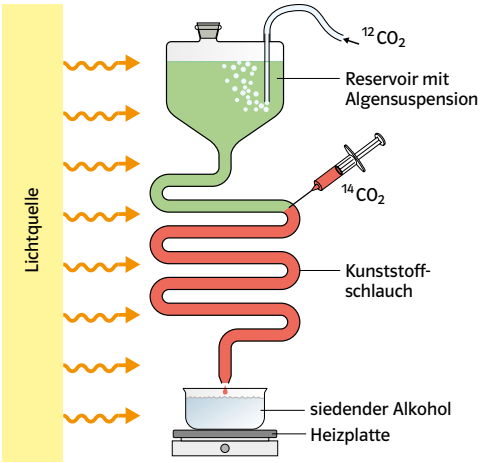
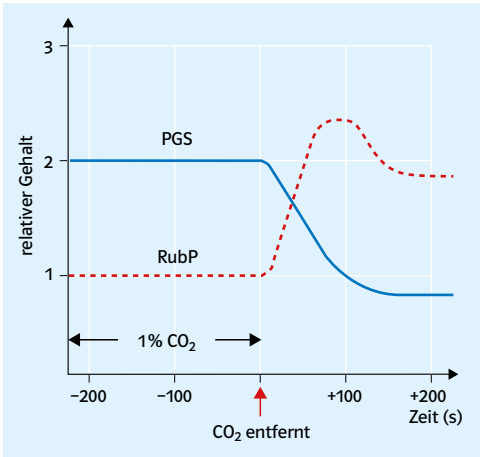


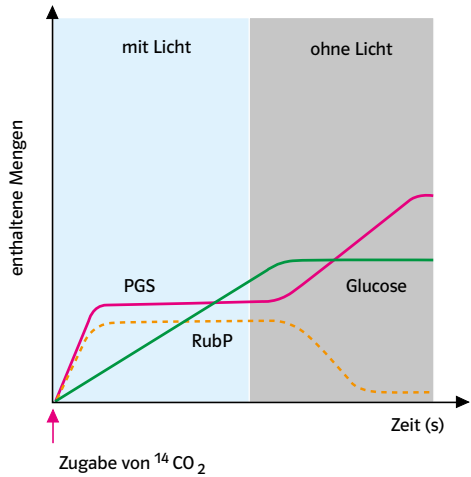
Synthesereaktion — Glucosesynthese



1 Experiment zur Synthesereaktion



2 Ermittlung des CO₂-Akzeptors



4 Bedeutung der Fotoreaktion



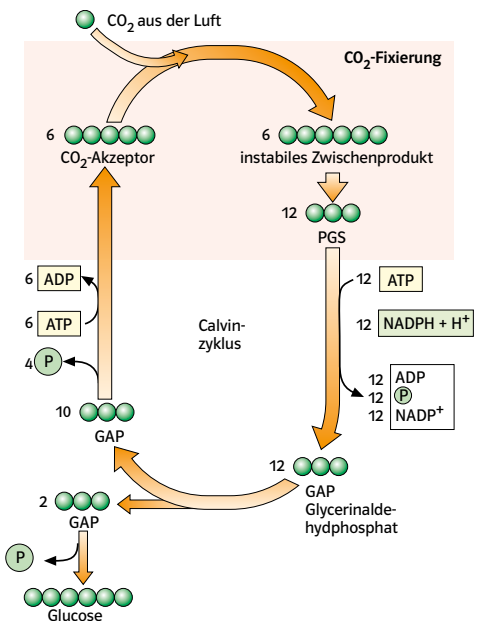
5 Stärke — gespeicherte Energie

Lichtenergie ist in der Fotoreaktion in chemisch gebundene Energie umgewandelt worden. ATP und NADP + H⁺ sind zwar energiereiche, jedoch instabile Substanzen, die nicht gespeichert werden können. Der eigentliche Energiespeicher ist die Glucose, die zur Stärke weiterverarbeitet wird. Glucose wird aus Kohlenstoffdioxid in der Synthesereaktion aufgebaut. Hierzu werden nicht einfach sechs Kohlenstoffdioxidmoleküle aneinandergeschnitten und der Wasserstoff aus den gespaltenen Wassermolekülen eingebaut. Das Kohlenstoffdioxidmolekül wird aus energetischen Gründen von einem Akzeptor aufgenommen. Dieser Akzeptor ist ein Zuckermolekül aus fünf Kohlenstoffen.

