

## Wenn die Lichtreaktion im Dunkeln bleibt

### Zur Behandlung der photosynthetischen Primärprozesse im Unterricht der Sekundarstufe II (Teil 1)

Rainer Eising, Stefan Hölzenbein und Andrea Preuß

#### **Kurzfassung**

*Die Primärprozesse der Photosynthese stellen im Unterricht der Sekundarstufe II für Schüler ein schwieriges Thema dar. In diesem Beitrag werden Vorschläge unterbreitet, wie durch Einbezug aktueller fachwissenschaftlicher Erkenntnisse zur Molekular-Struktur der Thylakoidmembran das Thema für Schüler sachlogisch zugänglicher und weniger abstrakt als bisher gestaltet werden kann. Die komplexen Reaktionen und Energieumformungen können mit Hilfe dieses molekular-strukturellen Ansatzes nach dem Prinzip der Struktur-Funktionsbeziehungen dargestellt werden. Dadurch werden die Primärprozesse als biologisches Ereignis und nicht nur als Abfolge physiko-chemischer Reaktionen verständlich.*

## 1 Einleitung

“Photosynthesis – the most important chemical reaction on earth”. So betitelte die Königlich Schwedische Akademie der Wissenschaften ihre Pressemitteilung vom 19. Oktober 1988, in der sie die Vergabe des Nobelpreises in Chemie an Hartmut Michel, Johann Deisenhofer und Robert Huber bekanntgab. Den drei Wissenschaftlern war es gelungen, die dreidimensionale Struktur des photosynthetischen Reaktionszentrums<sup>1</sup> (RZ) aus dem Purpurbakterium *Rhodospseudomonas viridis* aufzuklären. Diese Arbeiten waren innerhalb der Wissenschaft Biologie ein entscheidender Schritt zum Verständnis der Lichtreaktionen<sup>2</sup> in der Photosynthese, da sie das Konstruktions- und daraus ableitbar das Funktionsprinzip eines photosynthetischen RZ zeigten.

---

<sup>1</sup> Im vorliegenden Text verwendete Abkürzungen: Cyt b6/f = Cytochrom b6/f; P = Chlorophyll(Pigment)molekül im RZ; P680 = Chlorophyllmolekül im RZ von PS II; P700 = Chlorophyllmolekül im RZ von PS I; PS I und PS II = Photosystem I und Photosystem II; RZ = Reaktionszentrum in einem Photosystem; S I und S II = Sekundarstufe I und Sekundarstufe II.

Ein hoher Stellenwert der Photosynthese für den Unterricht der S II wird unzweifelhaft begründet durch die elementare Bedeutung der Photosynthese für die Einspeisung von Sonnenenergie in den Energiefluss der Biosphäre (NOBEL, 1991, S. 191) und die weltweite Synthese von ca.  $5 \cdot 10^{11}$  Tonnen organischen Materials bei gleichzeitiger Freisetzung von etwa  $2 \cdot 10^{12}$  Tonnen Sauerstoff (ANGERHOFER, 1994, S. 2). Arbeiten wie die der drei Nobelpreisträger werden zwar gern in Schulbüchern der S II erwähnt (z. B. LÖWE, 1994, S. 153), doch werden die neuen Erkenntnisse bisher kaum für die Behandlung der Photosynthese in der S II herangezogen, obwohl der Molekular-Architektur der Thylakoidmembran in der Fachwissenschaft eine Schlüsselfunktion im Verständnis der photosynthetischen Energieumwandlungen zugesprochen wird (RICHTER, 1996, S. 66).

Aufgrund der Analysen von Schulbüchern, fachdidaktischer Literatur und sonstiger unterrichtsnaher Literatur sowie aus eigenen Erfahrungen in der universitären Lehre und ersten Erprobungen im Unterricht der S II wurde die Auffassung erlangt, dass auch im Unterricht der S II ein molekular-struktureller Ansatz zu einem besseren Verstehen der Primärprozesse führen kann. In einem solchen Ansatz geht die Besprechung der Primärprozesse von der Molekular-Struktur der Thylakoidmembran aus. Die für Schüler schwierigen physikochemischen Prozesse können dadurch in einem Struktur-Funktionszusammenhang erarbeitet und enger an biologische Betrachtungsweisen und Fragestellungen angebunden werden. Ein solcher Ansatz ist auch Grundlage der Darstellungen im HyperLAB, einer hypermedialen Lern- und Arbeitsumgebung für die Biologie im Internet (URL: <http://hlab2.uni-muenster.de>; HÖLZENBEIN, 1999).

Ein wichtiges Kennzeichen des molekular-strukturellen Ansatzes ist es, dass die Photosynthese von der Molekular-Struktur ausgehend bis zur organismischen<sup>3</sup> Ebene (oder umgekehrt) ohne Bruch im didaktischen Konzept des Struktur-Funktionszusammenhangs erarbeitet werden kann. Dadurch kann der Schüler die auf den unteren Organisationsstufen (Moleküle, Molekular-Strukturen, Organellen) besprochenen Sachverhalte auf der ihm vertrauten Ebene des Organismus' oder des Organs einordnen. Dies kann dazu beitragen, dem von MIRAM (1985) beklagten Verlust des Zusammenhangs bei der Behandlung der Primärprozesse vorzubeugen. Eine Reihe von Verständnisschwierigkeiten beruhen sicher darauf, dass fachwissenschaftliche Aussagen und Begriffe, die an experimentell reduzierten Systemen (z. B. Thylakoidbruchstücken) unter bestimmten Bedingungen erarbeitet wurden und damit (zu-

<sup>3</sup> In diesem Beitrag werden die Organisationsstufen für Organ, Organismus und Ökosystem

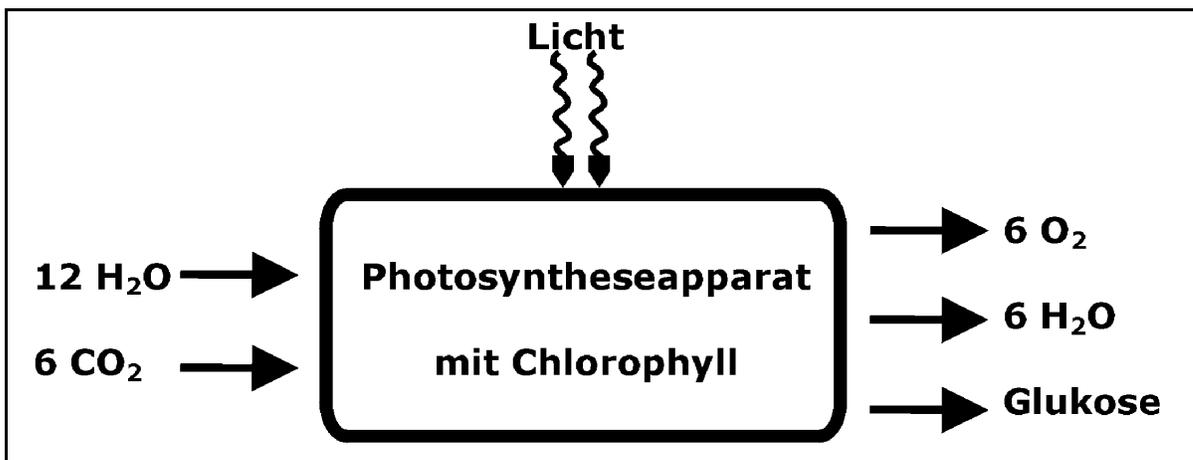
nächst) auch nur für diese gültig sind, fälschlicherweise auf der organismischen Ebene angewendet werden. Bekanntestes Beispiel für diesen Sachverhalt dürfte die Benennung der Sekundärreaktionen der Photosynthese als Dunkelreaktion sein. Dieser Begriff geht aus Experimenten mit isolierten Chloroplasten hervor, die im Dunkeln unter Zusatz von ATP und NADPH Kohlenstoffdioxid assimilieren können. Bekanntermaßen führt der pflanzliche Organismus die  $\text{CO}_2$ -Assimilation im Calvin-Zyklus aber ausschließlich im Licht durch.

