

Neuere Ergebnisse der Photosynthese-Forschung

Von ULRICH KULL, Stuttgart

Einleitung

Die komplexen Vorgänge, die wir zusammenfassend als Photosynthese bezeichnen, laufen in allen grünen Pflanzen und nur in diesen (einschließlich bestimmter Bakterien) ab. Diese Vorgänge liefern die Energie für den Lebensprozeß der Pflanzen und indirekt der heterotrophen Organismen, somit insbesondere auch von Tier und Mensch. Weiterhin stammt ein erheblicher Teil der Energiereserven des Menschen aus Photosyntheseprodukten (Kohle, Erdöl). Bei der Photosynthese wird mit Hilfe von Lichtenergie organische Substanz aus anorganischer aufgebaut. Dabei ist Kohlendioxid der C-Lieferant. Zur Reduktion des CO_2 ist ein Wasserstoffdonator erforderlich, als solcher fungiert in der Regel Wasser. (Die bakterielle Photosynthese soll hier und im folgenden weitgehend außer Betracht bleiben.) Der jährliche Assimilationsgewinn der Vegetation der Erde liegt bei ca. $5 \cdot 10^{10}$ t Trockensubstanz. Ein erheblicher Teil davon wird durch Atmungsvorgänge der Lebewesen wieder verbraucht.

Etwa 1 bis 2% der auf die Erdoberfläche gelangenden Sonnenstrahlung dienen der Photosynthese. Durch Überführung der elektromagnetischen Energie des Lichtes in chemische Energie wird diese für biochemische Vorgänge nutzbar, so daß der Aufbau organischer Verbindungen erfolgen kann. Daraus ergibt sich eine Zweigliederung der Photosynthese-Prozesse in Primärvorgänge = Energietransformation und Sekundärvorgänge = Aufbau organischer Substanz mit Hilfe der Energie. Von einer vollständigen Kenntnis dieser Vorgänge ist man auch heute noch weit entfernt.

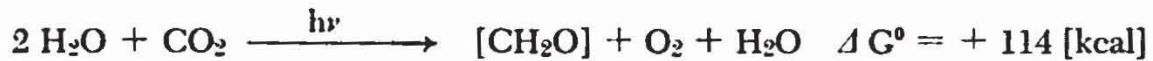
Die Vorgänge der Photosynthese finden in pflanzlichen Zellen, abgesehen von denjenigen der Blaualgen (und photosynthetisch tätigen Bakterien), stets in den Chloroplasten statt. Der Aufbau dieser Zellorganellen ist durch elektronenmikroskopische Untersuchungen gut bekannt. Sie sind von einer Doppelmembran begrenzt. Im Innern befindet sich eine Grundmasse, die als Stroma bezeichnet wird; darin eingelagert findet man Membran-Lamellen (= Stromalalamellen). Diese sind bei typischen Chloroplasten höherer Pflanzen an verschiedenen Stellen zu Paketen gestapelt, die man als Grana bezeichnet. Sie bestehen aus einzelnen flachgedrückten Vesikeln, den Thylakoiden. In den Membranen sind die photosynthetisch wirksamen Pigmente lokalisiert, d. h. die Chlorophylle und zumindest ein beträchtlicher Teil der Carotinoide. Der Feinbau der Thylakoidmembran, den man in groben Zügen kennt, ist für den Ablauf der Primärvorgänge der Photosynthese von großer Bedeutung. Es sind hier enge Beziehungen zwischen Struktur und Funktion anzunehmen.

Die Teilvorgänge der Photosynthese

Die „klassische“ summarische Gleichung der Photosynthese:



sagt über die tatsächlichen Vorgänge nur wenig aus. Zu erkennen ist, daß mit Hilfe von Lichtenergie Verbindungen höheren Oxidationszustandes (CO_2 , H_2O), die unter den Verhältnissen der sauerstoffhaltigen Erdatmosphäre energetisch stabil sind, zu organischen Verbindungen höheren Energieinhaltes reduziert werden unter Freisetzung von molekularem Sauerstoff. Jedoch wird in den Chloroplasten nicht primär freie Hexose gebildet, wie die Gleichung angibt. Ferner entsteht der Sauerstoff aus dem Wasser; aus 6 H_2O können aber nicht 6 O_2 gebildet werden. Pro formal gebildete Hexoseeinheit sind daher zunächst 12 H_2O erforderlich. Bei der CO_2 -Reduktion werden dann 6 H_2O zurückgebildet. Je gebildetes Mol Sauerstoff läßt sich somit schreiben:



Schon aus einigen lange bekannten Beobachtungen ersieht man, daß die Photosynthese nicht eine einfache Lichtreaktion ist, sondern auch Dunkelreaktionen mit umfassen muß. So ist der Ablauf der Photosynthese temperaturabhängig. Rein photochemische Vorgänge sind aber praktisch temperaturunabhängig. Weiterhin ist die Photosyntheseleistung der Pflanzen unter sonst optimalen Bedingungen stark von der Lichtintensität abhängig, wobei zunächst eine der Intensitätszunahme proportionale Leistungssteigerung eintritt, bei hohen Lichtstärken aber keine weitere Erhöhung mehr zu beobachten ist, da offenbar die Dunkelreaktionen der begrenzende Faktor des Gesamtprozesses geworden sind.

Heute ist bekannt, daß bei der Photosynthese zahlreiche Teilvorgänge ineinandergreifen. Eine grobe Übersicht dazu gibt die Abbildung 1. Zunächst erfolgt eine Energieaufnahme durch die Lichtabsorption der photosynthetisch wirksamen Pigmente. Dabei wird deren Elektronenzustand verändert und es entstehen angeregte Moleküle. Daran schließt sich eine Energiewanderung der Anregungsenergie von den angeregten Pigmentmolekülen zu bestimmten Stellen an, die man als „aktive Zentren“ bezeichnet. In deren Bereich finden die chemischen Primärreaktionen statt, an welchen nur wenige Chlorophyllmoleküle (stets Chlorophyll a) beteiligt sind. Die Hauptmasse der Chlorophyllmoleküle nimmt Energie auf und transportiert sie zum aktiven Zentrum hin. Dabei arbeiten viele Pigmentmoleküle zusammen und bilden eine „photosynthetische Einheit“. Die Zahl der Pigmentmoleküle in einer solchen Einheit ist abhängig von der Art und der Ontogenese der Pflanze.