Forscher verfolgen das CO₂

Die Aufklärung der Teilschritte bei der Glucosesynthese leisteten vor allem MELVIN CALVIN und seine Mitarbeiter. Um den Weg der Kohlenstoffdioxidmoleküle beim Einbau in die Glucose verfolgen zu können, verwendeten sie Tracer. Hierzu wurde das radioaktive Isotop ¹⁴C für die Glucosesynthese im Experiment zugesetzt und nicht das normale Isotop des Kohlenstoffs ¹²C. Die hierbei entstandenen Stoffwechselprodukte waren radioaktiv markiert und konnten dadurch nachgewiesen werden. Einzellige Algen wurden in einem beleuchteten Glasbehälter mit Kohlenstoffdioxid begast. In verschiedenen Versuchen wurde für den Zeitraum von 3 bis 30 Sekunden radioaktives

Kohlenstoffdioxid zugeführt und die einzelligen Algen danach sofort abgetötet. Die verschiedenen Zeiten wurden dadurch ermöglicht, dass der Tracer an verschiedenen Stellen des Kunststoffschlauchs zugegeben werden konnte (Abb. 1). Je näher die Zugabe am Ende des Kunststoffschlauchs lag, desto kürzer waren die Belichtungszeiten. Durch das Abtöten im siedenden Alkohol verhinderte man, dass die entstandenen Produkte weiterreagieren konnten.



3 Vereinfachtes Schema des Calvinzyklus

Tracer werden sichtbar

Die in dem Experiment entstandenen radioaktiv markierten Stoffwechselprodukte der Synthesereaktion wurden untersucht. Hierzu wurden sie aus den Algen extrahiert und mithilfe der Chromatographie voneinander getrennt. Die getrennten Stoffwechselprodukte wurden anschließend mithilfe der Autoradiographie nachgewiesen. Bei diesem Verfahren wird radioaktive Strahlung durch Schwärzung von Röntgenfilmen nachgewiesen. Legt man im Dunkeln auf die Chromatogramme unbelichtete Filme, so färben sich die Stellen schwarz, an denen die jeweiligen radioaktiv markierten Substanzen der Glucosesynthese liegen (s. Randspalte). Nach 90 Sekunden fanden sie verschiedene lange Kohlenstoffverbindungen und Glucose mit markiertem Kohlenstoff. Nach 5 Sekunden jedoch war nur eine Verbindung markiert. Diese Verbindung konnte als Phosphoglycerinsäure (PGS) identifiziert werden. Phosphoglycerinsäure ist ein C₃-Molekül. Es entsteht aus dem Akzeptor und Kohlenstoffdioxid (Abb. 3).

Die Suche nach dem CO₂-Akzeptor

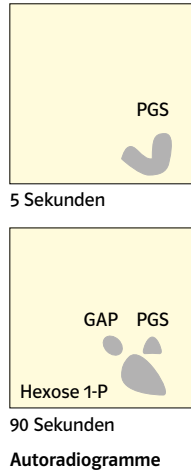
Dieser Versuch klärte jedoch nicht die Frage nach dem Akzeptormolekül. Hierzu wurde den Algen über einen längeren Zeitraum Kohlenstoffdioxid angeboten. Danach wurde dieses vollständig entfernt. Man überprüfte nun, welche Substanz zugenommen hatte. Es war ein C₅-Zucker (Ribulosebiphosphat), dessen Konzentra-

tion stieg, während die vom C₃-Molekül, der PGS sank (Abb. 2). Der C₅-Zucker muss der CO₂-Akzeptor sein, da er durch das Fehlen des Kohlenstoffdioxids nicht mehr verbraucht wurde. Später konnte man auch das Enzym nachweisen, das für die Reaktion zwischen Ribulosebiphosphat und dem Kohlenstoffdioxid verantwortlich ist, Rubisco (Ribulose-1,5-bisphosphatcarboxylase). Es macht 50 % des Chloroplastenproteins aus. Aus dem CO₂-Akzeptor und dem Kohlenstoffdioxid entstehen 2 C₃-Moleküle PGS. Aus 12 Molekülen der PGS werden 1 Molekül Glucose und über Zwischenschritte 6 Ribulosebiphosphat als neue CO₂-Akzeptor-Moleküle.