## 2 Photosynthese im Unterricht der S II

Die grundlegenden Aussagen zur Photosynthese, die Schüler nach der S I – wenn auch auf unterschiedlichen Ebenen der didaktischen Reduktion – kennen, betreffen den stofflichen und energetischen Aspekt:

1. In der Photosynthese wird aus  $\text{CO}_2$  Zucker aufgebaut und Sauerstoff abgegeben.
2. In der Photosynthese wird mit Hilfe von Chlorophyll Lichtenergie in chemische Energie umgewandelt.

Diese Aussagen finden sich am Beginn des Photosynthese-Unterrichts in der S II meist in Form einer Reaktionsgleichung oder in Schemata wie Abb. 1 wieder. Dabei werden die Mechanismen der Stoff- und Energieumformungen bis auf einige Angaben zunächst in einer black box untergebracht. In Abb. 1 wird bereits darauf hingewiesen, dass neben Chlorophyll ein Photosyntheseapparat erforderlich ist.



**Abb. 1:** Stoffbedarf und -ertrag bei der Photosynthese höherer Pflanzen.

Eine wesentliche Aufgabe des Photosynthese-Unterrichts in der S II ist es, die zunächst in der black box untergebrachten Abläufe der Photosynthese zu besprechen, d. h. zu zeigen, wie der Photosyntheseapparat mit Hilfe von Chlo-

rophyll unter Nutzung der Lichtenergie Energieumformungen und Stoffumsätze bewirkt. Dabei stellt sich immer wieder heraus, dass speziell die sogenannte Lichtreaktion häufig im „Dunkeln“ bleibt, also den Schülern gerade der Kernvorgang, die Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie, nur unzureichend nahe gebracht werden kann (ELLENBERGER, 1993, S. 107; MIRAM, 1985).

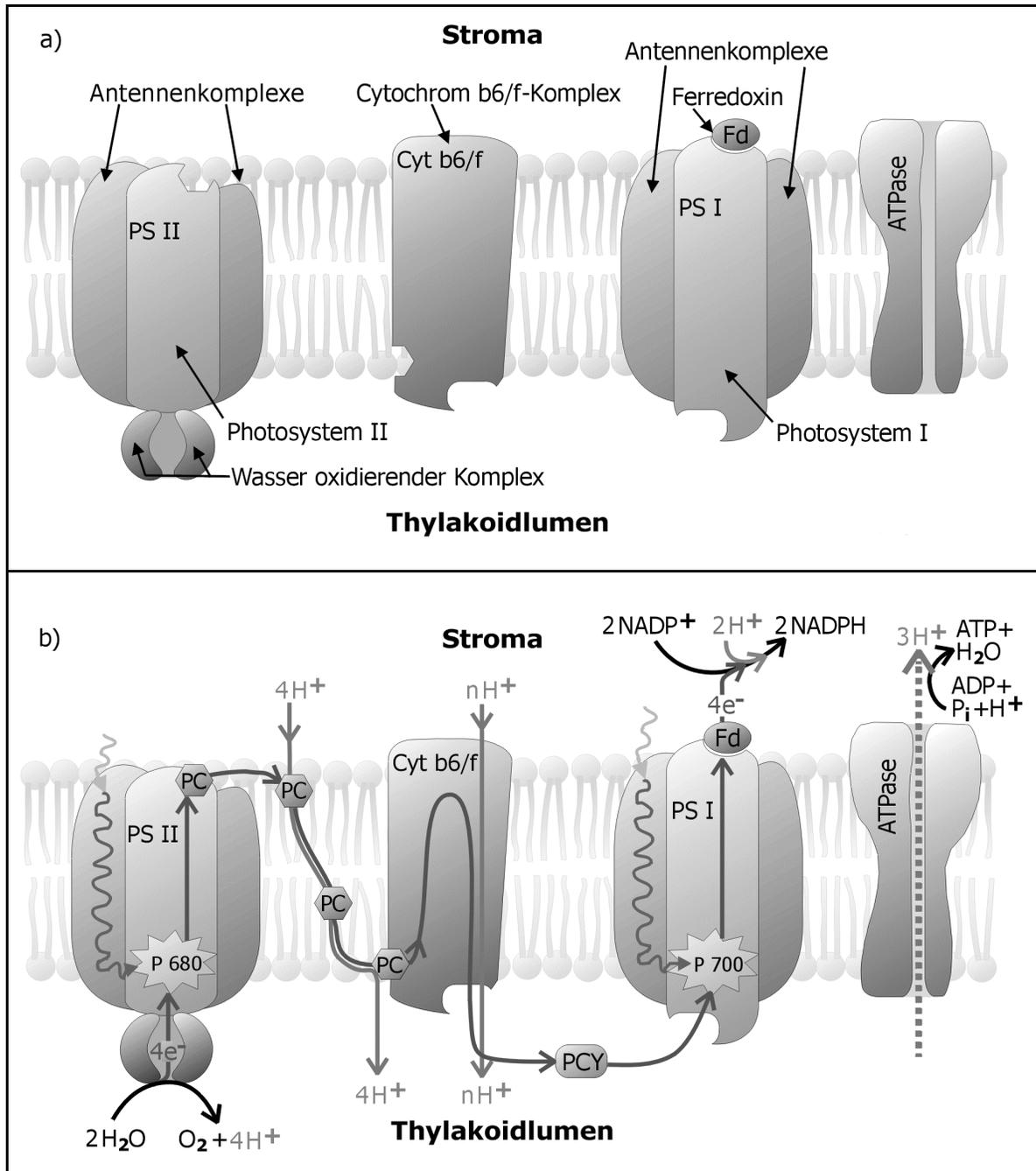
### **3 Behandlung der Primärprozesse unter einem molekular-strukturellen Ansatz**

#### **3.1 Inhaltliche Darstellung des molekular-strukturellen Ansatzes**

Ausgangspunkt für die Besprechung der Primärprozesse ist die Molekular-Architektur der Thylakoidmembran mit ihren vier Proteinkomplexen: PS I und PS II, Cyt b6/f und ATPase (Abb. 2a). Die heute in der Fachwissenschaft bekannten Details dieser Strukturen wurden auf der Grundlage von Universitätslehrbüchern (LAWLOR, 1990; LIBBERT, 1993; HELDT, 1996; NULTSCH, 1996; RICHTER 1996; STRASBURGER, 1998) und unterrichtsnahen Übersichtsartikeln (MÄNTELE, 1990; SCHÄFER & SCHMID, 1993; ANGERHOFER, 1994; RENGER, 1994; RUPPERT, 1998a; RUPPERT, 1998b) stark vereinfacht und gleichzeitig die für die Besprechung ihrer Funktionen (Abb.2b) wichtigen Merkmale betont. Die horizontale Abfolge der vier Proteinkomplexe ist ebenfalls im Hinblick auf eine spätere Erarbeitung ihrer Funktionen vereinfacht worden. In der Realität sind die Komplexe in der Membran heterogen verteilt.

Für die funktionalen Darstellungen wird von folgender vereinfachter Grundstruktur eines Photosystems in der Thylakoidmembran ausgegangen (Abb. 2a): Um einen Kernkomplex herum sind Antennenkomplexe angeordnet (RICHTER, 1996, S. 81ff.). Diese auch als äußere Antennen bezeichneten Komplexe bestehen aus Proteinen, die im PS II insgesamt etwa 200 bis 300 Chlorophyllmoleküle, im PS I einige weniger tragen (ANGERHOFER, 1994, S. 4; HELDT, 1996, S. 59; LAWLOR, 1990, S. 68; MOHR & SCHOPFER, 1992, S. 167f.; RICHTER, 1996, S. 82). Der aus dem englischen „light harvesting complex“ abgeleitete und häufig in der deutschsprachigen Literatur verwendete Begriff „Lichtsammelkomplex“ anstelle von Antennenkomplex erscheint aus den in Kap. 3.2.1. erläuterten Gründen nicht sinnvoll.

Der Kernkomplex eines Photosystems enthält das RZ und einige weitere Proteine (RENGER, 1994; RICHTER, 1996, S. 82ff.). Das RZ besteht aus Proteinen, die das photochemisch reaktive Chlorophyllmolekül (P680 in PS II und



**Abb. 2:** Molekular-Architektur der Thylakoidmembran höherer Pflanzen und Darstellung der Primärprozesse der Photosynthese.

