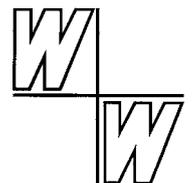


# **ÜBER DIE GESCHAFFENE VIELFALT DER LICHTENERGIE- NUTZUNG DES LEBENS**

Boris Schmidtgall



Juli 2025



# Inhalt

1. Einleitung .....	3
2. Photosynthese: Effiziente Energieumwandlung unter ungünstigen Bedingungen .....	3
3. Photosyntheseapparate: Struktur und Funktion .....	6
3.1 Chlorophyll-basierte Photosyntheseapparate .....	6
3.1.1 Oxygene Photosyntheseapparate .....	6
3.1.2 Anoxygene Photosyntheseapparate .....	9
3.2 Rhodopsin-basierte Photosyntheseapparate .....	10
4. Diskussion: Evolution oder Schöpfung? .....	12
4.1 LHCs und Chromophore .....	12
4.2 Ursprung von Photosystemen und Photosyntheseapparaten .....	13
5. Abschließende Bemerkung .....	14
6. Literatur .....	15
Glossar .....	15

Titelbild: AdobeStock

# Über die geschaffene Vielfalt der Lichtenergienutzung des Lebens

Boris Schmidtgall

## 1. Einleitung

In ihrem Bemühen, das Phänomen des Lebens zu verstehen, gebrauchten die Gründungsväter der modernen Wissenschaft das Bild zweier von Gott gegebener Bücher: Einerseits das Buch der Natur und andererseits das Buch der schriftlichen Offenbarung Gottes – die Bibel. Aus dieser Sicht ergibt sich zwangsläufig, dass es auffällige Parallelen zwischen den beiden Büchern geben muss, da sie von demselben Autor stammen. Ein wichtiges Prinzip des schöpferischen Handelns Gottes, das in der Heiligen Schrift geoffenbart wird, ist die getrennte Erschaffung von grundlegend verschiedenen Lebensformen („geschaffene Arten“ bzw. *Grundtypen*). Daraus ergibt sich, dass es keine stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen diesen erschaffenen Arten (Grundtypen) gibt. Diese zentrale Lehre des biblischen Schöpfungsberichtes wurde von Charles DARWIN und seinen Nachfolgern grundlegend in Frage gestellt, die als vermeintlich plausibleres Gegenkonzept die *rein natürliche Entstehung* des Lebens und der Arten (d. h. ohne göttliches Zutun) verbreitet haben. Aus diesem Konzept folgt zwangsläufig, dass das Leben aus toter Materie entstanden sein muss, und dass es möglich sein sollte, alle Organismen sinnvoll in einem „Stammbaum aller Lebewesen“ anzuordnen. Dies ist auch die Motivation hinter zahlreichen Versuchen, den hypothetischen Urganismus „LUCA“ (*last universal common ancestor*) zu rekonstruieren, von dem alle heutigen Organismen abgeleitet sein sollen (MOODY et al. 2024).

Von zentraler Bedeutung ist hierbei der Energiestoffwechsel, da dieser ein grundlegender Bestandteil aller Organismen ist. Der Vergleich verschiedener Arten der Energieverwertung kann daher hilfreiche Informationen zur Beantwortung der Frage liefern, ob diese Systeme der Energieumwandlung durch Schöpfung oder durch Evolution besser zu verstehen sind. Die primäre und bei weitem wichtigste Art der Energieumwandlung ist die Photosynthese. Interessanterweise gibt es in der Natur mehrere Typen von *Photosyntheseapparaten* (PA), die sowohl Ähnlichkeiten als auch markante Unterschiede in ihrer Beschaffenheit und Funktionsweise aufweisen. Wie lässt sich dies im Hin-

## Kompakt

Die Fähigkeit, Lichtenergie für lebenswichtige Funktionen nutzbar zu machen, ist eine grundlegende Eigenschaft, die in allen Domänen<sup>1</sup> des Lebens zu finden ist. Sie beruht auf einer Reihe verschiedener Lichtsammelproteine bzw. Proteinensembles, die Lichtenergie in andere Energieformen umwandeln können. Der Vergleich dieser Energieumwandlungssysteme bei verschiedenen Gruppen von Lebewesen offenbart eine reiche Vielfalt und auffallende Unterschiede in der Struktur und Funktion dieser Nanomaschinen. Das anhaltende Scheitern von Versuchen, diese Proteine und makromolekularen Systeme in evolutionären Stammbäumen anzuordnen, bestätigt die Annahme, dass die verschiedenen Arten von komplexen Lichtsammlsystemen ein auffälliges Beispiel für eine von Gott geschaffene Vielfalt darstellen.

blick auf die Frage nach dem Ursprung der Organismen auf unserem Planeten interpretieren?

Von den etwa 100.000 TW (1 Terawatt = 1 Billion Watt) Energie, die das Sonnenlicht liefert, wandeln photosynthetisierende Organismen 150 TW in chemische Energie in Form von organischen Molekülen um. Das ist mehr als das Zehnfache der Energie, die die Menschheit derzeit weltweit verbraucht. Etwa die Hälfte der umgewandelten Sonnenlichtenergie entfällt auf Meeresorganismen (FALKOWSKI 1994). Lichtenergie ist also eine absolut zentrale unverzichtbare Grundlage der komplexeren Lebewesen (mit Ausnahme einiger Prokaryoten). Man kann hier einen Anklang an das Wort Gottes sehen, denn der erste Schöpfungsbefehl Gottes im Zuge der Erschaffung der Welt lautet: „Es werde Licht!“ (1. Mose 1,3)

## 2. Photosynthese: Effiziente Energieumwandlung unter ungünstigen Bedingungen

Die Photosynthese ist ein Prozess, bei dem ein Organismus Lichtenergie einfängt, in Form von energiereichen chemischen Stoffen speichert und die gespeicherte Energie zum Antrieb energieintensiver zellulärer Prozesse nutzt (BLANKENSHIP 2014). Die Fähigkeit von Organismen, Lichtenergie in chemische Energie umzuwandeln, beruht auf hochkomplexen und effizienten molekularen Maschinen, den sogenannten *Photosystemen* (PS).

<sup>1</sup> Die Domänen des Lebens sind die Prokaryoten, Archaeen und Bakterien, sowie die Eukaryoten (Lebewesen, deren Zellen einen echten Zellkern besitzen).

Abkürzung	Erläuterung
ATP	Adenosintriphosphat
LHC	Lichtsammelkomplex
NADPH	Nicotinamid-Adenin-Dinukleotid-Phosphat
PA	Photosyntheseapparat
PS	Photosystem
RZ	Reaktionszentrum
OEC	oxygen evolving complex

Tab. 1 Übersicht der in diesem Artikel verwendeten Abkürzungen.

In diesen Proteinkomplexen findet die Extraktion von Energie aus Photonen statt. Diese Energie wird genutzt, um Ionenpumpen anzutreiben, die sich in Membranen befinden, und so ein chemisches Potenzial in Form von *Transmembrangradienten* aufzubauen – ein Prozess, der als *Energiekopplung* bezeichnet wird. Mit Hilfe anderer molekularer Maschinen (z. B. ATP-Synthasen) kann der Gradient in molekulare Energieäquivalente (z. B. ATP und NADPH/H<sup>+</sup>) umgewandelt und im gesamten Organismus zur Ausführung lebenswichtiger Funktionen (Wahrnehmung, Bewegung usw.) verwendet werden. Die Gesamtheit der PS und der energieumwandelnden molekularen Maschinen wird als *Photosyntheseapparat* (PA) bezeichnet.

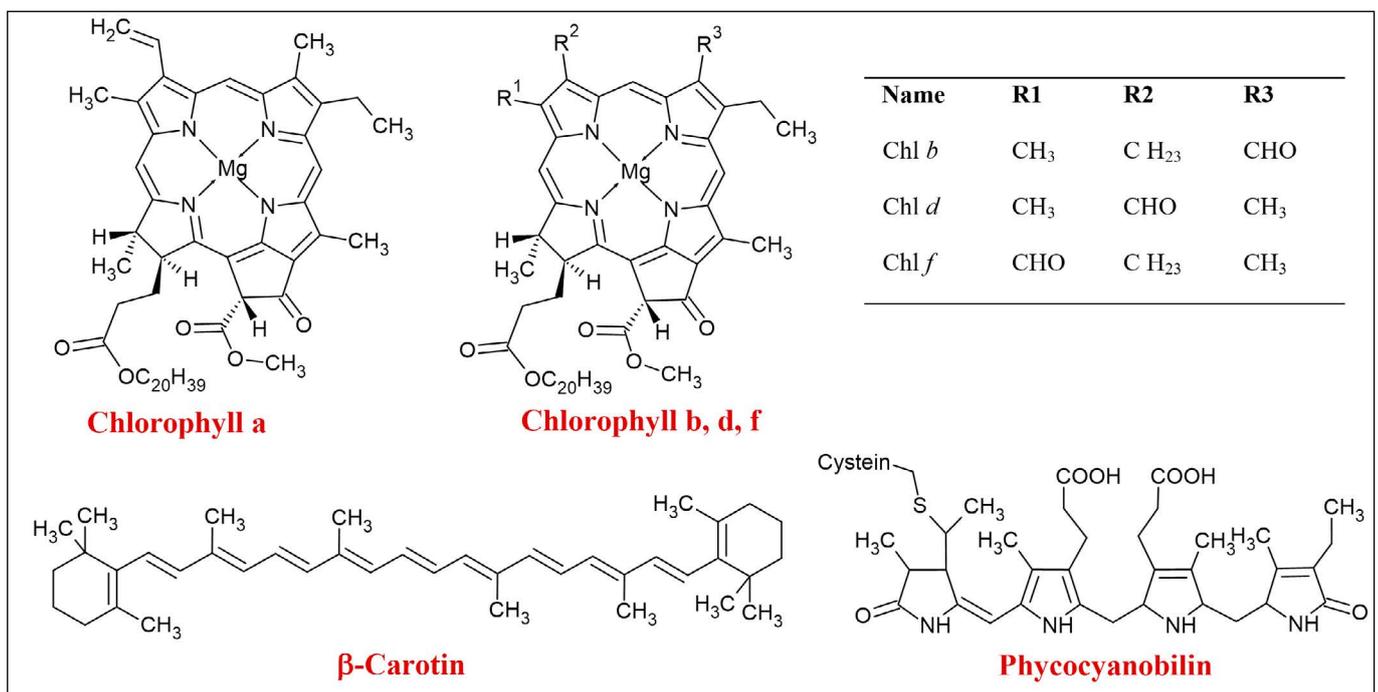
Der Vorgang der Photosynthese ist mit einer Reihe grundlegender physikalisch-chemischer Probleme konfrontiert, deren Lösungen je nach den Anforderungen des jeweiligen Organismus sehr unterschiedlich sind. Dies hängt im Wesentlichen von dem Lebensraum ab, in dem ein Organismus lebt, also von den konkret dort vorherrschenden Umweltbedingungen.