Die chemischen Primärvorgänge beruhen auf einer räumlich geordneten Abfolge von Redoxreaktionen und somit auf einem Elektronentransport. Dieser Vorgang steht in Verbindung mit

- a) einer Spaltung von Wasser (Photolyse des Wassers) unter Bildung von Reduktionsäquivalenten (in Form von NADPH) und Freisetzung von Sauerstoff,

- b) einer Bildung von ATP aus ADP und anorganischem Phosphat: Photo-phosphorylierung,
 c) einem Transport von Ionen, vor allem von H^+ , durch die Thylakoidmembran. Dieser Vorgang steht in engem Zusammenhang mit der Photophosphorylierung und ebenso mit
 d) einem Aufbau eines elektrischen Feldes quer zur Thylakoidmembran.

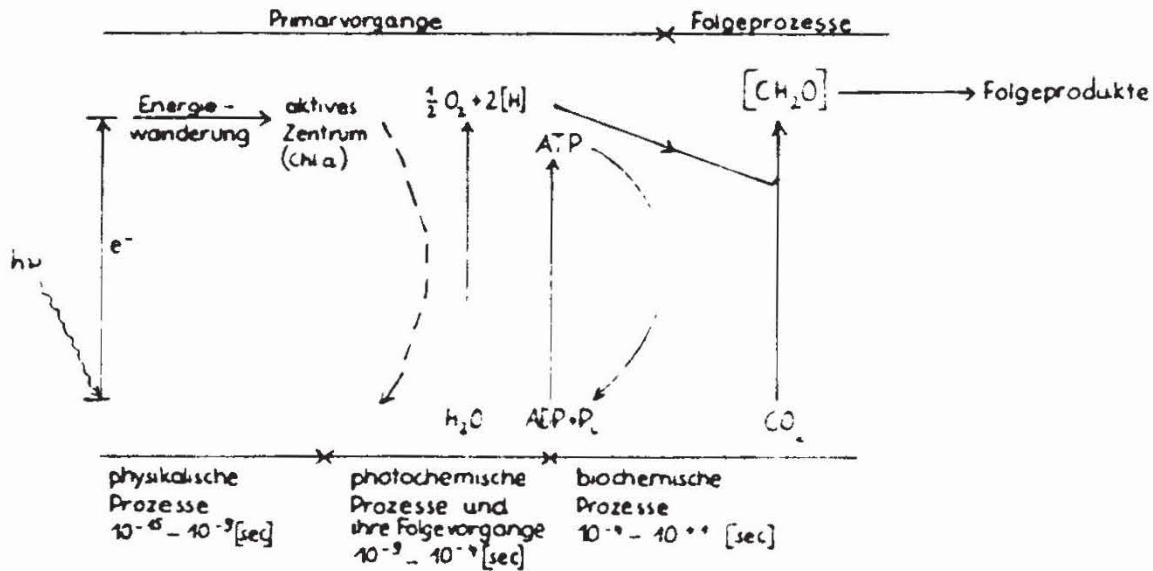


Abbildung 1. Gliederung der Photosynthese in Teilvorgänge.

Während die Wasserspaltung auch an Bruchstücken von Thylakoiden ablaufen kann, scheinen die Vorgänge b) bis d) an das Vorhandensein intakter Thylakoide gebunden zu sein.

Die chemischen Folgereaktionen bestehen vor allem in einer Fixierung und Reduktion von CO_2 mit Hilfe der Reduktionsäquivalente in Form von NADPH und von Energie in Form von ATP.

Chemische Primärvorgänge

Die Chlorophyllmoleküle des aktiven Zentrums treten im angeregten Zustand mit benachbarten anderen Molekülen in Wechselwirkung. Chlorophyll hat im angeregten Zustand andere Eigenschaften wie im Grundzustand und gibt daher ein Elektron an einen Acceptor A mit negativerem Potential als Chlorophyll im Grundzustand ab. Das gebildete Chlorophyll^{*} wird durch Aufnahme eines Elektrons aus einem Donator D wieder neutral. Somit entsteht ein Reduktans A⁻ und ein Oxidans^{*} unter Übertragung eines Elektrons von D auf A, obwohl D ein positiveres Potential als A hat. Das Licht fungiert hier durch Vermittlung des Chlorophylls als Energielieferant, der das Elektron entgegen dem Energiegefälle „hochpumpt“. Durch zahlreiche Untersuchungen wurde nachgewiesen, daß bei der Photosynthese 2 Lichtreaktionen beteiligt sind. Beide arbeiten mit Chlorophyll-a-Molekülen im aktiven Zentrum, die als Chlorophyll a_I und a_{II} bezeichnet werden, und sind hintereinander geschaltet. Außerdem sind aber zahlreiche weitere Redoxsysteme am Elektronentransport beteiligt. Die ganze Abfolge der Systeme wird als Elek-

tronentransportkette bezeichnet. Kenntnis über deren Aufbau hat man durch Isolierung der einzelnen Systeme, Untersuchung von Mutanten, Anwendung der Blitzlicht-Spektrophotometrie und durch Verwendung zahlreicher Hemmstoffe, die den Elektronentransport an bestimmten Stellen unterbrechen. Alle Glieder der Elektronentransportkette werden als Redoxsysteme charakterisiert durch ihr Redoxpotential (als biochemisches Normalpotential E'_0 , bezogen auf pH 7). Die derzeitigen Vorstellungen, ergänzt durch einige Arbeitshypothesen, sind in Abbildung 2 zusammengefaßt.