**a)** Molekulare-Architektur: Die Antennenkomplexe sind Bestandteile des entsprechenden Photosystems. Zum PS II gehört ferner der Wasser oxidierende Komplex. **b)** Primärprozesse: Lichtabsorption, Energietransfer, Wasseroxidation, Elektronentransport, Protonentransport, ATP-Bildung. Abb. a) und b) sind Einzelbilder einer Sequenz im HyperLAB, die die Primärprozesse von der Aufnahme der Lichtenergie bis zur Bildung von NADPH und ATP erläutern. Jedem Einzelbild sind im HyperLAB erläuternde Textdateien zugeordnet. Die komplexe Abb. b) wird in der Sequenz schrittweise aus der Abb. a) entwickelt.

Abkürzungen: PC = Plastochinon; PCY = Plastocyanin. Weitere Abkürzungen sind unter Fußnote 1 erläutert.

P700 in PS I; Abb.2b) und die ersten Elektronenakzeptoren tragen, die das Elektron aus der photochemischen Reaktion vom P680 bzw. P700 übernehmen.

Chlorophyll tragende Proteine dienen als sogenannte innere Antennen der Lichtabsorption und insbesondere dem Energietransfer von den äußeren Antennen ins RZ; andere Proteine sind an Redoxreaktionen beteiligt oder binden reversibel die mobilen Elektronenüberträger Plastochinon, Plastocyanin und Ferredoxin (Abb. 2b). Mit dem Kernkomplex im PS II ist der Wasser oxidierende Komplex assoziiert.

Durch die äußere Form der schematisierten Komplexe und die durch Aussparungen angedeuteten Bindungsstellen für die mobilen Elektronenüberträger wird deutlich, dass die Komplexe an ihrer Stroma- und Lumenseite unterschiedliche Strukturen aufweisen, eine Kernaussage für die Struktur-Funktionsbeziehungen auf molekular-struktureller Ebene. Aufgrund dieser Struktur der Komplexe und ihrer Anordnung in der Thylakoidmembran kommt es zu einem die Membran mehrfach quer durchlaufenden Elektronentransport vom Wasser an der Lumenseite bis zum NADPH an der Stromaseite (Abb. 2b). Dieser gerichtete Elektronentransport bewirkt einen Protonentransport vom Stroma ins Lumen der Thylakoide. Der durch die Molekular-Architektur der ATPase ermöglichte Rücktransport der Protonen ins Stroma führt dann zur Synthese von ATP.

Anhand der Molekular-Struktur kann somit der Elektronentransport, eine Hauptschwierigkeit in der unterrichtlichen Behandlung der Primärprozesse, anstatt als rein chemischer Vorgang nunmehr in einem Struktur-Funktionszusammenhang besprochen werden und nach vorhergehenden (oder anschließenden) Betrachtungen zur Blattanatomie und Zellstruktur als konkreter, strukturgebundener Prozess des Organismus' Pflanze von den Schülern erfahren werden. Durch die Beibehaltung des Prinzips, die Abläufe von der organismischen bis zur molekularen Ebene in einem Struktur-Funktions-Zusammenhang zu betrachten, vermeidet man den bisher häufig auftretenden Bruch in der Darstellung, wenn die Primärprozesse entweder rein physikochemisch oder unter Hinzuziehung von molekularen Funktionsmodellen (nicht Strukturmodellen!) besprochen werden.

Die Darstellung des Elektronentransportes anhand der Molekular-Struktur ersetzt das bekannte Z-Schema, wobei allerdings der energetische Gesichtspunkt ausgespart bleibt. Diese (vorläufige) Aussparung ist beabsichtigt, da gerade bei dem im Z-Schema zu besprechenden Begriff des Redoxpotentials regelmäßig große Verständnisschwierigkeiten auftreten und eine Besprechung der Mechanismen der Primärprozesse zunächst auch ohne den energetischen Aspekt erfolgen kann. Eine für die Schüler plausible Begründung für den Verlauf des Elektronentransports ergibt sich aus der strukturellen Abfolge der

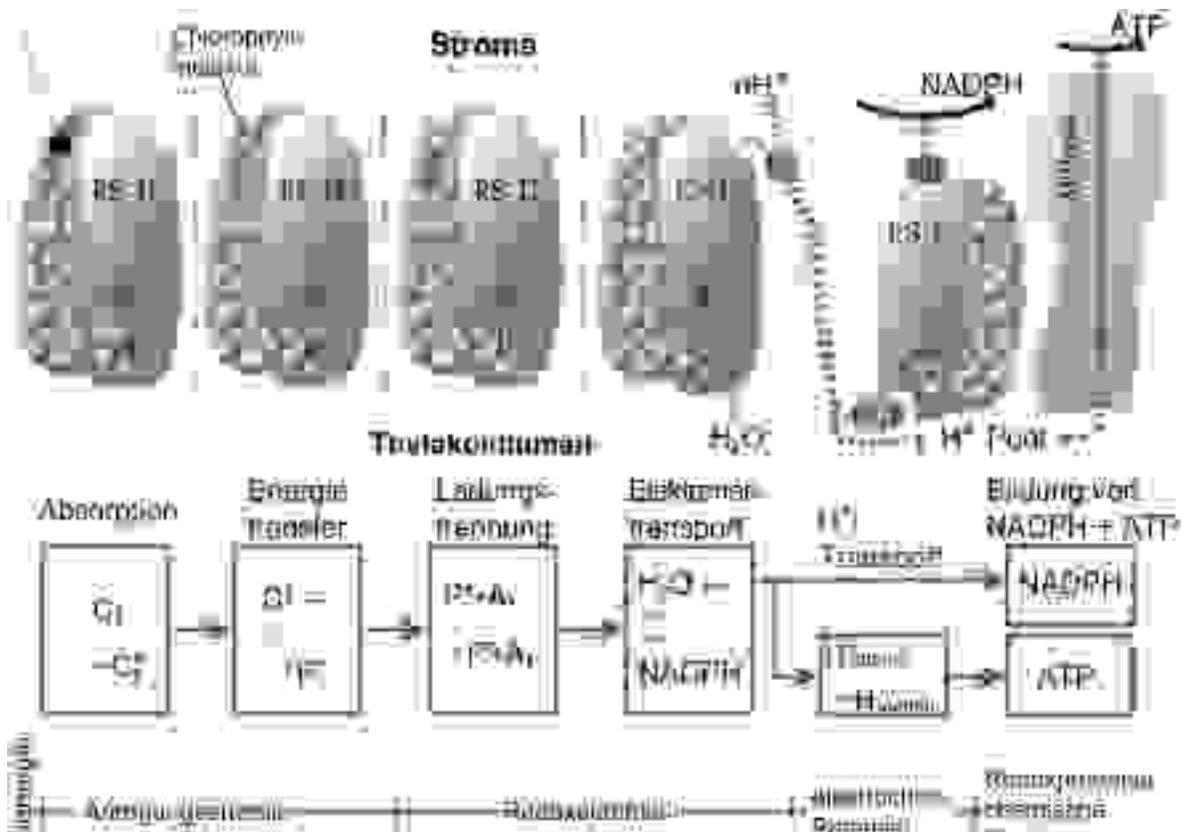
Elektronenüberträger in der Membran (Abb.2b). Dagegen sind im Z-Schema die Redoxpotentiale der Überträger das wesentliche Kriterium für deren Aufeinanderfolge, wobei dies allerdings allein nicht ausreicht, sondern als molekular-strukturelle Elemente wenigstens die beiden Photosysteme eingeführt sein müssen.

Im Unterricht kann die Molekular-Architektur der Thylakoidmembran zwanglos von der Struktur des Blattes ausgehend eingeführt werden. Anhand der Frage: „In welchen Strukturen der Pflanze läuft die Photosynthese ab?“ kann vom Blatt über die Mesophyllzelle und die Chloroplasten bis zur Thylakoidmembran weitergegangen werden. Der Wegweiser zur Funktion Photosynthese ist auf allen Ebenen das Chlorophyll, den Schülern als der mit Licht wechselwirkende Stoff bekannt. Die Schüler schließen auf allen Organisationsstufen vom Blatt bis zum Thylakoid vom Chlorophyllgehalt auf Photosynthese. Schließlich könnten anhand der Abb.2 die Photosysteme als alleinige Träger des Chlorophylls und dadurch unmittelbar als die eigentlichen „Lichtsysteme“ identifiziert werden.

