Die "Chemische" und die "Chemiosmotische" Hypothese der Photophosphorylierung
- Zum derzeitigen Stand der Diskussion -

von
Lutz Hafner

Die Photosynthese ist in qualitativer und quantitativer Hinsicht der bedeutendste biochemische Prozeß. Sie stellt die wichtigste Form der Kohlenstoffassimilation dar. Die durch sie aus Kohlendioxid und Wasser synthetisierten organischen Verbindungen sind Grundlage des Bau- und Energiestoffwechsels der höheren Organismen. Im Jahr beläuft sich die Bruttoprimärproduktion der grünen Pflanzen auf 10^{14} Kilogramm organischen Materials (SENGBUSCH 1974).

Weiterhin setzt die Photosynthese den für höher organisierte Lebewesen notwendigen Sauerstoff frei; man geht heute davon aus, daß der Sauerstoffgehalt der Erdatmosphäre photosynthetischen Ursprungs ist (KLIMA 1973).

Schließlich vermag der photosynthetische Apparat - und hierin besteht die wesentlichste Leistung - die Strahlung des Lichtes in für Organismen verwertbare, chemische Energie zu transformieren. Damit ist, solange ausreichende Strahlungsenergie zur Verfügung steht, das Problem einer kontinuierlichen Energieversorgung der lebenden Systeme gelöst (HAFNER 1974).

1. Der Verlauf der Photosynthese im Überblick

In der Bilanz ist die Photosynthese die unter Wasserverbrauch und gleichzeitiger Sauerstoffabgabe verlaufende endergonische CO_2-Assimilation. Die Synthese der organischen Kohlenstoff-

verbindung ist ein lichtunabhängiger biochemischer Prozeß, stellt aber die eigentliche stabile Konservierung der Lichtenergie dar.

1.1. Die Dunkelreaktion

Der Chemismus des CO_2-Einbaus bedarf der Mitwirkung zweier Coenzyme, des $NADPH+H^+$ als energiereiches Reduktionsmittel und des ATP als Lieferant chemischer Energie:

$$CO_2 + 2(NADPH+H^+) + nATP \longrightarrow H\overset{|}{\underset{|}{C}}OH + H_2O + 2NADP^+ + n(ADP+P_a)$$

Man kennt heute zwei Wege des CO_2-Einbaus; sie sind in der nachfolgenden Tabelle gegenübergestellt:

Name (n.Autoren) Pflanzentyp	CO_2-Bindung katalysierendes Enzym	Charakteristisches Assimilationsprodukt	ATP-Verbrauch pro CO_2
CALVIN-Zyklus C_3-Pflanze	Ribulose-1,5-diphosphatcarboxylase	3-Phosphoglyzerinsäure (C_3-Körper)	3 ATP
HATCH-SLACK-Weg C_4-Pflanze	Phosphoenolpyruvatcarboxylase	Oxalessigsäure (C_4-Körper)	5 ATP

Tab. 1: Vergleich der beiden Photoassimilations-Wege (nach MENGEL 1971, SCHOPFER 1973, LATZKO & KELLY 1974)

Beide Mechanismen einer Kohlenstoffassimilation treten offenbar nebeneinander in Pflanzen auf (KINDL & WÖBER 1975); eine strenge Unterteilung in C_3- und C_4-Pflanzen scheint sich nach neueren Untersuchungen nicht aufrechterhalten zu lassen (KLIMA 1975).