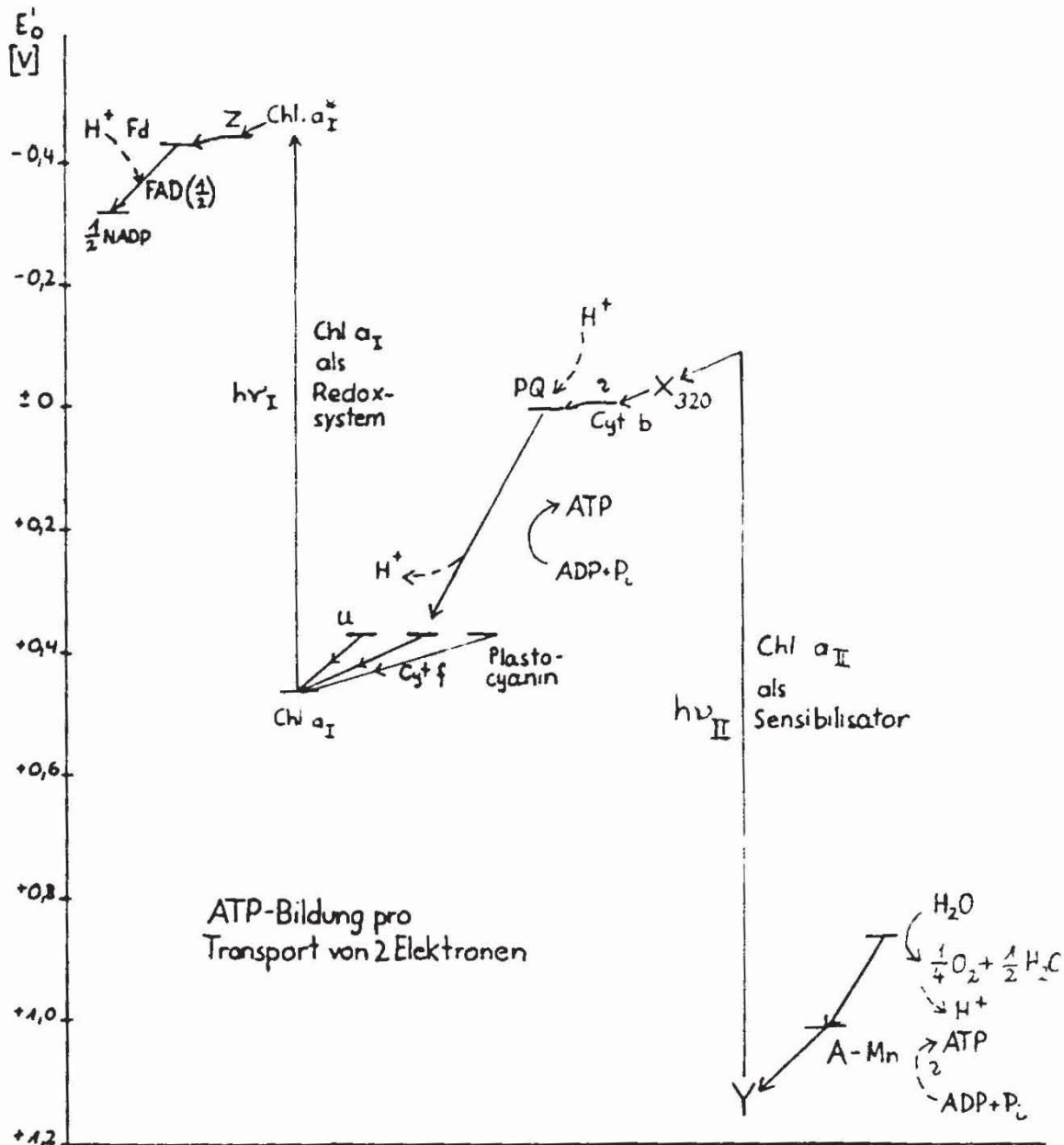


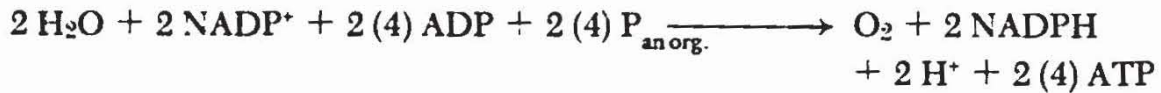
Abbildung 2. Elektronentransportkette der Wasserspaltung (Photolyse des Wassers).
Abkürzungen: vgl. Text.

Die Vorgänge lassen sich etwa folgendermaßen beschreiben: Durch Anregung von Chlorophyll a_{II} wird der unbekannt, nur indirekt erschlossenen Verbindung Y ein Elektron entzogen, d. h. es entsteht ein Oxidationsmittel, das über A (wahrscheinlich ein Mangan-haltiges Protein) auf ein Wassermole-

