

Fotosynthesespezialisten - C4- und CAM-Pflanzen

4.11 Fotosynthesespezialisten

In der Biologie sind Probleme oft durch einen Kompromiss gelöst. Ein Beispiel ist das Verhältnis zwischen der Fotosynthese und der Vermeidung übermäßigen Wasserverlustes bei Pflanzen. Das für die Fotosynthese benötigte CO_2 gelangt durch die Spaltöffnungen in das Blatt (\rightarrow S. 184). Die Spaltöffnungen sind aber auch der wichtigste Weg der Wasserabgabe, denn durch sie verdunstet das Wasser aus den Blättern. Bei heißem trockenem Wetter schließen die meisten Pflanzen ihre Spaltöffnungen, da der Turgor in den Schließzellen abfällt. Aber diese Reaktion vermindert trotz optimaler Lichtverhältnisse auch die Fotosyntheseleistung, weil die verfügbare CO_2 -Menge im Blatt sinkt.

Eine Reihe von Pflanzenarten besitzt äußerst effektive Anpassungen an trockene Standorte. Im Laufe der Evolution haben sich bei ihnen Alternativmethoden zur Vorfixierung von Kohlenstoffdioxid entwickelt, mit denen sie an solchen Standorten gedeihen können. Mais ist im Bau seiner Blätter und den Leistungen seines Fotosyntheseapparates an solche sonnig-heißen, zeitweilig trockenen Standorte angepasst. Maisblätter enthalten zwei Arten fotosynthetisch aktiver Zellen (Abb. 188.1): die **Bündelscheidenzellen**, die die Leitbündel umgeben und die sich nach außen anschließenden **Mesophyllzellen**.

Das über die Blätter aufgenommene CO_2 ① wird zunächst in den Mesophyllzellen in organische Verbindungen eingebaut. Der erste Schritt dabei ist die Anlagerung von CO_2 an Phosphoenolpyruvat ②,

kurz PEP genannt, als Kohlenstoffdioxidakzeptor. Katalysiert wird die Reaktion vom Enzym PEP-Carboxylase ③.

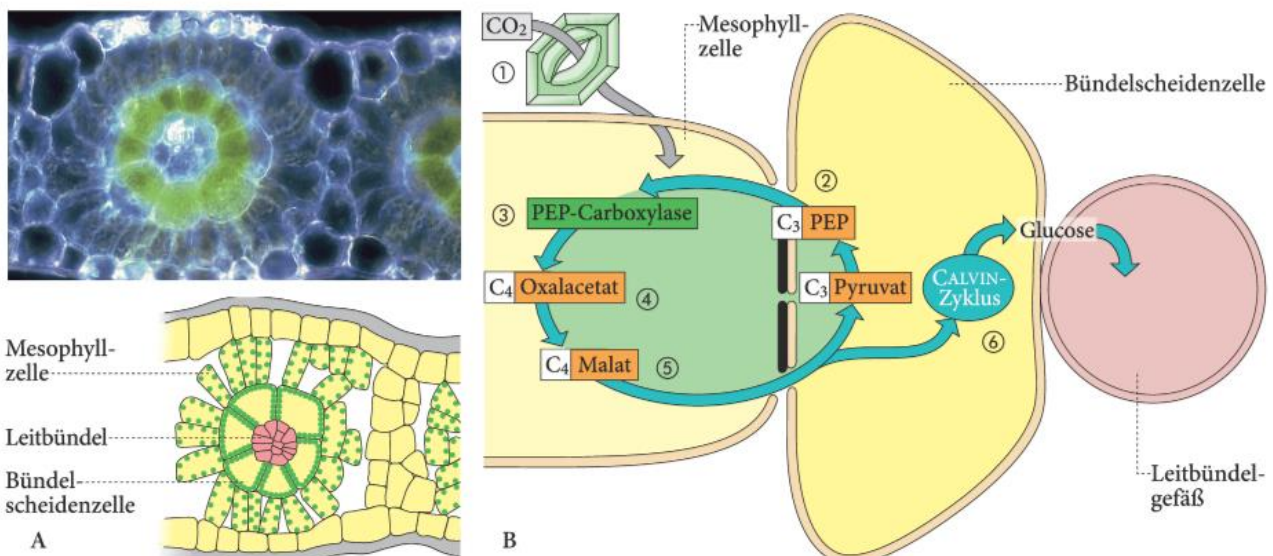
Das Enzym PEP-Carboxylase hat im Vergleich zur Ribulose-1,5-bisphosphatcarboxylase (Rubisco) eine wesentlich höhere Affinität zum CO_2 . Deshalb kann die PEP-Carboxylase das CO_2 auch dann sehr wirksam fixieren, wenn die Rubisco dazu nicht mehr in der Lage ist, das heißt, wenn bei geschlossenen Stomata der CO_2 -Partialdruck im Blatt sinkt.

