**CELBIOLOGIE HOOFDSTUK 9: Fototroof energiemetabolisme: fotosynthese**

1. Een overzicht van de fotosynthese

1.1 Algemene eigenschappen van de fotofosforylering

* In fotosynthetische organismen
  + niet alleen in mitochondriën productie van NADH, ATP
  + ook in chloroplasten productie van NADH, ATP
    - aangedreven door lichtenergie = fotosynthese of fotofosforylering
    - energie die beschikbaar wordt -> gebruik voor de aanmaak van suikers + vrijstelling O2
* Fotosynthese/ fosforylering
  + vindt plaats in verschillende bacteriën en unicellulaire eukaryoten en planten
  + sterke gelijkenissen met de respiratieketen vd mitochondriën
    - elektronen getransporteerd over e-dragers -> leveren protonengradiënt op + elektrochemische potentiaal
  + verschil met respiratieketen
    - elektronen zijn niet afkomstig van NADH maar van H20 dat geoxideerd wordt tot O2
    - water is slechte donor -> extra energie nodig via licht!
* Fotosynthese bestaat uit 2 processen:
  + Licht-afhankelijke reacties/lichtreacties:
    - Fotofosforylering
    - Lichtenergie (fotonen) vereist
    - In thylakoïdmembraan
    - Resultaat:
      * Oxidatie H2O -> O2
      * ATP synthese
      * Reductie van NADP+ -> NADPH
  + Licht-onafhankelijke reacties/donkerreacties:
    - Koolstofassimilatiereacties of koolstoffixatiereacties
    - Geen fotonen vereist
    - Calvin cyclus
    - In stroma
    - Resultaat:
      * Fixatie van CO2 in koolwaterstoffen
* Algemene formule:



1.2 De fotosynthese vindt plaats in de chloroplasten

* Zowel lichtreacties als koolstoffixatiereacties vinden plaats in chloroplasten
* Chloroplasten:
  + Dubbel membraan
    - Buitenmembraan relatief doorlaatbaar voor kleine moleculen en ionen
    - Binnenmembraan enkel via transporteiwitten
  + Stroma
    - waterige fase
    - bevat alle enzymen voor de **koolstoffixatiereacties** + **synthese van suikers**
  + Lumen
    - de ruimte binnen thylakoïdmembraan
  + Thylakoïdmembraan
    - = uitgebreid membraansysteem
    - Vormt grana
      * = stapeltjes van vesikelvormige, afgeplatte lamellen
    - Bevat de componenten voor de **fotofosforylering**
  + Behoort tot plastiden groep
* Verschillende plastiden:
  + **Chloroplasten** = fixatie van CO2 tot suikers
  + **Leucoplasten** = plastiden zonder kleurstoffen/ pigmenten
  + **Amyloplasten** = leucoplasten voor opslag zetmeel
  + **Chromoplasten** = veel caroteen β -> rood, geel, oranje kleur
  + **Etioplasten** = chloroplasten zonder chlorofyl

2. Fotosynthetische energiereductie I: lichtabsorptie

2.1 De lichtabsorptie

* Zichtbaar licht is de elektromagnetische straling binnen golflengte van 400-700nm
* Energie van 1 foton: E = hv = hc/λ
  + Vergelijking van Planck
  + h= constante van planck
  + c = lichtsnelheid
  + λ = golflengte
  + v = lichtfrequentie
* Energie hoger bij een kwantum van kortere golflengtes + hoger bij blauwe kleur
* Proces:
  + Chromofoor = absorbeert energie van een foton (hv) waarbij een elektron naar een hogere energiestatus exciteert = geëxciteerde toestand
  + Dan 3 mogelijkheden voor emissie
    - Foton: fluorescentie
      * Terugvallen van een foton naar zijn grondtoestand
      * Hierbij komt de energie vrij als licht (fluorescentie
    - Warmte
      * Terugvallen van foton naar zijn grondtoestand
      * Hierbij komt energie vrij als warmte
    - Overdracht van energie of elektron naar buurmolecule = exciton
      * Hoeveelheid energie overgedragen = energie die geabsorbeerd is