Synthesereaktion und Fotoreaktion

Zur Klärung der Reaktionen wurden weitere Experimente mit den Algen durchgeführt. Zuerst wurden die Algen belichtet, dann wurde die Belichtung ausgestellt. PGS reichte sich noch eine Zeitlang an (Abb. 4). Der CO₂-Akzeptor RubP wurde verbraucht, jedoch nicht neu gebildet, daher sank die Konzentration. Auch Glucose wurde nicht weiter gebildet. Für diese Reaktionen werden aus der Fotoreaktion sowohl das ATP und NADPH + H⁺ benötigt (Abb. 3). Alle Teilschritte der Synthesereaktion ergeben einen Kreislauf, der nach seinem Entdecker auch Calvinzyklus genannt wird.

A1 Beschreiben Sie die Graphen in Abb. 4 und erläutern Sie diese.

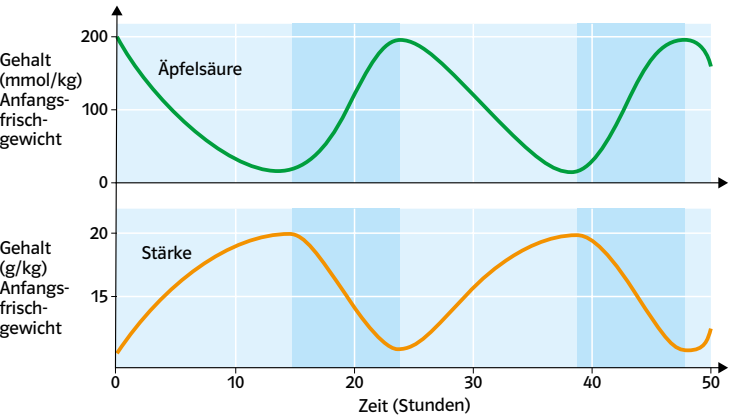


Fotosynthese in trockenen Regionen – CAM



1 Kakteen in der Wüste

Ohne Licht können Pflanzen keine Fotosynthese betreiben. Viel Sonnenlicht bringt jedoch nicht nur Vorteile, da mit einer hohen Lichteinstrahlung häufig Trockenheit, Hitze und eine starke Verdunstungsrate verbunden sind. Wasser wird zum begrenzenden Faktor. Die Pflanzen sind daher darauf angewiesen, möglichst viel Wasser während der kurzen Feuchtigkeitsperioden aufzunehmen, zu speichern und die Wasserabgabe in den Dürreperioden gering zu halten. Die meisten dieser Pflanzen besitzen ein großes Wurzelsystem mit hoher Saugkraft und die Möglichkeit Wasser zu speichern (*Sukkulenz*). Dieses kann in den Blättern oder dem Stamm eingelagert werden. Bei Stammsukkulenten wie den Kakteen macht dies ca. 91 % des Frischgewichts aus.

