>-Affinität als RuBisCo.**

Neben dem besonderen Stoffwechsel verfügen C<sub>4</sub>-Pflanzen auch über eine veränderte Blattanatomie:

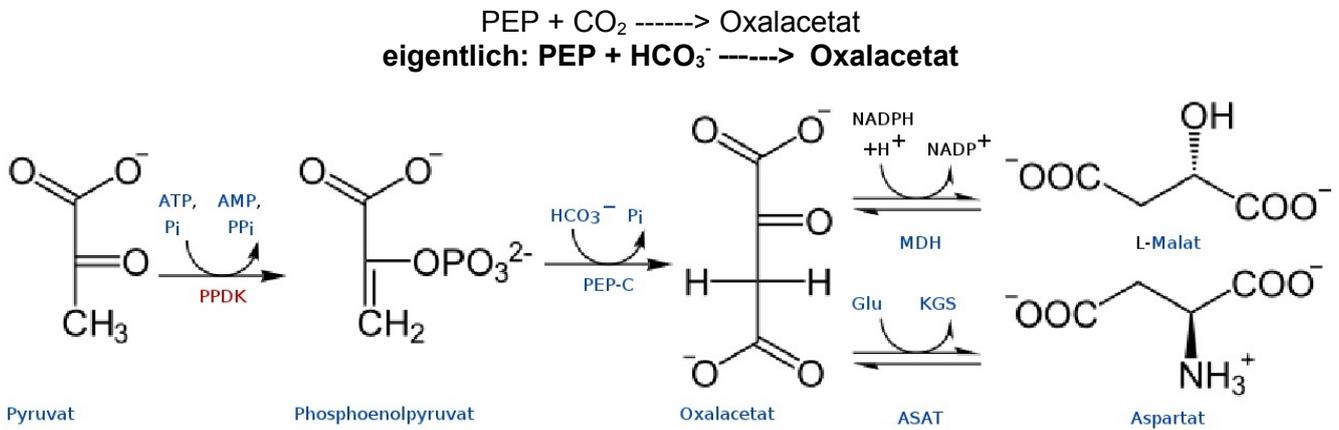
**Blätter sind meist aus drei Gewebetypen aufgebaut: Epidermis, Mesophyll und Leitgewebe. Zum Mesophyll gehören zum Beispiel Palisadenparenchym und Schwammparenchym.**

Die Besonderheit in der Blattanatomie der C<sub>4</sub>-Pflanzen liegt in den besonderen Zellen, welche die Leitbündel umgeben. Sie sind recht dick und enthalten auch Chloroplasten. Sie werden Bündelscheidenzellen (=besondere Parenchymzellen) genannt. Diese Zellen sind von einer weiteren Schicht, den Mesophyllzellen (=besondere Palisadenzellen) kranzförmig umgeben (Kranzanatomie).

**Stoffwechsel der C4-Pflanzen im Detail:**

**Zwischen beiden Zellen findet ein Austausch von Stoffen statt:**

1. CO<sub>2</sub> wird durch die Spaltöffnungen aufgenommen (mit dem gasförmigen Wasser bildet es kurzzeitig Kohlensäure, welche dann zu HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> zerfällt<sup>12</sup>, das beteiligte Enzym der Umwandlung ist Carboanhydrase) und dann in den Chloroplasten der Mesophyllzellen durch das Enzym PEP-Carboxylase an die Verbindung Phosphoenolpyruvat (=PEP<sup>13</sup>) gebunden (sozusagen „vorfixiert“)<sup>14</sup>. Es entsteht Oxalacetat.



Quelle Bild: cc-by-sa 3.0 by Wikipediauser Yikrazuul, Thank you; <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:c4-Stoffwechsel.jpg>

2. Das Oxalacetat wird nun in Malat (Salz der Äpfelsäure) umgewandelt<sup>15</sup> aus der Mesophyllzelle hinaus in die Bündelscheidenzelle transportiert. Dazu dienen sogenannte Plasmodesmen als Kanäle zwischen den Zellen.

3. In der Bündelscheidenzelle gelangt das Malat in die dortigen Chloroplasten und zerfällt in Pyruvat und CO<sub>2</sub>. Bei diesem Reaktionsschritt wird zusätzlich NADPH+H<sup>+</sup> gebildet.

4. Das CO<sub>2</sub> wird nun im Calvinzyklus weiterverwendet. Das bedeutet, dass CO<sub>2</sub> nun durch Rubisco (erneut!) fixiert wird. Man nennt dies auch „doppelte Fixierung der C4-Pflanzen“. Pyruvat wird durch Plasmodesmen wieder in die Mesophyllzelle transportiert und unter ATP-Verbrauch wieder ein Phosphoenolpyruvat (PEP) umgewandelt. Nun kann es wieder CO<sub>2</sub> aufnehmen.

