

## 4.5 Lichtabhängige Reaktionen der Fotosynthese

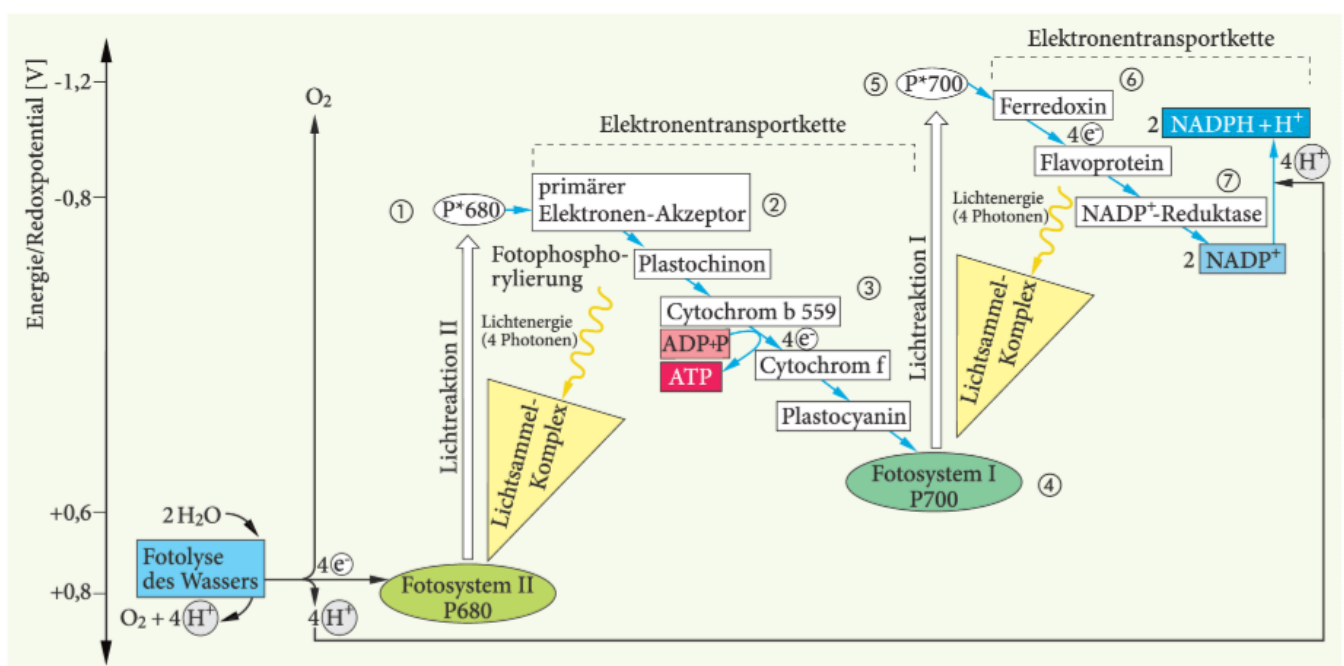
Man hat festgestellt, dass die Fotosyntheseleistung ein Temperaturoptimum aufweist. Dies ist erstaunlich da die Lichtabsorption als eine fotochemische Reaktion weitgehend temperaturunabhängig ist. Der Grund für die Temperaturabhängigkeit ist die Beteiligung einer enzymatisch gesteuerten Reaktionsfolge. Die Fotosynthese kann daher in zwei Abschnitte unterteilt werden, die jeweils wiederum mehrere Reaktionsschritte beinhalten. Der erste Abschnitt umfasst die lichtabhängigen Reaktionen, also den „Foto-Teil“ der Fotosynthese. Der zweite Teil umfasst die enzymatischen, lichtunabhängigen Reaktionen, die als „Synthese-Teil“ der Fotosynthese bezeichnet werden. Auch räumlich sind die beiden Abschnitte getrennt: Die lichtabhängigen Reaktionen finden in den Thylakoidmembranen statt, während die lichtunabhängigen Reaktionen im Stroma ablaufen.

In den lichtabhängigen Reaktionen wird die Lichtenergie in chemische Energie umgewandelt. Das Entscheidende bei dieser Energieumwandlung ist der Elektronenfluss durch die beiden Fotosysteme und die weiteren Redoxsysteme in der Thylakoidmembran. Im Jahr 1957 konnte Robert EMERSON zeigen, dass die Fotosyntheserate um einen wesentlichen Betrag gesteigert werden konnte, wenn man eine Pflanze gleichzeitig mit Licht der Wellenlängen 680 und 700 nm bestrahlte. Wie dieser nach ihm benannte

EMERSON-Effekt zeigt, arbeiten die beiden Fotosysteme Hand in Hand zusammen.

