

Wenn die Lichtreaktion im Dunkeln bleibt

Zur Behandlung der photosynthetischen Primärprozesse im Unterricht der Sekundarstufe II (Teil 2)

Rainer Eising und Stefan Hölzenbein

Kurzfassung

Der in Teil 1 dieses Beitrags (EISING et al., 1998) vorgestellte molekular-strukturelle Ansatz zur Behandlung der photosynthetischen Primärreaktionen in der Sekundarstufe II wird mit einer schrittweisen Bilanzierung der Energieausbeuten vervollständigt. Dazu werden die Primärreaktionen so unterteilt, dass die Effektivität aller Arten von Energieumformungen deutlich wird. Die Zwischenstufen der Bilanz sind konkreten Strukturen und Funktionszuständen der Thylakoidmembran zugeordnet, wodurch die Bilanzierung zwanglos in den molekular-strukturellen Ansatz integriert und die Effektivität der Molekular-Strukturen für ihre Funktion deutlich wird. Als Übergang von der molekular-zellulären auf die organismische Betrachtungsebene werden die Energieträger der Photosynthese nach ihrer Verfügbarkeit für den Organismus klassifiziert. Hieraus ergibt sich ein geeigneter Ansatzpunkt für die Behandlung der Frage nach dem „Sinn“ der zahlreichen Energieumformungen in der Photosynthese.

1 Einleitung

In Teil 1 der Ausarbeitungen zur Photosynthese (EISING et al., 1998) wurde ein molekular-struktureller Ansatz zur Behandlung der Photosynthese im Unterricht der S II¹ vorgeschlagen. Auf der Grundlage der Molekular-Architektur der Thylakoidmembran in höheren Pflanzen werden dort die Primärreaktionen in einem Struktur-Funktionszusammenhang dargestellt. Diese Betrachtungsweise stellt den Schlüssel für ein Verständnis der photosynthetischen Energie- und Stoffumwandlungen dar, da viele molekulare Komponenten des Photosynthese-

¹ Im vorliegenden Text verwendete Abkürzungen: Cytb₆f = Cytochrom b₆f; P₆₈₀ und P₇₀₀ = photochemisch reaktives Chlorophyllmolekül im PS II bzw. PS I; P₆₈₀^{*} bzw. P₇₀₀^{*} = angeregtes P₆₈₀ bzw. P₇₀₀; PCY = Plastocyanin; PCY_{red} bzw. PCY_{ox} = reduziertes bzw. oxidiertes PCY; PS I und PS II = Photosystem I bzw. II; RZ = Reaktionszentrum in einem Photosystem; S II = Sekundarstufe II

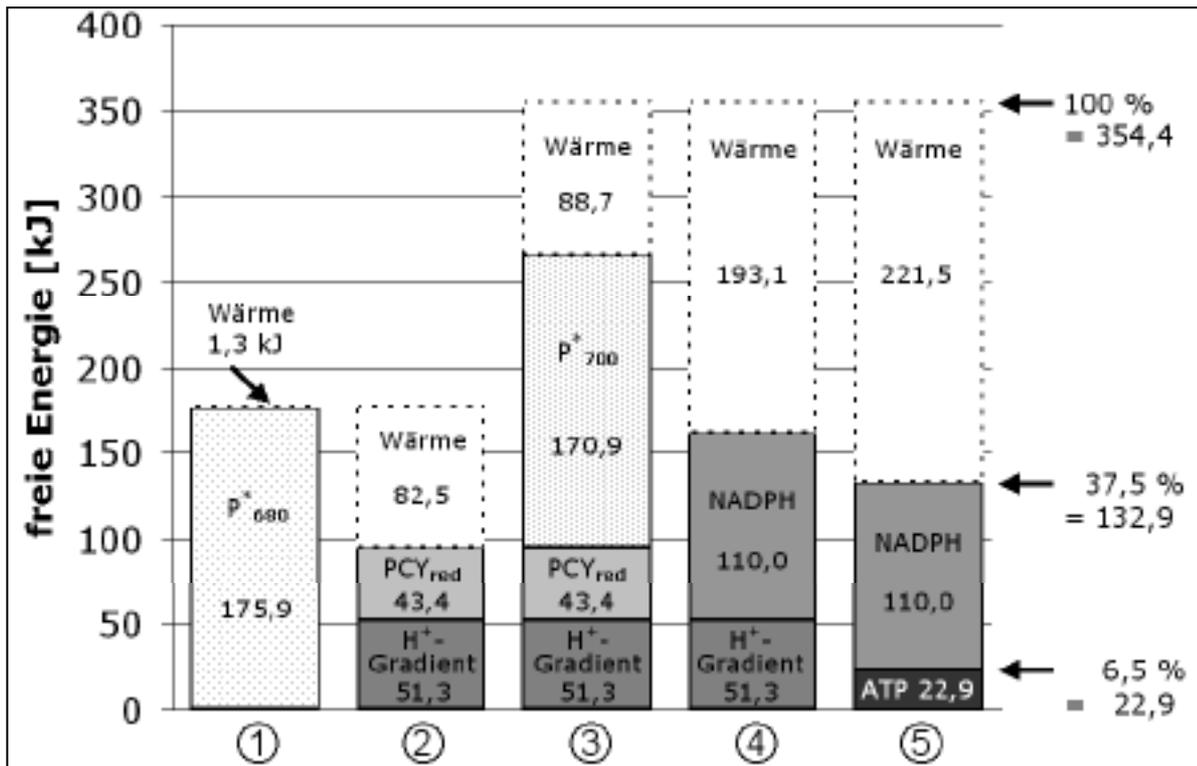


Abb. 1: Legende siehe nächste Seite.

apparates aufgrund ihrer Strukturgebundenheit andere Eigenschaften besitzen und viele Vorgänge anders verlaufen als außerhalb dieser Strukturen (vgl. auch Beitrag von HESSE in dieser Ausgabe). Als weiterer Vorteil dieses Ansatzes im Unterricht der S II können die zahlreichen Energieumformungen in den Primärreaktionen konkreten Strukturen in der pflanzlichen Zelle zugeordnet und dadurch als biologische und nicht nur als physiko-chemische Vorgänge verdeutlicht werden.