Bei Licht handelt es sich um eine verdünnte Form der Energieübertragung (geringere An-

zahl an Photonen pro Raum bzw. Zeit), die je nach ökologischer Nische ganz unterschiedliche Intensitäten haben kann. Die Blätter von hohen Bäumen sind einer viel höheren Lichtintensität ausgesetzt als die von kleinen Pflanzen auf dem Waldboden. Aus diesem Grund verfügen viele *phototrophe* (d. h. zur Photosynthese fähige) Organismen über unterschiedlich gestaltete Vorrichtungen zur Konzentration der Lichtenergie: die *Lichtsammelkomplexe* (LHC = *light harvesting complex*). Dabei handelt es sich um Proteine, die wie ein Mantel um das PS angeordnet sind und lichtabsorbierende Moleküle (*Antennenpigmente*) in hoher Dichte enthalten, die die Exzitonenergie\* zum Reaktionszentrum des PS leiten. Die Moleküle werden aufgrund ihrer intensiven Färbung, die durch große Extinktionskoeffizienten (ca. 100.000 M<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>) hervorgerufen wird, auch als *Chromophore* bezeichnet. Nach STRYER et al. ist dies einer der höchsten Extinktionskoeffizienten, die bisher für kleine Moleküle bekannt sind (BERG et al. 2007). Der Wellenlängenbereich, in dem die häufigsten Chromophore (Chlorophyll a, s. Abb. 1) in phototrophen Organismen Licht absorbieren (Wellenlänge  $\lambda$ ), liegt bei 400–700 nm. Neben den Chlorophyllen kommen auch offenkettige Tetrapyrrole (Biline,  $\lambda_{\max} = 550\text{--}650$  nm) und Carotinoide ( $\beta$ -Carotin, Lutein,  $\lambda_{\max} = 400\text{--}500$  nm) als Chromophore in Organismen vor.

Physikalische Effekte wie Lichtbrechung und -streuung stellen für aquatische (wasserlebende) phototrophe Organismen eine Herausforderung dar. Im Wasser nimmt nämlich die Lichtintensität mit zunehmender Tiefe rasch ab. Das grüne Schwefelbakterium, das in einer Tiefe von 80 m gedeihen kann, gilt als Rekord-

Abb. 1 Chemische Strukturformeln verschiedener Chromophore in phototrophen Organismen.



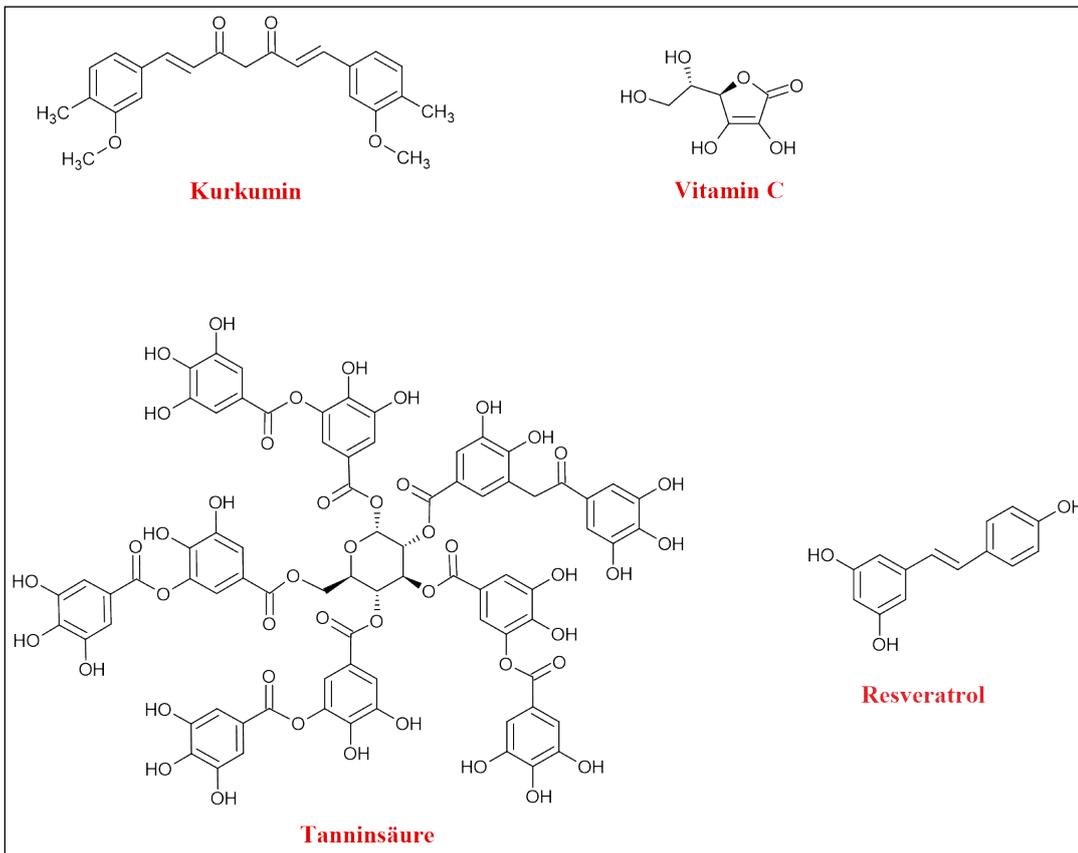


Abb. 2 Strukturformeln einiger Antioxidanzien, die in Pflanzen vorkommen.

halter unter den phototrophen Organismen (OVERMANN et al. 1992). Unter diesen Bedingungen empfängt ein einzelnes Bakterium etwa 300 Photonen pro Sekunde, verglichen mit  $10^{16}$  Photonen pro Sekunde für das Blatt einer normalen Pflanze auf der Erdoberfläche (SCHOLES et al. 2011). Da rotes Licht von vielen lebenden Organismen an der Wasseroberfläche absorbiert wird und blaues Licht stark gestreut wird, dringt nur grünes Licht tiefer ins Wasser ein. Aus diesem Grund gibt es viele Algen und Mikroorganismen, deren LHCs mit speziellen Carotinoiden als Antennenpigmenten ausgestattet sind (z. B. Fucoxanthin,  $\lambda_{\max} = 450\text{--}560$  nm, und Peridinin,  $\lambda_{\max} = 430\text{--}500$  nm), deren Absorptionsmaxima im „grünen“ Wellenlängenbereich liegen (PAPAGIANNAKIS et al. 2005; POLIVKA et al. 2007). Typischerweise werden LHCs mit Energietrichtern verglichen, in denen die Chromophore zweckmäßig angeordnet sind: Pigmente im äußeren Bereich absorbieren eher kurzwelliges Licht, Pigmente im inneren Bereich eher langwelliges Licht. Der Grund für diese Anordnung ist der Bedarf an energetischen Abwärtsprozessen<sup>2</sup>, die die Energie zum Reaktionszentrum der Photosysteme (z. B. Chlorophylle) leiten. Bei jeder Übertragung von Exzitonenenergie zwischen zwei Pigmentmolekülen kommt es zu kleinen Energieverlusten, die den Gesamtprozess irreversibel machen (BLANKENSHIP 2014).

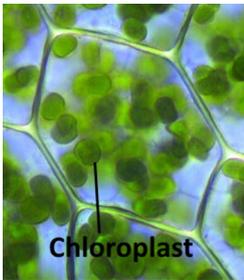
Die Anzahl der Pigmentmoleküle in LHCs ist in Organismen sehr unterschiedlich und

reicht von einigen Dutzend bis zu über Tausend (BLANKENSHIP 2014). Durch die Konzentration der Energie in den LHCs kann das entscheidende Ereignis der Photosynthese mit deutlich größerer Häufigkeit (ca. 100-fach) stattfinden: der chemische Prozess im Reaktionszentrum (RZ) wird auch als *Exzitonenfalle* bezeichnet, da hier die durch physikalische Prozesse konzentrierte Energie durch eine chemische Umwandlung eingefangen wird. Darauf wird im nächsten Abschnitt näher eingegangen.

Licht als Energiequelle hat jedoch auch eine Kehrseite: Es verursacht die Bildung reaktiver Spezies wie *Singulett-Sauerstoff*<sup>2</sup> oder verschiedener *Radikale*<sup>2</sup>, weshalb ein wirksamer Schutz vor Schäden für das Funktionieren der Photosyntheseapparate (PAs) unerlässlich ist. Pflanzen sind meist einer besonders hohen und konstanten Lichtintensität ausgesetzt. Daher haben sie einen erhöhten Bedarf an chemischen Verbindungen, welche reaktive Spezies neutralisieren. Zusätzlich zu ihrer Funktion als Antennenpigmente (zum Einfangen von Lichtenergie) wirken Carotinoide auch als Antioxidantien.<sup>2</sup> Sie quenchen<sup>2</sup> Chromophore, die durch Exzitation (Anregung) in den Triplett-Zustand übergehen, und sie neutralisieren auch Singulett-Sauerstoff und Radikale.

Die Schutzfunktion von Vitamin C ist besonders wichtig für die PA von Pflanzen.

<sup>2</sup> Antioxidantien sind chemische Verbindungen, welche die Oxidation anderer Substanzen verlangsamen bzw. verhindern.



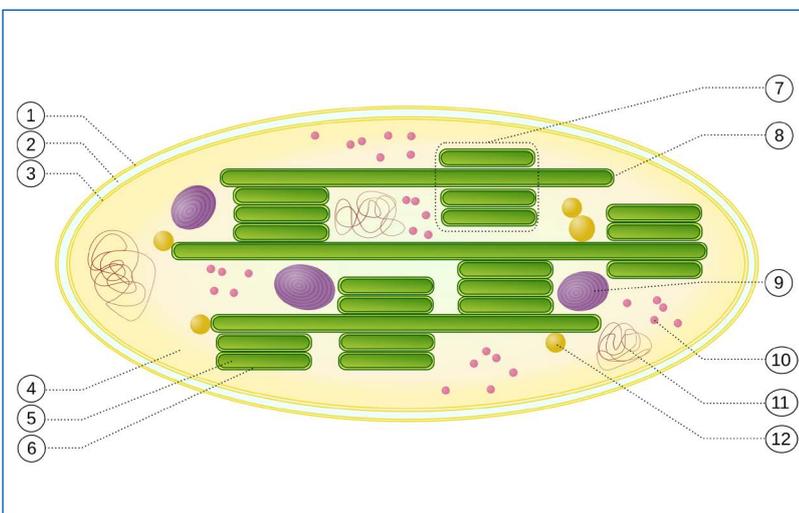
**Abb. 3** Chloroplasten in einer Blattspreizenzelle eines Laubmooses unter dem Mikroskop. (Nach Kristian Peters - Fabelfroh, CC BY-SA 3.0)

Vitamin C wird gezielt in die Chloroplasten importiert und dort angereichert, um reaktive Sauerstoffspezies abzufangen (Li et al. 2020). Darüber hinaus finden sich in Pflanzen viele antioxidativ wirkende Stoffe, die in der Natur in sehr großer Menge vorkommen (Abb. 2). Bekannte Beispiele hierfür sind Inhaltsstoffe von Wein (Resveratrol, Gerbsäure), Zimt (Cumarine, Zimtsäure) und das beliebte Gewürz Curcumin aus der Kurkuma-Pflanze. Darüber hinaus müssen alle Bestandteile der PA ständig repariert werden, denn trotz des gründlichen Schutzes durch Antioxidantien gibt es viele Schäden an den empfindlichen Bestandteilen. Es ist nicht überraschend, wie BLANKENSHIP (2014) dies kommentiert: „Antennensysteme (wie auch Reaktionszentren) verfügen daher über umfangreiche und multifunktionale Regulations-, Schutz- und Reparaturmechanismen.“ Reparaturmechanismen gehören allerdings zu den komplexesten biochemischen Prozessen, da sie den ständigen Einsatz vieler ausgeklügelter molekularer Maschinen erfordern.