Die Fotosysteme I und II heben Elektronen jeweils mithilfe der Lichtenergie auf ein höheres Energieniveau und erzeugen so ein Redoxsystem mit negativerem Redoxpotential (Abb. 176.1). Trifft Licht etwa auf die Pigmente des Lichtsammelkomplexes im Fotosystems II, so wird die Anregungsenergie von Pigment zu Pigment übertragen und erreicht schließlich das im Reaktionszentrum liegende Chlorophyll-a-Molekülpaar P680. Auch diese Moleküle werden in den angeregten Zustand überführt. Ihr Redoxpotential wird mithilfe der absorbierten Lichtenergie im P680 von +0,81 V auf -0,8 V im angeregten P\*680 verringert ①. Dadurch erhöht sich dessen Bereitschaft Elektronen an einen Reaktionspartner abzugeben. Das P\*680 kann spontan ein Elektron an einen primären Elektronenakzeptor ② abgeben, da dieser ein positiveres Redoxpotential besitzt. Nach der Elektronenabgabe wird das Chlorophyllmolekül im Reaktionszentrum zum Kation P680<sup>+</sup>. Über mehrere weitere Redoxsysteme, eine Elektronentransportkette ③, gelangt das Elektron schließlich energetisch bergab zum P700 im Fotosystem I ④.

Durch die Anregung mit Lichtenergie wird auch P700 auf ein energetisch höheres Niveau P\*700 angehoben ⑤. Das Redoxpotential von P\*700 beträgt -1,2 V. Sein angeregtes Elektron kann ebenfalls spontan über einen primären Elektronenakzeptor ⑥, das Redoxsystem



176.1 Nicht-zyklischer Elektronentransportweg

Ferredoxin und die NADP<sup>+</sup>-Reduktase ⑦ energetisch bergab zum Elektronenendakzeptor Nicotinamid-Adenin-Dinukleotid-Phosphat (NADP<sup>+</sup>) fließen. Dieses wird dadurch zu NADPH + H<sup>+</sup> reduziert. Die Reduktion wird durch die NADP<sup>+</sup>-Reduktase katalysiert. Diese Elektronentransportkette vom P<sup>+</sup>700 zum NADP<sup>+</sup> erzeugt eine Elektronenlücke im Reaktionszentrum des Fotosystems I.

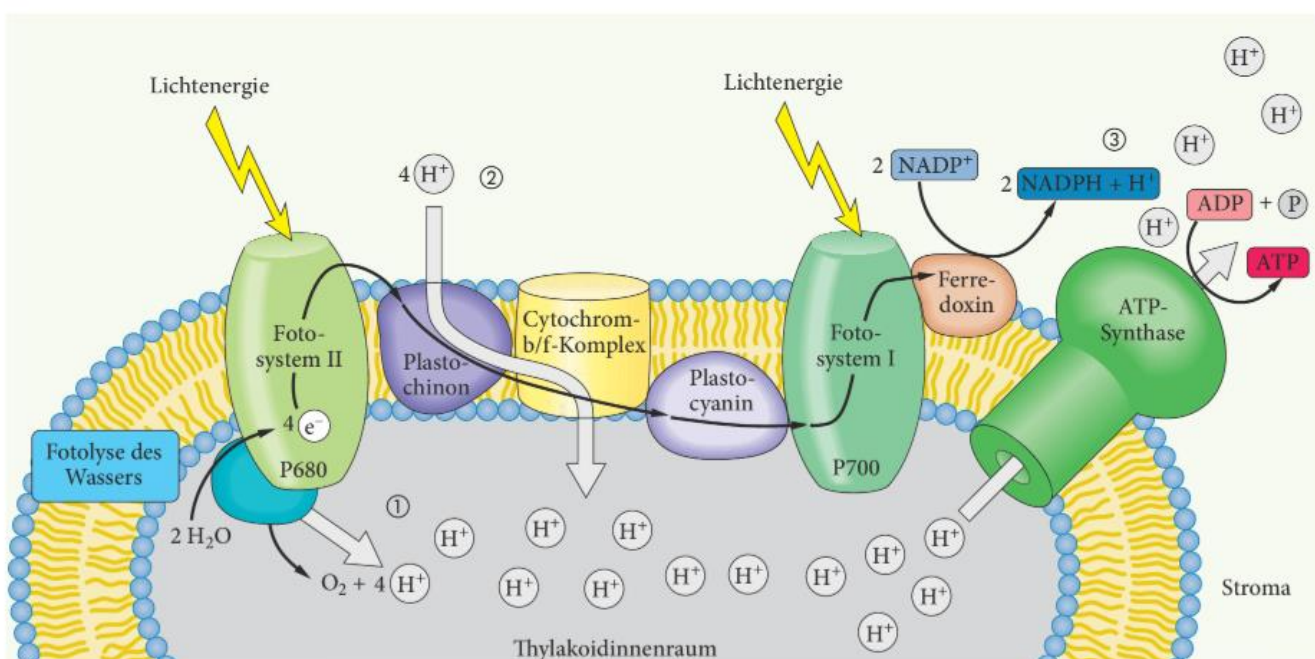
Das oxidierte P700<sup>+</sup> ist ein starker Elektronenakzeptor für die Elektronen, die durch die Elektronentransportkette des Fotosystems II angeliefert werden. Durch die Aufnahme eines dieser Elektronen wird das P700<sup>+</sup> wieder zu P700 reduziert.