Zur Vervollständigung dieses Ansatzes wird hier eine schrittweise Bilanz der Energieumformungen vorgestellt, mit der die Wirksamkeit der Primärreaktionen ohne Bruch im Konzept des Struktur-Funktionszusammenhangs ersichtlich wird. Mit der Bilanzierung trägt der molekular-strukturelle Ansatz auch den neuen Richtlinien Rechnung, die das Erstellen von Bilanzen zur Photosynthese als obligatorischen Gegenstand des Photosynthese-Unterrichts vorsehen (MSWWF, 1999, 17-22).

2 Energiebilanz der Primärreaktionen

Nachdem im Unterricht die Molekular-Struktur der Thylakoidmembran und die Primärreaktionen besprochen sind, liegt die Frage auf der Hand, wie effizient dieser Apparat die photosynthetischen Energieumformungen durchführen kann. Um eine auf die molekular-strukturelle Darstellung der Primärprozesse (Teil 1)

Abb. 1: Energiebilanz der Primärreaktionen in der Photosynthese höherer Pflanzen.

Als Situation wird angenommen, dass monochromatisches Licht der Wellenlänge 675 nm auf beide Photosysteme einstrahlt und dort eine Anregung von P_{680} im PS II und P_{700} im PS I auslöst. Alle angegebenen Werte in kJ gelten für die Bildung von 0,5 Mol NADPH, so dass pro Photosystem von 1 Mol und insgesamt von 2 Mol eingestrahelter Photonen ausgegangen wird. Es wird angenommen, dass alle Photonen zu einer Anregung von P_{680} bzw. P_{700} führen und die photochemische Reaktion auslösen. Als Maß für die von der Pflanze gebundene Energie wurden die Veränderungen der freien Energie (G) bzw. der freien Standardenergie (G^0) für ausgewählte Reaktionsabschnitte der Primärreaktionen berechnet. Die Werte der Wärmeenergie ergeben sich aus der Differenz zwischen dem Gesamt-Energieeintrag durch Licht und den Energiewerten für die jeweiligen Energieträger.

Der Energieeintrag durch ein Mol Photonen wurde nach Gl. (1) berechnet (HELDT, 1996, 44).

$$\text{Gl. (1)} \quad G = h c N_A \lambda^{-1} = 119626 \lambda^{-1} \text{ [kJ mol}^{-1}\text{]}$$

Dabei bedeuten h das Plancksche Wirkungsquantum ($6,626 \cdot 10^{-34}$ J s), c die Lichtgeschwindigkeit ($2,998 \cdot 10^8$ m s $^{-1}$), N_A die Avogadro-Zahl ($6,022 \cdot 10^{23}$ Teilchen pro Mol) und λ die Wellenlänge des eingestrahelten Lichtes. G entspricht der Energie des absorbierten Lichtes (HELDT, 1996, 44). Für $\lambda = 675$ nm ergibt sich $G = 177,2$ kJ mol $^{-1}$ und somit aus 2 Mol Photonen ein Gesamt-Energieeintrag von 354,4 kJ = 100 %. Die Berechnungen für P_{680}^* und P_{700}^* wurden ebenfalls nach Gl. (1) mit $\lambda = 680$ nm bzw. $\lambda = 700$ nm durchgeführt.

Die mit dem Aufbau des Protonengradienten verbundene Veränderung der freien Energie wurde nach Gl. (2) unter Vernachlässigung des geringen Membranpotentials ermittelt (HELDT, 1996, 118).

$$\text{Gl. (2)} \quad G = 2,3 R T \Delta \text{pH} = 5698 \Delta \text{pH}$$

Dabei ist R die Gaskonstante ($8,314$ J mol $^{-1}$ K $^{-1}$), T die Temperatur (298 K als Standardwert angenommen) und ΔpH der Unterschied des pH-Wertes zwischen Stroma und Thylakoidlumen. Mit $\Delta \text{pH} = 3$ (HELDT, 1996, 118) ergibt sich $G = 17,1$ kJ mol $^{-1}$. Geht man davon aus, dass pro gebildetem Mol NADPH 6 Mol Protonen in das Thylakoidlumen transportiert werden (HELDT, 1996, 130), ergibt sich bezogen auf die Bildung von 0,5 Mol NADPH der angeführte Wert von 51,3 kJ für den Protonengradienten.

Der mit der ATP-Bildung verbleibende Energieeintrag wurde mit $G^0 = 30,5$ kJ mol $^{-1}$ für die Bildung von ATP (HELDT, 1996, 116) und einem Verhältnis von 1,5 Mol ATP pro Mol NADPH berechnet (HELDT, 1996, 130). Dieses Verhältnis ergibt sich aus den Annahmen, dass für die Bildung von 1 Mol ATP 4 Mol Protonen durch die ATPase ins Stroma zurückfließen und pro gebildetem Mol NADPH 6 Mol Protonen in das Thylakoidlumen transportiert werden.