### Hooptimierte, gut gegen Schäden geschützte und sehr vielfältige Lichtsammelkomplexe, passen gut zu den Erwartungen der Schöpfungslehre.

Was die Frage nach dem Ursprung betrifft, so wäre aus evolutionstheoretischer Sicht zu erklären, wie solche hooptimierten Moleküle von Organismen im Laufe der Evolution erworben wurden und wie gleichzeitig hocheffiziente Schutzvorrichtungen gegen Lichtschäden einschließlich noch anspruchsvollerer Reparaturmechanismen entstanden sind. In jedem Fall passen hooptimierte, gut gegen Schäden geschützte und sehr vielfältige LHCs, die den jeweiligen Lebensraum der Organismen berücksichtigen, sehr gut zu den Erwartungen an die Schöpfungslehre.

**Abb. 4** Aufbau eines Chloroplasten in schematischer Darstellung:  
**1** äußere Chloroplastenmembran,  
**2** Intermembranraum,  
**3** innere Chloroplastenmembran,  
**4** Stroma (Matrix),  
**5** Thylakoidlumen (innen im Thylakoid),  
**6** Thylakoidmembran: hier sind die Photosystemeapparate eingebettet,  
**7** Granum,  
**8** Thylakoid,  
**9** Stärkekörper,  
**10** plastidäres Ribosom,  
**11** plastidäre DNA,  
**12** Plastoglobulus (kugelförmige Struktur aus Lipiden). (SuperManu, CC BY-SA 3.0)



## 3. Photosyntheseapparate: Struktur und Funktion

Das Herzstück der Photosynthese ist die Speicherung der aus den Photonen gewonnenen Energie in Form von energiereichen chemischen Verbindungen. Auf diese Weise wird die Exzitationsenergie (Anregungsenergie), die für eine schnelle Streuung in Form von Wärme anfällig ist, in eine stabilere Energieform umgewandelt und für weitere Anwendungen gespeichert. Im Folgenden werden einige Details zu den beiden großen Gruppen von PAs und ihren Untergruppen erörtert. Es gibt zwei grundlegend verschiedene Arten von chemischen Umwandlungen: 1. *Ladungstrennung* in PAs auf Chlorophyllbasis; 2. *cis-trans-Isomerisierung* einer chemischen Doppelbindung in PAs auf Rhodopsinbasis.

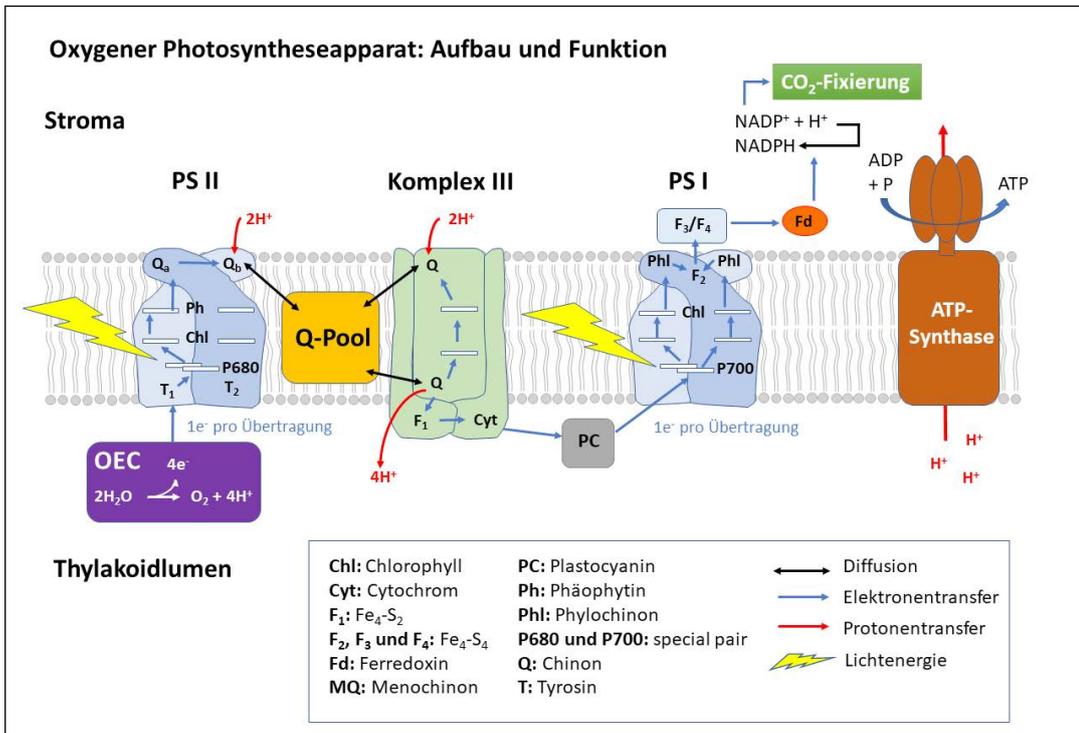
### 3.1. Chlorophyll-basierte Photosyntheseapparate

In PA auf Chlorophyllbasis wird die Energie der Photonen auf Elektronen übertragen, was zu einem *Elektronenfluss* entlang der Membran der entsprechenden Organelle (z. B. Chloroplast; s. Abb. 3 und Abb. 4) führt, der Protonenpumpen antreibt und so den Aufbau eines *Transmembranpotenzials*<sup>3</sup> ermöglicht. Dieses Potenzial wird von der ATP-Synthase genutzt, um die Energie in Form von ATP zu speichern, und die Elektronen werden in energiereichen Molekülen (Reduktionsäquivalenten, meist NADPH/H<sup>+</sup>) gespeichert. PAs auf Chlorophyllbasis können in zwei Gruppen unterteilt werden: Diejenigen, die molekularen Sauerstoff (O<sub>2</sub>) produzieren, werden als *oxygen* bezeichnet. Die anderen, die keinen Sauerstoff produzieren, werden als *anoxygen* bezeichnet.

#### 3.1.1. Oxygene Photosyntheseapparate

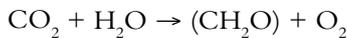
Die Erforschung der Photosynthese begann im 19. Jahrhundert. Damals wurden drei der fünf heute bekannten Chlorophylle (*a*, *b*, *c*) durch Extraktion aus Pflanzenmaterial isoliert und ihre Struktur konnte identifiziert werden. Das Chlorophyll *d* wurde erst im Jahr 1943 und Chlorophyll *f* wurde sogar erst im Jahr 2010 entdeckt. Das bedeutet, dass die Aufklärung der Funktionsweise der „klassischen“ Photosynthese, wie sie von vielen Pflanzen bekannt ist, sich über hundert Jahre erstreckt (Li et al. 2012). Neben Landpflanzen (Embryophyta) wird die

<sup>3</sup> Das bedeutet, dass auf einer Seite mehr Protonen (H<sup>+</sup>) sind als auf der anderen; dieser Gradient wird ausgenutzt, indem Tunnelproteine die Protonen in Richtung ihrer schwächeren Konzentration passieren lassen und dabei energiereiche Reduktionsäquivalente herstellen.



**Abb. 5** Vereinfachtes Schema des oxygenen Photosyntheseapparates. Die blauen Pfeile zeigen die Richtung des Elektronenstroms an. Der Cytochrombc1-Komplex entspricht dem b<sub>6</sub>6-Komplex in Cyanobakterien, der aber in einigen Aspekten leicht unterschiedlich ist.

oxygenen Photosynthese auch von einigen Algen und Cyanobakterien genutzt. In Bezug auf Struktur und Funktion handelt es sich um die anspruchsvollste Version eines PA. Insgesamt dient der Photosyntheseprozess (neben der Produktion von ATP und Reduktionsäquivalenten) der Erzeugung von Biomasse – und zwar gemäß der folgenden Brutto-Gleichung:



D. h.: Kohlenstoffdioxid mit Wasser wird im Verlauf der Photosynthese in Kohlenhydrate und Sauerstoff umgewandelt.

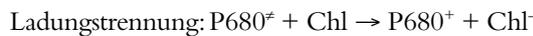
Die Teilprozesse der Gesamtreaktion – die Oxidation<sup>4</sup> von Wasser zu molekularem Sauerstoff (O<sub>2</sub>) und die Reduktion von CO<sub>2</sub> zu Kohlenhydraten (wie Glukose) – sind ausgesprochen *endergonisch*, d. h. sie laufen nur unter Zufuhr von Energie ab bzw. gehen mit einer Zunahme der Ordnung einher. Die Realisierung gleich zweier solch energetisch aufwändiger chemischer Reaktionen hat viele Generationen von Forschern fasziniert und zu großen Forschungsanstrengungen motiviert. Die wesentlichen Aspekte des Aufbaus und der Funktionsweise von oxygenen (Sauerstoffproduzierenden) PA sind in Abb. 5 dargestellt.