Die Abgabe des Elektrons im Reaktionszentrum des Fotosystems II führt dort ebenfalls zu einer Elektronenlücke. Das oxidierte P680<sup>+</sup> ist bestrebt seine Elektronenlücke wieder zu schließen. P680<sup>+</sup> ist das stärkste bekannte biologische Oxidationsmittel. Sein Redoxpotential ist höher als das des Wassers. Elektronen können also vom Wasser energetisch bergab zum P680<sup>+</sup> fließen. Katalysiert wird dieser Vorgang durch einen Enzymkomplex, den wasserspaltenden Komplex (Abb. 177.1). Er entzieht zwei Wassermolekülen insgesamt vier Elektronen und überträgt diese nacheinander auf das P680-Chlorophyll-a-Paar. Dort ersetzen sie die nach der Absorption von Lichtenergie abgegebenen Elektronen. Mit den vier Elektronen zweier Wassermoleküle kann der Elektronenverlust

ausgeglichen werden, der durch vier absorbierte Lichtquanten verursacht wurde. Die beiden Wassermoleküle werden in vier Protonen und ein Sauerstoffmolekül gespalten. Die lichtinduzierte Wasserspaltung wird als Fotolyse bezeichnet. Der bei der Fotosynthese freiwerdende Sauerstoff stammt also aus der Fotolyse des Wassers.

Der Elektronen-Donator am Anfang der lichtabhängigen Reaktionen, das Redoxsystem H<sub>2</sub>O/O<sub>2</sub>, besitzt ein Redoxpotential von +0,81 V. Der Endakzeptor, das Redoxpaar NADP<sup>+</sup>/NADPH + H<sup>+</sup> hat ein Redoxpotential von -0,32 V. Im Verlauf der lichtabhängigen Reaktionen wird also mithilfe der Lichtenergie eine Potentialdifferenz von 1,13 V überwunden. Im Endeffekt sind die Elektronen vom Wasser über eine Elektronentransportkette zum viel stärkeren Reduktionsmittel NADPH transportiert worden. Dies wird als **nicht-zyklischer Elektronentransport** bezeichnet. Die Überwindung der Energiedifferenz gelingt nur durch die Zusammenarbeit der beiden in Reihe geschalteten Fotosysteme und erklärt so den EMERSON-Effekt. Sie treiben durch die Aufnahme von Lichtenergie, wie Motoren durch Benzin, den Elektronentransport an.

Dieser lichtgetriebene Elektronentransport in der Thylakoidmembran bewirkt gleichzeitig den Aufbau eines Protonengradienten über der Membran (Abb. 177.1). Er entsteht durch die folgenden drei Vor-