Die Werte für die Redoxkomponenten PCY und NADPH wurden als freie Standardenergie G^0 aus ihren Standard-Reduktionspotentialen E^0 nach Gl.(3) ermittelt (STRYER, 1991, 417).

$$\text{Gl. (3)} \quad G^0 = -n F E^0$$

Dabei ist n die Anzahl der übertragenen Elektronen und F die Faraday-Konstante ($96,5$ kJ V $^{-1}$ mol $^{-1}$). Als Werte für E^0 wurden verwendet: für O_2/H_2O +0,82 Volt, für PCY_{ox}/PCY_{red} +0,37 Volt und für $NADP^+/NADPH$ -0,32 Volt (STRASBURGER, 1998, 240; STRYER, 1991, 416).

abgestimmte Bilanz der Energieumformungen zu erhalten, wurden für ausgewählte Zwischenschritte von der Lichtabsorption bis zur NADPH- und ATP-Bildung die Veränderungen der freien Energie G bzw. der freien Standardenergie G^0 in kJ berechnet. Daraus ergibt sich ein Maß dafür, in welcher Höhe

die Thylakoidmembran mit ihren vier Proteinkomplexen PS II, Cytb₆f-Komplex, PS I und ATPase die aufgenommene Lichtenergie bei den einzelnen Energieumwandlungen verwerten kann (Abb. 1). Die einzelnen Zwischenbilanzen können Schüler anhand der Abb. 2 und 3 in Teil 1 den Strukturen der Thylakoidmembran und den Abläufen der Primärreaktionen zuordnen. In Tab. 1 sind diese Zuordnungen zusammengefasst.

Wegen der notwendigen vereinfachenden Annahme bestimmter Bedingungen bei den Berechnungen (siehe Legende Abb. 1) können die Bilanzen in Abb. 1 nicht einen allgemeingültigen Grad der Energieverwertung im Organismus wiedergeben. Innerhalb des molekular-strukturellen Ansatzes erscheint die dargestellte Art der Bilanzierung aber geeignet, da sie die Effektivität der Molekular-Strukturen für ihre Funktion quantifiziert deutlich macht. Die bei einer Übertragung auf die organismische Ebene zu beachtenden Faktoren werden weiter unten diskutiert.

Die Bilanzierung in Abb. 1 beginnt auf der Stufe eines Photons der Wellenlänge 675 nm, das im Antennenkomplex von PS II absorbiert wird und dessen Energie nach Transfer in das RZ das Chlorophyllmolekül P₆₈₀ zu P^{*}₆₈₀ anregt.

Tab. 1: Gliederung der Primärreaktionen für die Energiebilanzierung. Die Nummern der Bilanzen entsprechen denen in Abb. 1. Details zu den Primärreaktionen und den beteiligten Strukturen sind in den Abb. 2 und 3 des Teils 1 dargestellt.

Bilanz Nr.	Abschnitte der Primärreaktionen	Erreichter Zustand	Beteiligte Strukturen
1	Lichtabsorption, Energietransfer	P ₆₈₀ im PS II angeregt	PS II (Antennenkomplexe und RZ)
2	Ladungstrennung, Elektronentransport von H ₂ O bis PCY, H ⁺ -Transport ins Thylakoidlumen	PCY reduziert H ⁺ -Gradient aufgebaut	PS II (Kernkomplex und Wasser oxidierender Komplex), Cytb ₆ f-Komplex
3	Lichtabsorption, Energietransfer	P ₇₀₀ im PS I angeregt (PCY und H ⁺ -Gradient unverändert)	PS I (Antennenkomplexe und RZ)
4	Ladungstrennung, Elektronentransport von PCY bis NADPH	NADPH reduziert (H ⁺ -Gradient unverändert)	PS I (Kernkomplex)
5	H ⁺ -Transport ins Stroma, ATP-Synthese	ATP gebildet (NADPH unverändert)	ATPase

Wie in Teil 1 erläutert, wird die Energie eines Photons mit hoher Effizienz in das RZ geleitet, die Wärmeverluste sind sehr gering. Dieser Schritt wird meist in Bilanzierungen nicht dargestellt und erscheint auch zunächst als unwesentlich. Geht man allerdings von Blaulicht, z.B. der Wellenlänge 450 nm entsprechend 265,8 kJ pro Mol Photonen aus, wird zwischen Absorption und Anregung von P_{680} bereits etwa ein Drittel der Lichtenergie in Wärme umgeformt. Die Ursache liegt jedoch nicht in einem ineffektiven Energietransfer, sondern beruht auf einer Wärmeabgabe durch das absorbierende Chlorophyllmolekül selbst. Dessen mit Blaulicht erreichter höherer Anregungszustand ist so instabil, dass es in einer äußerst schnellen Reaktion Wärme abgibt und dadurch ein tiefer gelegenes und stabileres Anregungsniveau erreicht, das demjenigen nach Absorption eines Rotlicht-Photons (z.B. 675 nm) entspricht (vgl. Termschema von Chlorophyll in MOHR & SCHOPFER, 1992, 166). Hiermit wird verständlich, dass Blaulicht bei gleichem Photonenfluss trotz seines höheren Energieinhaltes photosynthetisch nicht wirksamer ist als Rotlicht. Es gilt generell, dass die zwischen der Absorption in den Antennenkomplexen und der Anregung von P_{680} bzw. P_{700} frei werdende Energie von den Photosystemen nicht verwertet wird.

Die zweite Zwischenbilanz in Abb. 1 bezieht sich auf Vorgänge am PS II und Cytb₆f-Komplex. Ausgelöst durch die Ladungstrennung am angeregten P_{680} werden Elektronen vom Wasser bis zum PCY übertragen. Daran gekoppelt werden Protonen über die Membran vom Stroma ins Thylakoidlumen transportiert. Die von der Pflanze aufgenommene Energie ist danach im reduzierten PCY und im elektrochemischen Potential des H^+ -Gradienten über die Membran niedergelegt (vgl. Abb. 2 und 3 in Teil 1). Bei diesen Vorgängen geht rund die Hälfte der Anregungsenergie des P_{680}^* in Wärme über und ist für die Pflanze entwertet. Ein Großteil dieses Wärmeverlustes geht auf das Konto der Elektronenübertragungen, die unmittelbar auf die Ladungstrennung am P_{680} folgen. Diese Abgabe von Energie sorgt dafür, dass die Rückführung der Elektronen auf das oxidierte P_{680} höchst unwahrscheinlich wird und kann daher als Preis für die Stabilisierung der Ladungstrennung betrachtet werden.