kül einwirkt und diesem ein Elektron entzieht, was zur Wasserspaltung führt. Da über A und Y nichts genaues bekannt ist, bleibt auch der Mechanismus der Wasserspaltung und der Sauerstoff-Freisetzung weitgehend unklar. Möglicherweise wird auf dem Weg des Elektrons vom Wasser zum System Chlorophyll a_{11}/Y so viel Energie freigesetzt, daß eine Bildung von ATP möglich ist (pro Transport von 2 Mol Elektronen würde dabei 1 Mol ATP gebildet). Chlorophyll a_{11} ist nicht selbst als Redoxsystem am Elektronentransport beteiligt, sondern wirkt als Sensibilisator. Durch seine Wirkung werden Elektronen von Y auf die Verbindung X_{320} übertragen, die chemisch als Semichinon-Zwilling von Plastochinon identifiziert wurde. Von hier aus wandert das Elektron nun zu Redoxsystemen fortlaufend positiveren Potentials und somit im Energiegefälle. Zunächst werden dabei Plastochinon-Moleküle (PQ) reduziert. Plastochinone sind im Überschuß in der Thylakoidmembran enthalten. Da die folgende Reaktion der Reoxidation des Plastochinons die langsamste der ganzen Elektronentransportkette ist, findet in den PQ-Molekülen eine Anhäufung negativer Ladungen statt. Darüber hinaus scheinen diese Moleküle so angeordnet zu sein, daß über sie eine Verbindung benachbarter Elektronentransportketten-Systeme in der Thylakoidmembran möglich wird („pipe-line-Mechanismus“). Beträchtliche PQ-Mengen sind ferner außerhalb der Membranen in den Chloroplasten enthalten, offenbar als Reserve. Die folgende Reaktion, der Elektronenübergang von PQ zum Cytochrom f bzw. zum Plastocyanin (PC) ist, wie schon erwähnt, der langsamste Vorgang in der Elektronentransportkette mit einer Halbwertszeit von ca. 10^{-2} [sec]. Die Verbindungen Cytochrom f, Plastocyanin und vermutlich weitere, hier anzuschließende unbekannte Stoffe (U) bilden somit eine Anhäufung positiver Ladungen, die den negativen Ladungen im Plastochinon gegenüberstehen. Das Plastocyanin ist ein Cu-haltiges Protein. Beim Elektronenübergang vom PQ zu den genannten Verbindungen wird so viel Energie frei, daß eine Bildung von ATP erfolgen kann. Dieser Vorgang wird als nichtcyclische Photophosphorylierung bezeichnet. Sein Mechanismus steht in engem Zusammenhang mit den Strukturverhältnissen der Thylakoidmembran. Vom Cytochrom f bzw. vom Plastocyanin werden die Elektronen auf Chlorophyll a_1 übertragen. Durch Anregung dieses Pigments im Reaktionszentrum I erfolgt ein Elektronentransport von einem Chlorophyll-Molekül auf einen noch unbekannt, vielleicht instabilen Zwischenträger mit stark negativem Potential. Chlorophyll a_1 tritt also als Redoxsystem in Reaktion. Vom unbekanntem Zwischenträger Z (möglicherweise eine besondere Form angeregter Chlorophyll-Moleküle) werden Elektronen auf das Ferredoxin übertragen. Ferredoxin (Fd) ist ein eisenreiches, kleinmolekulares Protein (bei höheren Pflanzen mit einem Molekulargewicht von ca. 13 000). Dieses gibt die Elektronen über ein Flavinenzym, die Ferredoxin-NADP-Reduktase, an NADP ab. Letzteres geht dabei (formal durch Aufnahme von 2 Elektronen und einem Proton) in den reduzierten Zustand über:



In der Gesamtreaktion werden mit Hilfe der Lichtenergie entgegen dem gegebenen Energiegefälle Elektronen von Wasser auf NADP übertragen. Dabei reicht die Energiezufuhr aus, um pro 2 transportierter Elektronen mindestens 1, eventuell sogar 2 ATP zu liefern:



Neben dieser nichtcyclischen Phosphorylierung gibt es eine cyclische Phosphorylierung, die *statt* der Wasserspaltung stattfindet. Dabei gibt Ferredoxin ein Elektron ab, das über verschiedene Redoxsysteme im Energiegefälle zum Chlorophyll a_1 zurückkehrt. Somit ist an dieser Reaktion nur eine Lichtreaktion, nämlich diejenige an Chlorophyll a_1 , beteiligt. Im Verlauf des Transports des Elektrons findet Bildung von ATP statt; jedoch ist die Stöchiometrie des Vorgangs unbekannt.

Vielleicht gibt es auch eine cyclische Phosphorylierung, die beide Lichtreaktionen einschließt. Schließlich ist *in vitro* eine pseudocyclische Phosphorylierung nachgewiesen worden. Ihr Vorkommen in intaktem Gewebe ist aber nicht erwiesen. Bei der letztgenannten dürfte eine Übertragung von Elektronen (von Ferredoxin über Zwischenträger?) auf Sauerstoff und damit eine Wasserbildung erfolgen. Das Wasser tritt dann wieder in die Photolyse-Reaktion ein, wodurch sich ein scheinbar cyclischer Gesamtvorgang ergibt.

Lokalisierung der Primärreaktionen

Der Ort der Primärreaktionen der Photosynthese ist die Thylakoidmembran. Ihr Feinbau ist durch elektronenmikroskopische Aufnahmen und durch röntgenanalytische Untersuchungen einigermaßen bekannt. Die derzeit wahrscheinlichsten Vorstellungen sind in Abbildung 3 dargestellt. Man erkennt einen sehr spezifischen Membranaufbau. Die Protein-, „Schicht“ oder das Strukturprotein der Membran besteht aus einzelnen Einheiten, welche jeweils zu 16 (4×4) eine Art zweidimensionaler Mikrokristallite bilden (Größe: $166 \times 166 \times 38 \text{ \AA}$). Diese Kristallit-Einheiten treten sehr wahrscheinlich in zwei Typen auf. Vielleicht sind die Chlorophylle des aktiven Zentrums, Chlorophyll a_1 und a_{II} , in getrennten Einheiten lokalisiert. Man hat die unterschiedlichen Kristallite daher auch mit I und II bezeichnet. Zwischen diesen Strukturprotein-Einheiten ziehen Streifen von Enzymproteinen durch. In diesen dürften Plastochinone, Cytochrome und Plastocyanin lokalisiert sein. Auf die Membran mehr oder weniger locker aufgelagert sind wahrscheinlich weitere Enzymkomplexe mit Enzymen des ATP-Stoffwechsels sowie solche mit der Ribulose-1,5-diphosphatcarboxylase (Carboxydismutase). Die Porphyrinringe der Chlorophyllmoleküle sind vorwiegend in den gegen die Proteine zu gelegenen Teil der Lipidschicht der Membran eingelagert, die Phytolketten dieser Moleküle teils mit dem Strukturprotein, teils mit Lipid aggregiert. Weiteres Chlorophyll ist vermutlich in die Protein-Kristallite des Typs I eingebaut. Die Lipidschicht weist einen hohen Ordnungszustand auf. Von besonderer Bedeutung sind polare Lipide, insbesondere Glyko- und