2.2 Chlorofyl absorbeert lichtenergie voor de fotosynthese

* Chlorofyl
  + = licht absorberende pigment in thylakoïdmembraan
  + = de groene pigmenten
  + Primaire link tussen zonlicht en het leven
  + Amfipatisch organisch pigment (chromofoor)
    - Hydrofiele lichtabsorberende kop
    - Hydrofobe fytol staart
  + Bouw:
    - Polycyclische vlakke structuur van heterocyclische 5 ringen
    - Alternerende enkele en dubbele bindingen
      * Zorgt voor sterke lichtabsorptie in zichtbaar licht
    - Centraal Mg2+ gecoördineerd door N
  + Verschillende vormen chlorofyl
    - Afhankelijk vd chemische structuur
    - Chlorofyl a, chlorofyl b en bacteriochlorofyl

2.3 Absorptiespectrum

* Absorptiespectrum
  + = de relatie tussen de golflengte en de absorptie
  + Lichtabsorptie bepaald door
    - De energie-inhoud vd foton (i.e. golflengte)
    - Chemische structuur vh chromofoor
  + Plateaufase -> deze kleur wordt niet gecapteerd
    - Vb: chlorofyl capteert geen groen -> vandaar groene kleur
  + Dikke zwarte lijn
    - = de intensiteit van zonlicht op aarde
    - = maximaal waar verschillende chromoforen actief zijn
* Chlorofyl een hogere molaire extincitiecoëfficiënt
  + Hierdoor zijn ze zeer geschikt voor absorptie vh zichtbaar licht
* Pigmenten zijn goed aangepast aan het gebruikt van zichtbaar zonne-energie

2.4 Het actiespectrum

* Fotosynthese niet even efficiënt bij alle golflengtes
* **Actiespectrum** 
  + = fotosynthese-activiteit in functie van golflengten
  + = relatie tussen het vermogen om fotosynthese te veroorzaken en de golflengte
  + Vorm ~ de vorm vh absorptiecentrum
* Engelmann’s experiment:
  + Toont aan dat rood en blauw licht effectief zijn in fotosynthese door meting O2 productie
  + Draadvormige groenwier bestralen met licht door prisma
  + De zuurstofminnende/ aerobe bacteriën migreerden naar de O2 rijke plaatsen
    - Zo weten welke golflengtes vh licht het meest efficiënt is voor de fotosynthese

2.5 Organisatie van licht capterende moleculen

* Light harvesting complexen (LHCn) (lichtverzamelende)
  + = complex van chlorofyl samen met specifieke pigmentbindende eiwitten
  + = pigment eiwit complexen
  + Functie
    - Moleculen tov elkaar op hun plaats houden voor overdracht exciton
  + Bouw
    - Moleculen georganiseerd in fotosystemen:
    - Antennepigmenten
      * chlorofyl, β-caroteen, luteïne
      * Doorgeven energie invallend foton via resonantie energie transfer
        + Sluizen de energie door naar het speciale paar
    - Reactiecentrum:
      * Bestaat uit 2 chlorofyl a moleculen = special pair
      * Special pair is verantwoordelijk voor de fotochemische reactie (i.e. reductie van elektronacceptor)
    - LHCn integraal deel van fotosystemen I en II
* De fotochemische reactie
  + Speelt zich af in het speciale paar van chlorofyl a moleculen
  + 1) excitatie van 1 vd chlorofylen van het speciale paar -> 1 elektron naar hoger energieniveau
  + 2) aangeslagen elektron genoeg energie -> door energiedrager opgenomen -> elektronacceptor wordt gereduceerd -> negatief geladen
  + 3) in speciale paar -> 1 elektron te kort -> positief geladen
  + 4) naburige drager reduceert positieve chlorofyl a molecule -> wordt zelf positief
* Resultaat lichtabsorptie = scheiding van lading en begin van een oxidatie-reductie keten