Die obige grobe Beschreibung des molekular-strukturellen Ansatzes stellt heraus, dass Photosynthese ein auf den unterschiedlichen Organisationsstufen der Pflanze streng strukturgebundener Vorgang ist. Genau wie auf der Organebene das Blatt und auf zellulär-subzellulärer Ebene die Chloroplasten, ist auf molekular-struktureller Ebene die Thylakoidmembran mit ihren Proteinkomplexen die strukturelle Voraussetzung für Photosynthese. Daher ist der molekular-strukturelle Ansatz nicht eine „Jagd nach Aktualität“ oder eine weitere Annäherung des schulischen Unterrichts an Universitätsniveau. Eher das Gegenteil ist der Fall: Die Verwendung der neuen fachwissenschaftlichen Erkenntnisse erlaubt es, die Primärreaktionen innerhalb des Organisationsgefüges einer Pflanze darzustellen und somit diese bisher eher abstrakt vermittelten Vorgänge in einem Struktur-Funktions-Zusammenhang zu erarbeiten, wie es für viele andere biologische Themen ebenfalls üblich ist.

### **3.2 Struktur-Funktionsbeziehungen in den Primärreaktionen der Photosynthese**

Anhand der Abbildung 3 sollen nun die Energieumformungen in den Primärprozessen der Photosynthese in einem Struktur-Funktionszusammenhang dargestellt werden. Es soll deutlich werden, wie die Pflanze mit Hilfe der Thylakoidmembran und der in ihr eingelagerten supramolekularen Komplexe die – wie wir aus Alltagserfahrungen mit Solartechnik wissen – schwierige Umwandlung der Lichtenergie in andere Energieformen vollzieht.



**Abb. 3:** Strukturgebundene Energieumformungen in den Primärprozessen der Photosynthese. Die jeweils erreichten Energieformen von der Lichtenergie bis zum Redoxpotential und zur chemischen Bindungsenergie sind in der unteren Leiste angegeben. Die Einzelschritte in der Energieumformungs-Sequenz sind mit einem Schlagwort bezeichnet und darunter in einer kurzen Formel dargestellt. Zur Darstellung des Elektronentransports und der ATP-Bildung wurde die in Abb.2 dargestellte Struktur der Thylakoidmembran durch Weglassen des Cyt b6/f-Komplexes vereinfacht. Die Kugeln in den Antennen symbolisieren einzelne Chlorophyllmoleküle. PC = Plastochinon; PCY = Plastocyanin; Fd = Ferredoxin; C<sub>1</sub> = absorbierendes Chlorophyllmolekül; C<sub>1</sub>\* = durch Absorption angeregtes Chlorophyllmolekül; A<sub>1</sub> = primärer Elektronenakzeptor; P = Chlorophyllmolekül im Reaktionszentrum (RZ); P\* = angeregtes Chlorophyllmolekül im RZ; P<sup>+</sup> = positiv geladenes Chlorophyllmolekül.

Zentrales Anliegen der Abbildung 3 ist es, alle auftretenden Energieformen und -umformungen bis zur Entstehung von ATP und NADPH einem bestimmten Zustand bzw. Vorgang in den Strukturen der Thylakoidmembran zuzuordnen. Daher sind in der oberen Leiste die jeweils relevanten Komplexe der Thylakoidmembran in einem bestimmten Funktionszustand dargestellt, z.B. wird das P im RZ nach dem Energietransfer als angeregt kenntlich gemacht. [Im HyperLAB wird für alle Vorgänge die Möglichkeit der Animation genutzt, z. B. wird der Energietransfer vom absorbierenden Chlorophyllmolekül bis zum P im RZ über eine Kette von Chlorophyllmolekülen in der Antenne dargestellt (vgl. HÖLZENBEIN, 1998.)

Es ist selbstverständlich, dass die im Folgenden genannten Details nicht in diesem Umfang in den Unterricht der S II einfließen können. Aber bereits über die Darstellung eines Beispiels sollte bei Schülern die Vorstellung entwickelt

grund der Molekular-Strukturen in einer für den Organismus effizienten und „biologisch verträglichen“ Form stattfinden.

### 3.2.1 Absorption, Energietransfer und Ladungstrennung

Für die Besprechung der Lichtabsorption in den Antennen, des Energietransfers in das RZ und der Ladungstrennung am Chlorophyll im RZ wird die aus der Abb. 2 bekannte Struktur eines Photosystems um zwei Details erweitert: In den Antennen sind einzelne Chlorophyllmoleküle eingezeichnet und im RZ ist als primärer Elektronenakzeptor  $A_1$  eingefügt (Abb. 3).

Die Funktion der Antennenkomplexe wird aus der Abb. 3 unmittelbar einsehbar. Durch sie wird die Fläche für die Lichtabsorption in den Photosystemen deutlich erhöht; gäbe es nur P im RZ, wären kaum Treffer zu erwarten. [Die Anregung eines Chlorophyllmoleküls in der Antenne infolge der Lichtabsorption wird im HyperLAB durch Animation dargestellt, im statischen Bild ist das hervorgehobene angeregte Chlorophyllmolekül zu sehen (Abb. 3).]

Die Absorptionsspektren der an die Molekular-Strukturen der Thylakoidmembran gebundenen Chlorophyllmoleküle und eines daraus hergestellten Pigmentextraktes sind unterschiedlich. Die Absorptionsmaxima der gebundenen Pigmente sind im blauen und roten Spektralbereich leicht zu höheren Wellenlängen verschoben und absorbieren insgesamt einen größeren Teil des Lichtes als die gelösten Pigmente (MOHR & SCHOPFER, 1992, S. 162ff.; RICHTER, 1996, S. 71; RICHTER, 1998, S. 92). Die entscheidende Ursache für diese Veränderungen ist die Einbindung der Chlorophyllmoleküle in die Proteinstrukturen der Antennenkomplexe, wodurch ihr Absorptionsverhalten verändert wird. Dies ist wichtig, um im Anschluss den Energietransfer ins RZ besprechen zu können; denn dabei sind Chlorophylle mit unterschiedlichen Absorptionsmaxima und damit unterschiedlichen Anregungsenergien eine wesentliche Grundlage. Anhand dieses einfachen Beispiels kann als Prinzip verdeutlicht werden, dass komplexe biologische Strukturen aus miteinander wechselwirkenden Komponenten Eigenschaften besitzen, die die Komponenten außerhalb des Systems (z.B. außerhalb eines Photosystems!) nicht aufweisen (MOHR & SCHOPFER, 1992, S. 5).

Aus der räumlichen Ausweitung im Dienste einer umfangreicheren Absorption durch die Einrichtung von Antennen ergibt sich die Notwendigkeit, die aus dem Licht gewonnene Anregungsenergie in das RZ zu leiten. Denn allein dort am Chlorophyllmolekül P kann die Anregungsenergie in chemische Energie umgeformt werden (s.u.). In der Abb. 3 ist die Anregung des absorbierenden Chlorophyllmoleküls in der Antenne als Anfangszustand und die Anregung des

P im RZ als Endzustand ( $P^*$ ) des Energietransfers gezeigt. [Die Weiterleitung wird im HyperLAB über eine Animation dargestellt, indem die am Transfer beteiligten Chlorophyllmoleküle ihre Farbe von grün nach rot wechseln, bis die Anregung schließlich das photochemisch wirksame P im RZ erreicht.]

Der Weg der Anregungsenergie führt über 100 oder mehr Chlorophyllmoleküle, die jeweils entsprechend ihres spezifischen Absorptionsmaximums die Anregungsenergie von einem benachbarten Molekül aufnehmen. Bei diesem Transfer der Anregungsenergie geht ein geringer Anteil als Wärme verloren, so dass zum Ende der Kette hin Chlorophyllmoleküle mit geringerer Anregungsenergie (d. h. längerwelliger Absorption) liegen. Hierdurch erfolgt ein gerichteter Transfer ins RZ, das letzte Glied (P im RZ) hat somit die Rolle einer Energiefalle (LAWLOR, 1990, S. 69; MÄNTELE, 1990, S. 89; MOHR & SCHOPFER, 1992, S. 169). Allerdings sind die Chlorophyllmoleküle nicht, wie z. T. in Schulbüchern zu lesen, unbedingt strikt in der Reihenfolge absteigender Anregungsenergie auf das RZ hin strukturell angeordnet (MOHR & SCHOPFER, 1992, S. 168). [Daher wird in der Animationsform der Abb. 3 (HyperLAB) ein „verschlungener“ Weg der Anregungsenergie durch die Antenne gezeigt.]