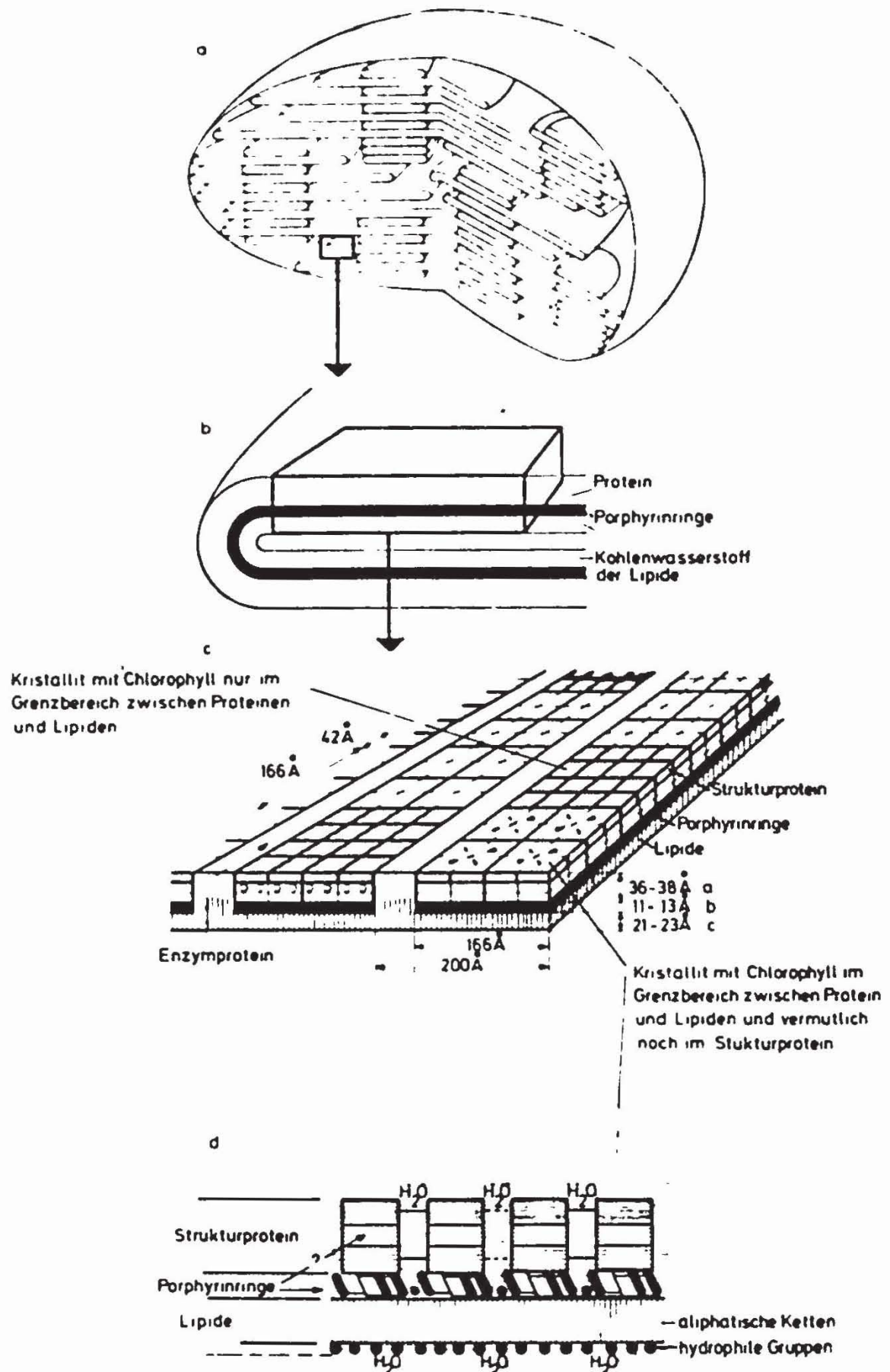


Abbildung 3. Modell der Chloroplastenstruktur und des Thylakoid-Baues (nach Hess, Pflanzenphysiologie, Verlag E. Ulmer, Stuttgart 1970).

Phospholipide, deren polare Gruppen zu einem erheblichen Teil gegen die Innenseite der Thylakoidmembran ausgerichtet sind, so daß diese deutlich hydrophil ist, obwohl die Lipidphase die Grenzfläche bildet.

Photophosphorylierung

Die bisherigen Ergebnisse über den Mechanismus der Photophosphorylierung, die überwiegend bei der Untersuchung der nichtcyclischen Phosphorylierung gewonnen wurden, lassen deutlich die Bindung an intakte Strukturen erkennen. Als Einheit der Phosphorylierung fungiert offensichtlich das ganze Thylakoid; Teile von Thylakoiden sind zu einem normalen Phosphorylierungsprozeß nicht befähigt. Der Vorgang der nichtcyclischen Phosphorylierung ist, wie wir schon gesehen haben, mit dem Elektronentransport verbunden. Letzterer ist mit einem Protonentransfer ins Innere der Thylakoide verknüpft. Dieser Protonentransfer, der zu einer Verschiebung des pH-Wertes führen muß, ist experimentell nachgewiesen. Strittig ist allerdings, ob der entstehende pH-Gradient und das im Rahmen des Elektronentransports aufgebaute elektrische Feld ausreichen, um den Energiebedarf der Reaktion



zu decken (vgl. Abb. 4).