3. Fotosynthetische energietransductie II: NADPH synthese

3.1 Elektronentransport van de chloroplast

* Fotosynthese apparaat bestaat uit 2 fotosystemen:
  + fotosysteem I (PSI) en fotosysteem II (PSII)
* Elektronentransport dus elektronendragers nodig:
  + Feofytine = chlorofylmolecule zonder Mg2+
  + Plastoquinon = equivalent van ubiquinon in de mitochondriën
  + Cytochromen
  + Platocyanine = eiwit met Cu atoom voor overdracht van elektronen (redoxreacties)
  + Ferrodoxine = eiwit met Fe-S kern
  + Flavoproteïnen
* Elektronentransportketens (redox-keten) -> reacties:
  + Proces:
    - 1) Licht opgevangen door antennepigmenten van PSII -> aanslaan van 1 vd chlorofyl a moleculen (P680) vh speciale paar
    - 2) Chlorofyl a heeft nu 1 e- in hogere schil -> goede elektrondonor -> reduceren van feofytine
    - 3) Feofytine reduceert plastoquinon -> plastoquinin beweegt vrij door lipidenfractie van dubbelmembraan en geeft elektronen af aan volgend eiwitcomplex
      * Plastoquinon ~ ubiquinon bij mitoch.
    - 4) Chlorofyl a heeft e- verloren in dit proces -> gerecupereerd door oxidatie water op mangaancluster = watersplitsend enzym
      * Splitsing H2O -> 2H+ en ½ O2
      * Levert moleculaire zuurstof O2 op
      * Verhoogt de protonenconcentratie in het lumen van thylakoïd
    - 5) Eiwitcomplex waar plastoquinon elektronen doorgeeft = cytochroom b6f complex
      * Voorzien van een haemgroep
    - 6) Cytochroom b6g complex reduceert eiwitcomplex plastocyanine
      * Plastocyanine ~ cytochroom c in mitoch.
      * Plastocyanine zorgt voor transport elektronen tussen 2 eiwitcomplexen
      * Essentieel: bij oxidatie van cytochroom b6f complex -> protonen getransporteerd van stroma naar lumen -> protonengradiënt verhogen
    - 7) Chlorofylmoleculen van PSI ook aangeslagen door licht -> dan chlorofyl a als e-donor fungeren
    - 8) in PSI -> elektronen via reeks elektronendragers -> overgedragen aan ferredoxine
    - 9) elektron van ferredoxine overgedragen op flavoproteïne
      * Andere naam: ferrrodoxine:NADP+ oxidoreductase
      * enzym dat NADP+ reduceert tot NADPH met opname 2 protonen uit lumen
      * vorming NADPH essentieel voor synthese van suikers
  + Chemiosmose + elektrontransporter van fotofosforylatie = fotofosforylatie
  + Samenvatting
    - Foton -> P680 (primaire elekrtondonor; special pair chlorofyl a; PSII) -> fotochemische reactie -> feofytine (Ph) -> plastoquinon (Q, hydrofoob, mobiel) -> cytochroom b6f (H+ translocatie) -> plastocyanine (PC, hydrofiel, mobiel) -> P700 (primaire elektrondonor van PSI na lichtinval) -> ferredoxine (Fe-S) -> ferredoxine:NADP+ oxidoreductase (flavoproteïne) -> NADPH
* P680 reductie:
  + H2O als elektron donor
  + Splitsing door watersplitsend complex met Mn in actief centrum
  + Engels: oxygen evolving complex
  + PSII enige complex in biologie dat zuurstof kan oxideren
* PSII is het **eerste** fotosysteem en PSI is het **tweede** fotosysteem
* Resultaat:
  + Oxidatie van water tot protonen en moleculair zuurstof O2
  + Vorming elektrochemische potentiaal (protongradiënt)
  + Vorming NADPH