Bei Eukaryoten findet die Photosynthese in Zellorganellen statt, die als *Plastiden* bezeichnet werden und deren häufigste Form die *Chloroplasten* sind. Diese enthalten sehr dicht gepackte

Membransysteme, die als *Thylakoide* bezeichnet werden. Jede dieser Membranen enthält viele Kopien von oxygenen PAs. Die zentrale Rolle bei der Photosynthese spielen die beiden *Photosysteme I* und *II* (PS I und PS II). Dabei handelt es sich um große Transmembran-Protein-Komplexe mit einem spiralförmigen Aufbau, in deren Zentrum sich das „spezielle Paar“ (*special pair*) befindet – eine geometrisch exakte Anordnung von zwei eng beieinander liegenden Chlorophyllmolekülen, die Mg<sup>2+</sup>-Ionen komplexieren\* (P680 bzw. P700, Abb. 5 und Abb. 6). Es ist eher ungewöhnlich, dass Mg<sup>2+</sup>-Ionen von Tetrapyrrolen komplexiert werden, mit Ausnahme derjenigen, die in PA verwendet werden. Aufgrund seiner geringen Spin-Bahn-Kopplung\* ist Mg<sup>2+</sup> ideal geeignet, um angeregte Singulett-Zustände von Chlorophyllen zu stabilisieren (KAIM & SCHWEDERSKI 2005). Im Gegensatz zu Fe<sup>3+</sup>, das in Organismen häufig das Zentrum von Tetrapyrrolen besetzt, hemmt Mg<sup>2+</sup> kinetisch den Übergang zu weniger energiereichen Zuständen (Triplet-Zustände). Vor allem aus diesem Grund ist die Lebensdauer der angeregten Zustände der Chlorophylle wesentlich länger (einige Nanosekunden) als der Prozess der Exzitation (Anregung) durch Licht (20–300 Picosekunden) (CROCE & VAN AMERONGEN 2020). In ihrer Zusammensetzung unterscheiden sich die Chlorophyllmoleküle des speziellen Paares in keiner Weise von den Chlorophyllen des LHC – nur der Kontext und die Geometrie ihrer Anordnung sind entscheidend für ihre Rolle im zentralen Prozess: der Ladungstrennung infolge der bereits erwähnten Konzentration der Exzitationsenergie im RZ (Abb. 5). Die Effizienz der Umwandlung vom

<sup>4</sup> Bei der *Oxidation* gibt ein Ion/Atom ein/mehrere (negativ geladenes) Elektron/en ab und erhöht so seinen Oxidationszustand. Die *Reduktion* ist das Gegenteil: Ein Ion/Atom nimmt ein/mehrere (negativ geladenes) Elektron/en ab und verringert dadurch seinen Oxidationszustand.

angeregten Zustand (Exzitation) zur Ladungstrennung ist sehr hoch. Insgesamt führen etwa 99 % der Photoabsorption in PS I zur Ladungstrennung (NELSON & JUNGE 2015). Für PS II wurden ähnliche Werte ermittelt.



Der Elektronenfluss der Photosynthese beginnt im PS II. Nach der Ladungstrennung entsteht im RZ ein Ionenpaar ( $P680^{+}\text{Chl}^{-}$ ), das eine starke thermodynamische Tendenz hat, durch Rekombination in den ungeladenen Zustand zurückzukehren. Eine solche Rückreaktion wäre jedoch ungünstig, da die eingefangene Lichtenergie dann als Wärme freigesetzt würde. Dies wird jedoch dadurch verhindert, dass sich im RZ ein Phäophytin-Molekül befindet, das nur 1 nm weit von diesem speziellen Ionenpaar entfernt ist, sodass ein sehr schneller Transfer (in 11 Pikosekunden; 1 Pikosekunde =  $10^{-12}$  Sekunden) des angeregten Elektrons durch einen *quantenmechanischen Tunnelprozess* in Konkurrenz

zur Rückreaktion stattfindet (s. Abb. 6) (BERG et al. 2007).

Die Erhöhung des Abstands um wenige Angström (1 Angström = 0,1 Nanometer) würde den Quantentunnelprozess unmöglich machen. Die räumliche Trennung des Elektrons vom speziellen Paar verhindert die Rekombination der beiden, und das aus dem  $P680$  entfernte Elektron wird auf ein Chinon übertragen, sodass das spezielle Paar nun positiv geladen ist ( $P680^{+}$ ). Diese positive Ladung wird durch die Aufnahme eines Elektrons aus dem manganhaltigen *oxygen evolving complex* (OEC) neutralisiert; der OEC liegt benachbart zum PS II, wo die Oxidation von Wassermolekülen zu  $\text{O}_2$  stattfindet.

Insgesamt findet also die Übertragung eines Elektrons vom Wassermolekül auf ein Chinon im PS II statt.

Ein Chinonmolekül nimmt dabei insgesamt zwei Elektronen aus zwei Ladungstrennungszyklen auf und wird so zu einem Chinol (Hydrochinon) reduziert. Außerdem nimmt dieses Molekül zwei Protonen aus dem Stroma<sup>5</sup> des Chloroplasten auf. Anschließend diffundiert das Chinol-Molekül durch die Membran zum Cytochrom bc1-Komplex, wo es die beiden Elektronen sukzessive wieder abgibt.

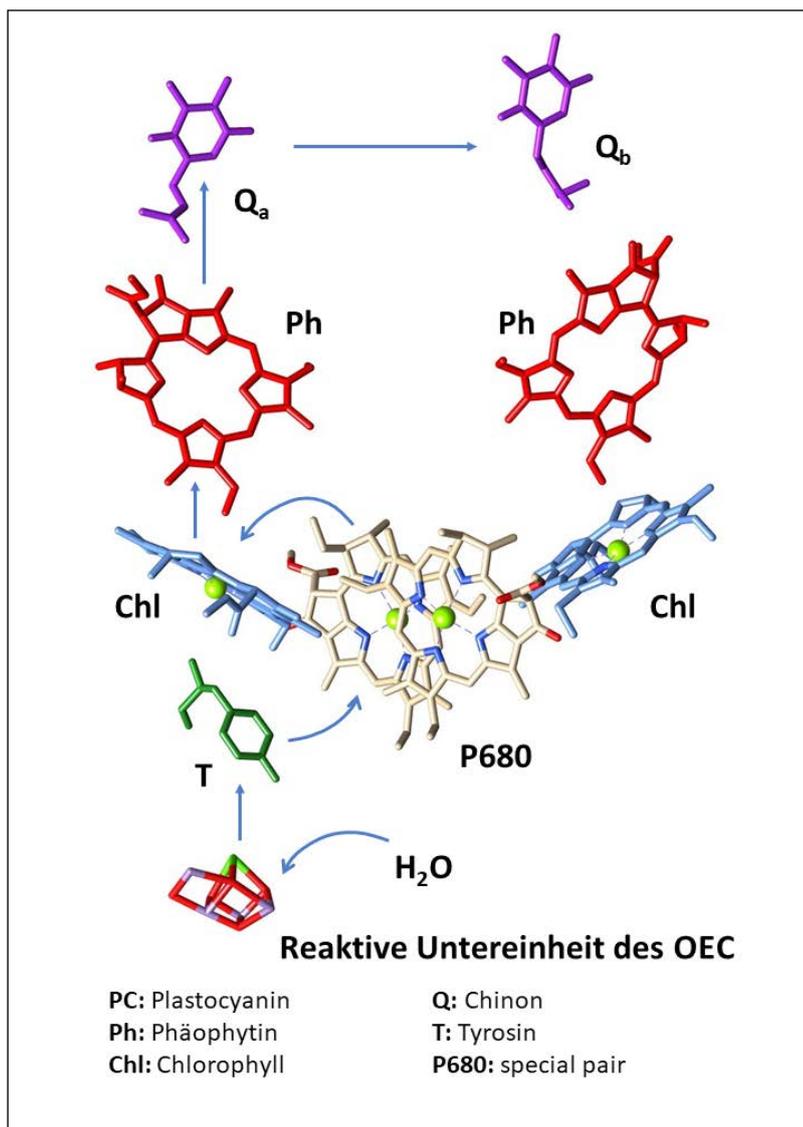
Die zuvor aus dem Stroma aufgenommenen Protonen werden auf der anderen Seite der Membran wieder freigesetzt, was zu einem Protonentransfer durch die Membran führt.

Eines der beiden Elektronen wandert nun über mehrere Zwischenstufen zum Plastocyanin, und diffundiert dann zum PS I. Das andere Elektron wird auf ein anderes Chinon übertragen. Der Elektronenfluss im Cytochrom-bc1-Komplex verzweigt sich also – dies wird als *Elektronenbifurkation* bezeichnet, d. h. der Elektronenfluss gabelt sich.

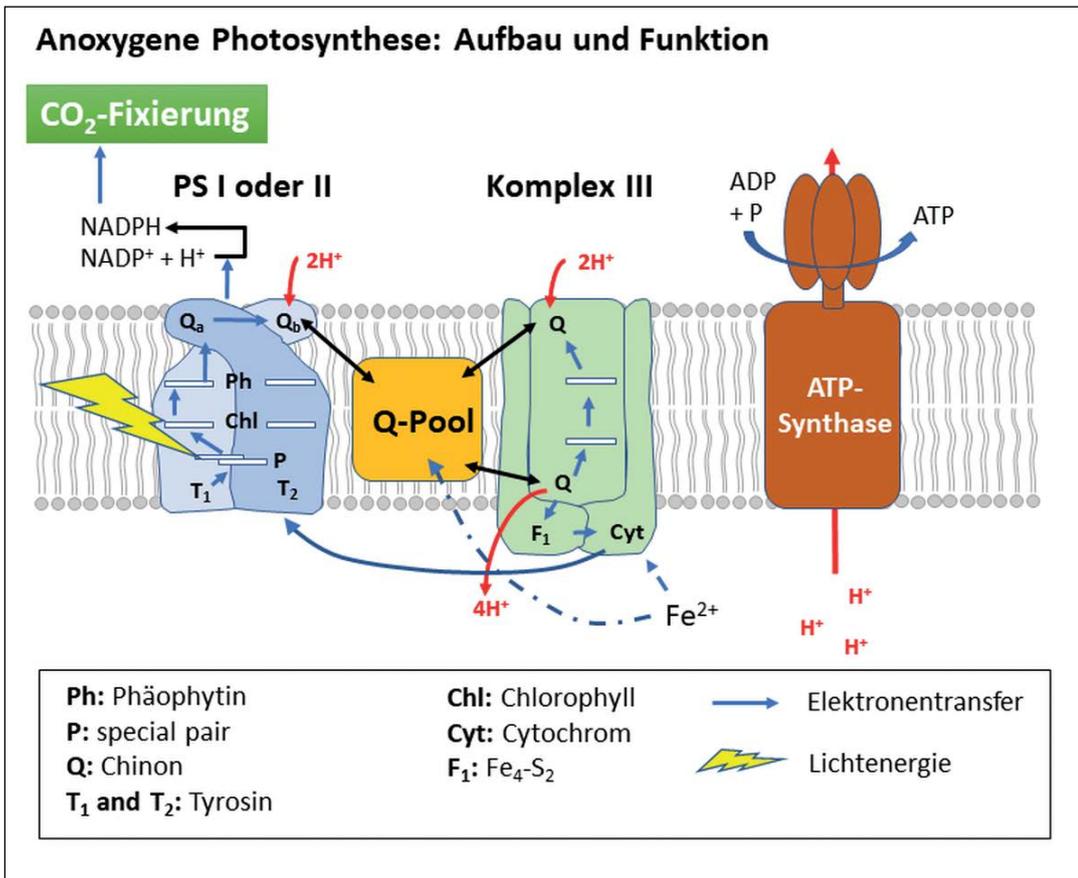
**Die Elektronenbifurkation ist ein hochkomplexer Vorgang, der die Energieausbeute erhöht und nur bei sehr präziser Einstellung der Parameter der beteiligten Cofaktoren möglich ist.**

Dieser chemisch äußerst anspruchsvolle und komplexe Vorgang dient der Erhöhung der Energieausbeute und ist ebenfalls nur durch sehr schnelle quantenmechanische Tunnelprozesse möglich, die eine präzise Anordnung der Cofaktoren<sup>\*</sup> und exakt passende photochemische Parameter erfordern (PETERS et al. 2018). Insgesamt kann die Funktion des bc1-Komplexes als eine Art Brücke für den

**Abb. 6** Modell eines RC von PS II aus dem Cyanobakterium *Synechococcus vulcanus*, erhalten durch Röntgenstrukturanalyse (Protein Data Bank Kennung 3ARC).