Dabei entsteht Oxalacetat ④, das Anion der Oxalessigsäure, das dann zum Malat ⑤, dem Anion der Äpfelsäure reduziert wird. Das Malat wird aus den Mesophyllzellen in die Bündelscheidenzellen transportiert.

Der CALVIN-Zyklus ⑥ läuft ausschließlich in den Chloroplasten dieser Zellen ab. Dort wird aus Malat wieder CO_2 freigesetzt. Dieses wird vom Enzym Rubisco an Ribulose-1,5-bisphosphat und schließlich über den CALVIN-Zyklus in Glucose fixiert.

Auf diese Weise „pumpen“ die Mesophyllzellen das CO_2 in die Bündelscheidenzellen. Dadurch bleibt dort der CO_2 -Partialdruck hoch und die Zuckerproduktion läuft auch bei geschlossenen Stomata unvermindert weiter. Obwohl PEP pro fixiertem CO_2 -Molekül unter Aufwand von zwei ATP-Molekülen regeneriert werden muss, kann der höhere Energiebedarf durch die hohe Lichtintensität am Standort dieser Pflanzen gedeckt werden.

Bei Oxalacetat und Malat handelt es sich um Moleküle mit vier Kohlenstoffatomen, weshalb man Mais



188.1 C4-Pflanzen. A Blattquerschnitt (mikroskopische Aufnahme und Schema); B Schema der Fotosynthese

Fotosynthespezialisten - C4- und CAM-Pflanzen

und andere Pflanzen mit dieser Besonderheit bei der CO_2 -Fixierung als **C4-Pflanzen** bezeichnet. In dieser Hinsicht unterscheiden sie sich von den meisten anderen Pflanzen, deren erstes stabiles CO_2 -Fixierungsprodukt, das Glycerinsäure-3-phosphat, nur drei C-Atome enthält und diese deshalb als **C3-Pflanzen** bezeichnet werden.

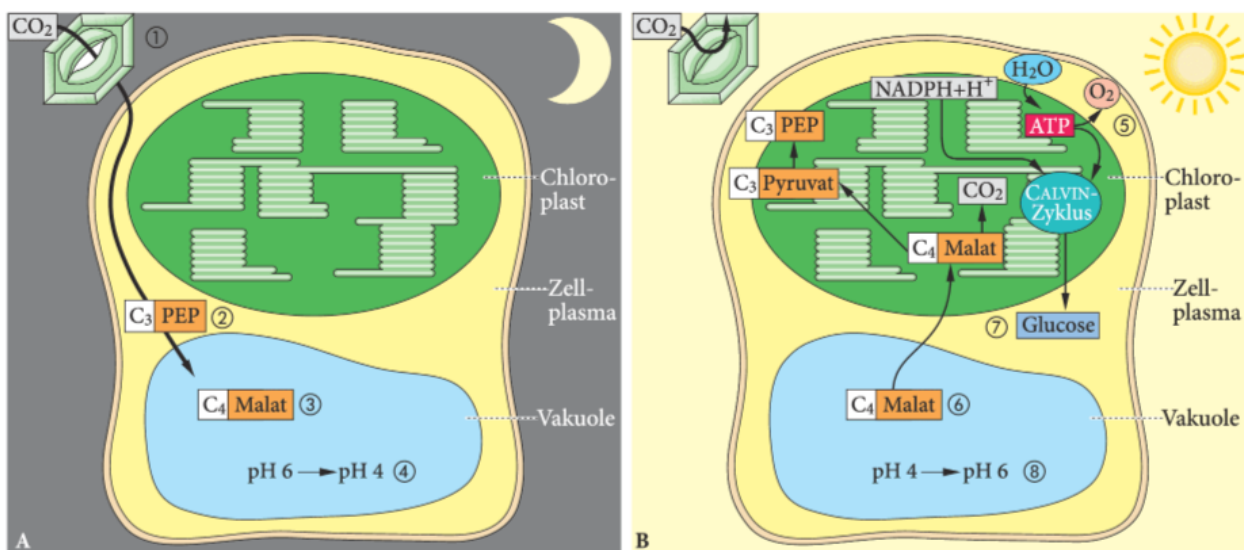
Neben dem Mais gehören Zuckerrohr und Hirse zu den C4-Pflanzen. Sie können noch bei einem CO_2 -Gehalt von 0,0001 Prozent im Blatt gedeihen. Das CO_2 -Minimum für C3-Pflanzen hingegen liegt bei 0,005 Prozent. Die maximale Biomasseproduktion der C4-Pflanzen kann unter diesen Umweltbedingungen bis zu zehnfach höher liegen als bei C3-Pflanzen.