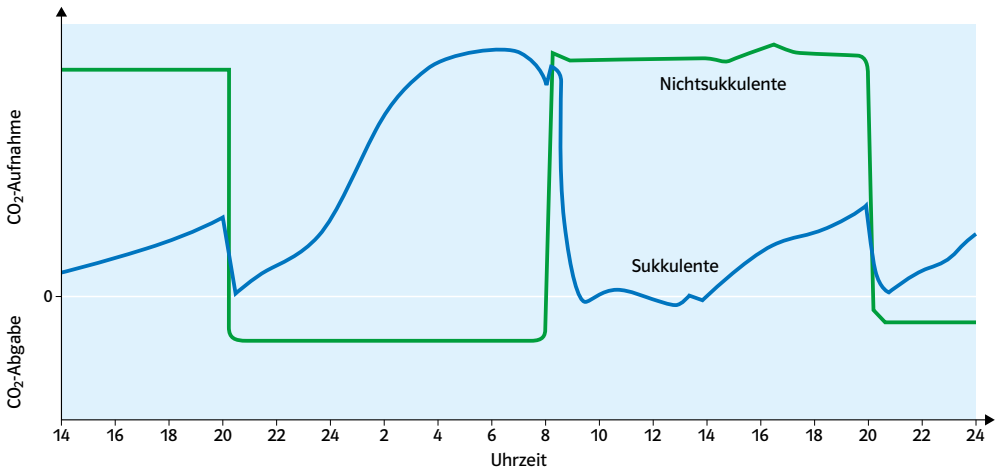


2 Äpfelsäure- und Stärkegehalt einer Sukkulenten

Die Verdunstung einschränken
Pflanzen in sehr warmen und trockenen Regionen, wie z. B. die Kakteen (Abb. 1), besitzen meist eine dicke Kutikula, die Wasser und Gase kaum durchlässt. Nur über die Stomata (Spaltöffnungen) können daher Wasserdampf und Kohlenstoffdioxid abgegeben oder aufgenommen werden. Sind bei hohen Umgebungstemperaturen die Stomata geöffnet, geht viel Wasser verloren. Werden sie geschlossen, kann trotz der hohen Sonneneinstrahlung nicht ausreichend Glucose gebildet werden, da für die Synthesereaktion nicht genügend Kohlenstoffdioxid aufgenommen werden kann. In vielen Sukkulenten laufen Stoffwechselprozesse ab, durch die sie dem Dilemma Verdursten oder Verhungern entgehen können.

Kohlenstoffdioxidspeicher
Vergleichende Messungen bei Sukkulenten und Nichtsukkulenten zeigen, dass die Sukkulenten in der Nacht die Stomata öffnen und den größten Teil des Kohlenstoffdioxids aufnehmen (Abb. 3). Kohlenstoffdioxid kann im gasförmigen Zustand nicht gespeichert werden, da es wieder aus der Pflanze heraus diffundieren würde. Die Speicherung erfolgt durch eine Bindung an ein Stoffwechselprodukt beim Glucoseabbau, die Brenztraubensäure (C_3). Um große Mengen an Brenztraubensäure zu erhalten, wird Stärke abgebaut und die frei werdende Glucose zu Brenztraubensäure gespalten. Die nächtliche Stärkeabnahme lässt sich hierdurch erklären (Abb. 2).

Das nachts aufgenommene Kohlenstoffdioxid wird an die Brenztraubensäure angelagert. Es entsteht Äpfelsäure (C_4) (Abb. 2), die in der Zellvakuole gespeichert wird. Hierdurch säuern die Sukkulenten nachts an. Tagsüber gelangt die Äpfelsäure wieder aus der Zellvakuole zurück ins Cytoplasma. Hier wird sie wieder in Brenztraubensäure und Kohlenstoffdioxid gespalten. Diesen tagesrhythmischen Wechsel der Säurekonzentration bezeichnet man als *diurnalen Säurerhythmus*. Da dieser Stoffwechselweg das erste Mal bei Dickblattgewächsen (Crassulaceae) entdeckt wurde, wird er auch als Crassulacean Acid Metabolism (CAM) bezeichnet.

