

Das Zusammenspiel von CO₂, Wasser, Glukose, Sauerstoff und Sonnenlicht bzw.

Energie-Carriern NADP, NADPH und NAD, NADH und ATP

1. Energiespeicherung durch Photosynthese in der Flora

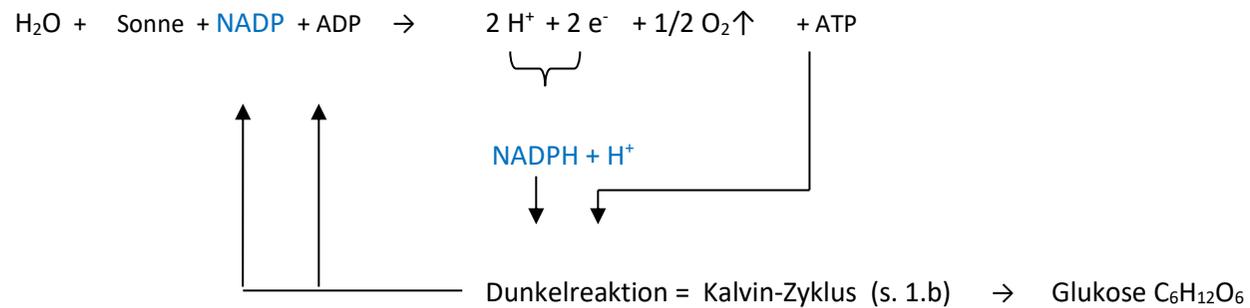
1a. Lichtreaktion, ATP-Energie für den Anabolismus

Formal: Sonne, H₂O, (Chlorophyll) → 2 H⁺ + 1/2 O₂↑ + 2 e⁻

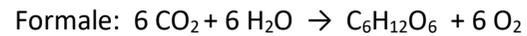
- Nichtzyklische Photophosphorylierung → NADPH + H⁺ und ADP-Phosphorylierung mittels Sonnenenergie zu ATP

- Zyklische Photophosphorylierung → nur ATP, nicht NADPH + H⁺ mittels Sonnenenergie

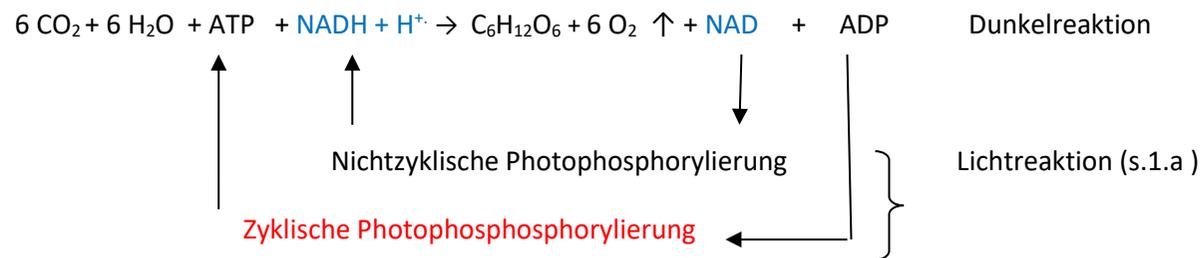
Zyklus der Lichtreaktion:



1b. Dunkelreaktion, Glukoseaufbau, Kalvin-Zyklus, Anabolismus



Zyklus der Dunkelreaktion kombiniert mit der Lichtreaktion:

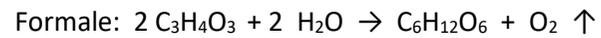


Teile der Dunkelreaktion der Photosynthese (1b.) entsprechen enzymatisch der Glukogenese-Bildung (1c.)