Die hohe Geschwindigkeit des Energietransfers über die Chlorophyllmoleküle, die aufgrund ihrer Bindung an die Proteine in der Thylakoidmembran in günstiger Weise aufeinander ausgerichtet sind, begegnet der Gefahr, dass im Zuge des Transfers die Anregungsenergie in andere für die Pflanze wertlose Energieformen übergeht (HELDT, 1996, S. 55; MÄNTELE, 1990, S. 89; MOHR & SCHOPFER, 1992, S. 169). Die Zeit von der Absorption bis zur Anregung von P im RZ beträgt nur etwa 10 bis 100 Pikosekunden. (MÄNTELE, 1990, S. 89). Die Abstrahlung der Anregungsenergie als Fluoreszenz benötigt wesentlich mehr Zeit als ein Schritt im Energietransfer und stellt sich folgerichtig z. B. dann ein, wenn die schnelle Übertragung auf P im RZ gestört wird oder das RZ wegen hohen Lichtangebots besetzt ist. Für die Dissipation überschüssiger Anregungsenergie im Organismus sind jedoch die Carotinoide wichtiger, die Fluoreszenz führt nur 5-10% des Überangebotes ab (MOHR & SCHOPFER, 1992, S. 181). Das wesentliche im Zusammenhang mit dem Energietransfer zu besprechende Strukturelement ist also nicht nur eine gewisse (aber nicht strikte) Ordnung der Chlorophyllmoleküle entsprechend ihrer Absorptionsmaxima, sondern insbesondere ihre für einen raschen Transfer günstige, durch Proteine bewirkte Ausrichtung aufeinander.

Die Form der Darstellung in Abbildung 3 macht klar, dass die Energie eines Photons ausreicht, um P im RZ anzuregen und damit in einen „reaktionsbereiten“ Zustand zu versetzen. Ein Sammeln von Energie im Sinne von „Bündeln“

findet nicht statt. Daraus folgt unmittelbar, dass das mit der Absorption „eingefangene Energiepaket“ eines Photons ohne gravierende Energieentwertungen P im RZ erreichen muss. Denn da die Absorptionsmaxima von P mit 680 nm im PS II und 700 nm im PS I nur bei unwesentlich höheren Wellenlängen liegen als die der absorbierenden Chlorophylle in der Antenne, würde sonst die Energie für eine Anregung von P nicht ausreichen. Die Antennen sind also eine molekulare Struktur, die die Energie eines absorbierten Photons mit so hoher Effizienz zum RZ leiten, dass trotz der im Verlauf des Transfers niedriger werdenden Anregungsenergie noch genug Energie überkommt, um im RZ die photochemische Reaktion auszulösen.

Als Ladungstrennung bezeichnet man die photochemische Reaktion am Chlorophyllmolekül P im RZ. Die Bezeichnung „photochemische Reaktion“ verweist darauf, dass eine Umformung in chemische Energie stattfindet und somit an dieser Stelle die Aufnahme von Lichtenergie in eine chemische Reaktion mündet. Das angeregte P im RZ ( $P^*$ ) gibt ein Elektron an einen Akzeptor ab, es findet eine Redoxreaktion statt (Abb. 3). Ergebnis dieser Reaktion sind ein positiv geladenes Chlorophyllmolekül ( $P^+$ ) und ein negativ geladener Akzeptor ( $A_1^-$ ). Diese Chlorophylloxidation ist das zentrale Ereignis der Photosynthese: Lichtenergie ist in chemische Energie umgeformt worden. In diesem Sinne ist das P im RZ eine Energiefalle. Es findet eine Energieumformung statt, nach der eine Rückkehr in den angeregten Zustand nicht mehr möglich ist.

Die aus Proteinen bestehenden Strukturen sorgen für eine spezielle Anordnung von P und eine genaue Lokalisierung der unmittelbar folgenden Elektronenakzeptoren im RZ. Dies ermöglicht eine sehr schnelle Übertragung eines Elektrons von P auf den Akzeptor  $A_1$  (Abb. 3). Das oxidierte P ( $P^+$ ) ist ein starkes Oxidationsmittel und könnte das Elektron vom reduzierten Akzeptor  $A_1^-$  leicht wieder an sich reißen. Durch die präzise Anordnung der auf  $A_1^-$  folgenden Elektronenakzeptoren können diese jedoch das Elektron von  $A_1^-$  in sehr schneller Folge übernehmen. Da diese Akzeptoren zudem in Richtung Stromaseite nach ihren Redoxpotentialen quer zur Membran geordnet sind, wird das Elektron räumlich von  $P^+$  entfernt, bis es schließlich beim Plastochinon an der Stromaseite des PS II angekommen ist. Damit ist die Ladungstrennung endgültig stabilisiert. Auch hier gilt – wie schon beim Energietransfer – als Prinzip, dass infolge der Molekular-Struktur die „gewünschten“ Reaktionen mit so hoher Geschwindigkeit ablaufen können, dass „unerwünschte“ Rück- oder Nebenreaktionen kaum erfolgen. „Ein Anregungszustand, der vom RZ eingefangen wird, führt also mit nahezu 100 % Wahrscheinlichkeit zu einer Ladungstren-

Energetisch gesehen wird eine Rückreaktion von  $P^+$  zum P dadurch verhindert, dass der Weg zum Plastochinon entlang eines starken Energiegefälles verläuft. Die Differenz, und das ist immerhin etwa die Hälfte der ins RZ eingespeisten Energie, wird als Wärme abgegeben (MÄNTELE, 1990, S. 92; HELDT, 1996, S. 78; vgl. auch Teil 2 dieses Beitrags in der folgenden Ausgabe dieser Schriftenreihe). Die beiden Erklärungsebenen für eine erfolgreiche Ladungstrennung im RZ lassen sich also deutlich anschaulich voneinander unterscheiden: Strukturell-mechanistisch ist es die rasche Entfernung des Elektrons vom Ort der möglichen Rückreaktion, energetisch die Abgabe von Energie bzw. das Erreichen eines geringeren Redoxpotentials, von wo aus eine Rückreaktion sehr unwahrscheinlich wird. Allerdings ist auf rein energetischer Ebene kaum zu erklären, warum eine genaue Abfolge der Elektronenweitergabe eingehalten wird und warum ein aufwendiger Apparat in Form eines Photosystems dafür erforderlich ist.

Es ist bekannt und auch in Schulversuchen nachweisbar, dass Chlorophyllmoleküle bei Belichtung prinzipiell Elektronen abgeben können (BEISENHERZ, 1992). Es ist also zu fragen, warum innerhalb eines Photosystems nur das Chlorophyllmolekül P im RZ oxidiert wird, nicht aber die Chlorophylle in den Antennen. Auch hierfür bietet der molekular-strukturelle Ansatz eine plausible Erklärung. In den Antennen wird die Anregungsenergie so schnell von einem Chlorophyll zum nächsten weitergegeben, dass die deutlich länger dauernde Abgabe eines Elektrons nicht erfolgen kann. So benötigt die Ladungstrennung am P im RZ etwa 3 Pikosekunden, während ein Transferschritt in der Antenne innerhalb von etwa 0,1 Pikosekunden erfolgt (HELDT, 1966, S. 60). Daher ist in den Antennen aufgrund der strukturellen Anordnung der Chlorophyllmoleküle der Energietransfer gegenüber der Elektronenabgabe bevorzugt.