**Ein Video welches C4- und CAM-Pflanzen erklärt, findet ihr in meinem Kanal:**

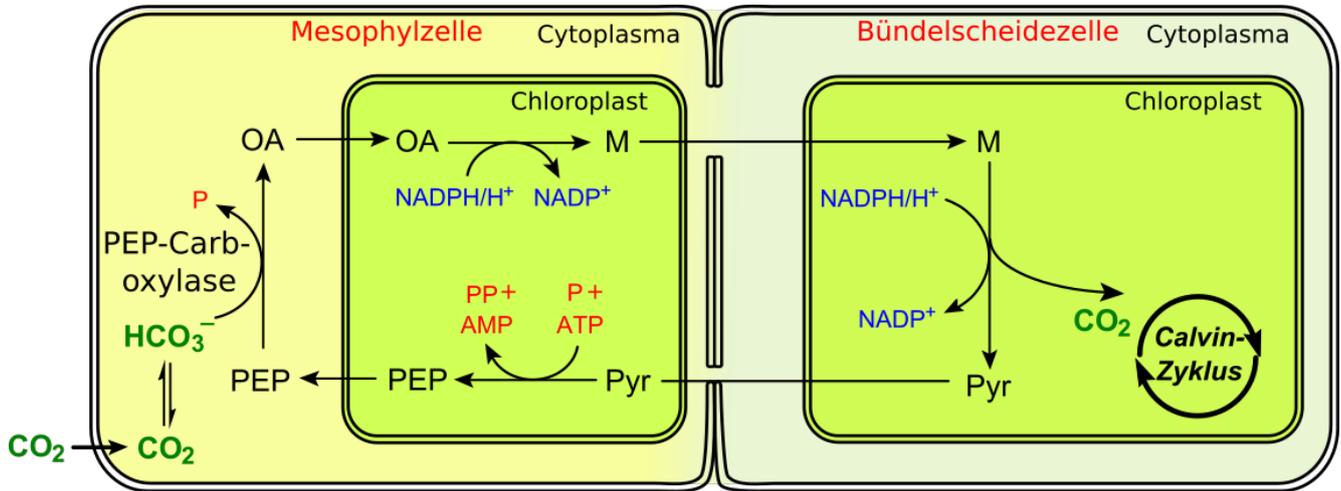
<https://youtu.be/40UdyYB6FDM>

<sup>12</sup> HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> wird Hydrogencarbonat genannt. In älteren Büchern wird gelegentlich der Ausdruck Bicarbonat verwendet.

<sup>13</sup> Pyruvat ist das Salz der Brenztraubensäure

<sup>14</sup> Mesophyllzellen enthalten kein RubisCO!

<sup>15</sup> Für Chemiker: in L-Malat, bei manchen C4-Pflanzen in auch L-Aspartat



PEP: Phosphoenolpyruvat  
 OA: Oxalacetat  
 M: Malat  
 Pyr: Pyruvat

Quelle Bild: Public Domain by Wikicommonsuser Yicrazuul - Thank you; [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:C4\\_photosynthesis\\_NADP-ME\\_type.svg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:C4_photosynthesis_NADP-ME_type.svg)

**Bei C4-Pflanzen findet ein besonderer Stoffwechselweg vor dem eigentlichen Calvinzyklus statt. Er dient der besonders effizienten und schnelle CO<sub>2</sub>-Fixierung. Dieser Stoffwechsel findet räumlich getrennt vom Calvinzyklus statt. Es handelt sich dabei um eine Anpassung an sehr warme und sonnige Klimabedingungen (bei unter Umständen kürzeren Tagen).**

**Zusatzinformationen:**

Die Freisetzung von Kohlenstoffdioxid in den Calvin-Zyklus ist bei C4-Pflanzen unterschiedlich:

- Typ 1: Malat reagiert durch Enzyme zu Pyruvat - dabei wird, wie oben beschrieben, NADP<sup>+</sup> zu NADPH+H<sup>+</sup> reduziert.
- Typ 2. Oxalacetat wird zu Phosphoenolpyruvat unter ATP-Verbrauch decarboxyliert.

C4-Pflanzen benötigen zum Aufbau von 1g Trockenmasse im Schnitt 230–250ml Wasser. C3-Pflanzen benötigen eine zwei bis dreimal so hohe Menge (450-950ml/g) !

C4-Pflanzen sind gut an hohe Temperaturen angepasst. Ihr Temperaturoptimum liegt zwischen 30-45°C. C3-Pflanzen hingegen haben ihr Temperaturoptimum oft zwischen 15-25°C.