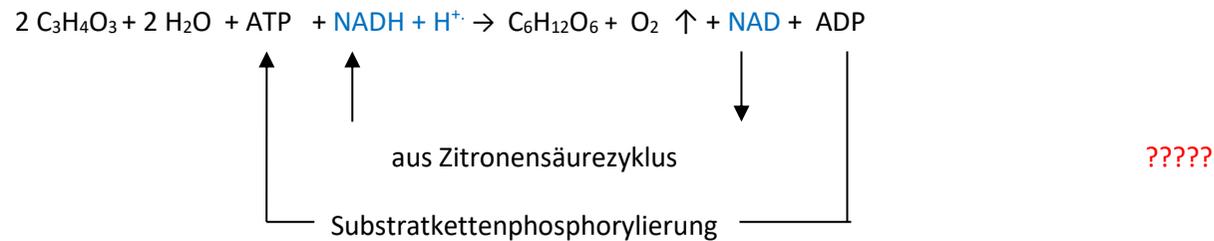
Evolution: Die Photosynthese (1.) hat Teile der Chemie von Glykolyse (2.) und Gluconeogenese (1c.) übernommen

1c. Glukoneogenese, Glukoseaufbau (Glykogen), Anabolismus

Sprachregelung: Pyruvat (C₃H₄O₃) = Brenztraubensäure



Zyklus der Glukoneogenese:



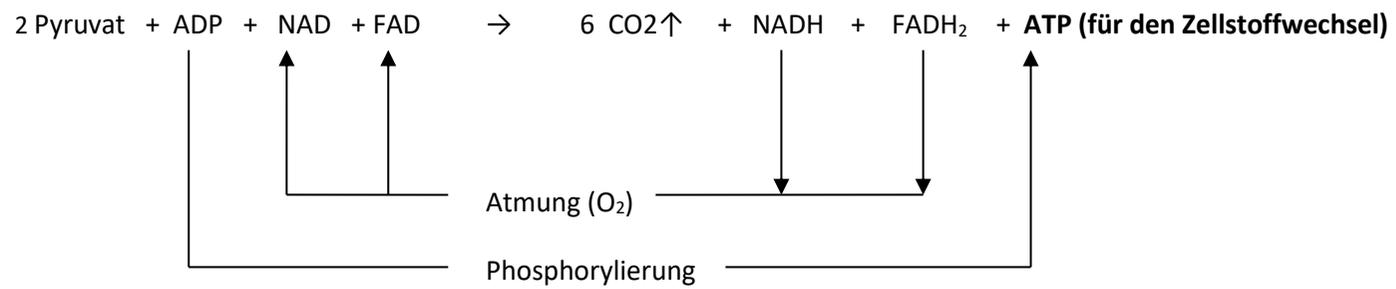
Evolution: Die Glukoneogenese (1c.) entspricht enzymatisch weitgehend der Umkehrung der Glykolyse (2.)

Teile der Glukogenese-Bildung (1c.) entsprechen der Dunkelreaktion der Photosynthese (1b.)

3. Zitronensäurezyklus, Katabolismus, ADP- Phosphorylierung mittels Glukose-Bindungsenergie zu ATP

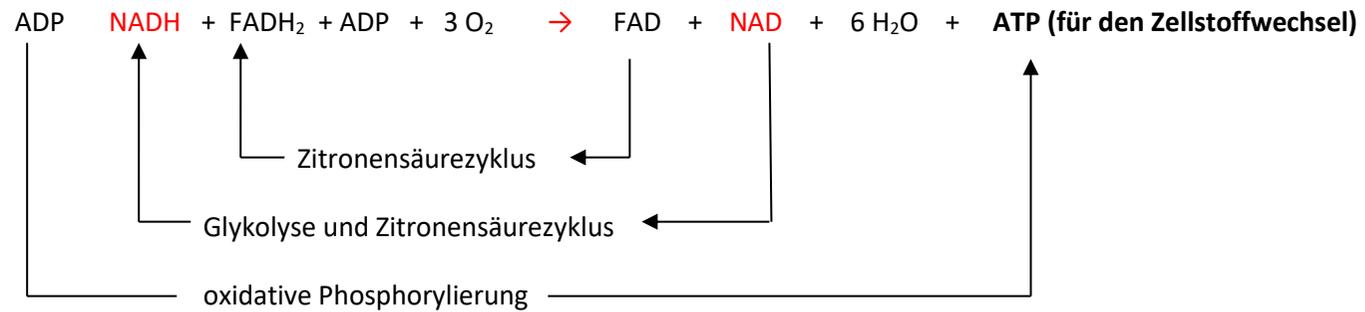
Formale: 2 Pyruvat → 6 CO₂

Zitronensäurezyklus:



4. Atmung, Katabolismus, ADP durch oxidative Phosphorylierung mittels Sauerstoff von NADH und FAH₂ zu ATP

Atmungszyklus:



Die Atmung (4.) könnte sich aus der Photosynthese (1.) entwickelt haben

<http://www.chemie.de/lexikon/Photosynthese.html>:

Die Photosynthese bezeichnet einen Prozess, bei dem [Lichtenergie](#) durch Lebewesen in chemische Energie umgewandelt wird und organische Stoffe synthetisiert werden.