<sup>5</sup> Das Stroma ist die flüssige Matrix im Inneren des Chloroplasten.



**Abb. 7** Vereinfachtes Schema des anoxygenen Photosyntheseapparates. Die blauen Pfeile zeigen die Richtung des Elektronenflusses an. „Komplex III“ ist ein Sammelbegriff für viele Varianten dieses Protein-komplexes in verschiedenen Bakterientypen.

Elektronenfluss zwischen PS I und II gesehen werden. Darüber hinaus ist dieser Komplex notwendig, um von einem Zwei-Elektronen-Transporter (Chinol) auf einen Ein-Elektronen-Transporter (Plastocyanin) zu wechseln.

Die Vorgänge am PS I laufen analog zu denen am PS II ab, mit dem Unterschied, dass das Reduktionspotenzial aller beteiligten Komponenten auf einem deutlich höheren Niveau liegt (siehe Energiediagramm in Abb. 9). Das spezielle Paar vom PS I wird als P700 bezeichnet. Nach der Ladungstrennung wird das P700<sup>+</sup> wieder durch das Plastocyanin reduziert. Dabei wird das Elektron aus dem Cytochrom-bc1-Komplex zum PS I transportiert. Das dem P700 entzogene Elektron wird über ein Eisen-Schwefel-Cluster auf ein Ferredoxin übertragen, das dann NADP<sup>+</sup> (mit 2 Protonen) zu NADPH/H<sup>+</sup> reduziert.

Auch hier sind zwei Ladungstrennungszyklen erforderlich, um ein NADPH/H<sup>+</sup> zu erhalten. Dieses Reduktionsäquivalent wird dann später zur Fixierung von CO<sub>2</sub> in der Dunkelreaktion verwendet (mit dem Ziel, Glukose herzustellen), auf die aber hier nicht eingegangen werden soll.

Alle drei Komplexe, PS II, PS I und Cytochrom-bc1, dienen gleichzeitig als Protonenpumpen und bauen ein Transmembranpotenzial auf, das die ATP-Synthase zur Erzeugung von ATP antreibt.

Der gesamte Elektronenfluss verläuft hierbei linear, er beginnt am Wassermolekül im OEC und endet beim NADP<sup>+</sup>.

### 3.1.2. Anoxygene Photosyntheseapparate

Während oxygene Photosyntheseapparate (PAs) in Pflanzen, Cyanobakterien und verschiedenen Algen vorkommen, wurden anoxygene PAs bisher nur in Bakterien gefunden (Abb. 7). Unter den 30 bisher beschriebenen Bakterienstämmen wurden chlorophyllbasierte PAs in sieben davon nachgewiesen (ZENG et al. 2014): Acidobacteria (Acidobakterien), Chlorobi (Grüne Schwefelbakterien), Chloroflexi (Nichtgrüne Schwefelbakterien), Cyanobacteria (Blaualgen, eigentlich: Blaugrünbakterien), Firmicutes (Bacillota), Gemmatimonadetes und Proteobacteria (Proteobakterien), wobei nur die Cyanobacteria die oxygene Photosynthese betreiben (Abb. 8).



**Abb. 8** Cyanobakterien sind als einzige Bakterien zur oxygenen Photosynthese fähig – andere Bakterien betreiben anoxygene Photosynthese. Links: Zellfäden des Cyanobakteriums *Nostoc*. Rechts: Massenvermehrung der Cyanobakterien, die sogenannte „Blaualgen-Blüte“ – dazu kommt es v. a. in stehenden, heißen und nährstoffreichen Gewässern; die von den Cyanobakterien produzierten Gifte können in hoher Konzentration Mensch und Tier gefährlich werden. (Gibon, Copyrighted free use; Christian Fischer, CC BY-SA 3.0)

Ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal der anoxygenen PAs (im Unterschied zu oxygenen PAs) ist die Elektronenquelle: Statt aus Wasser werden die Elektronen aus anderen chemischen Stoffen gewonnen. Dies können sowohl anorganische Verbindungen wie  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{H}_2$ ,  $\text{S}$ ,  $\text{HS}^-$ ,  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ,  $\text{NO}^-$ ,  $\text{AsO}_3^{3-}$  als auch organische Moleküle sein (FISCHER et al. 2016). Daher haben diese Organismen keine OECs. In allen Fällen haben die zur anoxygenen Photosynthese fähigen Organismen nur ein Photosystem (PS), das in seinen strukturellen Merkmalen entweder dem PS I oder dem PS II ähnelt.

**Anoxygene Photosyntheseapparate unterscheiden sich stark von oxygenen Photosyntheseapparaten: Sie verfügen über nur ein Photosystem statt zwei und der Elektronenfluss ist zyklisch, nicht linear.**

Ein weiterer wichtiger Unterschied zu sauerstoffhaltigen PAs ist der resultierende Elektro-

nenfluss: Bei anoxygenen PAs ist dieser nicht linear, sondern zyklisch (s. Abb. 9).

Nach der Elektronenanregung in dem speziellen Paar durchläuft das Elektron mehrere Stationen und kehrt zum Ausgangspunkt zurück, was zu einem Protonentransfer über die Membran führt, der dabei zum Antrieb der ATP-Synthase dient. Theoretisch könnte ein einzelnes Elektron den beschriebenen Zyklus permanent durchlaufen und die Energieumwandlung sicherstellen. Allerdings werden die Elektronen aus diesem Zyklus für die  $\text{CO}_2$ -Assimilation abgezweigt, weshalb die Aufnahme von Elektronen aus den oben genannten Quellen notwendig ist ( $\text{Fe}^{2+}$  etc.).

### 3.2. Rhodopsin-basierte Photosyntheseapparate

Neben der Chlorophyll-basierten PA kommen in der Natur auch Rhodopsin-PA vor. Rhodopsine gehören zu den in der Natur am häufigsten vorkommenden Proteinen und sind in allen Domänen des Lebens zu finden.

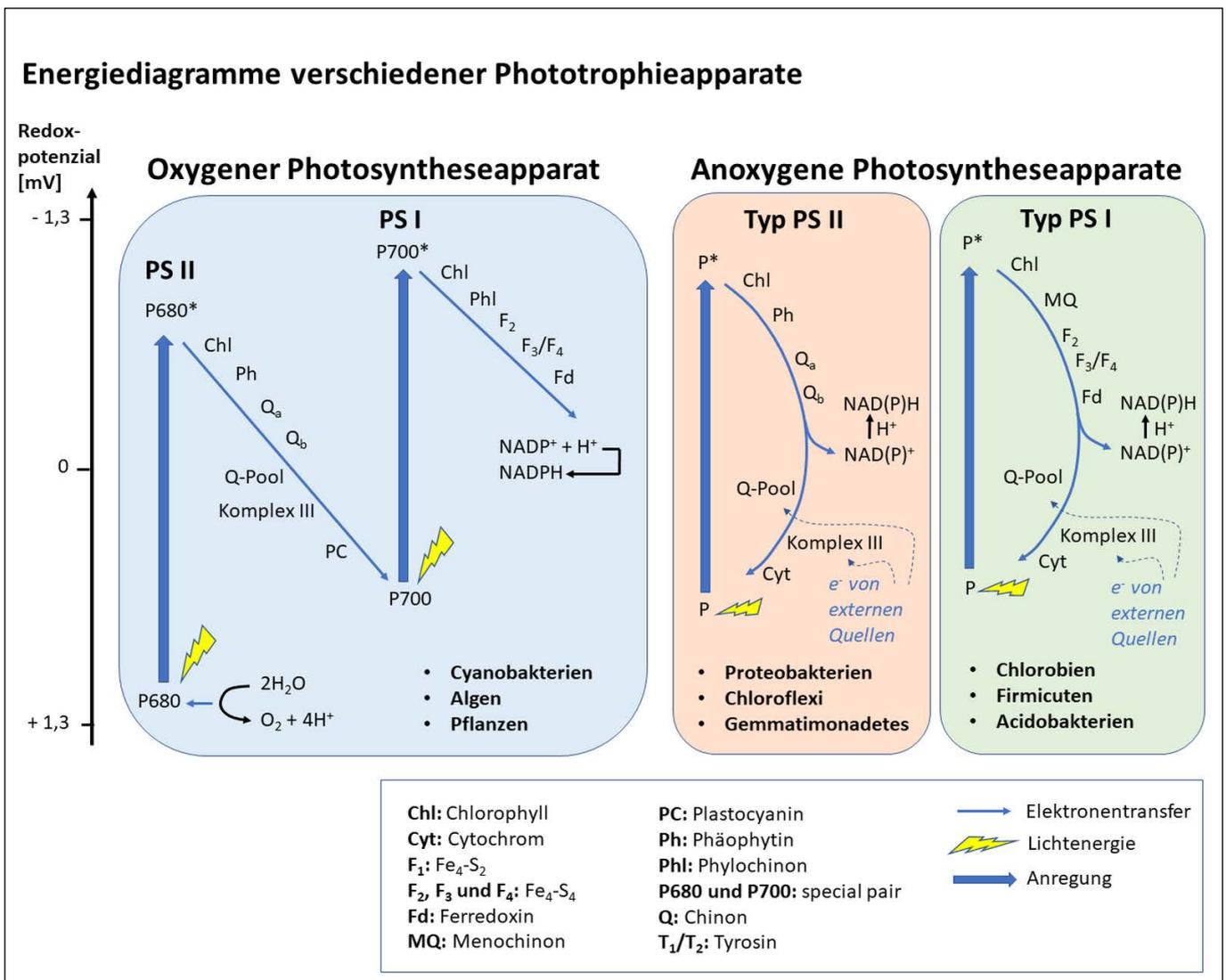


Abb. 9 Vergleich des Redoxpotenzials und anderer Eigenschaften der oxygenen PAs und anoxygenen PAs.