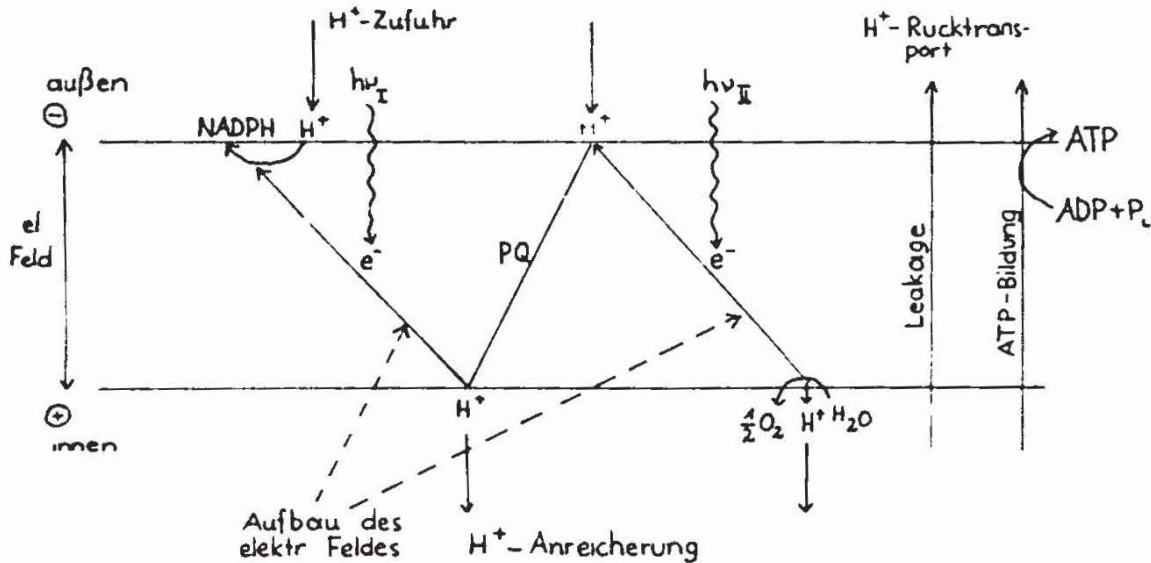


Abbildung 4. Mechanismus der Photophosphorylierung (nach Witt 1969, verändert).

Der Aufbau des elektrischen Feldes erfolgt innerhalb sehr kurzer Zeit (ca. $2 \cdot 10^{-8}$ sec) und ist unabhängig von Ionentransportvorgängen, die gar nicht so rasch stattfinden können. Der Protonentransfer ins Thylakoidinnere erfolgt mit einer Halbwertszeit von $\leq 8 \cdot 10^{-3}$ sec. Daran beteiligt sind u. a. die Plastochinone. Diese nehmen bei der Reduktion neben Elektronen auch Protonen auf, wodurch die Hydrochinonform entsteht. Bei der Reoxidation durch Cytochrom f oder Plastocyanin werden aber nur Elektronen auf diese

Redoxsysteme übertragen. Die Protonen werden gewissermaßen gegen die Lipidschicht der Membran zu freigesetzt. Dies führt in dieser zur Polarisierung der Hydrathüllen der polaren Gruppen und im Endeffekt zur H^+ -Anreicherung im Innenraum der Thylakoide.

Durch eine membrangebundene ATPase kann nun unter Rücktransport von Protonen in den Außenraum ATP aufgebaut werden. Dieser Vorgang stellt die Umkehrung der durch ATP getriebenen Ionenpumpe vieler Zellen (ausgeprägt z. B. bei den tierischen Nervenzellen) dar.

Sekundärvorgänge der Photosynthese

Endprodukte der photosynthetischen Primärvorgänge sind Reduktionsäquivalente in Form von NADPH und energiereiche Bindungen in Form von ATP. Mit Hilfe dieser Verbindungen erfolgt nun im Rahmen der Sekundärvorgänge der Neuaufbau organischer Substanz. Als C-Lieferant fungiert hierbei CO_2 , das in organische Bindung gebracht und reduziert werden muß. ATP aus der Photophosphorylierung kann natürlich auch Energie für andere Vorgänge in der Zelle, z. B. für den Ionentransport, liefern.

Der Weg der CO_2 -Fixierung und -Reduktion im Chloroplasten ist gut bekannt. Er wird als reduktiver Pentosephosphatzyklus oder, nach den Entdeckern, als CALVIN-BENSON-Zyklus bezeichnet. Er soll hier nicht weiter besprochen werden, da neuere Ergebnisse hierzu nur wenige vorliegen.

Der Reingewinn des Zyklus kann in verschiedener Form den weiteren Stoffwechselfvorgängen zugeführt werden; dabei kommt es während der Ontogenese der Pflanze, durch Variation der Lichtverhältnisse und der Stickstoff-Versorgung zu erheblichen Veränderungen. Bei hoher Lichtintensität werden unter sonst gleichen Bedingungen häufig prozentual mehr Kohlenhydrate gebildet, bei geringer mehr Aminosäuren. Durch Blaulicht wird die Bildung von Aminosäuren, z. T. auch von Carbonsäuren, gefördert. Auch tagesperiodische Schwankungen im Fixierungsmuster der Pflanzen sind nachgewiesen worden. Da ein erheblicher Teil der gebildeten phosphorylierten Verbindungen ins Cytoplasma der Zelle übertritt, kommt es in den Plastiden zu einem Verlust an Phosphat, der durch eine Wanderung von anorganischem Phosphat in die Chloroplasten hinein ausgeglichen werden muß.

Lange Zeit wurde der reduktive Pentosephosphat-Zyklus als einziger Mechanismus der photosynthetischen CO_2 -Fixierung angesehen. In den letzten Jahren sind aber weitere Wege aufgefunden worden.