Die Photosynthese kann in drei Schritte untergliedert werden. Im ersten Schritt wird die elektromagnetische Energie in Form von Licht unter Verwendung von [Farbstoffen](#) ([Chlorophylle](#), [Phycobiline](#), [Carotinoide](#), [Bacteriorhodopsin](#)) absorbiert. Direkt hieran anschließend erfolgt im zweiten Schritt eine Umwandlung der elektromagnetischen Energie in [chemische Energie](#) (siehe Phototrophie). Im letzten Schritt wird diese chemische Energie zur Synthese energiereicher organischer Verbindungen verwendet, die den Lebewesen sowohl im [Baustoffwechsel](#) für das Wachstum als auch im [Energistoffwechsel](#) für die Gewinnung von Energie dienen.

Die Synthese dieser Stoffe geht weit überwiegend von der sehr energiearmen anorganischen Kohlenstoff-Verbindung [Kohlenstoffdioxid](#) (CO_2) aus, in wenigen Fällen allerdings von einfachen, energiearmen organischen Kohlenstoff-Verbindungen. In jedem Fall müssen diese Ausgangsstoffe reduziert werden. Als [Reduktionsmittel](#) (Reduktans) dienen oxidierbare Stoffe: [Wasser](#) (H_2O), elementarer, molekularer [Wasserstoff](#) (H_2), [Schwefelwasserstoff](#) (H_2S) oder einfache organische Stoffe (wie [Säuren](#) und [Alkohole](#), z. B. [Acetat](#) bzw. [Ethanol](#)). Welches Reduktans verwendet wird, hängt vom Organismus ab, von seinen [Enzymen](#), die ihm zur Nutzung der Reduktantien zur Verfügung stehen.

Die Gesamtreaktion der Photosynthese lässt sich im Fall von CO₂ als Ausgangsstoff allgemein und vereinfacht wie folgt formulieren:



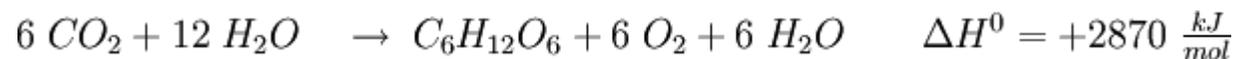
Als allgemeine Formulierungen stehen hier H₂A für das Reduktans und CH₂O für die gebildeten energiereichen organischen Stoffe.

Alle Landpflanzen und Algen verwenden ausschließlich Wasser (H₂O) als Reduktans H₂A. Der Buchstabe A steht in diesem Fall für den im Wasser gebundenen Sauerstoff. Er wird als Oxidationsprodukt des Wassers bei der Photosynthese durch Algen und Landpflanzen als elementarer, molekularer [Sauerstoff](#) (O₂) freigesetzt. Diese Art der Photosynthese wird deshalb **oxygene Photosynthese** genannt. Cyanobakterien (trotz ihrer Zugehörigkeit zu den Bakterien manchmal als Blaualgen bezeichnet) betreiben ebenfalls oxygene Photosynthese, unter bestimmten Voraussetzungen können einige von ihnen aber auch Schwefelwasserstoff verwenden. Der gesamte in der Erdatmosphäre vorkommende Sauerstoff wird durch oxygene Photosynthese gebildet.