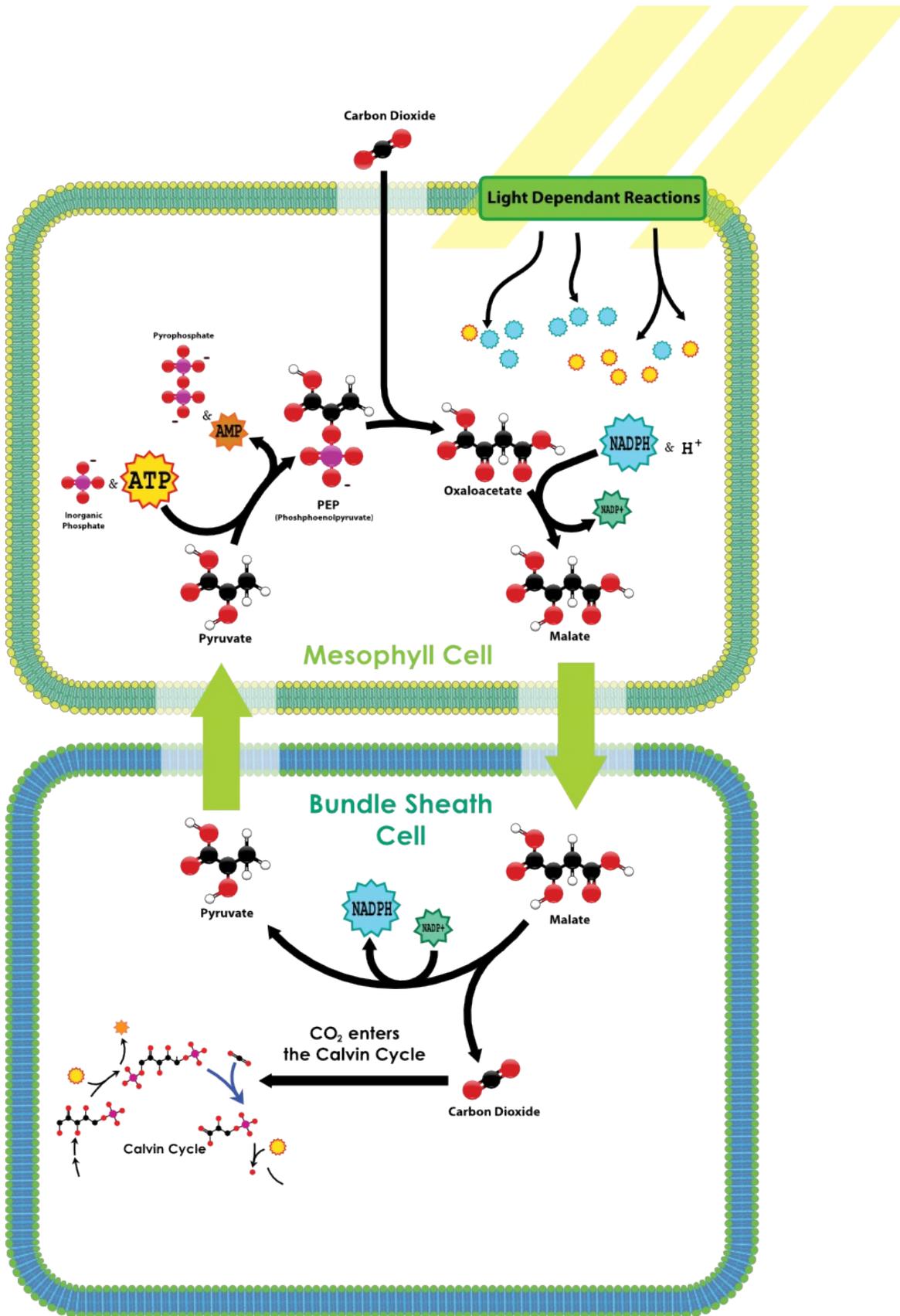
C4-Pflanzen wachsen im Gegensatz zu C3-Pflanzen nicht wesentlich besser, wenn man die Kohlenstoffdioxidkonzentration (z.B. in Gewächshäusern) erhöht.