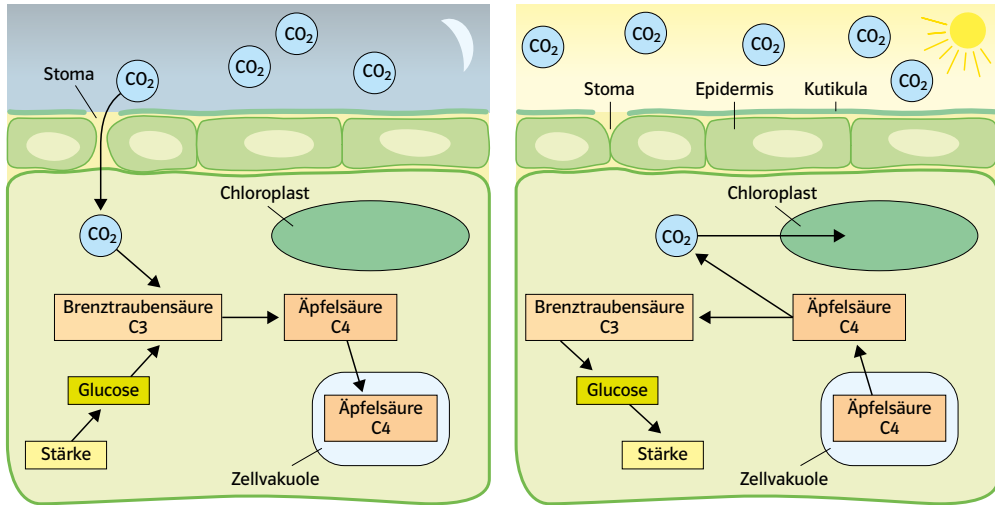


3 Verlauf der CO_2 -Aufnahme einer sukkulenten und einer nicht sukkulenten Pflanze

Optimierte Synthesereaktion
Das im Cytoplasma frei werdende Kohlenstoffdioxid diffundiert innerhalb der Zelle in die Chloroplasten. Hier wird es in der Synthesereaktion, dem Calvinzyklus, an das Akzeptormolekül gebunden und zur Bildung von Glucose und Stärke genutzt. Die speziellen Stoffwechselschritte ermöglichen es den Sukkulenten, nachts Kohlenstoffdioxid aufzunehmen und zu speichern. Mit dem nächtlichen Rückgang der Temperatur steigt die relative Luftfeuchtigkeit, sodass die Pflanzen bei geöffneten Stomata weniger Wasser an die Umgebung verlieren als während der intensiven Sonneneinstrahlung. Von diesen

zusätzlichen Stoffwechselprozessen zeitlich getrennt wird tagsüber das Licht von den Fotosynthesepigmenten absorbiert und die Energie wie bei allen Nicht-CAM-Pflanzen in Form von Stärke gespeichert.

- A1 Stellen Sie alle Faktoren zusammen, durch die Kakteen an das Leben in trockenen Regionen angepasst sind, und erläutern Sie jeweils kurz deren Bedeutung.
- A2 Beschreiben Sie Abb. 2 und 3. Stellen Sie die Aussagen in einen gemeinsamen Zusammenhang. Erläutern Sie, wie anhand dieser experimentell gefundenen Zusammenhänge das Schema in Abb. 4 entwickelt werden konnte.



4 Schematische Darstellung der CO_2 -Aufnahme bei CAM-Pflanzen

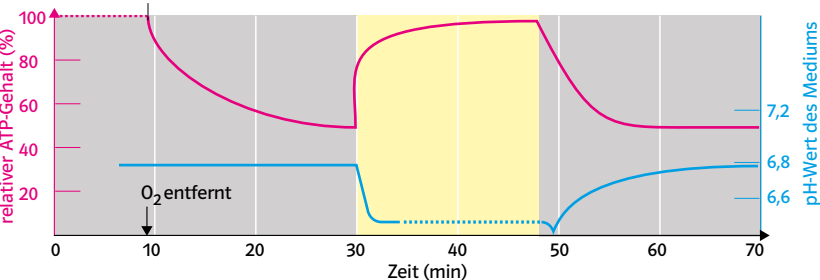
Die Vorgänge der Fotosynthese wurden an verschiedenen Organismen erforscht. Bakterien oder Pflanzen in verschiedenen Ökosystemen spielten eine Rolle. Exaktere Ergebnisse zu den Vorgängen der Fotosynthese wurden direkt an Chloroplasten oder Thylakoiden durchgeführt.



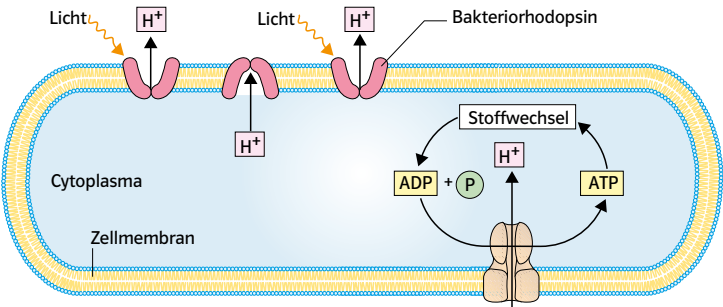
1 Salzgewinnungsbecken mit Halobakterien

