

## Woher stammt das Wasser in der Summgleichung der Photosynthese?

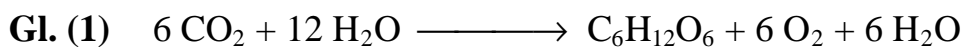
Rainer Eising und Stefan Hölzenbein

### **Kurzfassung**

*Die Summgleichung der Photosynthese wird in Schulbüchern generell um 6 mol Wasser erweitert, um die Herkunft des Sauerstoffgases aus dem Wasser zu verdeutlichen. Bei den Erklärungen, auf welchem Wege die 6 mol Wasser auf der rechten Seite der Gleichung in der Pflanze entstehen, kommt es jedoch fast immer zu ungenauen, unverständlichen oder sachlich falschen Darstellungen und Schlussfolgerungen. Die hier vorgestellte Zusammenfassung von Wasserbildung und -verbrauch erlaubt eine widerspruchsfreie Darstellung der Wasserumsätze in der Photosynthese höherer Pflanzen.*

## **1 Einleitung**

Die Stoffumsätze in der Photosynthese höherer Pflanzen werden im Unterricht der Sekundarstufe II (S II) meist durch eine erweiterte Summgleichung (Gl. 1) beschrieben, in der Wasser auf beiden Seiten erscheint.



Hauptargument für diese Form ist, dass sie die Entstehung der 6 mol Sauerstoffgas aus dem Wasser verdeutlichen kann (BETZ, 1984; ELLENBERGER, 1993; BAYRHUBER & KULL, 1998). Als Konsequenz aus der Erweiterung ist aber zu klären, woher das Wasser auf der rechten Seite der Gl. 1 stammt. Als Wasser bildender Vorgang wird in Schulbüchern, aber auch in einer Reihe von Universitätslehrbüchern, der Calvinzyklus angegeben, dessen Summgleichung entsprechend mit einer Nettobildung von 6 mol Wasser formuliert wird (GOTZLER, 1985; BEISENHERZ, 1992; JAENICKE, 1992; MOHR & SCHOPFER, 1992; MIRAM & SCHARF, 1997; BAYRHUBER & KULL, 1998; STRASBURGER, 1998; BICKEL et al., 2000; SOLBACH, 2000).

Im Gegensatz dazu werden von anderen Autoren die Sekundärreaktionen mit einem Wasserverbrauch und die Primärreaktionen mit einer Wasserbildung formuliert (ROBINSON & WALKER, 1981; STRYER, 1991; LIBBERT, 1993; RENGER, 1994; RICHTER, 1998). Der vorliegende Beitrag legt dar, dass diese zu vielen Schulbüchern widersprüchlichen Formulierungen korrekt sind. Wie Abb. 1 zusammenfassend zeigt, wird Wasser in den Primärreaktionen gebildet, in den Sekundärreaktionen verbraucht.