4. Fotosynthetische energiereductie III: ATP synthese

4.1 ATP synthese in de chloroplast

* De activiteit vh elektronentransport in de chloroplast levert protongradiënt en elektrochemische potentiaal
  + ~mitochondriën
  + Door oriëntatie vd elektrontransporteiwitten -> protonenconcentratie hoog in lumen en laag in stroma
* ATP synthase
  + In thylakoidmembraan
  + Verantwoordelijk enzym (chloroplast) bestaat uit 2 functionele domeinen:
    - CF0 en CF1 (C = chloroplast)
  + aangedreven door elektrochemische potentiaal/ H+ gradiënt (chemiosmose)

4.2 gelijkenissen ATP synthese in chloroplasten en mitochondriën

* Oxidatieve fosforylering en fotofosforylering -> gelijk op 3 punten
  + 1) de overdracht van elektronen via membraangebonden elektronendragers
    - Deze sequentie van oxidatie en reductiereacties = elektronentransportketens
  + 2) Energie die vrijkomt bij dit downhill (exotherm) proces wordt gekoppeld aan een uphill (endotherm) transport van protonen -> ontstaan van protongradiënt en transmembraan elektrochemische potentiaal
  + 3) de protonen vloeien spontaan (met gradiënt mee) via protonkanalen in eiwitcomplex, het ATP synthase
    - Hierbij wordt ADP gefosforyleerd tot ATP

5. Fotosynthetische koolstoffixatie I: de Calvin cyclus

5.1 Algemeen

* Tussenstand na lichtreacties
  + Oxidatie van H20 -> O2
  + Energie: ATP
  + Gereduceerde NADPH
  + Nog geen fixatie van CO2 in koolwaterstoffen
    - CO2 fixatie in licht onafhankelijke reacties!
* Planten en foto synthetiserende organismen synthetiseren koolhydraten (suikers) uit CO2 en water
  + Hiervoor ATP en NADPH nodig -> gevormd in lichtafhankelijke reacties
  + Ook CO2 als bron nodig -> lichtonafhankelijke reacties
* Fotosynthetische CO2 fixatie (assimilatie)
  + Calvin of fotosynthetische koolstofreductie cyclus
    - = metabole cyclus waar de CO2 fixatie of CO2 assimilatie plaatsvindt
    - = in chloroplast (stroma)
    - CO2 assimilatie = de opname van CO2 en de synthese van een eenvoudig triose suiker
  + Synthese van suikers uit CO2 en H20
  + CO2 + H2O + ATP + NADPH -> triose (G3P)
  + Eenvoudige suikers als precursoren voor DNA, RNA, Azuren, lipiden

5.2 De CO2 assimilatie

* CO2 assimilatie in 3 fasen:
  + Fixatie van CO2:
    - Ribulose 1,5 bifosfaat + CO2 -> 2x3 fosfoglyceraat
      * 1 CO2 molecule reageert met acceptormolecule, ribulose 1,5-bisfosfaat (5C)
      * 6C gevormde molecule levert 2 moleculen 3-fosfoglyceraat op C3
      * Gebeurt via rubisco enzyme
  + 3-fosfoglyceraat + NADPH + ATP -> G3P
    - 3 fosfoglyceraat omgezet naar glyceraldehyde 3-fosfaat (3C)
    - ATP en NADPH verbruikt
  + Regeneratie van ribulose 1,5-bisfosfaat
* De condensatiereactie van 1 CO2 met ribulose 1,5-bisfosfaat -> gekatalyseerd door ribulose 1,5-bisfosfaat carboxylase/oxygenase = rubisco enzyme
  + Enzym komt in hoge concentratie voor in chloroplast
* Fixatie CO2 levert als 1ste product 3C suiker -> planten met dit mechanisme = C3 planten
* (Fixatie CO2 als 1ste product 4C suiker = C4 planten)

6. Oriëntatie van fotosynthese in de chloroplast

* Fotofosforylering
  + Licht -> ATP, NADPH, O2
* Koolstoffixatiereacties
  + CO2+ ATP + NADPH -> (CH2O)n