Halobakterien

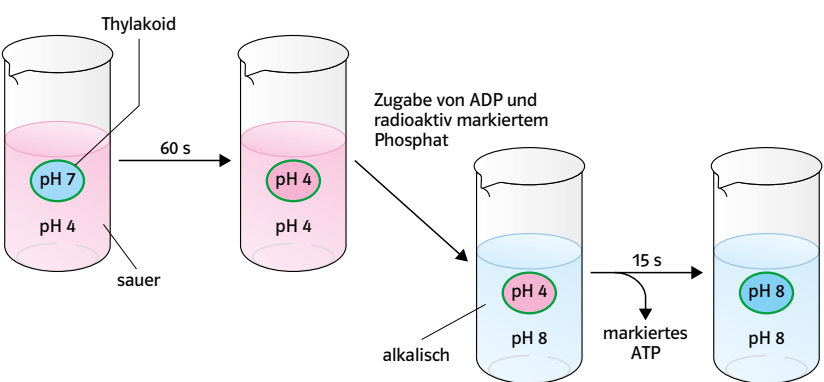
Halobacterium halobium lebt in Gewässern mit hohen Salzkonzentrationen, wie im Toten Meer oder den Salzgewinnungsbecken im Mittelmeer (Abb. 1). Untersuchungen an diesen Halobakterien zeigen, dass sie ATP produzieren, solange Sauerstoff und Glucose zur Verfügung



2 Licht-Dunkel-Wechsel im Experiment mit Halobakterien



3 Schema des lichtinduzierten Protonentransports



4 Jagendorf-Experiment

stehen. Ist keine Glucose vorhanden, stoppt in der Dunkelheit der Stoffwechsel dieser Organismen. Bei Belichtung steigt der ATP-Gehalt auch in sauerstofffreier Umgebung (Abb. 2).

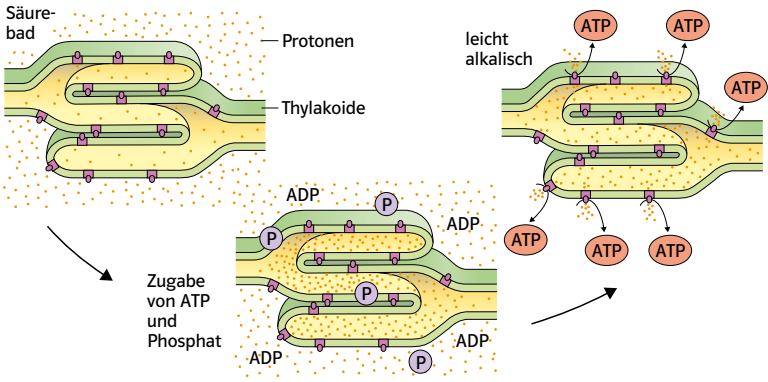
Untersuchungen zeigten purpurrote Zonen in der Zellmembran. Diese absorbieren gelbes Licht. In diesen Zonen fand man Proteinkomplexe, das sogenannte Bakteriorhodopsin, mit einem Pigment, das gelbes Licht absorbiert und zu einer räumlichen Veränderung des Proteinkomplexes führt.

- A1 Beschreiben Sie Abb. 2 und deuten Sie die Messergebnisse.
- A2 Erklären Sie anhand der Deutung und des Modells in Abb. 3 den Vorgang der ATP-Bildung in Halobakterien.
- A3 Vergleichen Sie diesen Vorgang mit der Fotosynthese der grünen Pflanzen.

Protonengradient

In den 1960er Jahren wurde von mehreren Wissenschaftlern die Fragestellung untersucht, wie sowohl in den Mitochondrien als auch in den Chloroplasten der energiereiche Stoff ATP gebildet wird. Es gab verschiedene Hypothesen: Eine chemische, die davon ausging, dass über chemische Reaktionen im flüssigen Lumen der Chloroplasten das ATP gebildet wird und eine chemiosmotische, die davon ausging, dass an Membranen ein Protonengradient entsteht, dessen Kraft zur ATP-Bildung führt. Der Wissenschaftler A. T. JAGENDORF untersuchte unter diesen Aspekten isolierte Thylakoide (Abb. 4). Diese wurden ohne Licht für eine gewisse Zeit in eine saure oder leicht alkalische Flüssigkeit gegeben. Gleichzeitig wurde ADP und radioaktiv markiertes Phosphat zugeführt. Danach wurde die neu gebildete ATP-Menge gemessen. Sie war dadurch zu erkennen, dass diese ATP-Moleküle radioaktiv markiert waren. Diese Ergebnisse ließen sich jedoch nur erzielen, wenn die Thylakoidmembranen intakt waren.