Sie werden in die Klassen I, II und III unterteilt (TONG & YU 2023):

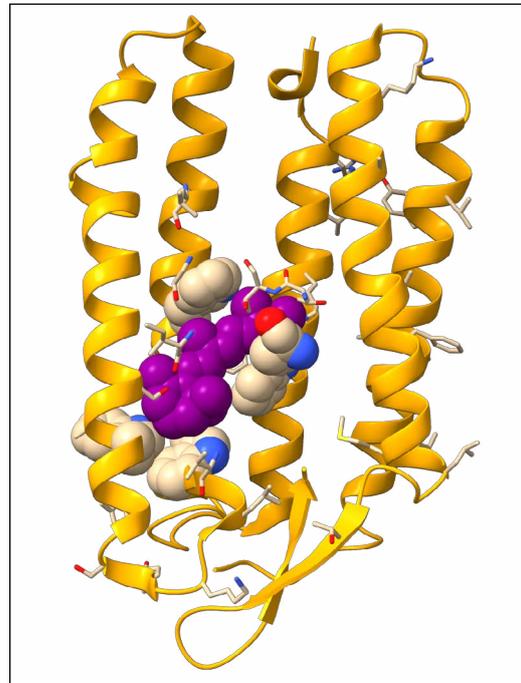
- Die Rhodopsine der Klasse I kommen in Bakterien vor und fungieren entweder als Lichtrezeptoren oder als Umwandler von Lichtenergie.
- Rhodopsine der Klasse II sind entweder visuelle oder nicht-visuelle\* Lichtrezeptoren bei Tieren, d. h. sie ermöglichen das Sehen und die Aufrechterhaltung der inneren (circadianen) Uhr.
- Rhodopsine der Klasse III sind in allen Domänen zu finden und haben vielfältige Funktionen, darunter auch die Signalübertragung in Form von lichtgesteuerten Ionenkanälen.

Da der Schwerpunkt hier auf der Photosynthese liegt, sind im Weiteren nur die Rhodopsine I, die als Energieumwandler fungieren, von Interesse.

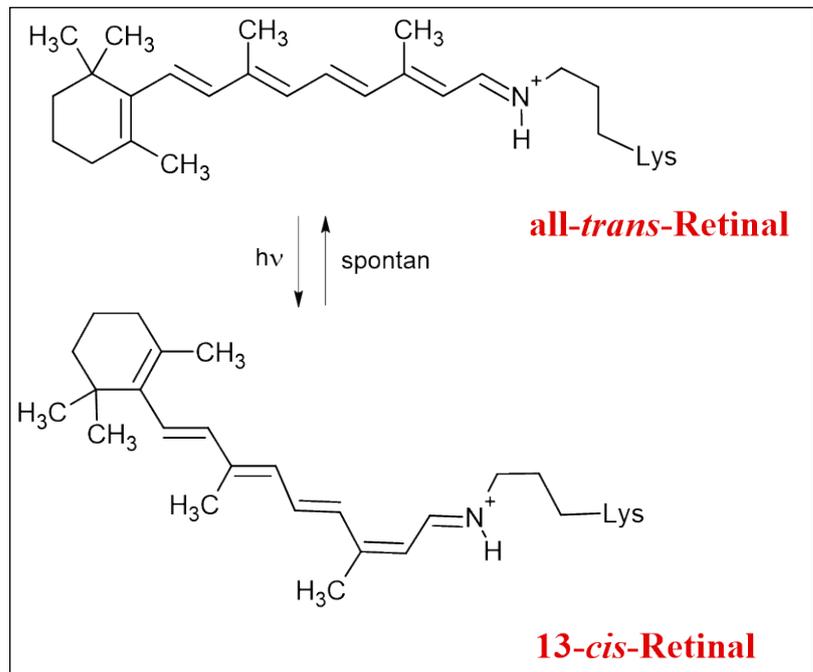
Bereits Anfang der 1970er-Jahre wurde gezeigt, dass das extremophile (toleriert hohe Salzkonzentrationen) Archaeobakterium *Halobacterium salinarum* in seiner Zellmembran Transmembranproteine enthält, die die Funktion einer lichtgetriebenen Protonenpumpe haben. Die Entdecker OESTERHELT und STOECKENIUS nannten es „Bacteriorhodopsin“ (GOVORUNOVA et al. 2017). Es folgten weitere Entdeckungen von zahlreichen vergleichbaren Funktionseinheiten in anderen Mikroorganismen. Besonders häufig sind Proteorhodopsine, die zum Beispiel in Proteobakterien oder Actinobakterien vorkommen. Es hat sich gezeigt, dass etwa 50 % aller Bakterien in Umgebungen mit dem Vorkommen von Licht Gene für Proteorhodopsine besitzen (KANDORI 2015). Es wurden auch Rhodopsine entdeckt, die andere Ionen als  $H^+$  pumpen, z. B.  $Cl^-$  oder  $Na^+$ . Außerdem wurde festgestellt, dass einige Rhodopsine die Ionen nach innen pumpen, während andere Rhodopsine sie nach außen pumpen.

### PA's auf Rhodopsin-Basis unterscheiden sich grundlegend hinsichtlich Beschaffenheit und Funktion von PA's auf Chlorophyll-Basis.

In ihrer Funktion unterscheiden sich PA's auf Rhodopsin-Basis grundlegend von den zuvor diskutierten PA's auf Chlorophyll-Basis. Der Pumpeffekt beruht hier auf der lichtinduzierten *cis-trans-Isomerisierung* von Retinal innerhalb eines zylindrischen Transmembranproteins, das aus sieben helikalen Proteinsequenzen besteht (Abb. 10 und Abb. 11). Das Retinal ist als *Schiff'sche Base*<sup>6</sup> an die Seitengruppe eines Lysins gebunden, dessen N-Atom protoniert ist. Im Zuge der *cis-trans-Isomerisierung* wird das



**Abb. 10** Modell eines Rhodopsin-basierten PA aus *Halobacterium salinarum*, das durch Röntgenkristallstrukturanalyse erhalten wurde (Kristallstrukturdatenbank-ID: 1QM8). Zwei helikale Untereinheiten wurden entfernt, um das Retinal (lila) und die benachbarten sterisch anspruchsvollen Untereinheiten sichtbar zu machen.



**Abb. 11** Cis-trans Isomerisierung des bakteriellen Retinals.

Proton von der Schiff'schen Base auf die Seitengruppe (Carboxylgruppe) einer benachbarten Asparaginsäure übertragen, die ihrerseits das Proton „stromabwärts“ an die Seitengruppe einer Glutaminsäure weitergibt.

Die Reprotonierung der Schiff'schen Base erfolgt ausgehend von einer „stromaufwärts“ liegenden Asparaginsäure, die die Protonen aus dem Zytoplasma aufnimmt. Dadurch kommt es zu einem Protonenfluss vom Zytoplasma in den extrazellulären Raum. Zusätzlich zu den drei Aminosäuren, die den Protonentransfer gewährleisten, sind sechs sterisch anspruchsvolle

<sup>6</sup> Eine Schiff'sche Base ist „eine Verbindung, bei der eine primäre Aminogruppe mit der Carbonylgruppe eines Aldehyds bzw. eines Ketons eine kovalente Bindung eingeht“ ([https://flexikon.doccheck.com/de/Schiff%27sche\\_Base](https://flexikon.doccheck.com/de/Schiff%27sche_Base), am 20.11.2024).

Aminosäuren (drei Tyrosin und drei Tryptophan) eng um das Retinal herum angeordnet, sodass jede *cis-trans*-Isomerisierung zu einer Veränderung der räumlichen Anordnung des *gesamten* Proteins führt. Dies ist sowohl für den Protonentransfer als auch für die schnelle Rückkehr des Retinals in die *trans*-Konfiguration unerlässlich. Neuere Forschungen haben gezeigt, dass die Geschwindigkeit der zyklischen Isomerisierung des Retinals im Bereich von Femtosekunden liegt (1 Femtosekunde =  $10^{-15}$  Sekunde; s. TAHARA et al. 2019; KANDORI 2015). Auf diese Weise erzeugen die Rhodopsin-Pumpen ein Transmembranpotenzial, das von ATPasen zur ATP-Synthese genutzt werden kann.

Obwohl Rhodopsin-PA viel einfacher gebaut sind als die oben besprochenen Chlorophyll-basierten PAs, handelt es sich dennoch um eine sehr anspruchsvolle Konstruktion. Auch bei den Rhodopsin-PAs müssen die Abstände zwischen dem Retinal und den drei Aminosäuren, die den Protonentransfer durch die Membran gewährleisten, stimmen. Außerdem müssen die sechs Aminosäuren, die dicht um das Retinal gepackt sind, exakt angeordnet sein, um die effiziente Übertragung der mechanischen Energie zu gewährleisten.

#### 4. Diskussion: Evolution oder Schöpfung?

Die Herausforderung für die Evolutionstheorie besteht darin, zu erklären, wie die mehrfache Feinabstimmung der Komponenten der PA und ihre hochpräzise Anordnung durch einen allmählichen und zweckfreien Prozess zustande gekommen sind. Darüber hinaus bedarf es einer Begründung, wie es zu den strukturell recht unterschiedlichen PS (I, II und Rhodopsin I, II und III) gekommen sein soll. Und schließlich wäre es notwendig, einen sinnvollen Stammbaum der PAs zu erstellen.

Aus Sicht der Schöpfungslehre ist die naheliegende Erklärung, dass der intelligente Schöpfer Lebewesen mit verschiedenen PA ausgestattet hat, die es ihnen ermöglichen, in der jeweiligen ökologischen Nische gut angepasst zu leben. Die Erklärung der Feinabstimmung und hochpräzisen Anordnung ist auf der Grundlage einer teleologischen (zielorientierten) Sichtweise stets naheliegend und ermöglicht anhand entsprechender Schlüsselmerkmale plausible Vergleiche mit vom Menschen geschaffenen Objekten.

##### 4.1. LHCs und Chromophore

Es fällt auf, dass die in den LHCs enthaltenen Chromophore sehr gut für ihren Zweck geeig-

net sind. Die extrem hohen Extinktionskoeffizienten und die starke Tendenz, elektronisch angeregte Singulett-Zustände über lange Zeit zu stabilisieren, zeugen von einem hervorragenden Design dieser Molekülbausteine. Suboptimale Lösungen der Photosynthese sind in der Natur nicht bekannt – kein Wunder, denn sie wären nicht funktional. Auffällig ist zudem die große Vielfalt der LHCs in der Natur, wobei sich die molekularen Strukturen der LHC-Bausteine (Chlorophylle oder Carotinoide) stark unterscheiden und den jeweiligen Organismen optimale Lösungen für die Ansprüche ihrer Lebensräume ermöglichen. Darüber hinaus ergänzen sich die photochemischen Eigenschaften der Chromophore verschiedener Organismen gegenseitig aus ökologischer Perspektive: Die Ausstattung von Organismen, die an der Wasseroberfläche leben, ermöglicht es ihnen, Licht im „blauen“ und „roten“ Wellenlängenbereich zu absorbieren, während Organismen in größeren Wassertiefen hauptsächlich Wellenlängen im „grünen“ Bereich absorbieren.