In der dritten Zwischenbilanz werden die Energieverhältnisse nach Anregung von P_{700} zu P_{700}^* im PS I dargestellt, wobei das reduzierte PCY und der Protonengradient noch unverändert bleiben. Mit der Einspeisung von Lichtenergie in das PS I ist der Gesamt-Energieeintrag in dieser Beispielrechnung in Höhe von 354,4 kJ (= 100 %) erreicht (Abb. 1). Die „Energieentwertung“ in Wärme beim Energietransfer von den Antennen zum P_{700} im RZ des PS I ist etwas größer als beim entsprechenden Vorgang im PS II, aber mit rund 6 kJ

ebenfalls sehr gering. Wie oben für das PS II erläutert, sind die Wärmeverluste je nach Wellenlänge des absorbierten Lichtes unterschiedlich.

Die vierte Bilanz in Abb. 1 bezieht sich auf den Elektronentransport am PS I: Vom reduzierten PCY werden die Elektronen bis zum NADPH transportiert. Wie im PS II löst dabei die Ladungstrennung am angeregten Chlorophyllmolekül im RZ diesen Transport aus. Haben die Elektronen schließlich das NADPH erreicht, sind nahezu zwei Drittel der in das PS I eingespeisten Lichtenergie in Wärme umgeformt.

Im letzten Schritt wird in Abb. 1 die Bildung von ATP unter Ausnutzung des Protonengradienten an der ATPase bilanziert. Die Umformung des elektrochemischen Potentials in chemische Bindungsenergie des ATP ist mit erheblicher Energieentwertung verbunden: Mehr als 50 % der Energie des Protonengradienten werden als Wärme abgegeben. Diese letzte Bilanz dokumentiert gleichzeitig den Endzustand der Primärreaktionen. Die aufgeführten Prozentzahlen zeigen deutlich, mit welchem Wirkungsgrad die Thylakoidmembran Lichtenergie in chemische Energie umformen kann. Es sollte hiermit u.a. deutlich werden, dass ein Großteil der chemischen Energie im NADPH niedergelegt ist.

Im Vergleich mit dem häufig für energetische Betrachtungen der Primärreaktionen in der S II verwendeten Z-Schema der Standard-Redoxpotentiale weist die Bilanz der Primärreaktionen in Abb. 1 folgende Vorteile auf:

Die Energieinhalte des absorbierten Lichtes, des Protonengradienten und des ATP sowie die Wärmebildung sind einbezogen.

Sie stellt die Wirksamkeit aller Energieumformungen in den Primärreaktionen dar (Lichtenergie, Anregungsenergie, Redoxenergie, elektrochemisches Potential, chemische Bindungsenergie; vgl. Abb. 3, Teil 1).

Die Zwischenstufen lassen sich konkreten Strukturen und Funktionszuständen der Thylakoidmembran zuordnen, wodurch die Bilanzierung zwanglos in den molekular-strukturellen Ansatz integriert und die Effektivität der besprochenen Strukturen für ihre Funktion deutlich wird.

Vergleiche mit der Wirksamkeit technischer Energieumwandlungen können unmittelbar gezogen werden (z.B. FIESSER & PROBST, 1986; HÄUSLER, 1993; TAUSCH & WÖHRLE, 1989).

Anhand der Energiebilanz in Abb. 1 kann die Frage erörtert werden: „Warum betreibt die höhere Pflanze Photosynthese mit zwei photochemischen Reaktionen an zwei Photosystemen?“ Aus den vorhergehenden Betrachtungen im molekular-strukturellen Ansatz (Teil 1) ist den Schülern klar, dass die zwei Photosysteme funktional hintereinander geschaltet sind, also 1 Elektron einen

zweimaligen „Antrieb per Licht“ erhält. Aus Abb. 1 geht zunächst hervor, dass vom Energiegehalt der Photonen her **ein** Photosystem ausreichend wäre, da über ein Photon deutlich mehr Energie eingebracht wird, als sich schließlich in NADPH und ATP wiederfindet. Es wird aber gleichzeitig deutlich, dass erhebliche Verluste bei den Energieumformungen stattfinden. Diese Verluste sind im PS II und Cytb₆f-Komplex so hoch, dass der Gesamt-Energiegehalt an dieser Stelle – niedergelegt im reduzierten PCY und im Protonengradienten – mit 94,7 kJ unterhalb des Endbetrags für NADPH und ATP mit 132,9 kJ liegt. Sollte ein einziges PS ausreichen, um ATP und NADPH zu erzeugen, wäre ein Wirkungsgrad von mehr als 70 % erforderlich, wie er generell in Strahlungsenergie umwandelnden Prozessen nicht erreicht wird (LIBBERT, 1993, 68).

Damit führt die Bilanzierung der Energieumwandlungen im molekularstrukturellen Ansatz zu folgender Zusammenfassung. Pflanzen besitzen einen effektiven Photosyntheseapparat für die Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie. Allerdings reicht die Effektivität (der Wirkungsgrad) nicht aus, um mit Hilfe der Energie **eines** Photons ein Elektron von Wasser auf NADPH zu übertragen und dabei auch noch einen Teil der Energie für die ATP-Synthese bereitzustellen. Die Lösung des Problems besteht in der Serienschaltung zweier Photosysteme, wobei das nachgeschaltete System (PS I) auf dem Energieniveau startet, das über das vorgeschaltete System (PS II und Cytb₆f-Komplex) in Form des reduzierten PCY erreicht wird. Diese funktionelle Anordnung ermöglicht es, die Energiequanten aus **zwei** Photonen in den Transport **eines** Elektrons zum NADPH einzubringen. Eine weitere Steigerung des Wirkungsgrads der Photosysteme, die prinzipiell den zweimaligen Input von Lichtenergie an zwei getrennten Systemen ersetzen könnte, hat nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand in der Evolution nicht stattgefunden. Allerdings sind die hier besprochenen Primärreaktionen der höheren Pflanzen nicht die einzige in der Natur zu findende Spielart, wie Lichtenergie in chemische Energie umgesetzt wird.