Zunächst wurde bei Chlorobacteriaceen der „reduktive Carbonsäure-Zyklus“ nachgewiesen. Dabei wird als Reduktionsmittel nicht NADPH, sondern reduziertes Ferredoxin verwendet. Der Zyklus findet z. T. in Umkehrung von Reaktionen des Tricarbonsäurezyklus und ohne Beteiligung von Kohlenhydraten statt (vgl. Abb. 5). Die als Reingewinn gebildeten Carbonsäuren können durch Aminierung direkt zu Aminosäuren umgesetzt werden. Vom chemischen Mechanismus her gesehen ist dieser Zyklus somit primitiver und möglicherweise auch phylogenetisch älter als der CALVIN-Zyklus.

Ebenfalls Carbonsäuren als Reingewinn liefert der bei höheren Pflanzen nachgewiesene C_4 -Dicarbonsäure-Weg oder HATCH-SLACK-Mechanismus.

Er tritt bei zahlreichen Gramineen (untersucht vor allem an Zuckerrohr und Mais), einigen weiteren Monocotylen, sowie bei verschiedenen Dicotylen aus mehreren Verwandtschaftskreisen auf. Bei der CO_2 -Fixierungsreaktion erfolgt eine Carboxylierung von Phosphoenolpyruvat. Dabei wird Oxalacetat gebil-

Reduktiver Carbonsäure - Zyklus

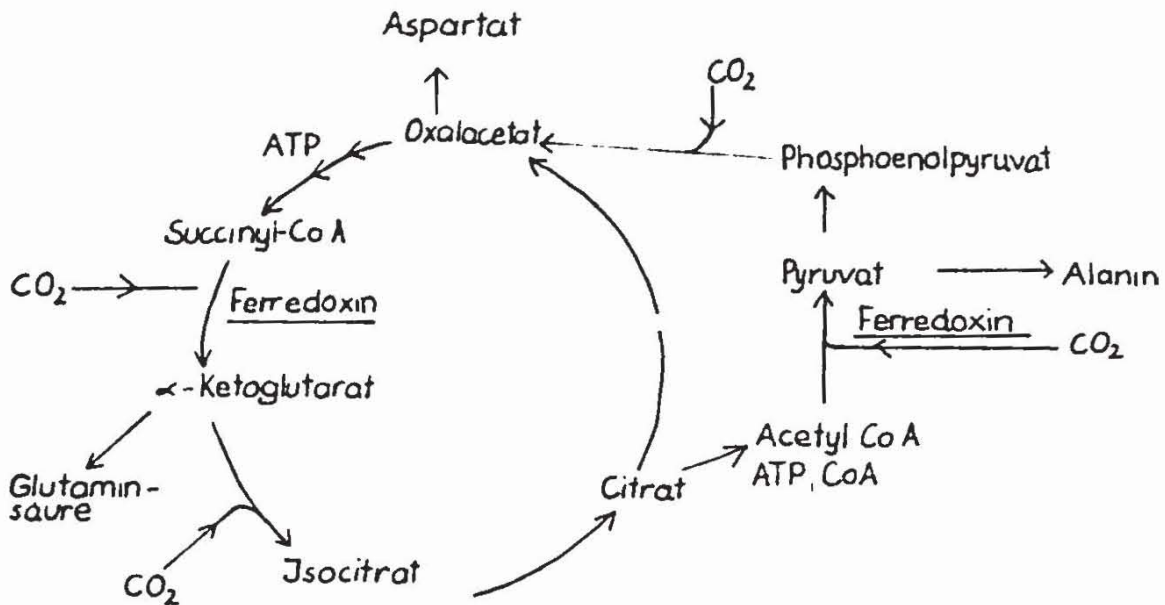


Abbildung 5. Reduktiver Carbonsäure-Zyklus bei Chlorobacteriaceae.

det. Dieses kann einerseits in Malat und durch Aminierung in Aspartat überführt werden, andererseits aber auch einen C_1 -Körper auf einen anderen Acceptor übertragen. Letzterer konnte bisher nicht sicher identifiziert werden (entweder ein C_2 - oder ein C_5 -Körper). Durch diese Reaktion entsteht im Endeffekt 3-Phosphoglycerinsäure, von der aus die normalen Reaktionen des reduktiven Pentosephosphat-Zyklus ablaufen können. Durch die Abspaltung des C_1 -Körpers aus Oxalacetat entsteht Pyruvat, das mit Hilfe eines besonderen Enzyms, der Pyruvatdikinase, wieder zu Phosphoenolpyruvat umgesetzt wird. Beim C_4 -Weg wird somit die CO_2 -Fixierung des CALVIN-Zyklus an Ribulose-1,5-diphosphat umgangen. Bei vielen Arten, welche diesen Weg der CO_2 -Fixierung aufweisen, ist elektronenoptisch ein deutlicher Unterschied im Aufbau der Chloroplasten des normalen Blattmesophylls und der Leitbündelscheiden zu erkennen. Die erstgenannten weisen häufig ein peripheres Netz von röhrenförmigen Elementen auf. Es wird angenommen, daß im Mesophyll-Parenchym nur Oxalacetat, Malat und Aspartat als Reingewinn gebildet werden, während in den Plastiden der Leitbündelscheiden auch ein normaler reduktiver Pentosephosphat-Zyklus ablaufen dürfte. Da Zuckerrohr zu den Arten mit C_4 -Weg gehört, liegt hier der Fall vor, daß eine infolge ihrer Saccharosespeicherung genutzte Art als erste Photosyntheseprodukte hauptsächlich Carbonsäuren bildet und erst sekundär Zucker entstehen.