**Herkunft der Säurerestnamen:**

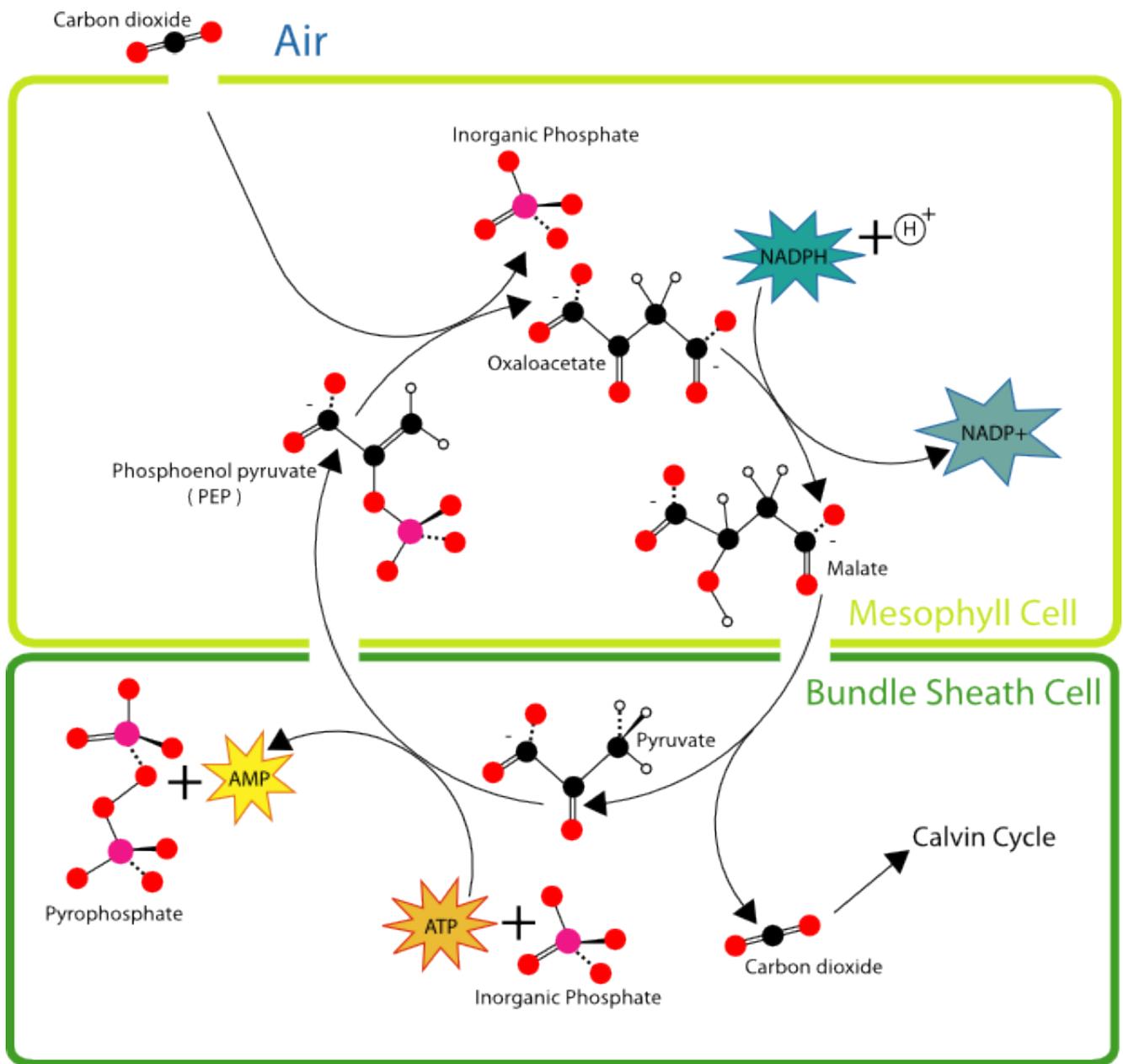
Oxalsäure -> Säurerestanion = Oxalat  
 Brenztraubensäure -> Säurerestanion = Pyruvat  
 Äpfelsäure -> Säurerestanion = Malat

<https://de.wikipedia.org/wiki/C4-Pflanze>  
<https://de.wikipedia.org/wiki/Plasmodesmen>

**Grafiken zu den C4-Pflanzen**



Quelle Bild: cc-by-sa by wikicommonusers Adenosine & Jamouse Thank you; <https://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:HatchSlackpathway2.svg>; <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.5/deed.es>



Quelle Bild: cc-by-sa by wikicommonusers Adenosine & Jamouse Thank you; <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:HatchSlackpathway.svg>; <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.5/deed.en>

**c) Kohlenstofffixierung bei CAM-Pflanzen (= Crassulaceen-Säurestoffwechsel, Sukkulenz)**

Ein weiterer besonderer Stoffwechselweg liegt bei den CAM-Pflanzen (Crassulacean Acid Metabolism-Plants) vor. Ihre Kohlenstoffdioxidfixierung ist denen der C<sub>4</sub>-Pflanzen ähnlich. Der Hauptunterschied liegt darin, dass keine räumliche Trennung der doppelten Fixierung stattfindet, sondern eine zeitliche.

CAM-Pflanzen sind noch besser an sehr heiße und v.a. trockene Klimazonen, v.a. an Wüsten (!) angepasst. Zu ihnen gehören beispielsweise die Kakteen. Dieser Stoffwechsel wird auch als Sukkulenz bezeichnet, die Pflanzen entsprechend als sukkulente Pflanzen.

Den CAM-Stoffwechsel hat man in mittlerweile 20000 Arten in 25 Pflanzenfamilien nachgewiesen (Kakteengewächse, Bromeliengewächse, Orchideen, Liliengewächse, Wolfsmilchgewächse, Korbblütler, Agavengewächse, uvm).

**Stoffwechsel im Detail:**

In den Gebieten, in den CAM-Pflanzen vorkommen herrscht in der Regel tagsüber große Hitze bei gleichzeitiger Dürre. Für diese Pflanzen ist es nicht möglich, tagsüber die Spaltöffnungen zu öffnen - der Wasserverlust wäre enorm. Die Lösung ist, die Spaltöffnungen nur nachts zu öffnen und dann Kohlenstoffdioxid aufzunehmen.