An dieser Stelle des Unterrichts könnten in einer Vertiefungsphase alternative Photosynthesewege behandelt werden. Anhand der im Folgenden dargestellten Beispiele wird deutlich, dass der Ablauf der Primärreaktionen in höheren Pflanzen nicht die einzige Lösung des Problems „Leben aus Licht“ darstellt, also Photosynthese nicht zwangsläufig so ablaufen muss wie in höheren Pflanzen.

So besitzen Purpurbakterien nur ein Photosystem, mit dem sie einen zyklischen Elektronentransport betreiben und das demzufolge nur einen Protonengradienten, aber keine Reduktionsäquivalente erzeugt. Der Protonengradient

wird wie bei den höheren Pflanzen zur ATP-Synthese genutzt, kann aber auch unter Einbezug einer weiteren Elektronentransportkette und mit H_2S oder organischen Säuren als Elektronendonatoren zur Bildung von NADH genutzt werden (HELDT, 1996, 66). Purpurbakterien können also das elektrochemische Potential des Protonengradienten in Redoxenergie umformen. An diesem schönen Beispiel für eine in der Photosynthese der höheren Pflanzen nicht auftretende Energieumwandlung kann den Schülern deutlich werden, dass die Reihenfolge der Energieumformungen in der Photosynthese höherer Pflanzen nicht aufgrund chemisch-physikalischer Zwänge, sondern auf den biologischen Strukturen im Photosyntheseapparat beruht. Wie in Teil 1 erörtert, gehört dies zu den Kernaussagen, die mit dem molekular-strukturellen Ansatz vermittelt werden können.

Eine weitere Variante photosynthetischer Primärprozesse ist in den grünen Schwefelbakterien verwirklicht. Sie besitzen ebenfalls nur ein Photosystem und betreiben daran ähnlich wie die Purpurbakterien einen zyklischen Elektronentransport, der wie üblich über einen Protonengradienten ATP liefert. Das System ist aber auch geeignet, Elektronen auf einem nichtzyklischen Weg auf NADH zu übertragen. Diese Fähigkeit beruht jedoch nicht auf einem besonders leistungsfähigen Photosystem, sondern auf der Verwendung von H_2S als Elektronendonator, dessen Reduktionspotential mit $-0,24$ Volt deutlich über dem von Wasser mit $+0,82$ Volt und damit bereits nahe an dem von NADH und NADPH mit $-0,32$ Volt liegt (STRASBURGER, 1998, 240 u. 245). Die über Licht einzubringende Energie ist somit bei Verwendung von H_2S als Elektronendonator deutlich geringer als mit H_2O als Donator. Die Bildung von Schwefel kann im direkten Vergleich mit der oxygenen Photosynthese als schöner Beleg dafür genommen werden, dass der Sauerstoff aus der Photosynthese höherer Pflanzen (und Cyanobakterien) aus dem Wasser und nicht aus dem Kohlenstoffdioxid stammt (NULTSCH, 1996, 308).

Aus diesen Betrachtungen zu alternativen Elektronendonatoren ergibt sich auch die Möglichkeit, die „Zweckmäßigkeit“ des Elektronendonators Wasser als Grundlage für die Frage nach dem „Sinn“ der zwei Photosysteme in höheren Pflanzen zu machen. Wasser ist u.a. zweckmäßig, da es innerhalb der physiologisch aktiven Pflanze generell verfügbar ist und sein Oxidationsprodukt O_2 leicht ausgeschieden werden kann. Der Photosyntheseapparat höherer Pflanzen wird dann als eine auf den Elektronendonator Wasser ausgerichtete Struktur interpretiert.

Aus der Bilanzierung in Abb. 1 darf nicht gefolgert werden, dass höhere Pflanzen die Energie des einfallenden Lichtes mit einer Wirksamkeit von

37,5 % umformen. Eine Übertragung von der molekularen auf die organismische Ebene ist also nicht ohne weiteres möglich. Zunächst ist einzuschränken, dass für die Berechnungen bestimmte Annahmen zu machen sind und einige Werte nur für Standardbedingungen gelten (siehe Legende zu Abb. 1). Unter den im Organismus herrschenden Bedingungen (z.B. pH-Wert, Konzentrationen der Reaktanden, Temperatur) können sich jedoch beträchtlich abweichende Werte ergeben. Diese Einschränkung sollte im Unterricht der S II vermittelbar sein und den Schülern ausreichend deutlich machen, dass die Bilanz in Abb. 1 nicht ohne weiteres als Maß für die Wirksamkeit innerhalb eines Organismus gelten kann. An dieser Stelle kann somit zwanglos der Übergang von der molekular-zellulären auf die organismische Betrachtungsebene erfolgen. Eine Besprechung der zwei im Folgenden genannten Einschränkungen in der Übertragbarkeit könnten diesen Übergang unterstützen.