Photorespiration

Durch die Photosynthese wird die normale „Dunkelatmung“, d. h. die in den Mitochondrien ablaufende Atmungskette, infolge der zwischen Chloroplasten und Mitochondrien auftretenden Konkurrenz um ADP und anorganisches Phosphat gehemmt. Jedoch weisen die meisten Pflanzen eine spezifische Lichtatmung oder Photorespiration auf, die von Glykolat ausgeht. Das Glykolat wird im Rahmen von Sekundärreaktionen der Photosynthese, vor allem ausgehend von Nebenreaktionen des CALVIN-Zyklus, gebildet. Die Oxidation des Glykolats unter Einwirkung von Luftsauerstoff erfolgt sehr wahrscheinlich in besonderen Zellpartikeln, die zur Gruppe der Cytosomen gehören und als Peroxisomen bezeichnet werden. Dabei entsteht zunächst Glyoxylat, das durch Aminierung zu Glycin umgesetzt werden kann. Die Vorgänge sind in Abbildung 6 dargestellt.

Photorespiration

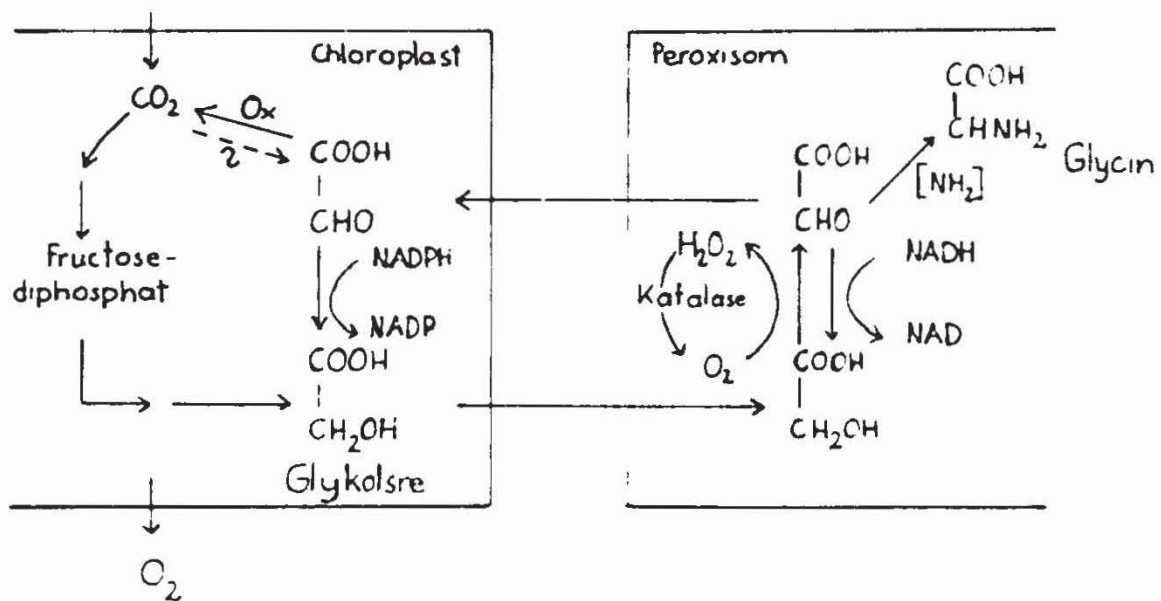


Abbildung 6. Mechanismus der Lichtatmung (Photorespiration). Die Umsetzung von Glycin zu Serin unter Freisetzung von CO₂ ist nicht dargestellt (nach KISAKI und TOLBERT 1969, verändert).

Zwei Mol Glycin können ferner durch Wirkung der Serinhydroxymethylase zu Serin reagieren:



Da hierbei CO₂ gebildet wird, tritt natürlich ein Verlust an fixiertem C auf, der zu einem Anstieg der inneren CO₂-Konzentration im Blatt führt. Eine oxidative Spaltung von Glyoxylat kann in untergeordnetem Maß zusätzlich den CO₂-Spiegel erhöhen.

Arten, welche den C₄-Weg der CO₂-Fixierung beschreiten, weisen in der Regel eine sehr viel geringere Intensität der Lichtatmung auf. Die Ursachen dafür sind nicht völlig klar. Solche Arten besitzen bei genügend hoher Lichtintensität einen höheren Wirkungsgrad der Photosynthese und somit der Stoffproduktion, als Arten mit „normaler“ Lichtatmung. Daher wäre eine künstliche Hemmung der Photorespiration durch Inhibitoren oder über eine Einflußnahme auf den Phytohormonhaushalt für die Erhöhung der Stoffproduktion im Hinblick auf eine Vermehrung der Nahrungsmittel sehr günstig. Allerdings sind in dieser Richtung bisher noch kaum Erfolge erzielt worden.

Schrifttum

(nur zusammenfassende Übersichten sind aufgeführt)

- AVRON, M., and NEUMANN, J.: Photophosphorylation in chloroplasts. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 19, 137—166, 1968.
- HATCH, M. D., and SLACK, C. R.: Photosynthetic CO₂-fixation pathways. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21, 141—162, 1970.
- HIND, G., and OLSON, J. M.: Electron transport pathways in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 19, 249—282, 1968.
- JACKSON, W. A., and VOLK, R. J.: Photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21, 385 bis 432, 1970.
- KAMEN, M. D.: *Primary process in photosynthesis.* Acad. Press, 1964.
- KREUTZ, W.: Neue Untersuchungen zur molekularen Architektur der Thylakoide. Erste Hinweise für eine Ionenpumpe. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 82, 459—474, 1969.
- WITT, H. T., et al.: Über die Analyse der Photosynthese mit Blitzlicht. *Angew. Chem.* 77, 821—842, 1965.
- Electron transfer, field changes, proton translocation and phosphorylation in photosynthesis. *Coll. Ges. Biol. Chem.* 19, 262—306, 1968.

Anschrift des Verfassers: Doz. Dr. U. KULL, Biologisches Institut der Universität, 7 Stuttgart 60, Ulmer Straße 227.