**CAM-Pflanzen nehmen nur nachts CO<sub>2</sub> auf.  
Man spricht auch vom diurnalen Säurerhythmus.**

Das Problem dieser Strategie ist, dass Nachts keine Lichtreaktionen stattfinden können und so eigentlich nachts kein NADPH/H<sup>+</sup> und ATP für den Calvinzyklus zur Verfügung stehen würde.

Die Lösung liegt darin, dass CO<sub>2</sub> nachts aufzunehmen und zu speichern, sodass es tagsüber zur Weiterverarbeitung zur Verfügung steht. So braucht die Pflanze während des heißen Tages ihre Spaltöffnungen nicht zu öffnen und kann dennoch über CO<sub>2</sub> in ausreichender Menge verfügen.

**Der Stoffwechsel entspricht nun dem der C<sub>4</sub>-Pflanzen:**

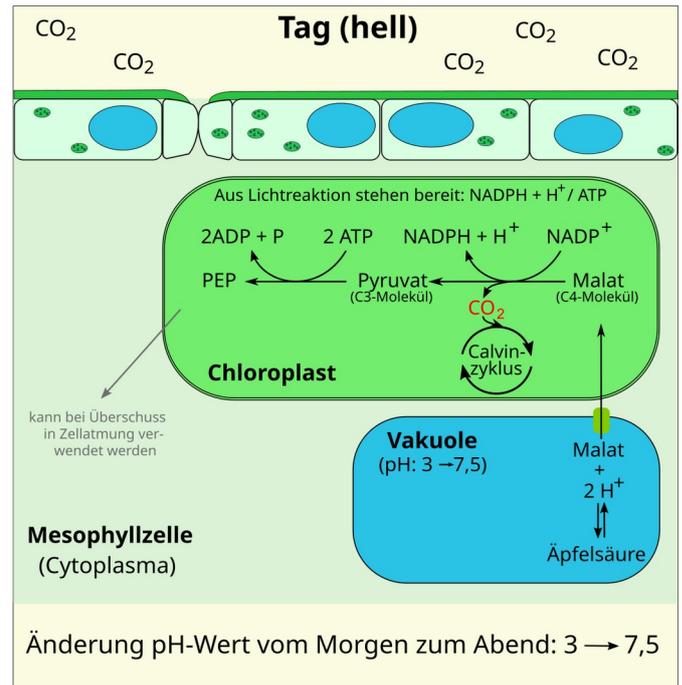
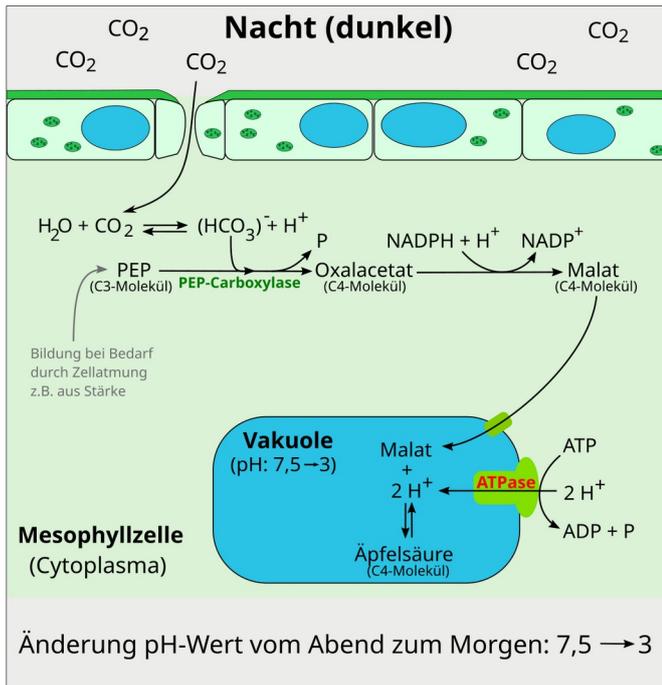
In Mesophyllzellen wird nachts CO<sub>2</sub> mithilfe des Enzyms PEP-Carboxylase an PEP gebunden. Es entsteht auch hier Oxalacetat, welches dann in Malat umgewandelt wird.

Das Malat wird ebenfalls über Plasmodesmen in Bündelscheidezellen transportiert. In deren Vakuolen wird es bis zum folgenden Tag gespeichert.

Steht dann durch die Lichtreaktion am folgenden Tag genügend NADPH/H<sup>+</sup> und ATP zur Verfügung, wird das Malat aus den Vakuolen transportiert. Es reagiert dann zu Pyruvat und CO<sub>2</sub>. Das Kohlenstoffdioxid wird dann wieder durch RuBisCo gebunden und gelangt so in den eigentlichen Calvinzyklus.