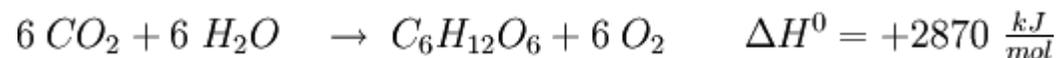
Die anderen photosynthetischen Bakterien, Chloroflexaceae, Chlorobiaceae, Chromatiaceae, Heliobacteria, können ein viel größeres Spektrum an Reduktantien nutzen, vorwiegend nutzen sie jedoch Schwefelwasserstoff (H₂S). Da in diesem Fall A für den im Schwefelwasserstoff gebundenen Schwefel steht, wird bei dieser Art der bakteriellen Photosynthese elementarer Schwefel (S) und kein Sauerstoff freigesetzt. Diese Form der Photosynthese wird deshalb **anoxygene Photosynthese** genannt.

Auch wenn bei oxygener und anoxygener Photosynthese unterschiedliche Reduktantien verwendet werden, so ist doch beiden Prozessen gemein, dass durch deren [Oxidation Elektronen](#) gewonnen werden, denen im weiteren Ablauf die durch die Farbstoffe absorbierte Lichtenergie übertragen wird. Unter Ausnutzung dieser auf hohem Energieniveau (niedrigem [Redoxpotential](#)) stehenden Elektronen werden die energiereichen Verbindungen ATP und NADPH gebildet, mittels derer aus CO₂ oder einfachen organischen Stoffen energiereiche organische Stoffe synthetisiert werden können.

Der bei der Synthese der energiereichen organischen Verbindungen benötigte [Kohlenstoff](#) kann aus Kohlenstoffdioxid (CO₂) oder aus einfachen organischen Verbindungen (z. B. Acetat) gewonnen werden. Im ersten Fall spricht man von **Photoautotrophie**. Der weitaus größte Teil der phototrophen Organismen ist photoautotroph. Zu den photoautotrophen Organismen gehören z. B. alle Landpflanzen und Algen. Bei ihnen ist Glucose das primäre Syntheseprodukt und dient sowohl als Energielieferant als auch als Ausgangsmaterial für den nachfolgenden Aufbau von Bau- und Reservestoffen (d. h. verschiedenen organischen Stoffen). Photoautotrophe treiben mit ihrem Photosynthese-Stoffwechsel (direkt und indirekt) nahezu alle bestehenden Ökosysteme an, da sie mit dem Aufbau organischer Verbindungen aus anorganischem CO₂ anderen Lebewesen energiereiche Baustoff- und Energiequellen liefern. Werden einfache organische Verbindungen als Ausgangsstoffe für die Photosynthese genutzt, bezeichnet man diesen Prozess, der nur bei Bakterien vorkommt, als **Photoheterotrophie**.



Brutto-Reaktionsgleichung für die oxygene Photosynthese:



Netto-Reaktionsgleichung für die oxygene Photosynthese:

Wortgleichung für die oxygene Photosynthese:

Aus [Kohlenstoffdioxid](#) und [Wasser](#) entsteht – durch Energiezufuhr ([Licht](#); [Chlorophyll](#)) – [Traubenzucker](#) (Glucose) und [Sauerstoff](#).

Primär- und Sekundärreaktion (lichtabhängige und lichtunabhängige Reaktion)

Bei der Photosynthese laufen komplexe biochemische Prozesse ab. Die Photosynthese besteht aus einer lichtabhängigen und lichtunabhängigen Reaktion, die heute genauer und besser als Primär- bzw. Sekundärreaktion bezeichnet werden, weil andere Bezeichnungen irreführend sind. In der Primärreaktion entsteht zunächst unter Nutzung von [Lichtenergie](#) chemische Energie (in Form von [ATP](#)) und ein [Reduktionsmittel](#) ([NADPH](#)). ATP und NADPH werden in der anschließenden lichtunabhängigen Reaktion genutzt, um ohne Licht organische Stoffe zu bilden, meistens [Glucose](#). Dabei wird Kohlenstoffdioxid (CO₂) mit ATP als Energiequelle und NADPH als Reduktionsmittel zu Glucose und Wasser umgesetzt. NADPH gibt bei diesem Vorgang den von ihm transportierten Wasserstoff und zwei Elektronen ab und wird selbst zum NADP⁺ oxidiert, ein zweiter Wasserstoff wird aus H⁺-Ionen entnommen. Bei Pflanzen findet die Synthese von Glucose in den [Chloroplasten](#) der Zelle statt, die lichtabhängigen Reaktionen erfolgen in den [Thylakoiden](#), die lichtunabhängige Dunkelreaktion ([Calvin-Zyklus](#)) findet im Stroma (Matrix) oder im Cytoplasma statt.