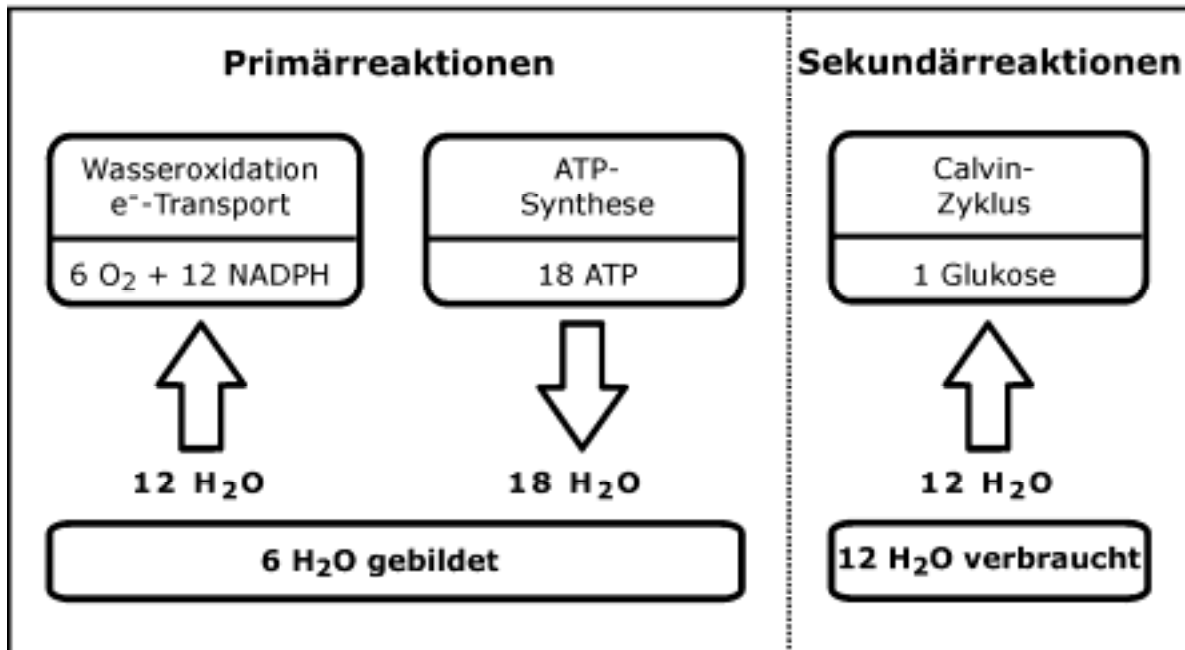
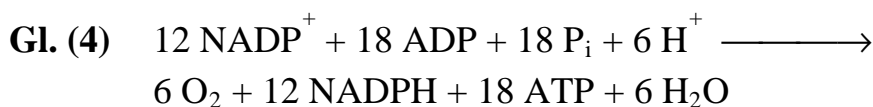
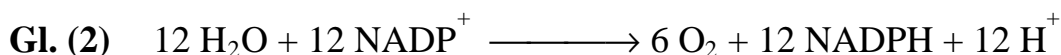


Abb. 1: Wasserbildung und -verbrauch in der Photosynthese höherer Pflanzen.

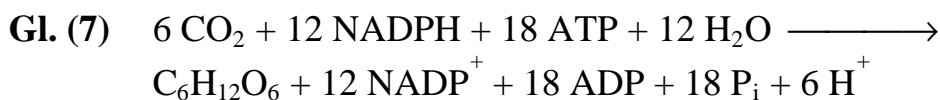
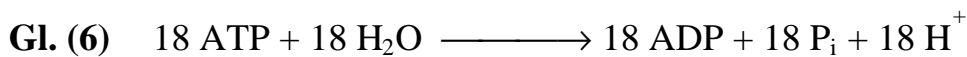
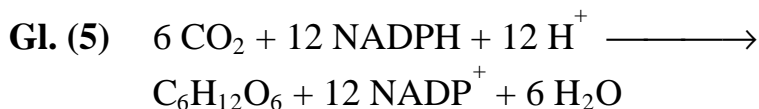
## 2 In den Primärreaktionen werden pro Mol Glukose 6 mol Wasser gebildet

Zur Bildung von 1 mol Glukose (Assimilation von 6 mol  $\text{CO}_2$ ) benötigt der Calvinzyklus 12 mol NADPH und 18 mol ATP aus den Primärreaktionen. Für die NADPH-Bildung werden 12 mol Wasser verbraucht (Gl. 2), bei der ATP-Synthese werden 18 mol Wasser frei (Gl. 3;  $\text{P}_i = \text{HPO}_4^{2-}$ ). In der Summe ergibt sich eine Nettobildung von 6 mol Wasser in den Primärreaktionen (Gl. 4; Abb. 1).