So sparen CAM-Pflanzen sehr viel Wasser. Sie benötigen beispielsweise zum Aufbau von 1g Trockengewicht nur 50-55 ml Wasser. 450-950ml/g bei C<sub>3</sub>-Pflanzen.

**Die Vorgänge in CAM-Pflanzen bei Tag und Nacht:**



PEP = Phosphoenolpyruvat

Photosynthetisch aktive Zellen, wie z.B. Schwammparenchym- oder Palisadenparenchymzellen werden unter dem Begriff "Mesophyllzellen" zusammengefasst.

Fixierung von CO<sub>2</sub>

Freisetzen von CO<sub>2</sub>

**Zusatzinformationen:**

<https://de.wikipedia.org/wiki/CAM-Pflanzen>

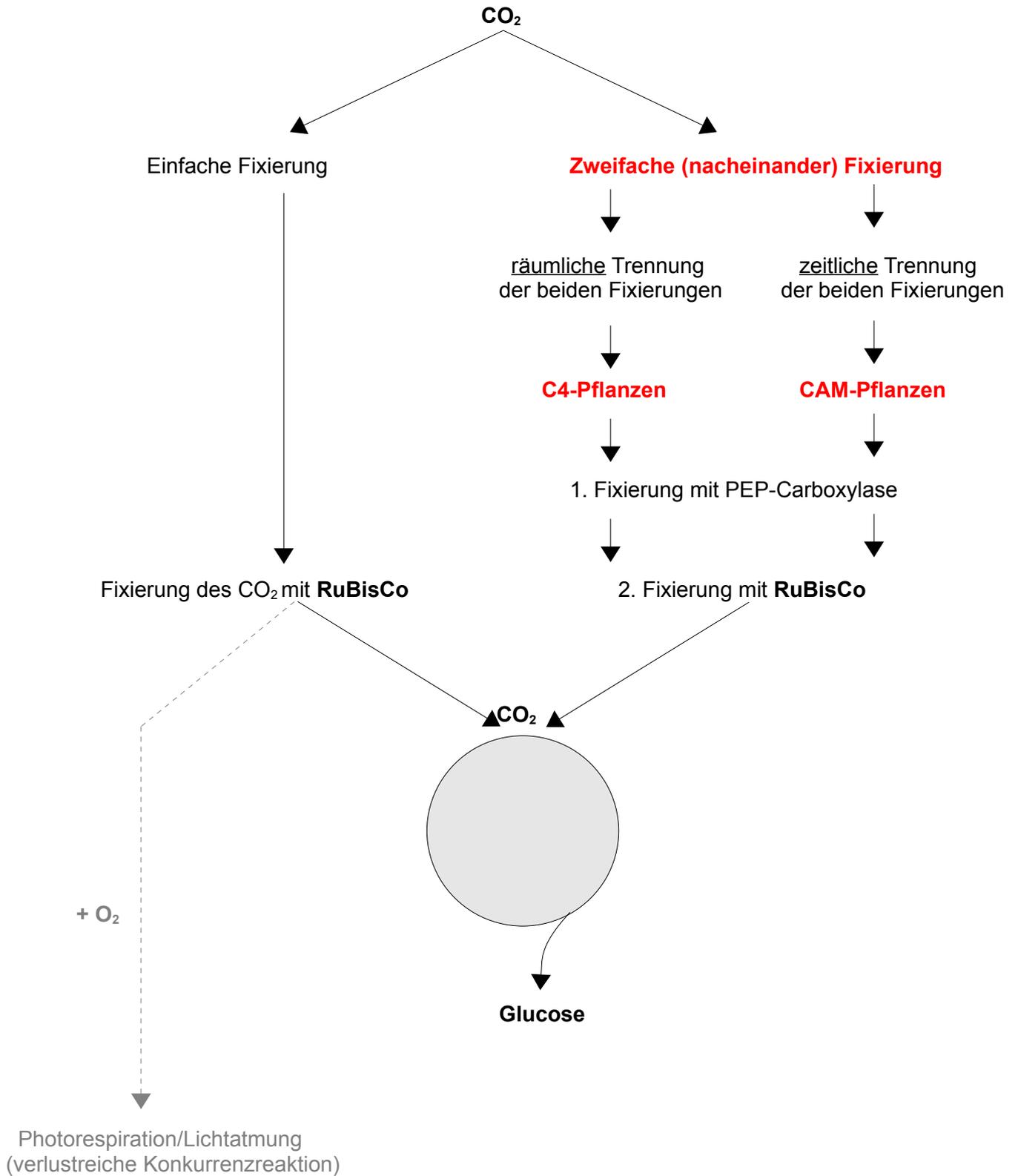
<https://de.wikipedia.org/wiki/Crassulaceen-Säurestoffwechsel>