Ein zweiter, noch stärker an trocken-heiße, besonders sonnenreiche Standorte angepasster Weg der CO_2 -Fixierung existiert bei den wasserspeichernden Dickblattgewächsen, wie etwa dem Mauerpfeffer oder vielen Kakteen. Wegen der Gefahr des Wasserverlusts durch Transpiration an ihren Standorten öffnen diese Pflanzen ihre Spaltöffnungen nur nachts (Abb. 189.1A). Die Pflanzen nehmen dann CO_2 auf ① und binden es wie die C4-Pflanzen mittels der PEP-Carboxylase an Phosphoenolpyruvat ②. Dabei entsteht Malat ③, das in der auffallend großen Vakuole der chloroplastenhaltigen Mesophyllzellen gespeichert wird. Dadurch sinkt der pH-Wert der Vakuolenflüssigkeit im Laufe der Nacht und erreicht frühmorgens ein Minimum ④. Dann schließen die Pflanzen ihre Spaltöffnungen. Da sie die Spaltöffnungen tagsüber geschlossen hal-

ten, vermindert sich der Wasserverlust, aber gleichzeitig kann auch kein CO_2 in die Blätter gelangen (Abb. 189 B). Tagsüber, wenn die Lichtreaktionen ATP und NADPH für den CALVIN-Zyklus liefern ⑤, wird das CO_2 aus dem in der Nacht zuvor gebildeten Malat ⑥ in denselben Zellen wieder freigesetzt und durch die Rubisco an Ribulose-1,5-bisphosphat endgültig gebunden und schließlich in Glucose ⑦ eingebaut. Der pH-Wert der Vakuole steigt tagsüber wieder an und ist abends am höchsten ⑧. Diesen Weg der Kohlenstofffixierung nennt man aufgrund der im Tag-Nacht-Wechsel erfolgenden pH-Veränderung der Vakuolenflüssigkeit **diurnalen Säurerhythmus** (lat. *diurnus*, täglich). Weil man ihn bei Vertretern der Crassulaceen entdeckt hat, wird er auch als Crassulaceen-Säurestoffwechsel Crassulaceen Acid Metabolism, **CAM** bezeichnet.

Auf diese Weise sind CAM-Pflanzen in der Lage, den Wasserverlust auf etwa ein Zehntel gegenüber nicht-angepassten C3-Pflanzen zu reduzieren. Allerdings hat die optimale Wasserökonomie auch ihren Preis. Ein Großteil der tagsüber gespeicherten chemischen Energie wird in Form von ATP nachts für die CO_2 -Vorfixierung an PEP benötigt. Deshalb wachsen CAM-Pflanzen sehr langsam.

- 1 Vergleichen Sie C3-, C4-, CAM-Pflanzen bezüglich ihrer Fixierung von Kohlenstoffdioxid und Produktivität.
- 2 Beschreiben Sie den Kompromiss zwischen Fotosyntheserate und Wasserverlust bei Pflanzen.



189.1 CAM-Pflanzen. A CO_2 -Vorfixierung bei Nacht; B CALVIN-Zyklus am Tag