Primärreaktion (Lichtabhängig)

Lineare (nicht-zyklische) Photophosphorylierung

Bei der **Primärreaktion** wird einerseits [Lichtenergie](#) in chemische Energie (ATP) umgewandelt (*siehe* Phototrophie) und gleichzeitig wird ein Reduktionsmittel für die Reduktion von [Kohlenstoffdioxid](#) gebildet, indem das Coenzym [NADP⁺](#) mit zwei [Elektronen](#) und einem [Wasserstoff-Ion](#) ([Proton](#) / H⁺) vorübergehend zu NADPH reduziert wird.

Zunächst wird das Licht durch sogenannte [Lichtsammelkomplexe](#) absorbiert. Das sind, in besonderen Biomembranen, den [Thylakoid](#)-Membranen, gebundene [Proteine](#), die an die [Farbstoffe](#) gebunden sind. Durch die Absorption von Licht werden in den Farbstoffen Elektronen in einen energiereichen („angeregten“) Zustand versetzt. Als Lichtsammler können verschiedene Farbstoffe (Pigmente) fungieren. Die Anregungsenergie wird über weitere, benachbarte Pigment-Proteine weitergeleitet (in wenigen Pikosekunden) bis sie schließlich auf ein als Reaktionszentrum bezeichnetes [Chlorophyll](#)-Molekül gelangt. Dieses ist räumlich so zu den Elektronenüberträgern angeordnet, dass es in angeregtem Zustand ein Elektron daran abgeben kann. Durch diese chemische Reaktion,

eine [Redoxreaktion](#), in der das Chlorophyll [oxidiert](#) und der primäre Elektronenüberträger reduziert wird, wird also die Lichtenergie in chemische Energie umgewandelt.

Bei den meisten phototrophen Lebewesen werden zunächst die im **Photosystem II** befindlichen Chlorophyll-Moleküle (Reaktionszentrum) durch die von den Lichtsammelkomplexen an sie weitergeleitete Lichtenergie auf ein höheres Energieniveau gehoben, das bedeutet auf ein niedrigeres [Redoxpotential](#): Das Chlorophyll ist nach Aufnahme von Lichtenergie in einem angeregten Zustand, in dem es leichter Elektronen abgibt (starkes Reduktionsmittel, niedriges Redoxpotential). Die Elektronen werden vom angeregten Chlorophyll über einen primären Elektronenakzeptor an Plastochinon (PQ) weitergegeben. Die im Chlorophyll fehlenden Elektronen werden anschließend durch die Spaltung von [Wasser](#) in Elektronen, Protonen und $\frac{1}{2}$ O₂ ([Photolyse](#)) ersetzt. Ein gespaltenes Wasser-Molekül ersetzt zwei Elektronen in den Photosystemen. Phototrophe Lebewesen mit einem Photosystem II werden deshalb auch als „oxygen“ (sauerstoffbildend) bezeichnet.

Die aus dem Photosystem II stammenden Elektronen werden vom PQ über einen Cytochrom-Komplex an Plastocyanin (PC) weitergegeben. Bei dieser Weitergabe wird außerdem pro Elektron ein H⁺ aus dem Stroma des Chloroplasten in den Thylakoidinnenraum transportiert.

Das **Photosystem I** nutzt wie das Photosystem II die von einem Lichtsammelkomplex absorbierte Lichtenergie, um Elektronen abzugeben, und zwar in diesem Fall an das Ferredoxin (Fd). Ersetzt werden die abgegebenen Elektronen aus dem Plastocyanin. Vom Ferredoxin werden die Elektronen auf die NADP⁺-Reduktase übertragen, wo NADP⁺ zu NADPH reduziert wird (*siehe auch [Redoxreaktion](#), [Reduktionsäquivalent](#)*).

Der Transport von H⁺-Ionen in den Thylakoidinnenraum bewirkt im Vergleich zum Chloroplasten-Stroma einen Protonen-Konzentrationsunterschied, der die [ATP-Synthese](#) antreibt, wodurch der Energieträger ATP gewonnen wird (= Photophosphorylierung).