Die Bilanz in Abb. 1 gilt nur für Photonen, die erfolgreich eine photochemische Reaktion auslösen. Im Organismus wird aber immer ein Teil der absorbierten Photonen nicht zu einer Ladungstrennung im RZ führen, sondern seine Energie vollständig in entwertende Umformungen abgeben (z.B. Fluoreszenz; vgl. Kap. 3). Dies tritt insbesondere bei hohen Photonenflüssen (Lichtintensitäten) auf, wenn das RZ im Photosystem nicht mehr alle ihm angebotenen Anregungszustände verwerten kann, da es ständig mit der Ausführung der photochemischen Reaktion beschäftigt ist (vgl. Teil 1, S. 62). Generell ist Blaulicht im Organismus weniger wirksam als Rotlicht (MOHR & SCHOPFER, 1992, 171 u. 236), da es außer von Chlorophyll auch von den für einen Energietransfer zum RZ weniger wirksamen akzessorischen Pigmenten (Carotinoiden) absorbiert wird. Geht man bei der Bilanzierung nicht von der absorbierten, sondern von der insgesamt – z.B. auf ein Blatt – eingestrahlt Lichtenergie aus, ist zu berücksichtigen, dass immer ein Teil der Photonen an der Blattoberfläche reflektiert wird oder das Blatt durchstrahlt. Die Höhe von Reflektion und Transmission ist u.a. abhängig von der Wellenlänge des eingestrahlt Lichtes sowie der Dicke und Beschaffenheit der Blattoberfläche bzw. des Blattes allgemein (vgl. HESSE & FRICKE, 1992).

3 Betrachtung der Energieumformungen auf organismischer Ebene

In Teil 1 war aufgezeigt worden, wie der molekular-strukturelle Ansatz von der organismischen Ebene ausgehend entwickelt werden kann. Ebenso sollten die gewonnenen Kenntnisse der Molekular-Strukturen und ihrer Funktionen bei der

Rückkehr auf die organismische Ebene angewendet werden. Hierzu eignen sich in bekannter Weise das Wirkungsspektrum eines Blattes oder die Abhängigkeit der Photosyntheseaktivität von Lichtintensität und Temperatur. In Abb. 2 wird als neuer Ansatz einer organismischen Betrachtungsweise die Verfügbarkeit der Energieträger für den Organismus eingeführt, um die Energieumwandlungen unter dem Gesichtspunkt der „biologischen Zweckmäßigkeit“ zu interpretieren und sich so einer Antwort auf die Frage nach dem „Warum“ der Umwandlungen zu nähern (vgl. RUPPERT, 1998a). Bei der unterrichtlichen Besprechung der Verfügbarkeit der Energieträger (Abb. 2) können schrittweise die Organisationsstufen der Pflanze von den Molekülen bis zu den Organen durchlaufen werden.

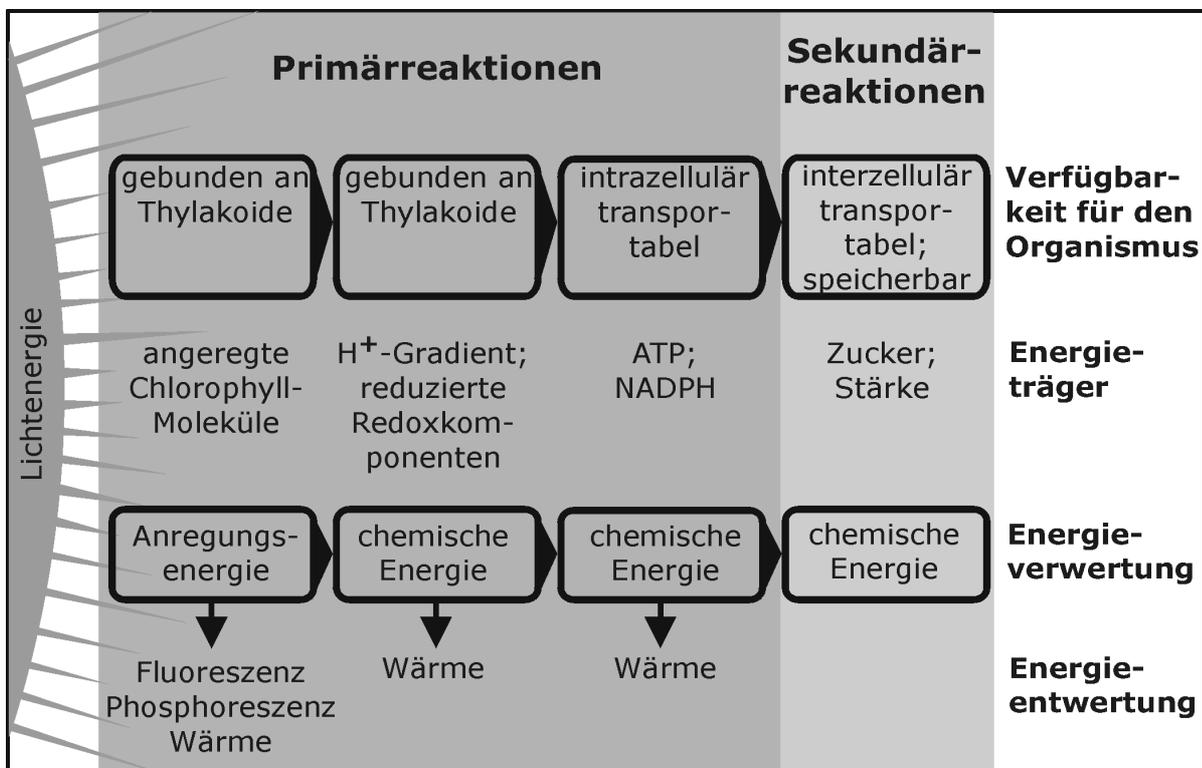


Abb. 2: Energieumformungen bei der Photosynthese höherer Pflanzen. Die Energieträger sind nach ihrer Verfügbarkeit für den Organismus klassifiziert. Die Energieumwandlungen werden aus der Sicht der Pflanze als verwertend oder entwertend eingestuft.