Bild: <https://en.wikipedia.org/wiki/File:CAM.png>

**Vergleich zwischen C<sub>3</sub>-, C<sub>4</sub>- und CAM-Pflanzen**

Merkmal	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	CAM
Transpirationsquotient [ml (H <sub>2</sub> O) pro g (C)]	450–900	250–350	18–100 (während der Nacht) bzw. 150–600 (während des Tages)
Wassernutzungseffizienz (erzeugtes Trockengewicht in g pro g Wasserverlust)	1,05–2,22	2,85–4,00	8,0–55,0
maximale Photosyntheserate [µmol fixiertes CO <sub>2</sub> / Blattfläche m <sup>2</sup> · Sekunde]	20–40	30–60	5–12 (im Licht) bzw. 6–10 (im Dunkeln)
Temperaturoptimum	15–25 °C	30–47 °C	35 °C
Zugewinn an Trockenmasse ([Tonnen / Hektar · Jahr])	10–25	40–80	6–10
δ- <sup>13</sup> C-Werte	-32 bis -20 ‰	-17 bis -9 ‰	-17 bis -9 ‰ (Trockenheit) bzw. -32 bis -20 ‰ (gut versorgt mit H <sub>2</sub> O)

### Vergleich C3-, C4- und CAM-Pflanzen



### **Stoffwechselwege sind keine geschlossenen chemischen Systeme**

Biochemische Zyklen wie der Calvin-Zyklus, der Zitronensäurezyklus oder auch der Glyoxylatzyklus sind keine absolut geschlossenen Zyklen. Die in diesen Zyklen auftretenden Stoffe können jederzeit entnommen werden und somit stehen sie auch anderen Stoffwechselreaktionen zur Verfügung.

Deutlich wird dies z.B. beim Zitronensäurezyklus:

Die AS Glutamat (welches auch als Geschmacksverstärker in Lebensmitteln verwendet wird), wird durch Transaminierung von 2-Oxoglutarat, einem Zwischenprodukt des Zitronensäurezyklus, hergestellt.

Im Calvinzyklus hingegen entsteht Phosphoglycerinaldehyd, welches direkt in die Glycolyse gelangen kann, von dort zu Pyruvat reagiert und dann zum Aufbau von Aminosäuren von der Pflanze genutzt wird.

## Fragen zur Wiederholung

### **a) Allgemeines zu Pflanzen und der Photosynthese**

1. Teile die an der Lichtreaktion beteiligten Substanzen in verschiedene Gruppen ein. Welche Einteilungen sind sinnvoll?
2. Woran kann man sehen, dass sich das bekannte biologische Leben im Wasser entwickelte?
3. Welche Anpassungen mussten sich bei Landpflanzen entwickeln, damit der Schritt vom Leben im Wasser an Land vollzogen werden konnte?
4. Warum ist die Entwicklung der Photosynthese für die Entwicklung des Lebens auf diesem Planeten so wichtig gewesen?
5. Schwefel und Sauerstoff haben beide 6 Valenzelektronen. Von beiden gibt es Wasserstoffverbindungen ( $H_2O$  und  $H_2S$ ). Gibt es Gründe, warum nicht mehr Leben auf diesem Planeten auf Schwefelbasis entstanden ist?
6. Von Blätter der Lotusblume tropft Wasser sofort ab. Begründe mit dem Aufbau von Blättern und der Polarität von Wasser.
7. Welche weiteren Regulationsmechanismen für Wasser kennt die Pflanze. Beginne bei der Wasseraufnahme in der Wurzel.
8. Sind exothermen Reaktionen auch immer exergonisch?
9. Auf welcher praktischen Methode beruht bei vielen Experimenten die Messung der Photosyntheseaktivität?
10. Was versteht man unter Primär- und Sekundärreaktionen der Photosynthese
11. Durch welche Anpassung kommen Schattenblätter in der Regel besser mit der geringeren Lichtversorgung zurecht?
12. Welche Vorgänge der Photosynthese laufen im Grana, welche in der Thylakoidmembran und welche im Stroma ab?
13. Erstelle eine tabellarische Übersicht mit Einflussfaktoren auf die Photosyntheseleistung von Pflanzen und deren tatsächlicher Wirkung. In der dritten Spalte sollte eine Beispielpflanze in einem Ökosystem genannt sein, bei der dieser Ökofaktor sichtbar wird.
14. Definiere die Begriffe Dissimilation und Assimilation. Wie könnte man die Herkunft dieser Wörter erklären?
15. „Die Sonne versorgt alles Leben mit Energie“. Aber welche Reaktion in der Sonne ist für diese Energiefreisetzung verantwortlich?