In der Lichtreaktion mit nicht-zyklischem Elektronentransport wird also zweierlei gewonnen: eine Energiequelle in Form von ATP ([Adenosintriphosphat](#)) und ein Reduktionsmittel in Form von NADPH. Siehe dazu Bild 1. In diesem Bild stellt die Höhe, in der die Elektronen- bzw. Protonenüberträger angeordnet sind, die Höhe des Redoxpotentials dar.

Die Verwendung von Lichtsammelkomplexen mit verschiedenen Pigmenten hat zwei Vorteile: Erstens können je Zeiteinheit mehr [Lichtquanten](#) photochemisch genutzt werden, weil deren Energie in einem größeren Areal als dem Chlorophyll des Reaktionszentrums entspricht aufgefangen und zum Reaktionszentrum weitergeleitet wird. Zweitens kann dadurch, dass Pigmente mit verschiedenen [Absorptionsspektren](#) im Lichtsammelkomplex enthalten sind, Licht in mehr Wellenlängenbereichen als von Chlorophyll allein absorbiert und somit genutzt werden.

Zyklische Photophosphorylierung

Der zyklische Elektronentransport in der Lichtreaktion wird nur vom Photosystem I angetrieben. Dabei werden die Elektronen vom Ferredoxin (Fd) nicht an die NADP^+ -Reduktase weitergegeben, sondern zurück zum Cytochromkomplex geführt, wodurch sie wiederum zum Photosystem I gelangen. Dadurch wird kein NADPH gebildet, sondern ausschließlich ATP. Da es sich dabei um einen Kreislauf handelt, heißt dieser Vorgang auch *zyklische Photophosphorylierung*

Sekundärreaktion (lichtunabhängig)

In der **Sekundärreaktion**, auch als Dunkelreaktion oder [Calvin-Zyklus](#) (nach seinem Entdecker [Melvin Calvin](#)) bezeichnet, wird als erstes Kohlenstoffdioxid an eine durch den Organismus gebildete und als Akzeptor fungierende organische Verbindung gebunden. Die meisten Pflanzen mit oxygener Photosynthese gehören dem "[C3-Typ](#)" an. Hier ist der primäre Akzeptor das 5 C-Atome enthaltende [Ribulose-1,5-bisphosphat](#) (RuBP) und das vermittelnde Enzym Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/-Oxygenase ([RubisCO](#)). Bei [C4-Pflanzen](#) dient [Phosphoenolpyruvat](#) (PEP) als primärer CO_2 -Akzeptor, wobei das Enzym PEP-[Carboxylase](#) die Reaktion katalysiert, aber auch bei ihnen wird das CO_2 später über RubisCO in den Calvin-Zyklus eingeschleust.

Bei C3-Pflanzen zerfällt nach der CO_2 -Aufnahme das entstandene, aus 6 C-Atomen bestehende Molekül sofort in zwei Moleküle [Phosphoglycerinsäure](#) (3-Phosphoglycerat = Glycerinsäure-3-phosphat) mit je 3 C-Atomen. Diese Moleküle werden in mehreren Schritten mit NADPH als Reduktionsmittel zu Zucker reduziert. Die Energie für diese Reaktion wird vom ATP ([Adenosintri-phosphat](#)) geliefert. Dabei wird aus ATP durch Abspaltung eines Phosphatrestes wieder ADP

(Adenosindiphosphat). In einem komplizierten, mehrstufigen Prozess werden aus 6 aufgenommenen CO₂-Molekülen und der RuBP 12 Moleküle Glycerinaldehyd-3-phosphat (G3P). 10 G3P-Moleküle bleiben im Zyklus und bilden unter erneuter Energielieferung durch ATP wieder die ursprünglich eingesetzten 6 Moleküle RuBP.