Die strikte Abhängigkeit der Primärprozesse bis zur Ladungstrennung von einer hochgeordneten Struktur wird durch ihre Temperaturunabhängigkeit eindrucksvoll belegt. Sowohl der Energietransfer (HELDT, 1996, S. 55) als auch die Ladungstrennung (HELDT, 1996, S. 70) sind noch bei Temperaturen von 1 K nachweisbar. Sie unterscheiden sich damit eindeutig von chemischen Reaktionen in einer strukturlosen Umgebung, für die thermische Bewegungen der Reaktionspartner erforderlich sind und die demzufolge durch höhere Temperaturen gefördert werden (Stichwort RGT-Regel). Dieser Vergleich zeigt, dass die während des Energietransfers und der Ladungstrennung miteinander in Wechselwirkung tretenden Moleküle durch ihre Einbindung in die Proteinstrukturen des Photosystems bereits in feinsten Weise für die Reaktion aufeinander ausgerichtet sind. Zudem ist die Reaktionsfolge durch die strukturelle

Anordnung der reagierenden Komponenten innerhalb des Photosystems vorgezeichnet.

Die obige Darstellung von Absorption, Energietransfer und Ladungstrennung ersetzt u.a. das üblicherweise im Unterricht verwendete sogenannte Trichtermodell, in dem trichterförmig angeordnete Chlorophyllmoleküle die Energie ins RZ leiten (z. B. LÖWE, 1994, S. 153). Für dieses Funktionsmodell werden als Bezeichnungen „Energiesammelfalle“ oder auch „Lichtsammelfalle“ benutzt (MIRAM & SCHARF, 1997, S. 79). Folgende Probleme werden in obigen Darstellungen vermieden:

- Das Trichtermodell wird in Schulbüchern häufig als Strukturmodell (als Abbild eines Photosystems) interpretiert. Dabei ist es nur ein Funktionsmodell, das einen gerichteten Energietransfer verdeutlichen soll.
- Mit dem Trichtermodell werden Chlorophyllmoleküle unterschiedlicher Absorptionsmaxima gefordert. Einen Erklärungsansatz, worauf dies beruht, gibt es nach eigenen Untersuchungen bisher in Schulbüchern nicht. Im molekular-strukturellen Ansatz gelingt diese Erklärung zwanglos durch Hinweis auf die Bindung der Chlorophyllmoleküle an die Proteine der Antennen.
- Der Begriff „Lichtsammelfalle“ führt zusammen mit der Abbildung eines Trichters zu der falschen Vorstellung, dass das Licht auf das RZ hin gebündelt wird. Jedoch nicht das Licht, sondern die aus dem Licht gewonnene Anregungsenergie wird in das RZ geleitet. Aus diesem Grunde wird die Verwendung des Begriffs Antennenkomplex (Abb. 2) anstelle von „Lichtsammelkomplex“ vorgezogen.
- Auch die Verwendung des Begriffs „Energiesammelfalle“ ist nicht zu empfehlen, da kein Sammeln im Sinne einer Bündelung von Energiequanten stattfindet (s. o.). Der auch in diesem Beitrag verwendete Begriff „Energiefalle“ scheint dagegen eine gute Lösung, da er verdeutlicht, dass im RZ die Energie vom Organismus „eingefangen“ wird, indem sie in chemische Energie umgeformt wird.

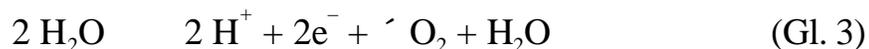
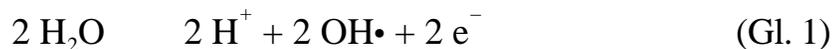
### 3.2.2 Wasseroxidation

Für den Prozess der Wasseroxidation in den Primärreaktionen der Photosynthese haben sich die in der Fachwissenschaft genutzten Begriffe „Wasserspaltung“ und „Photolyse“ auch im Unterricht der S II etabliert. Beide Begriffe erscheinen nicht uneingeschränkt geeignet.

Der Begriff „Photolyse“ („Lichtspaltung“) suggeriert, dass hierbei das Licht unmittelbar in den Prozess der Wasseroxidation eingreift. Diese Vorstellung wird durch entsprechende Formulierungen in Schulbüchern gefördert: „Die Wasserspaltung in der Photosynthese erfolgt unter Energieaufwand, durch Lichtenergie.“ (LÖWE, 1994, S. 159). Die Wasseroxidation ist jedoch nur indirekt lichtabhängig, da sie als Oxidationsmittel das oxidierte Chlorophyll P im RZ benötigt.

Die Bezeichnung „Wasserspaltung“ ist nicht uneingeschränkt zu empfehlen, da sie leicht zu Verwechslungen mit der Protolyse des Wassers führen kann. Ebenso können die Begriffe „Photolyse“ und „Protolyse“ leicht verwechselt werden. Der in diesem Beitrag verwendete Begriff „Wasseroxidation“ (LIBBERT, 1993; RENGER, 1994; NULTSCH, 1996) erscheint angemessen, da er den Vorgang korrekt beschreibt, ihn als Redoxreaktion kenntlich macht und die Bildung von O<sub>2</sub> – „die oxidierte Form des Wassers“ – impliziert.

Die Wasseroxidation wurde in der Schulliteratur häufig als rein chemischer Vorgang dargestellt, bei dem – wie bei der Elektrolyse von Wasser – ein über Hydroxylradikale verlaufender Mechanismus angegeben wird (Gl. 1 und Gl. 2), sodass in der Summe (Gl. 3) aus zwei Molekülen Wasser neben den Produkten O<sub>2</sub> und „Elektronen“ wieder ein Molekül Wasser gewonnen wird (MIRAM, 1985; MIRAM & SCHARF, 1991, S. 90-91 und Abb. 90.1; JAENICKE, 1992, S. 256; ELLENBERGER, 1993, S. 109).



Diese Art der Darstellung findet sich auch in älterer fachwissenschaftlicher Literatur (z. B. LIBBERT, 1975, S. 125; STRASBURGER, 1983, S. 239 u. 244), ist aber nach heutigem Kenntnisstand sachlich nicht korrekt und auch nicht geeignet, den Vorgang der „biologischen Wasserspaltung“ im Unterricht der Sekundarstufe II zu verdeutlichen. Freie Radikale, und insbesondere das Hydroxylradikal (OH•) als besonders aggressive Sauerstoffspezies, sind außerordentlich gefährliche Substanzen für alle Organismen, speziell für deren Membranen (MOHR & SCHOPFER, 1992, S. 181; HELDT, 1996, S. 105). Generell ist als Prinzip zu erkennen, dass der Stoffwechsel in allen Organismen darauf ausgerichtet ist, radikalische und andere aggressive Sauerstoffspezies zu vermeiden. Da dies nicht vollständig gelingt, sind vielfältige Mechanismen zu ihrer Beseitigung eingerichtet (Antioxidantien, Enzyme wie Superoxid-Dismutase), insbesondere auch im Bereich des pflanzlichen Photosyntheseap-

parates (MOHR & SCHOPFER, 1992, S. 180-182; SCHÄFER & SCHMID, 1993; HELDT, 1996, S. 104-108; STRASBURGER, 1998, S. 243f.). Eine Darstellung der Wasseroxidation mit freien Hydroxylradikalen als „Normalfall“ ist daher nicht vertretbar.

Mit Hilfe des molekular-strukturellen Ansatzes kann auf anschauliche Weise dargestellt werden, wie Pflanzen bei der Wasseroxidation in der Photosynthese die Bildung von freien Hydroxylradikalen vermeiden. Der Wasser oxidierende Komplex als Bestandteil des PS II (Abb. 2) führt die Reaktion so aus, dass kaum radikalische Zwischenstufen des Sauerstoffs entstehen. Aus 2 Wassermolekülen werden vier Elektronen abgezogen und auf einen sogenannten Mangan-Cluster aus vier eng benachbart im Komplex angeordneten Mangationen übertragen; dabei wird O<sub>2</sub> in einem Zuge freigesetzt (LIBBERT, 1993, S. 73; HELDT, 1996, S. 84ff.; RICHTER, 1998, S. 128ff.). Somit ist der Vorgang anstatt mit Gl. 3 mit Gl. 4 zu beschreiben.