### **b) Die Lichtreaktion**

16. Bei Redoxreaktionen wird Energie benötigt oder frei. Die Reduktionsschritte der Lichtreaktion benötigen Energie, die Oxidationsschritte hingegen setzen Energie frei. Wie kann man diese Energie messen und anschließend quantifizieren?
17. Erstelle die Bruttogleichung der Lichtreaktion.
18. Erkläre die Absorption von blauem und rotem Licht durch Chlorophyll und die Antennenpigmente. Was versteht man in diesem Zusammenhang unter Anregung?
19. Skizziere das Lichtabsorptionsspektrum einer grünen Pflanze.
20. Wie müsste das Lichtabsorptionsspektrum aussehen, wenn eine Pflanze durch einen genetischen Defekt a) kein Chlorophyll b bzw. b) kein Carotinoide enthielte?
21. Kann man sagen, angeregtes Chlorophyll sei weniger stabil als nicht angeregtes?
22. Warum wird gerade elektromagnetische Strahlung im Bereich der sichtbaren Wellenlängen von Pflanzen zur Energiegewinnung genutzt? Warum eignet sich Strahlung außerhalb dieses Wellenlängenbereichs nicht für die Energiegewinnung biologischer Prozesse?
23. Was passiert, wenn bei der Lichtreaktion nicht genügend  $NADP^+$  zur Verfügung steht?
24. Welche Gründe kann das Ausbleiben von  $NADP^+$  haben?
25. Was versteht man unter Reduktionsäquivalenten?
26. Erkläre den Begriff Gradient und dann das Zustandekommen des Protonengradienten.
27. Welche Faktoren verstärken den Protonengradienten?
28. Wie kann der Protonengradient zur ATP-Bildung verwendet werden?
29. Wieviel mol Wasser werden für die Bildung von einem Mol Glucose benötigt?
30. Ist die folgende Aussage richtig: „Bei der Photosynthese wird Lichtenergie erst in elektrische

Energie und dann in chemische Energie umgewandelt“?

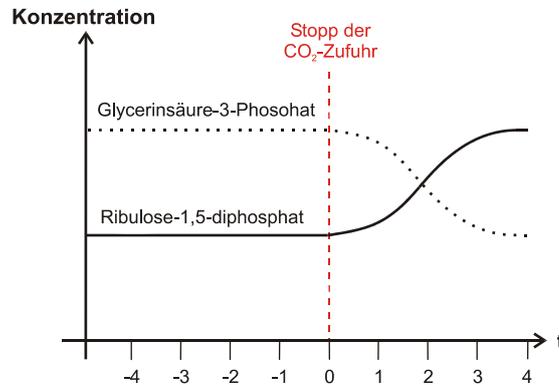
31. Wozu dient der zyklische Elektronentransport?

**c) Die Dunkelreaktionen**

32. Zeichne ein Glucosemolekül und treffe Aussagen hinsichtlich der Löslichkeit in Wasser

33. Die Bildung von Stärke aus Glucose benötigt etwas Energie. Warum ist es für Pflanzen dennoch sinnvoll, diese Energie zu investieren?

34. Erkläre die folgende Beobachtung eines Versuches zur Belichtung von Algen



35. An welches Molekül wird CO<sub>2</sub> im Calvin-Zyklus fixiert? Warum ist dieses Molekül instabil?

36. Was ist Rubisco? Wie kommt der Name zustande?

37. Im Calvinzyklus wird ATP umgewandelt. a) Wie läuft diese Umwandlung ab und wozu dient sie?

b) An welchen Stellen wird ATP benötigt?

c) In Biologiebüchern steht oft, ATP würde verbraucht werden. Ist diese Aussage korrekt?

38. An welchen Reaktionen ist NADPH<sup>+</sup> + H<sup>+</sup> beteiligt? Welche Funktionen hat diese Verbindung?

39. Wie unterscheidet sich ATP von Glucose als Energiespeicher?

40. Beschreibe, wie aus ATP Energie freigesetzt wird.

41. Erstelle die Bruttogleichung der Dunkelreaktionen.

**d) Besondere Formen der Energiegewinnung (nur LK)**

42. Was versteht man unter C<sub>4</sub>-Pflanzen

43. Was sind CAM-Pflanzen? Wie unterscheiden sie sich von den C<sub>4</sub>-Pflanzen.

44. Warum ist Sukkulenz? Wo kommen Sukkulenten vor?

45. C<sub>4</sub>-Pflanzen benötigen für die CO<sub>2</sub>-Fixierung mehr ATP als C<sub>3</sub>-Pflanzen. Warum?

46. Warum benötigen Bündelscheidenzellen keine Granathylakoide?

47. Bei welchen abiotischen Faktoren haben C<sub>3</sub>-Pflanzen einen Wachstumsvorteil gegenüber C<sub>4</sub>-Pflanzen?

48. CAM-Pflanzen haben nur Nachts die Spaltöffnungen geöffnet und fixieren nur dann CO<sub>2</sub>. Woher nehmen sie die Reduktionsäquivalente?

49. Woher bekommen CAM-Pflanzen tagsüber CO<sub>2</sub>?

50. Welche Formen der Chemosynthese kennst Du?

51. Beschreibe die Energiegewinnung von Schwefelbakterien und vergleiche deren Stoffwechsel mit der Lichtreaktion.

52. Warum nennt man diese Bakterien auch „Archaea“.

53. Sind die Archaeabakterien autotroph?