Für den Organismus ist entscheidend, in welchem Umfang die Energieträger aus der Photosynthese für ihn verfügbar sind, um seinen in Raum (z.B. von Gewebe zu Gewebe) und Zeit (z.B. Tages- und Jahreszeiten) variierenden Energiebedarf zu decken. In Abb. 2 sind daher unter Einbeziehung der Sekundärreaktionen die Energieträger nach ihrer Transportabilität und Speicherfähigkeit im Organismus klassifiziert. Ferner werden die Energieumformungen in der Photosynthese durch die Begriffe Energieverwertung und -entwertung aus

der Sicht des Organismus eingeordnet. Da in Abb. 2 das gesamte vom Organismus absorbierte Licht betrachtet wird, sind neben Wärmebildung auch das Auftreten von Fluoreszenz und Phosphoreszenz als entwertende Energieumformungen angegeben. Transmittierte und reflektierte Strahlung sind nicht berücksichtigt, da nur Umformungen von Energie betrachtet werden.

Die ersten Energieumformungen in den Primärprozessen der Photosynthese erfolgen in strenger Bindung an die Struktur der Thylakoide (vgl. Abb. 3 in Teil 1). Auch die Energieträger dieser ersten Schritte sind an die Thylakoide gebunden, entweder als „energiereicher“ Zustand der Membran selbst (Protonengradient) oder als Bestandteile der Thylakoidmembran (z.B. angeregte Chlorophyllmoleküle oder reduzierte Redoxkomponenten). Daher ist auf dieser Stufe die Energie aus dem Licht zwar als chemische Energie im Organismus eingebunden, aber für ihn außerhalb der Thylakoidmembran nicht verfügbar (Abb. 2). Die strenge Strukturgebundenheit der Energieträger zwischen Lichtabsorption und NADPH- und ATP-Bildung können Schüler aus ihren Kenntnissen über die vorher besprochenen Molekular-Strukturen ableiten.

Die nachfolgenden Umformungen bis zur Gewinnung von Stärke erfolgen alle auf der Ebene der chemischen Energie (Redoxpotential, elektrochemisches Potential, chemische Bindungsenergie; vgl. Abb. 3 in Teil 1). Die Frage, welchen Zweck diese Umformungen für den Organismus haben, ist also in erster Linie von den Eigenschaften der Energieträger und nicht der Energieformen her zu beantworten. Für den Organismus ist entscheidend, dass alle Gewebe und Organe auf die Energie aus der Photosynthese zugreifen können, und dass speicherfähige Energieträger gebildet werden, um Perioden ohne Photosynthese überdauern zu können. Die ersten nicht mehr an die Thylakoidmembran gebundenen Energieträger sind NADPH und ATP. Auf Grund der Molekularstruktur der Thylakoidmembran fallen sie auf der Stromseite an. In einer als didaktische Reduktion vertretbaren Verallgemeinerung werden sie in der Abb. 2 als „intrazellulär transportabel“ klassifiziert, obwohl der Transport über Membranen häufig indirekt über sogenannte Shuttle-Mechanismen erfolgt (HELDT, 1996, 83; LIBBERT, 1993, 82).

Am Ende der Primärprozesse ist somit die Energie innerhalb der Zellen im Photosynthese-Gewebe verfügbar, typischerweise im Palisaden- und Schwammparenchym des Laubblattes. In den Sekundärreaktionen werden mit den Zuckern Energieträger erzeugt, die interzellulär transportabel sind. Sie können die Photosynthese betreibenden Zellen verlassen und über den Langstreckentransport im Phloem auch andere Organe, wie z.B. die Wurzel, erreichen. Darüber hinaus entstehen in den Sekundärreaktionen mit Saccharose und

insbesondere Stärke schließlich auch Energieträger, die in besonderem Maße speicherfähig sind. Erst ein speicherfähiger Energieträger sichert das Überleben des Organismus in Phasen, in denen keine ausreichende Energiebereitstellung über Photosynthese erfolgen kann (z.B. Nacht, Winter, bei Wasser- und Lichtmangel). An dieser Stelle ist im Unterricht möglicherweise zu besprechen, weshalb Stärke als Speicherform gut, ATP und NADPH dagegen nur in äußerst begrenztem Umfang geeignet sind.

Die Herstellung speicherfähiger Energieträger ist auch für die heterotrophen Organismen als Nutznießer der Photosynthese entscheidend. Ohne eine Speicherung von Energieträgern aus der Photosynthese in Pflanzen könnten heterotrophe Organismen nur in geringem Umfang Energie von Pflanzen übernehmen und am Energiefluss von der Sonne durch die Biosphäre teilnehmen (Stichwort Ernährung der Weltbevölkerung). Stärke ist somit ein bedeutender Energieträger für den „inter-organismischen“ Transport der Energie aus dem Licht.

Über den Aspekt „Speicherfähigkeit von Energieträgern“ lässt sich einsichtig darstellen, dass die sogenannte „Dunkelreaktion“ (gemeint sind die Sekundärreaktionen) im pflanzlichen Organismus nur im Licht stattfinden kann. Die Produkte der Primärreaktionen, ATP und NADPH, sind wie oben ausgeführt kaum speicherfähig. Daraus folgt unmittelbar, dass die sogenannte „Dunkelreaktion“ in der Pflanze im Licht ablaufen muss, denn sie ist ja gerade die Reaktion, über die speicherfähige Energieträger erzeugt werden. Erst wenn der Zucker hergestellt ist, ist die Energie aus dem Licht für eine gewisse Dauer und in hinreichenden Mengen gespeichert. Es ergibt sich also die Aussage: „Eine zeitliche Trennung von Primär- und Sekundärreaktionen ist innerhalb des Organismus nicht möglich, da die Energieträger aus den Primärreaktionen nicht (kaum) speicherfähig sind.“ Aus diesen Ausführungen ist abzuleiten, dass der Begriff „Dunkelreaktion“ (und ebenso der recht häufig zu findende Ausdruck „lichtunabhängige Reaktion“) für die Sekundärreaktionen auf der organismischen Ebene nicht anwendbar ist und daher – wie es schon vielfach geschieht – im schulischen Unterricht nicht verwendet werden sollte. Als Alternative zu Sekundärreaktionen erscheint der Terminus „CO₂-Assimilation“ gut geeignet, da er direkt dem Begriff Dissimilation gegenübersteht und damit für Schüler eine höhere inhaltliche Bedeutung hat.