Aus 2 Molekülen wird rechnerisch ein Molekül Glucose (Traubenzucker) C₆H₁₂O₆ (siehe chemische Bruttogleichung oben, Schema der Einzelschritte im Artikel Calvin-Zyklus). Die Glucose wird jedoch nicht in freier Form gebildet. Für die Weiterverarbeitung gibt es zwei alternative Wege:

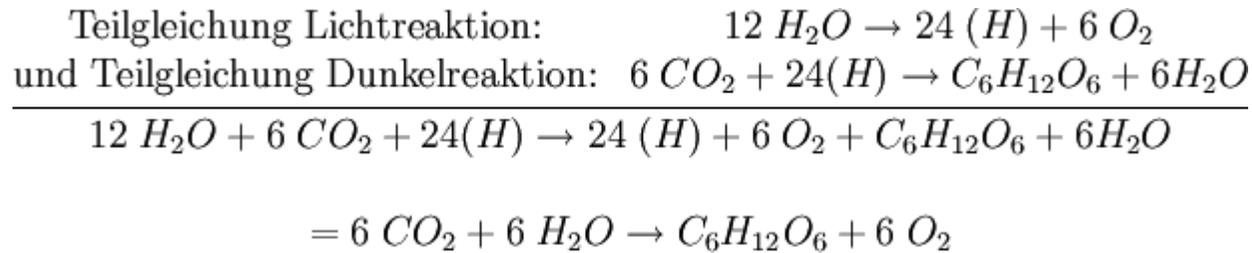
1. Aus dem Calvin-Zyklus wird Fructose-6-phosphat abgezweigt, das im Chloroplasten zu Stärke verarbeitet wird.
2. Aus dem Calvin-Zyklus wird G3P abgezweigt, das über einen Phosphat-Translokator im Tausch gegen Phosphat in das Cytosol exportiert wird, wo es zu Saccharose weiterverarbeitet wird.

Der Calvin-Zyklus ist auch bei einigen nicht phototrophen Lebewesen der Weg der Assimilation von CO₂, nämlich bei einigen chemoautotrophen Bakterien.

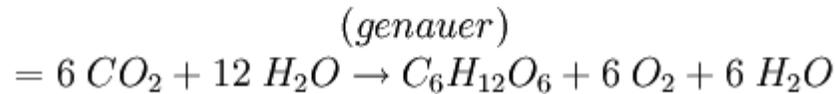
Die Photosynthese <Gleichungen

Bei der Photosynthese von Bau- und Reservestoffen können sowohl organische als auch anorganische Ausgangsstoffe verwendet werden. Bei der bedeutendsten Form der Photosynthese werden für die Kohlenhydratherstellung Kohlenstoffdioxid (CO₂) als Kohlenstoff- und Sauerstoffquelle und Wasser (H₂O) als Wasserstoffquelle verwendet.

Als Beispiel diene die chemische Gleichung zur Bildung von Glucose (C₆H₁₂O₆), die das primäre Produkt darstellt:



Wasser dient als [Reduktionsmittel](#) für das [Kohlenstoffdioxid](#). Bei der Reduktion wird das Wassermolekül gespalten ([Photolyse](#)): Es



entstehen [Sauerstoff](#), [Elektronen](#) und [Wasserstoffionen](#) ([Protonen](#)). Der Sauerstoff wird in molekularer, elementarer Form (O₂) an die Umgebung abgegeben. Der Sauerstoff stammt aus den gespaltenen Wassermolekülen, nicht aus dem Kohlenstoffdioxid. Daher stehen in der obigen ersten Summengleichung auf der linken Seite 12 Wassermoleküle, um rechts 6 O₂-Moleküle zu erhalten.

Diese Form der Photosynthese wird wegen der Bildung von molekularem Sauerstoff O₂ als **oxygene Photosynthese** bezeichnet (Oxygenium = [Sauerstoff](#)). Sie wird von Cyanobakterien und allen eukaryotischen phototrophen Lebewesen betrieben. Beispiele hierfür sind neben allen grünen Pflanzen auch zahlreiche Protisten, d.h. grüne und anders gefärbte einzellige Algen. Die Bedeutung dieses Vorgangs liegt in der Primärproduktion von organischen Stoffen, die [chemoheterotrophen](#) Lebewesen als Energie- und Baustoffquelle dienen, und in der Bildung von O₂, das für alle obligat [aeroben](#) Lebewesen lebensnotwendig ist und auf der Erde fast ausschließlich durch oxygene Photosynthese gebildet wird.