Weitere Forschungsgruppen untersuchten die verschiedenen pH-Werte in den Thylakoidlumen und im umgebenden Stroma. Hierzu wurden die Thylakoide belichtet und die pH-Werte gemessen. Der pH-Wert im Thylakoidlumen sank auf 4 bis 4,5. Der pH-Wert in der umgebenden Flüssigkeit stieg auf 7,5 bis 8.

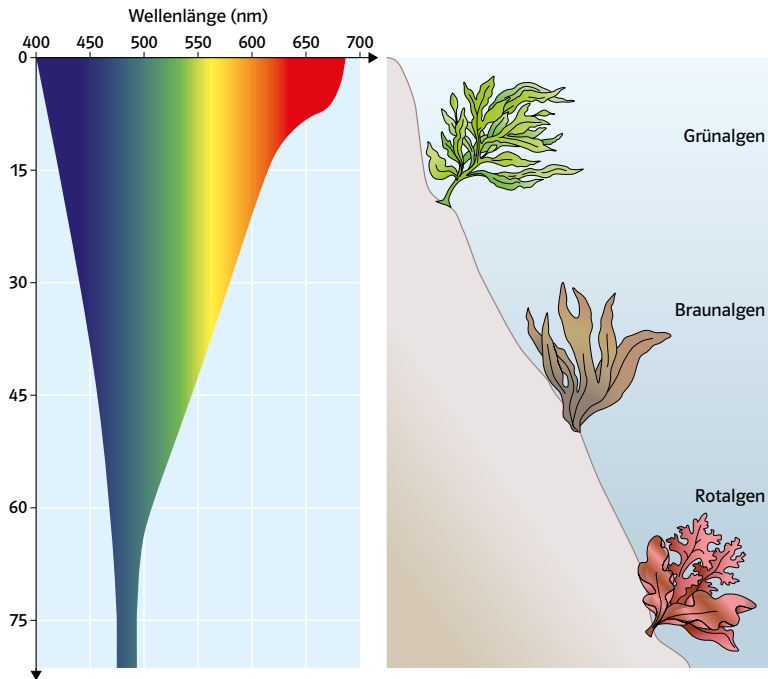


5 Schema des Jagendorf-Experiments

- A4 Fassen Sie das Experiment von JAGENDORF anhand des Textes und Abb. 4 zusammen und vergleichen Sie dies mit den Ergebnissen der pH-Untersuchungen.
- A5 Erläutern Sie das Ergebnis mithilfe der Abb. 5 und begründen Sie, weshalb die chemische Hypothese nicht bestätigt werden konnte.

Rotalgen und Braunalgen

Die Lichtverteilung im Wasser ist nicht vergleichbar mit der in der Luft. 5 bis 35% des auftreffenden Lichts werden je nach Wasserbeschaffenheit bereits

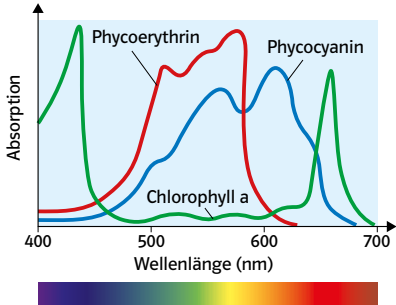


6 Algen in verschiedenen Meerestiefen

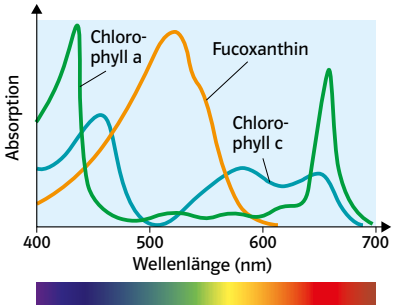


7 Rotalge

stoffe in Proteinkomplexen angeordnet, die ca. 40% des Proteinhaushalts einer Rotalge ausmachen. Im Lichtsammelkomplex der Braunalgen findet man den Farbstoff Fucoxanthin.



8 Absorptionsspektrum Rotalge



9 Absorptionsspektrum Braunalge

- A6 Vergleichen Sie die Absorptionsspektren der Rot- und Braunalgen in Abb. 8 und 9 mit dem einer Landpflanze (Seite 227).
- A7 Beschreiben Sie in Abb. 6 die Veränderung des Lichtspektrums mit zunehmender Tiefe und erklären Sie die Bedeutung der Farbstoffe der Rot- und Braunalgen in Bezug auf die Gewassertiefe und die Vorgänge bei der Fotosynthese.