Der Mangan-Cluster überträgt dann einzeln die Elektronen über einen Zwischenträger auf P<sup>+</sup> im RZ, das aufgrund seines Redoxpotentials von ca. 1,1 Volt ein ausreichend starkes Oxidationsmittel für Wasser ist. Nach der Übertragung des vierten Elektrons werden dann wieder 2 Moleküle Wasser in einem Zuge zu Sauerstoff oxidiert, sodass der Mangan-Cluster zu seiner reduzierten Form regeneriert wird. Der Cluster ist also so konstruiert, dass er Elektron für Elektron entleert, aber in einem Zuge mit 4 Elektronen aus dem Wasser wieder aufgefüllt wird. HELDT (1996, S. 87) fasst den Vorgang anschaulich zusammen: „Bildlich gesprochen wird durch den Mn-Cluster der Bedarf von vier Elektronen im RZ vorfinanziert, um dann in einem Schlag durch die Oxidation des Wassers beglichen zu werden.“. Ein ähnliches Prinzip findet sich auch in der Atmungskette bei der Wasserbildung (Sauerstoffreduktion) an der Cytochrom-Oxidase (STRYER, 1991, S. 423).

Der Wasser oxidierende Komplex löst aufgrund seiner Struktur und seiner stofflichen Zusammensetzung somit zwei Grundanforderungen, die sich aus der Verwendung von Wasser als primärem Elektronendonator in der Photosynthese höherer Pflanzen ergeben. Mit dem Mangan-Cluster als Akzeptor für 4 Elektronen (STRYER, 1991, S. 548; RENGER, 1994) vermag er zwei Wassermoleküle gleichzeitig zu oxidieren und so die O<sub>2</sub>-Bildung unter Vermeidung von Radikalen durchzuführen. Zudem ist der Wasser oxidierende Komplex dank der intermediären Speicherung von 4 Elektronen im Mangan-Cluster in der Lage, dem Vier-Elektronenvorgang der Wasseroxidation die Ein-

Die biologische Kernaussage ist also, dass die Wasseroxidation in der Photosynthese anders verläuft als eine vergleichbare chemische Reaktion im Reagenzglas. Bei Pflanzen hat sich mit dem Wasser oxidierenden Komplex eine molekulare Struktur entwickelt, die eine für den Organismus sichere Wasseroxidation ohne Freisetzung partiell reduzierter aggressiver Sauerstoffspezies wie z. B. Hydroxylradikale erlaubt. Ohne diesen Apparat würde die Wasserspaltung zur Schädigung des Organismus führen.

### 3.2.3 Elektronentransport und ATP-Bildung

Zur Besprechung des Elektronentransports und der ATP-Bildung in den Primärprozessen der Photosynthese wurde die in Abbildung 2 dargestellte Struktur der Thylakoidmembran durch Weglassen des Cyt b6/f-Komplexes vereinfacht (Abb. 3). Dadurch werden die zu zeigenden Prinzipien klarer darstellbar.

Ausgangspunkt der Betrachtungen ist der Zustand des PS II nach erfolgter Ladungstrennung (s. 3.2.1.). Der Elektronentransport innerhalb des PS II verläuft – im wesentlichen bedingt durch die Anordnung der Elektronenüberträger – quer zur Thylakoidmembran von der Lumen- zur Stromaseite (Abb.3). Mit Plastochinon ist ein in der Membran mobiler Elektronenüberträger erreicht, der im Gegensatz zu den vorgehenden kein reiner Elektronenüberträger, sondern ein Elektronen- und Protonenüberträger ist. Es nimmt daher im Zuge seiner Reduktion aus dem Stroma Protonen (die aus der Protolyse des Wassers stammen) auf. Das reduzierte Plastochinon diffundiert innerhalb der Membran zur Lumenseite und reduziert dort eine nicht Protonen übertragende Redoxkomponente, wodurch die Protonen auf der Lumenseite wieder freigesetzt werden. Anhand der Abbildung 3 soll prinzipiell deutlich werden, dass der Protonentransport an den Elektronentransport gekoppelt ist, so dass eine Vorstellung entsteht, wie Redoxenergie in ein elektrochemisches Potential umgeformt wird. Mehr Details zu den einzelnen Schritten sind in Abbildung 2 aufgeführt. [Die Kopplung von Elektronentransport und Protonentransport wird im HyperLAB über eine Animation verdeutlicht.]

Essentiell ist hierbei wiederum die Struktur der Komplexe in der Thylakoidmembran. Die Reduktion des Elektronen- und Protonenüberträgers Plastochinon durch einen reinen Elektronenüberträger am PS II ist auf der Stromaseite lokalisiert, die Oxidation des Plastochinons durch einen reinen Elektronenüberträger aber auf der Lumenseite. Dadurch wird der Elektronen- und Protonenüberträger Plastochinon zu einem Vehikel für den Protonentransport quer durch die Membran ins Lumen. Wichtige Strukturkomponenten sind somit die Reihung der Elektronenüberträger im PS II quer über die Membran.

wodurch die Elektronen aus dem Wasser zur Stromseite gelangen, die Einschaltung eines mobilen Elektronen- und Protonenüberträgers und die Lokalisierung des Oxidationsmittels für diesen Überträger auf der Lumenseite. Mit Hilfe des Mechanismus', einen mobilen Elektronen- und Protonenüberträger an der Stromseite der Thylakoidmembran unter Protonenaufnahme zu reduzieren und auf der Lumenseite unter Protonenabgabe zu oxidieren, fungiert auch der Cyt b6/f-Komplex als Protonenpumpe (Abb. 2b; HELDT, 1996, S. 97ff.).

Unter dem Prinzip, durch einen Wechsel von Elektronen- und Protonenüberträgern und reinen Elektronenüberträgern einen Protonengradienten zu erzeugen, lassen sich auch die Wasseroxidation und die NADPH-Bildung subsumieren. Der Elektronen- und Protonenüberträger Wasser reduziert auf der Lumenseite einen Elektronenüberträger (Mangan-Cluster), die Protonen werden dort frei. Der Elektronenüberträger Ferredoxin reduziert  $\text{NADP}^+$  auf der Stromseite, dort werden Protonen aus der Photolyse des Wassers für diese Reaktion verbraucht. So tragen diese beiden Reaktionen zum Aufbau des Protonengradienten bei.

Ebenso wie die Entstehung des Protonengradienten über die Thylakoidmembran auf der Anordnung der Redoxkomponenten in der Thylakoidmembran beruht, führt der Protonengradient nun nicht „logischerweise“ sofort zur ATP-Bildung und damit zur Umformung eines elektrochemischen Potentials in chemische Bindungsenergie. Vielmehr ist auch hierfür wiederum eine in bestimmter Weise quer durch die Membran angeordnete Komponente, die ATPase, erforderlich. Dazu ein Zitat aus der bahnbrechenden Arbeit von MITCHELL (1961, S. 144) zum damals postulierten Mechanismus der ATP-Bildung: “This type of mechanism differs fundamentally from the orthodox one in that it depends absolutely on a supramolecular organization of the enzyme systems concerned.” Peter Mitchell erhielt 1978 den Chemie-Nobelpreis für seinen Beitrag zum Verständnis des biologischen Energietransfers durch die Formulierung der chemiosmotischen Theorie. Andere Vorstellungen waren zu der Zeit, dass der Elektronentransport über ein energiereiches, kovalent gebundenes Zwischenprodukt zur Synthese von ATP führt (chemische Kopplung) oder dass die Energie aus den Redoxreaktionen zu einer „aktivierten Proteinkonformation“ führt, die die ATP-Synthese bewirkt (STRYER, 1991, S. 426). Anhand dieser kurzen Retrospektive wird deutlich, wie stark Erkenntnisse zur Struktur das Verständnis der ATP-Bildung mitbestimmen.

Die Umformung von Redoxenergie in ATP basiert auf dem vertikalen Elektronentransport, der in der in Abbildung 3 dargestellten verkürzten Variante die Form eines liegenden „Z“ annimmt. Hierdurch drängt sich der Vergleich mit

dem bekannten Z-Schema des Elektronentransports auf, in dem die Kette der Redoxkomponenten in einem Redoxpotential-Diagramm dargestellt wird (z.B. MOHR & SCHOPFER, 1992, S.177). Es muss klargestellt werden, dass die Form der Darstellung in Abbildung 3 nicht darauf basiert, dass das Z-Schema der Redoxpotentiale quasi in die Membran gelegt wird. Leider finden sich sogar in ansonsten erstklassigen Lehrbüchern solche Formulierungen (z.B. MOHR & SCHOPFER, 1992, S. 183). Vielmehr tragen die Darstellungen in den Abbildungen 2 und 3 einzig den bekannten Strukturen der Thylakoidmembran Rechnung und sind nicht eine nach ihren Redoxpotentialen geordnete Reihung der Redoxkomponenten. Der Unterschied zwischen Z-Schema und Abbildung 3 wird sofort deutlich, wenn man die Lage von  $P^*$ , der Komponente mit dem stärksten Reduktionspotential, nahe der Lumenseite (also „unten“) und dem Plastochinon als Komponente mit einem mittleren Reduktionspotential an der Stromaseite (also „oben“) betrachtet. Im Z-Schema der Redoxpotentiale ist ihre relative Lage genau umgekehrt.