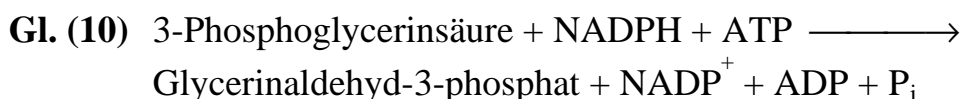
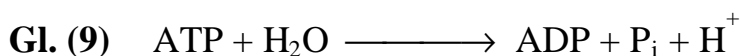
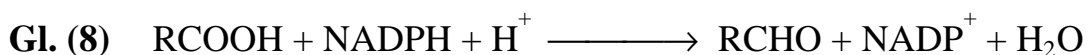
### 3 In den Sekundärreaktionen werden pro Mol Glukose 12 mol Wasser verbraucht

Die Reduktion von 6 mol  $\text{CO}_2$  auf die Oxidationsstufe der Zucker (Aldehyde) mit NADPH als Reduktionsmittel ist prinzipiell mit der Bildung von 6 mol Wasser verbunden (Gl. 5). Da aber gleichzeitig für die Hydrolyse von 18 mol ATP 18 mol Wasser verbraucht werden (Gl. 6), ergibt sich in der Summgleichung der  $\text{CO}_2$ -Assimilation ein Verbrauch von 12 mol Wasser für die Synthese von 1 mol Glukose (Gl. 7; Abb. 1).



Der Wasserverbrauch von 12 mol pro Mol Glukose leitet sich aus den Einzelreaktionen des Calvinzyklus wie folgt ab: 6 mol für die Hydratisierung von 6 mol 2-Carboxy-3-keto-arabinitol-1,5-bisphosphat; 2 mol für die Hydrolyse von 2 mol Fruktose-1,6-bisphosphat zu Fruktose-6-phosphat (für die Regeneration von Ribulose-1,5-bisphosphat); 2 mol für die Hydrolyse von 2 mol Sedoheptulose-1,7-bisphosphat zu Sedoheptulose-7-phosphat; 1 mol für die Hydrolyse von 1 mol Fruktose-1,6-bisphosphat zu Fruktose-6-phosphat (als Vorstufe für Endprodukt Glukose); 1 mol für die Hydrolyse von 1 mol Glukose-6-phosphat zu Glukose (Endprodukt).

Wasser bildende Reaktionen finden im Calvinzyklus nicht statt, obwohl Gl. 5 dem zu widersprechen scheint. Denn die prinzipiell mit einer Wasserbildung verbundene Reduktion einer Carbonsäure zum Aldehyd (Gl. 8) ist im Calvinzyklus mit einer ATP-Hydrolyse und demzufolge mit einem äquimolaren Verbrauch von Wasser verbunden (Gl. 9). Daher wird bei der Reduktion der 3-Phosphoglycerinsäure (über die Zwischenstufe der 1,3-Bisphosphoglycerinsäure) netto weder Wasser verbraucht noch gebildet (Gl. 10).



## 4 Konsequenzen für die Darstellung der Photosynthese in der Sekundarstufe II

Viele Schulbücher der Sekundarstufe II erreichen formal einen Verbrauch von Wasser in den Primär- und eine Bildung in den Sekundärreaktionen dadurch, dass die Wasserumsätze bei der Synthese und Hydrolyse von ATP unberücksichtigt bleiben. So wird z.B. bei der häufig detailliert dargestellten Gl. 10 eine Wasserbildung formuliert. Da Formeln und Schemata zur Photosynthese in der Sekundarstufe II generell mit ATP-Beteiligung formuliert werden, sollten auch die entsprechenden Wasserumsätze erscheinen. Dann bleiben die Formeldarstellungen innerhalb der Stoffwechselbiologie in sich konsistent und nachvollziehbar für Schüler, die vorher die ATP-Spaltung als Hydrolyse kennen gelernt haben. Zudem zeigt eine Reihe von Beispielen in der Unterrichtsliteratur, dass eine Vernachlässigung des Wasserverbrauchs bei den ATP-Hydrolysen zu Folgefehlern und Widersprüchen führt, wenn Reaktionen des Calvinzyklus im Detail besprochen werden.