**Die Beschaffenheit der in PS vorhandenen Chromophore ist für ihre Funktion optimal und zeugt von einem hervorragenden Design der molekularen Bausteine.**

Wie ein kleinschrittiger evolutionärer Übergang zu dieser Vielfalt geführt haben soll, wird kaum diskutiert. Es wird lediglich festgestellt, dass dies für die Evolutionslehre problematisch ist: „Im Gegensatz zu den Reaktionszentrenkomplexen sind [...] die Antennenkomplexe bemerkenswert vielfältig, was stark darauf hindeutet, dass sie im Laufe der Evolution *mehrfach erfunden* wurden, um die Organismen an die unterschiedlichsten Umgebungen mit Licht anzupassen“ (BLANKENSHIP 2014; Hervorhebung hinzugefügt). Allerdings ist eine solche parallele bzw. *konvergente* Evolution keine wirkliche Erklärung – eine evolutive Entstehung schon eines einzigen komplexen PA ist – alleine auf der Grundlage von Zufall und natürlichen Prozessen – äußerst unwahrscheinlich. Außerdem sind „Erfindungen“ etwas, das semantisch auf einen Schöpfer verweist und nicht auf einen ziellosen evolutionären Naturprozess. Zudem ist BLANKENSHIPS Erklärung final formuliert („um ... zu“), was impliziert, dass evolutionäre Vorgänge vorgegebene Ziele verfolgen. Das aber widerspricht der Wirklichkeit und den Aussagen von Befürwortern der Evolutionslehre. Und wenn es darum geht, eine mögliche technische Anwendung von Chromophoren zu realisieren, lernen wir intelligente Menschen sogar noch von der „Natur“ (SCHOLES et al. 2011): „Das

Ziel dieser Übersichtsarbeit ist es, die Erkenntnisse aus dem Studium natürlicher Lichtsammelkomplexe zu einigen wichtigen Lektionen zusammenzufassen, die bei der Entwicklung synthetischer Systeme hilfreich sein können.“

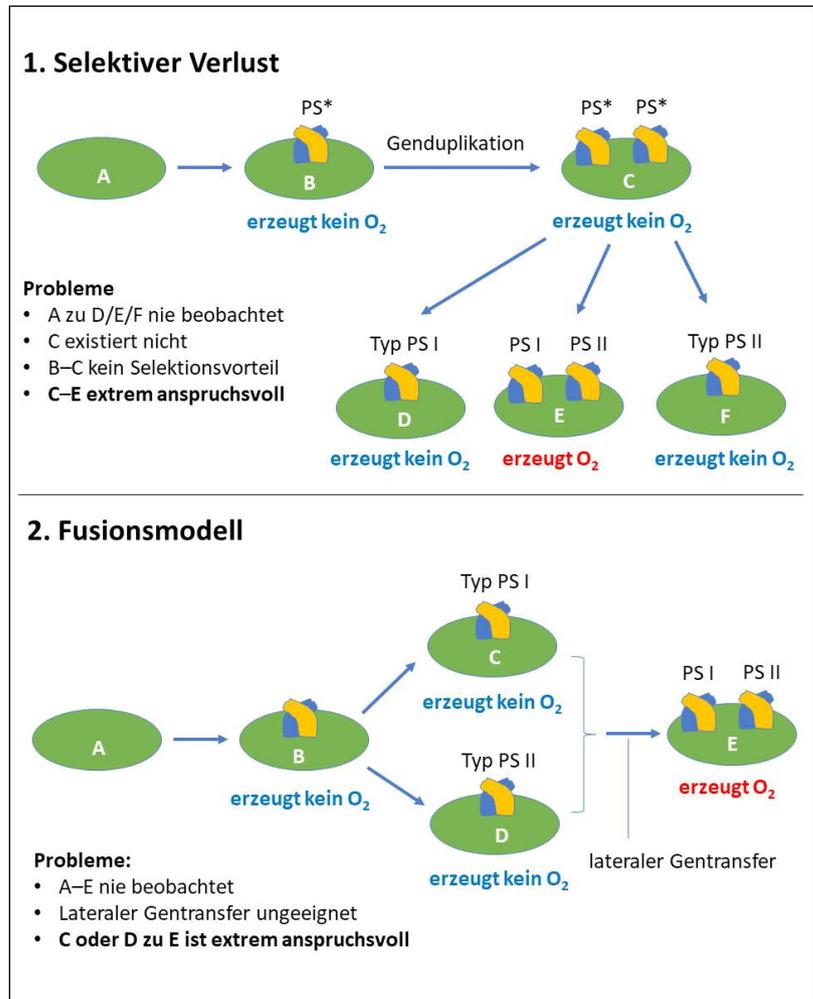
#### 4.2. Ursprung von Photosystemen und Photosyntheseapparaten

Welche Vorschläge werden gemacht, um den Ursprung von PSs und PAs aus Sicht der Evolutionslehre zu erklären? Nach dem allgemeinen Prinzip „von einfach zu komplex“ wird seit über 80 Jahren angenommen, dass die sauerstoffhaltigen PA durch Evolution aus den anoxygenen PA entstanden sind (BLUM 1937; OLSEN 1970). Aufgrund des wachsenden Wissens über die PA wird diese Vorstellung inzwischen jedoch auch kritisiert: „Es sollte angemerkt werden, dass diese Idee populär wurde, bevor wir ein tiefes Verständnis der Photosynthese hatten, und lange bevor wir Zugang zu den Strukturen der Reaktionszentren hatten, um sie [diese Hypothese] zu testen“ (CARDONA 2019). Mit zunehmendem Wissen ist das Bild in der Tat sehr viel komplexer geworden. Im Allgemeinen werden zwei evolutionäre Modelle für den Ursprung der PA vorgeschlagen: 1) das *Modell des selektiven Verlustes* und 2) das *Fusionsmodell* (Abb. 12)

1) Im Modell des selektiven Verlustes wird angenommen, dass eine frühe bakterielle Form eine Art Mischform von PS I und II erworben hat (HOHMANN-MARRIOT & BLANKENSHIP 2011). In der Folge soll eine Genduplikation zur Verdopplung, d. h. zu zwei voneinander unabhängig vererbten Photosystemen, geführt haben. Dies soll *durch Genverlust* zu den unterschiedlichen PS I und II geführt haben. In diesem Modell erfolgt die Vererbung nur vertikal. Demnach müssten kurioserweise die Ur-PS – die Vorläufer der späteren – *komplexer* gewesen sein als die späteren Systeme.

2) Nach dem Fusionsmodell soll sich zunächst eine frühe, primitive Form eines PA entwickelt haben, aus der sich dann im Laufe der Evolution PS I und II entwickelt haben sollen. Anschließend soll ein sehr umfangreicher lateraler Gentransfer zur Integration von PS II in einen Organismus mit einem bereits vorhandenen PS I geführt haben. Dieser Vorschlag wird in der Regel auf vergleichende genetische Studien gestützt (ZENG et al. 2014).

Es gibt jedoch eine Reihe von schwerwiegenden Problemen mit solchen Ideen. Obwohl die beiden PS I und II in ihrer spiralförmigen (helikalen) Topologie (d. h. in ihrer groben Struktur) recht ähnlich sind, haben sich ihre Aminosäuresequenzen als sehr unterschiedlich erwiesen. Die Übereinstimmungen in der Ami-



nosäurenabfolge betragen *nur 10 %* (FISCHER et al. 2016). Außerdem geht aus dem bisher Geschriebenen hervor, dass die funktionellen Komponenten der beiden PS ebenfalls recht unterschiedlich sind. Bei so großen Unterschieden ist es unverständlich, trotzdem von einer gemeinsamen Abstammung zu sprechen.

Auffällig ist auch, dass ein ausgesprochen hohes Maß an struktureller Präzision und Feinabstimmung der einzelnen Komponenten vorhanden sein muss, damit das sauerstoffhaltige PA funktioniert. Das Mg<sup>2+</sup>-Ion befindet sich in der Mitte der Chlorophyllmoleküle, weil es genau die richtige Größe für den verfügbaren Platz hat. Die Abstände zwischen den Chlorophyllkomponenten im Reaktionszentrum müssen exakt passend sein, da sonst keine Quantentunnelprozesse stattfinden können. Für die Elektronentransfers müssen die Redoxpotenziale der einzelnen Stationen auf dem Weg des Elektrons in der richtigen Reihenfolge abgestuft sein. Außerdem ist es notwendig, einen sehr weiten Bereich von Redoxpotentialen abzudecken – von Wasser/Sauerstoff (+0,8 Volt) bis zum Ferredoxin Fe<sup>3+</sup>/Fe<sup>2+</sup> (-0,43 V).

Diese Tatsachen stellen die Evolutionshypothesen vor große Probleme, da es äußerst unplausibel ist, die Entwicklung solch extrem präziser und hochentwickelter Systeme durch

Abb. 12 Schematische Darstellung der evolutionären Hypothesen für den Ursprung der chlorophyllbasierten PAs.

ziellose Kopierfehler (Mutationen) zu erklären. Darüber hinaus gibt es keine Beweise dafür, dass die angenommenen evolutionären Übergänge tatsächlich möglich sind, und es deutet nichts darauf hin, dass die postulierten Zwischenstufen jemals existierten oder heute existieren. Auch liefern die Autoren der Hypothesen keine Argumente dafür, inwieweit die hypothetischen Zwischenstufen Selektionsvorteile bieten (Abb. 12).