Im Z-Schema von Schulbüchern wird die ATP-Bildung in der Regel an einer bestimmten Stelle des Elektronentransportes lokalisiert und damit mechanistisch und energetisch einem bestimmten Redox-Schritt zugeordnet. Gleichzeitig wird die Mitchell-Theorie als Mechanismus behandelt. Die Hauptkennzeichen dieser Theorie sind aber, dass ATP „delokalisiert“ von der Elektronentransportkette am ATPase-Komplex gebildet wird und dass Redoxenergie nicht unmittelbar, sondern über die Zwischenform eines elektrochemischen Potentials in die ATP-Bildung eingeht. Daher ist auf jeden Fall deutlich zu machen, dass das Z-Schema eine rein energetische Betrachtungsweise darstellt. Allerdings hat es in dieser Hinsicht den Nachteil, keine vollständige Energiebilanz geben zu können, da nur die Redoxpotentiale, nicht aber die im ATP konservierte Energie berücksichtigt wird. In Teil 2 der Ausarbeitungen zur Photosynthese in der S II (IDB 8, 1999) wird daher eine auf die Abbildung 3 abgestimmte Energiebilanz der Primärreaktionen vorgestellt werden. Ferner soll darin neben einer Energiebilanz auf organismischer Ebene der „Sinn“ der zahlreichen Energieumformungen für den Organismus interpretiert werden.

#### **4 Schlussbemerkungen**

Der molekular-strukturelle Ansatz zur Behandlung der photosynthetischen Primärreaktionen in der S II erlaubt die konsequente Beibehaltung der Struktur-Funktionsbetrachtung von der organismischen bis zur molekularen Ebene. Die zahlreichen Energieumformungen können daher von den Schülern als dem

Mit Hilfe dieses Ansatzes kann es gelingen, das „spezifisch Biologische“ in den Primärreaktionen schärfer als bisher herauszuarbeiten. Die biologischen Kernaussagen sind nicht nur die Energieumformungen selbst, sondern insbesondere wie der Organismus diese Prozesse in einer für ihn verträglichen Form effektiv durchführt. Photosynthese sollte und kann in ihrem Ablauf nicht nur als ein Prozess zwangsläufig ablaufender physiko-chemischer Ereignisse dargestellt werden. Zwar gilt selbstverständlich der Grundsatz, dass alle Vorgänge in Organismen den Gesetzen der Chemie und Physik gehorchen. Viele Reaktionen der Primärprozesse verlaufen aber auf Grund ihrer Strukturgebundenheit nicht so ab, wie es aus vergleichbaren Reaktionen im Reagenzglas bekannt ist oder vorausgesagt werden könnte. Und häufig werden sie erst in ihrem strukturgebundenen Ablauf für den Organismus verträglich, z.B. indem toxische Zwischenprodukte vermieden werden.

Die Strukturkomponenten der Thylakoidmembran sorgen für den „richtigen Ablauf“ einer Reaktion, indem sie Reaktionsfolgen vorgeben, mit Kofaktoren und Pigmenten in Wechselwirkung treten, die Richtung des Transports von chemischen Komponenten über die Thylakoidmembran vorgeben und insbesondere auch Reaktionsgeschwindigkeiten aufeinander abstimmen (MITCHELL, 1961, S. 145; MÄNTELE, 1990, S. 93). Wie an den Beispielen Energietransfer und Ladungstrennung dargestellt, entscheidet häufig die Geschwindigkeit darüber, ob eine Reaktion in einer Energieverwertung oder -entwertung für den Organismus endet.

Es wird vorgeschlagen, dass Struktur-Funktionsbeziehungen auf molekularer Ebene ein Kernthema des Photosynthese-Unterrichts in der S II sein sollten. Eine auf „Chemie“ reduzierte Darstellung kann dem biologischen Ereignis Photosynthese nicht gerecht werden.

## Zitierte Literatur

- ANGERHOFER, A. (1994): Die Primärprozesse der Photosynthese. Aktuelle Fragestellungen und Experimente. PdN-Ch **43** (3), 2-13.
- BEISENHERZ, W. (1992): Lichtabhängige Reaktion der Photosynthese – Modellversuche. PdN-B **41** (8), 15-20.
- ELLENBERGER, W. (1993): Ganzheitlich-kritischer Biologieunterricht. Für das Leben lernen. Cornelsen, Berlin.
- HELDT, H.W. (1996): Pflanzenbiochemie. Spektrum, Heidelberg.
- HÖLZENBEIN, S. (1998): HyperLAB – ein offenes Internet-Projekt für die Biologie. MNU **51** (8), 478-484.
- JAENICKE, J. (1992): Materialienhandbuch Kursunterricht Biologie. Band 2, Stoffwechselbiologie. Aulis, Köln.
- LAWLOR, D.W. (1990): Photosynthese. Stoffwechsel – Kontrolle – Physiologie. Thieme, Stuttgart.

- LIBBERT, E. (1993): Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 5. Auflage. G. Fischer, Jena.
- LÖWE, B. [Hrsg.] (1994): Vita 1. Ein Lehr- und Arbeitsbuch für die Kollegstufe. Genetik, Stoffwechsel, Ökologie. Buchner, Bamberg.
- MÄNTELE, W. (1990): Photosynthese. Reaktionsmechanismen und Strukturen bei den Primärvorgängen. *BiuZ* **20**, 85-93.
- MIRAM, W. (1985): Anmerkungen zur Behandlung der Photosynthese im Unterricht der Sekundarstufe II. *PdN-B* **34** (2), 1-3.
- MIRAM, W & K.H. SCHARF [Hrsg.] (1991): Biologie heute SII. Schroedel, Hannover.
- MIRAM, W & K.H. SCHARF [Hrsg.] (1997): Biologie heute SII. Schroedel, Hannover.
- MITCHELL, P. (1961): Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. *Nature* **191**, 144-148
- MOHR, H. & P. SCHOPFER (1992): Pflanzenphysiologie. 4. Auflage. Springer, Berlin.
- NOBEL, P.S. (1991): *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego.
- NULTSCH, W. (1996): Allgemeine Botanik. 10. Auflage. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- RENGER, G. (1994): Biologische Wasserspaltung durch Sonnenlicht im Photosyntheseapparat. *ChiuZ* **28**, 118-130.
- RICHTER, G. (1996): Biochemie der Pflanzen. Thieme, Stuttgart.
- RICHTER, G. (1998): Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. 6. 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.
- SCHÄFER, C. & V. SCHMID (1993): Pflanzen im Lichtstreß. Überleben durch biochemische Schutz- und Reparaturmechanismen. *BiuZ* **23**, 55-62.
- STRASBURGER Lehrbuch der Botanik (1983): Bearbeitet von Denffer, Ziegler, H., Ehrendorfer, F. & Bresinsky, A. 32. Auflage. Fischer, Stuttgart.
- STRASBURGER Lehrbuch der Botanik (1998): Bearbeitet von Sitte, P., Ziegler, H., Ehrendorfer, F. & Bresinsky, A. 34. Auflage. Fischer, Stuttgart.
- STRYER, L. (1991): Biochemie. Spektrum, Heidelberg.

**Verfasser:** Privatdozent Dr. Rainer Eising, Institut für Botanik der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster, Schloßgarten 3, 48149 Münster, E-mail: eising@uni-muenster.de; Dr. Stefan Hölzenbein, Institut für Didaktik der Biologie der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster, Fliednerstr. 21, 48149 Münster, E-mail: hoelzenbein@uni-muenster.de; Andrea Preuß, Studienseminar für das Lehramt für die Sekundarstufe II, Beethovenstr. 29, 48431 Rheine, E-mail: Preuss-Muenster@t-online.de