Falls im Unterricht auf genauere Angaben zur Herkunft des Wassers in der erweiterten Summengleichung (Gl. 1) verzichtet wird, sollte der Calvinzyklus nicht weiterhin als der Wasser bildende Vorgang genannt werden. Denn Pflanzen führen diesen Stoffwechselweg mit phosphorylierten Intermediaten und demzufolge mit einem Wasserverbrauch durch, dessen Höhe allerdings von der Art des jeweiligen Endproduktes abhängt. Auf jeden Fall sollten die Sekundärreaktionen daher nicht als Vorgang dargestellt werden, mit dem der pflanzliche Organismus „Wasser für andere Zwecke zur Verfügung“ (SOLBACH, 2000) stellt.

Als Erklärung für die 6 mol Wasser auf der rechten Seite in Gl. 1 wäre etwa folgende Aussage geeignet: „In den auf die Wasseroxidation folgenden Prozessen kommt es zu Reaktionen mit Wasserbildung und -verbrauch, die zu einem Nettoertrag von 6 mol Wasser pro Mol Glukose führen.“ Diese Formulierung trägt darüber hinaus dem Umstand Rechnung, dass auch die erweiterte Summengleichung (Gl. 1) nicht den vollständigen Wasserumsatz in der Photosynthese widerspiegelt (vgl. Abb. 1).

### Zitierte Literatur

- BAYRHUBER H. & U. KULL [Hrsg.] (1998): Linder Biologie. Lehrbuch für die Oberstufe. Schroedel, Hannover.
- BEISENHERZ, W. (1992): Lichtabhängige Reaktion der Photosynthese – Modellversuche. PdN-B 41 (1), 15-20.

- BETZ, P. (1984): Die Photosynthese als Black-box-System. NiU-B **32** (1), 20-26.
- BICKEL, H., R. CLAUS, G. HAALA & G. WICHERT (2000): *Natura, Biologie für Gymnasien*, Band 3a. 1. Auflage. Klett, Stuttgart.
- ELLENBERGER, W. (1993): *Ganzheitlich kritischer Biologieunterricht. Für das Leben lernen*. Cornelsen, Berlin.
- GOTZLER, H. (1985): Die Dunkelreaktionen der Photosynthese. PdN-B **34** (1), 28-31.
- JAENICKE, J. (1992): *Materialienhandbuch Kursunterricht Biologie*. Band 2, Stoffwechselbiologie. Aulis, Köln.
- LIBBERT, E. (1993): *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*. 5. Auflage. G. Fischer, Jena.
- MIRAM, W. & K.-H. SCHARF [Hrsg.] (1997): *Biologie heute S II*. Schroedel, Hannover.
- MOHR, H. & P. SCHOPFER (1992): *Pflanzenphysiologie*. 4. Auflage. Springer, Berlin.
- RENGER, G. (1994): Biologische Wasserspaltung durch Sonnenlicht im Photosyntheseapparat. ChiuZ **28** (3), 118-130.
- RICHTER, G. (1998): *Stoffwechselfysiologie der Pflanzen*. Thieme, Stuttgart.
- ROBINSON, S.P. & D.A. WALKER (1981): Photosynthetic Carbon Reduction Cycle. In: M.D. HATCH & N.K. BOARDMAN [Hrsg.]: *The Biochemistry of Plants*, Vol. 8, Photosynthesis. Academic Press, 193-236.
- SOLBACH, H. (2000): *Vita nova. Biologie für die Sekundarstufe II*. Buchner, Bamberg.
- STRASBURGER *Lehrbuch der Botanik* (1998): Bearbeitet von SITTE, P., ZIEGLER, H., F.EHRENDORFER & A. BRESINSKY. 34. Auflage. G. Fischer, Stuttgart.
- STRYER, L. (1991): *Biochemie*. Spektrum, Heidelberg.

**Verfasser:** Privatdozent Dr. Rainer Eising, Hopstener Str. 45, 49509 Recke. E-Mail: [Rainer.Eising@t-online.de](mailto:Rainer.Eising@t-online.de), Tel.: 05453/3265; Dr. Stefan Hölzenbein, Institut für Didaktik der Biologie der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster, Fliednerstr. 21, 48149 Münster; [hoelzenbein@uni-muenster.de](mailto:hoelzenbein@uni-muenster.de)