**Die Übereinstimmung der Aminosäuresequenzen von PS I und II liegt bei nur 10 %. Zudem sind die Cofaktoren in den PS exakt nach abgestuften Redoxpotenzialen geordnet. Beides spricht stark gegen die Evolutionslehre.**

Diese Tatsachen werden von den Forschern zwar anerkannt, aber sie behaupten, dass es einen evolutionären Weg zu ihrer Entwicklung gegeben haben müsse:

- „Obwohl auf Sequenzebene fast keine Ähnlichkeit zwischen RZ I [Reaktionszentrum des PS I] und RZ II nachweisbar ist, sind ihre Struktur- und Cofaktoranordnungen *zweifellos* homolog<sup>7</sup> und weisen eindeutig auf eine gemeinsame Abstammung hin.“ (SOUSA et al. 2013; Hervorhebung hinzugefügt)
- „Die Vielfalt der heutigen RCs stellt eine Herausforderung für die Bestimmung ihres Ursprungs dar; aber die zunehmende Verfügbarkeit von genomischen Sequenzen und hochauflösenden Kristallstrukturen von RZs aus verschiedenen Organismen ermöglicht es uns, uns ein Szenario für ihren gemeinsamen Evolutionsweg vorzustellen.“ (NELSON & JUNGE 2015)

Es müsste erklärt werden, wie die Verschaltung der Komponenten beim Einbau von PS II in einen PA mit bereits vorhandenem PS I erfolgt. Außerdem hat niemand erklärt, wie der Wechsel von einem zirkulären Elektronenfluss in einem anoxygenen PA zu einem linearen in einem oxygenen PA stattgefunden haben soll. Schließlich wird die Notwendigkeit des Vorhandenseins von schützenden Antioxidantien und ausgeklügelten Reparaturmechanismen *gleich zu Beginn* nicht einmal erwähnt, wenn die Evolution der PA diskutiert wird (diese wären aber sicher nötig; vgl. zur Notwendigkeit von Proteinreparatur-

<sup>7</sup> Ein *homologes* Merkmal soll evolutionär auf denselben Vorfahren zurückgehen und damit durch Abwandlung einer gemeinsamen Grundform entstanden sein; es gibt bisher aber *keine* eindeutige Methodik zur sicheren Feststellung von Homologien (vgl. JUNKER 2016).

mechanismen in Zellen: SCHMIDTGALL 2024). Die Bezugnahme auf Sequenzvergleiche liefert dagegen keine Hinweise auf konkrete evolutionäre Mechanismen, die eine bestimmte Struktur in eine andere überführen.

Genauso gibt es bei den Rhodopsinen noch keine plausible Erklärung für die großen Unterschiede zwischen den verschiedenen Typen I, II und III. Auch hier wird lediglich festgestellt, dass die Vielfalt dieser häufig vorkommenden Proteine auffallend groß ist, was die Evolutionstheorie vor ein schier unüberwindbares Problem stellt:

- „Trotz dieser Ähnlichkeit weisen mikrobielle und tierische Rhodopsine keine erkennbare Sequenzhomologie auf. Diese Besonderheit wurde entweder auf eine tiefe [d. h. uralte] Divergenz zwischen zwei evolutionär verwandten Familien von Transmembranproteinen oder auf eine konvergente [d. h. unabhängige] Evolution zurückgeführt. Die Fähigkeit, Retinal zu binden, *mus*s sich jedoch in beiden Fällen *unabhängig* voneinander entwickelt haben.“ (ROZENBERG et al. 2021; Hervorhebungen hinzugefügt)
- „Heliorhodopsine (HeR) bilden eine neue Rhodopsin-Familie und weisen nur <15 % Sequenzidentitäten mit Typ-1- und Typ-2-Rhodopsinen auf.“ (TAHARA et al. 2019)

Die Idee eines evolutionären Übergangs von den einfacheren Rhodopsin-PAs zu den komplexeren Chlorophyll-basierten PAs wird in der wissenschaftlichen Literatur nicht ernsthaft in Betracht gezogen, da sie völlig anders aufgebaut sind.

## 5. Abschließende Bemerkung

Insgesamt macht die vorliegende Analyse deutlich, dass die strukturelle Exaktheit und funktionelle Raffinesse beider PA-Typen (Rhodopsin und Chlorophyll) den Modellen einer evolutionären Erklärung entgegenstehen. Darüber hinaus wurde oft festgestellt, dass die reiche Vielfalt der Untergruppen der beiden Typen keine sinnvolle evolutionäre Genealogie zulässt (u. a. FISCHER et al 2016).<sup>8</sup> Vielmehr spricht die Natur dieser Meisterwerke der molekularen Architektur für das große Genie des Schöpfers, der sie hervorgebracht hat, damit lebende Organismen viele ökologische Nischen besetzen können.

<sup>8</sup> „Evolutionary relationships between major well-known bacterial phyla illustrate that there is no single vertically inherited history of phototrophy. The seven bacterial phyla with phototrophic members are variably scattered throughout the tree.“  
„However, conflicting results were recovered with similar phylogenetic analyses of chlorin biosynthesis genes.“

## Glossar

**Cofaktoren:** Organische Verbindungen, die für die Katalyse bestimmter Prozesse erforderlich sind.

**Exzitonenenergie:** Energiedifferenz zwischen dem Grundzustand eines Elektrons und dem angeregten (nach Aufnahme eines Photons)

**Energetischer Abwärtsprozess:** Vorgang bei dem bestimmte Teilchen von einem energetisch höheren zu einem niedrigeren Niveau überführt werden.

**komplexieren:** Bezeichnung für eine bestimmte Art der chemischen Bindung von Metallionen durch Ionen bzw. Moleküle mit freien Elektronenpaaren

**quenchen:** Die reaktiven Moleküle werden durch Kollisionen mit anderen Molekülen aus der reaktiven Form in eine stabile, wenig reaktive überführt.

**Radikal:** Atom oder Molekül mit einem einzelnen, d. h. ungepaarten Elektron in einem der äußeren Elektronenorbitale.

**Spin-Bahn-Kopplung:** Geladene Teilchen, die kreisförmige Bewegungen ausführen erzeugen ein Magnetfeld. Das gilt auch für Elektronen und Protonen. Die Wechselwirkung zwischen dem Bahndrehimpuls des Elektrons (Rotation um Atomkern) und dem Spin (Rotation um eigene Achse) bezeichnet man als Spin-Bahn-Kopplung.

**Singulett-Sauerstoff:** In seinem energetischen Grundzustand heißt der molekulare Sauerstoff ( $O_2$ ) „Triplet-Sauerstoff“. Die zwei einzelnen Elektronen der äußeren Orbitale liegen dabei in verschiedenen Orbitalen vor. Durch energetische Anregung oder infolge bestimmter chemischer Vorgänge kann Sauerstoff allerdings auch in die energetisch angereicherte „Singulett-Form“ gebracht werden. Dann liegen die äußeren Elektronen in demselben Orbital vor.

**visuell/nicht-visuell:** Für den Sehvorgang relevant oder nicht relevant (bei Rezeptoren)

## 6. Literatur

- BERG JM, TYMOCZKO JL & STRYER L (2007) Stryer Biochemie. München: Spektrum Akademischer Verlag.
- BLANKENSHIP RE (2014) Molecular mechanisms of photosynthesis. West Sussex: Wiley Blackwell.
- BLUM HF (1937) On the evolution of photosynthesis. *Am. Nat.* **71**, 350–362.
- CARDONA T (2019) Thinking twice about the evolution of photosynthesis. *Open Biol.* **9**, 180246.
- CROCE R & VAN AMERONGEN H (2020) Light harvesting in oxygenic photosynthesis: structural biology meets spectroscopy. *Science* **369**, doi:10.1126/science.aay2058.
- FALKOWSKI PG (1994) The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynth. Res.* **39**, 235–258.
- FISCHER WW, HEMP J & JOHNSON JE (2016) Evolution of oxygenic photosynthesis. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **44**, 647–683.
- GOVORUNOVA EG et al. (2017) Microbial Rhodopsins: Diversity, Mechanisms, and Optogenetic Applications. *Annu. Rev. Biochem.* **86**, 845–872, doi:10.1146/annurev-biochem-101910-144233.
- HOHMANN-MARRIOT MF & BLANKENSHIP RE (2011) Evolution of Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.* **62**, 515–548.
- JUNKER R (2016) Evolution „erklärt“ Sachverhalte und ihr Gegenteil. *Stud. Integr. J.* **23**, 4–12, <https://www.si-journal.de/index2.php?artikel=jg23/heft1/sij231-1.html>.
- KAIM W & SCHWEDERSKI B (2005) Bioorganische Chemie – zur Funktion chemischer Elemente in Lebensprozessen. Wiesbaden: Teubner Verlag.
- KANDORI H (2015) Ion-pumping microbial rhodopsins. *Front. Mol. Biosci.* **2**, Article 52, doi: 10.3389/fmolb.2015.00052
- LI Y et al. (2012) Extinction coefficient for red-shifted chlorophylls: Chlorophyll d and chlorophyll f. *Biochim. Biophys. Acta.* **1817**, 1292–1298.
- LI Y et al. (2020) Benefiting others and self: Production of vitamins in plants. *J. Integr. Plant Biol.* **63**, 210–227.
- MOODY ERR et al. (2024) The nature of the last universal common ancestor and its impact on the early Earth system. *Nat. Ecol. Evol.*, <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02461-1>.
- NELSON N & JUNGE W (2015) Structure and energy transfer in photosystems of oxygenic synthesis. *Annu. Rev. Biochem.* **84**, 659–683.
- OLSON JM (1970) The Evolution of Photosynthesis: Hypothesis: Photosynthetic bacteria and blue-green. *Science* **168**, 438–446.
- OVERMANN J, CYPIONKA H & PFENNIG N (1992) An extremely low-light adapted phototrophic sulfur bacterium from the Black Sea. *Limnol. Oceanogr.* **37**, 150–155.
- PAAGIANNAKIS E et al. (2005) Spectroscopic characterization of the excitation energy transfer in the fucoxanthin–chlorophyll protein of diatoms. *Photosynthesis Res.* **86**, 241–250.
- PETERS JW et al. (2018) On the nature of organic and inorganic centers that bifurcate electrons, coupling exergonic and endergonic oxidation – reduction reactions. *Chem. Comm.* **54**, 4091–4099.
- POLIVKA T et al. (2007) Spectroscopy of the peridinin–chlorophyll-a protein: Insight into light-harvesting strategy of marine algae. *Arch. Biochem. Biophys.* **458**, 111–120.
- ROZENBERG A et al. (2021) Microbial Rhodopsins: The Last Two Decades. *Annu. Rev. Microbiol.* **75**, 427–547.
- SCHMITGALL B (2024) Reparaturmechanismen in der Zelle. 2. Proteine – die „rostende“ Maschinerie des Lebens. *Stud. Integr. J.* **31**, 92–100.
- SCHOLES GD et al. (2011) Lessons from nature about solar light harvesting. *Nat. Chem.* **3**, 763–774.
- SOUSA FL et al. (2013) Chlorophyll biosynthesis gene evolution indicates photosystem gene duplication, not photosystem merger, at the origin of oxygenic photosynthesis. *Genome Biol. Evol.* **5**, 200–216.
- TAHARA S et al. (2019) Ultrafast Dynamics of Heliorhodopsins. *J. Phys. Chem. B.* **123**, 11, 2507–2512.
- TONG Y & YU Y (2023) Molecular Evolution of Rhodopsin Protein. *Biology Bulletin* **50**, 566–574.
- ZENG Y et al. (2014) Functional type 2 photosynthetic reaction centers found in the rare bacterial phylum Gemmatimonadetes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **111**, 7795–7800.