177.1 Nicht-zyklische Fotophosphorylierung



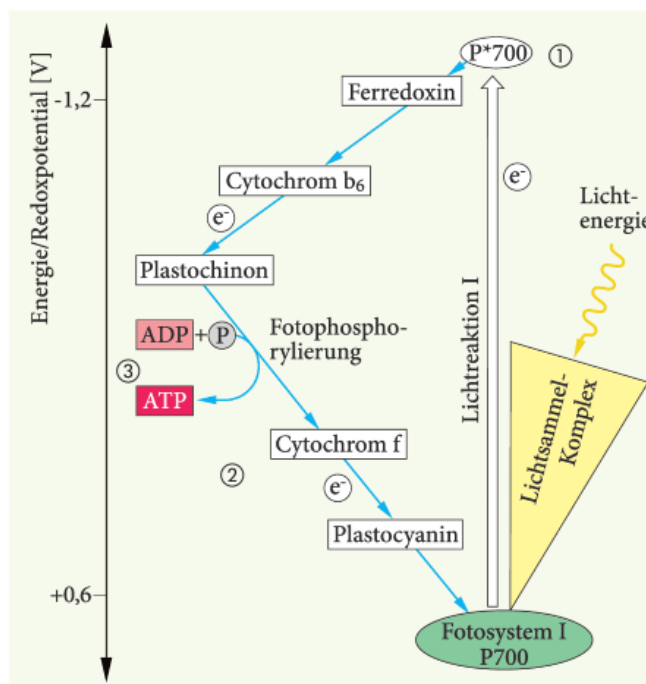
gänge: Bei der Wasserspaltung entstehen Protonen im Thylakoidinnenraum ①. Das Redoxsystem Plastochinon übernimmt zwei Elektronen vom primären Akzeptor des Fotosystems II und überträgt sie auf den Cytochrom-b/f-Komplex. Gleichzeitig überträgt es zwei Protonen von der Thylakoidaußenseite auf die Innenseite ②. Im letzten Schritt der Elektronentransportkette wird ein Proton auf der Thylakoidaußenseite, im Stroma, zusammen mit den beiden Elektronen an  $\text{NADP}^+$  gebunden ③. All diese Schritte tragen dazu bei, dass im Thylakoidinnenraum die Protonenkonzentration höher ist als auf der Außenseite.

In einer fotosynthetisch aktiven Zelle wird so der Thylakoidinnenraum auf einen pH-Wert von 5 angesäuert, während das Stroma mit pH 8 schwach alkalisch ist. Dies entspricht, nach der logarithmischen pH-Skala, einem tausendfachen Konzentrationsunterschied an Protonen.

Dieser Protonengradient wird zur ATP-Synthese genutzt. Entlang des Protonengradienten fließen Protonen durch den Kanal der ATP-Synthase vom Thylakoidinnenraum nach außen ins Stroma. Dieser Protonenfluss treibt die ATP-Synthase an, wie Wasser eine Turbine. Sie bildet aus ADP und Phosphat ATP. Da auch bei diesem Vorgang eigentlich die Energie des Sonnenlichts die treibende Kraft ist, heißt dieser Vorgang Fotophosphorylierung. Genauer bezeichnet man die Produktion von ATP durch nicht-zyklischen Elektronentransport als nicht-zyklische Fotophosphorylierung.

Bei starker Sonneneinstrahlung kann es passieren, dass nicht genügend  $\text{NADP}^+$  zur Verfügung steht, um alle Elektronen zu verwerten. Hierauf kann die Pflanze flexibel reagieren, indem sie ihren Elektronentransport umstellt. Als Motor ist dann nur noch das Fotosystem I beteiligt (Abb. 174.1). Nach Anregung mittels Licht kehren die vom P700 auf das Redoxsystem Ferredoxin ① übergegangenen Elektronen über die gleiche Elektronentransportkette zum Reaktionszentrum P700 zurück, die auch am nicht-zyklischen Vorgang beteiligt ist ②. Dies wird als **zyklischer Elektronentransport** bezeichnet. Wasserspaltung und NADPH-Bildung unterbleiben. Das Plastochinon kann aber weiter Protonen in den Thylakoidinnenraum pumpen. Der so aufgebaute Protonengradient wird auch zur ATP-Synthese ③ benutzt. Diese zweite Form der ATP-Synthese, bei der Elektronen in einem Kreislauf vom  $\text{P}^*\text{700}$  über Redoxsysteme zu  $\text{P700}^+$  zurückgeführt werden, nennt man zyklische Fotophosphorylierung.

Unabhängig davon, ob die Fotophosphorylierung vom zyklischen oder nicht-zyklischen Elektronentransport angetrieben wird, ist der eigentliche Mechanismus der ATP-Bildung stets derselbe. Die flexible Umschaltung des Elektronentransports ermöglicht es der Pflanze ihr optimales NADPH/ATP-Verhältnis aufrecht zu erhalten.



178.1 Zyklische Fotophosphorylierung