4 Schlussbemerkungen

Der in Teil 1 vorgestellte molekular-strukturelle Ansatz behandelt die Primärreaktionen der Photosynthese nach dem Prinzip der Struktur-Funktions-

beziehungen. Es wurde dargelegt, dass das Thema Photosynthese für Schüler in der S II erheblich besser zugänglich gemacht werden kann, wenn die Primärreaktionen auf der Grundlage des molekularen Aufbaus der Thylakoidmembran erarbeitet werden. Mit dieser Grundlage bleiben die im vorliegenden Beitrag bilanzierten Energieumformungen in den Primärreaktionen nicht abstrakt, da sie konkreten Zuständen der molekularen Strukturen zugeordnet werden können. Die schrittweise Bilanzierung der Energieausbeuten (Abb. 1) vervollständigt den molekular-strukturellen Ansatz, indem sie die Wirksamkeit aller Arten von Energieumformungen in den Primärreaktionen und damit die Effektivität der Molekular-Strukturen für ihre Funktion deutlich macht.

Die Klassifizierung der Energieträger in der Photosynthese nach ihrer Verfügbarkeit für den Organismus stellt einen geeigneten Übergang von der molekular-zellulären auf die organismische Betrachtungsebene dar. Bei der unterrichtlichen Behandlung der Energieumformungen nach Abb. 2 wird als erwünschter Effekt der Aufbau eines Organismus von der molekularen bis zur organismischen Ebene durchlaufen. Dies führt zu einer Einordnung der molekularen Strukturen in die Gesamtstruktur des pflanzlichen Organismus und ermöglicht es, den „Sinn“ der photosynthetischen Energieumformungen und die Reihenfolge der Energieträger auf einer organismischen Ebene zu interpretieren. Daher kann der molekular-strukturelle Ansatz der von RUPPERT (1998b) angesprochenen Gefahr vorbeugen, dass Schüler im Bereich der plastidären (und mitochondrialen) Energieumwandlungen nur Begriffe auswendig lernen.

Auch die Dissimilation kann, ob der Photosynthese folgend oder vorausgehend, mit einem molekular-strukturellen Ansatz behandelt werden. Die innere Mitochondrienmembran als Träger der Atmungskette und die Thylakoidmembran als Ort der photosynthetischen Primärreaktionen haben viele strukturelle und funktionale Gemeinsamkeiten. Die Photosynthese ist jedoch wegen der komplexen Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie schwieriger verständlich und daher besser im Anschluss an die Dissimilation zu besprechen. Aufbauend auf den dann bekannten Prinzipien des Elektronentransportes und der Umwandlung von Redoxenergie in chemische Bindungsenergie könnten bei den Primärreaktionen schwerpunktmäßig die Abschnitte Lichtabsorption, Energietransfer und Ladungstrennung behandelt werden.

Zitierte Literatur

- EISING, R., S. Hölzenbein & A. Preuß (1998): Wenn die Lichtreaktion im Dunkeln bleibt. Zur Behandlung der photosynthetischen Primärprozesse im Unterricht der Sekundarstufe II (Teil 1). IDB 7, 53-72.

- FIESSER, L. & W. PROBST (1986): Photosynthese und Solarzelle – ein Vergleich. UB **10** (120), 25-37.
- HÄUSLER, K. (1993): Licht – elektromagnetische Strahlungsenergie. NiU-Ch **18** (4), 353(29)–359(35).
- HELDT, H.W. (1996): Pflanzenbiochemie. Spektrum, Heidelberg.
- HESSE, M. & C. FRICKE (1992): Color-Infrarot-Luftbilder. – Eine Methode mit vielen Anwendungsbereichen. IDB **1**, 67-88.
- LIBBERT, E. (1993): Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 5. Auflage. G. Fischer, Jena.
- MOHR, H. & P. SCHOPFER (1992): Pflanzenphysiologie. 4. Auflage. Springer, Berlin.
- MSWWF, Ministerium für Schule und Weiterbildung, Wissenschaft und Forschung des Landes Nordrhein-Westfalen (1999): Richtlinien für die Sekundarstufe II, Biologie, 1. Auflage. Ritterbach, Frechen.
- NULTSCH, W. (1996): Allgemeine Botanik. 10. Auflage. Thieme, Stuttgart.
- RUPPERT, W. (1998a): Struktur und Funktion. UB **22** (232), 4-12.
- RUPPERT, W. (1998b): Energieumwandlung in Mitochondrien und Chloroplasten. UB **22** (232), 38-41.
- STRASBURGER Lehrbuch der Botanik (1998): Bearbeitet von SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F. & A. BRESINSKY 34. Auflage. G. Fischer, Stuttgart.
- STRYER, L. (1991): Biochemie. Spektrum, Heidelberg.
- TAUSCH, M. & D. WÖHRLE (1989): Photokatalyse. PdN-Ch **38** (3), 37-46.

Verfasser: Privatdozent Dr. Rainer Eising, Hopstener Str. 45, 49509 Recke; E-Mail: Rainer.Eising@t-online.de. Dr. Stefan Hölzenbein, Institut für Didaktik der Biologie der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster, Fliednerstr. 21, 48149 Münster