1.2. Die Lichtreaktion

Die für Dunkelreaktion benötigten Coenzyme werden in der photosynthetischen Lichtreaktion unter Auswertung von

Strahlungsenergie gegen das thermodynamische Gefälle gebildet; die Reaktionen können wie folgt wiedergegeben werden:

(a) Photolyse des Wassers und $NADP^+$-Reduktion:

$$2NADP^+ + 2H_2O \xrightarrow{\text{Licht}} 2(NADPH+H^+) + O_2$$

(b) Photophosphorylierung:

$$n(ADP+P_a) \xrightarrow{\text{Licht}} nATP$$

Die Addition der Lichtreaktion (a+b) mit der Dunkelreaktion ergibt dann die Endgleichung der Photosynthese, bei der der notwendige Energiebedarf durch Absorption von Lichtquanten gedeckt wird (vergl. LÄUGER 1971, HAFNER 1974):

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow{\text{Licht}} H\overset{|}{\underset{|}{C}}OH + O_2$$

1.3. Der Elektronentransport

Die Reduktion in der Gleichung (a) setzt einen Elektronentransport vom Wasser zum $NADP^+$ voraus, der bei molaren Konzentrationen eine Potentialdifferenz von 1,13 Volt zu überwinden hat (TREBST 1972, LIBBERT 1974). Dieser Betrag ergibt sich aus dem Redoxpotentialwert E_o' für das System $NADP^+$/ $NADPH+H^+$ von -0,32 Volt und dem Wert für das Redoxsystem H_2O/O_2 von +0,81 Volt. (Das physiologische Redoxpotential E_o' eines Redoxsystems bezieht sich auf die unter Standardbedingungen - 298 K, 101325 Pa , 1 Mol/Liter - in Volt meßbare Potentialdifferenz zwischen diesem System und einem H^+/H_2-System mit einer Wasserstoffionen-Konzentration von 10^{-7}Mol/Liter (REINBOTHE 1975); je negativer das Redoxpotential ist, desto größter ist die Tendenz zur Elektronenabgabe und damit der Energiegehalt des Redoxsystems!)

Durch die Absorption eines Lichtquants ausreichenden Energiegehalts erfährt ein Photosystem in den Thylakoiden der

Chloroplasten eine Energieerhöhung von $\Delta E'_o$ = ca. 0,9 Volt. Bei der Lichtreaktion sind nun zwei Photosystem-Arten so hintereinandergeschaltet, daß der Elektronentransport vom Wasser zum $NADP^+$ thermodynamisch möglich wird. Die für die Elektronenflußrichtung notwendige Energiezufuhr resultiert aus einer zweifachen Lichtabsorption. Dabei wird das Reaktionszentrum - ein besonders gebundenes Chlorophyll-a-Molekül (METZNER 1975, WIEßNER 1975) - des jeweiligen Photosystems auf ein negativeres Redoxpotential gehoben; in diesem Anheben liegt die direkte Nutzung der Lichtenergie durch den Photosynthese-Apparat. Die Konservierung der aufgenommenen Energie erfolgt zunächst in der Bildung von ATP und $NADPH+H^+$. (LIBBERT 1974, KLIMA 1975, WIEßNER 1975)

Insgesamt ergibt sich nach dem heutigen Stand der Photosynthese-Forschung, daß in der Thylakoidmembran die Verbindung zwischen dem primären Elektronendonator Wasser, dem Photosystem II (P680), dem Photosystem I (P700) und dem Endakzeptor $NADP^+$ durch drei Elektronentransportketten hergestellt wird (AMESZ 1973, DRISSLER & HÄGELE 1974).

Richtung des Elektronenflusses ↓

Redoxsystem	E'_o (Volt)	
H_2O/O_2	+0,81	
Y (unbekannt)		
PII (Photosystem II)	ca. +1,0	← Absorption
$PII_{angeregt}$	ca. 0,0	von Lichtquanten
Q (unbekannt)		
PQ (Plastochinon)	+0,06	
cyt f (Cytochrom f)	+0,37	
PC (Plastocyanin)	+0,35-39	
PI (Photosystem I)	+0,46	← Absorption
$PI_{angeregt}$	-0,45	von Lichtquanten
Z (unbekannt)		
Fd (Ferredoxin)	-0,42	
FP (Flavoprotein, Fd-NADP-Reduktase)	ca. -0,40	
$NADP^+$	-0,32	

Tab. 2: Redoxpotentiale der Glieder der photosynthetischen Elektronentransportketten.
(Werte nach KARLSON 1974, LIBBERT 1974)

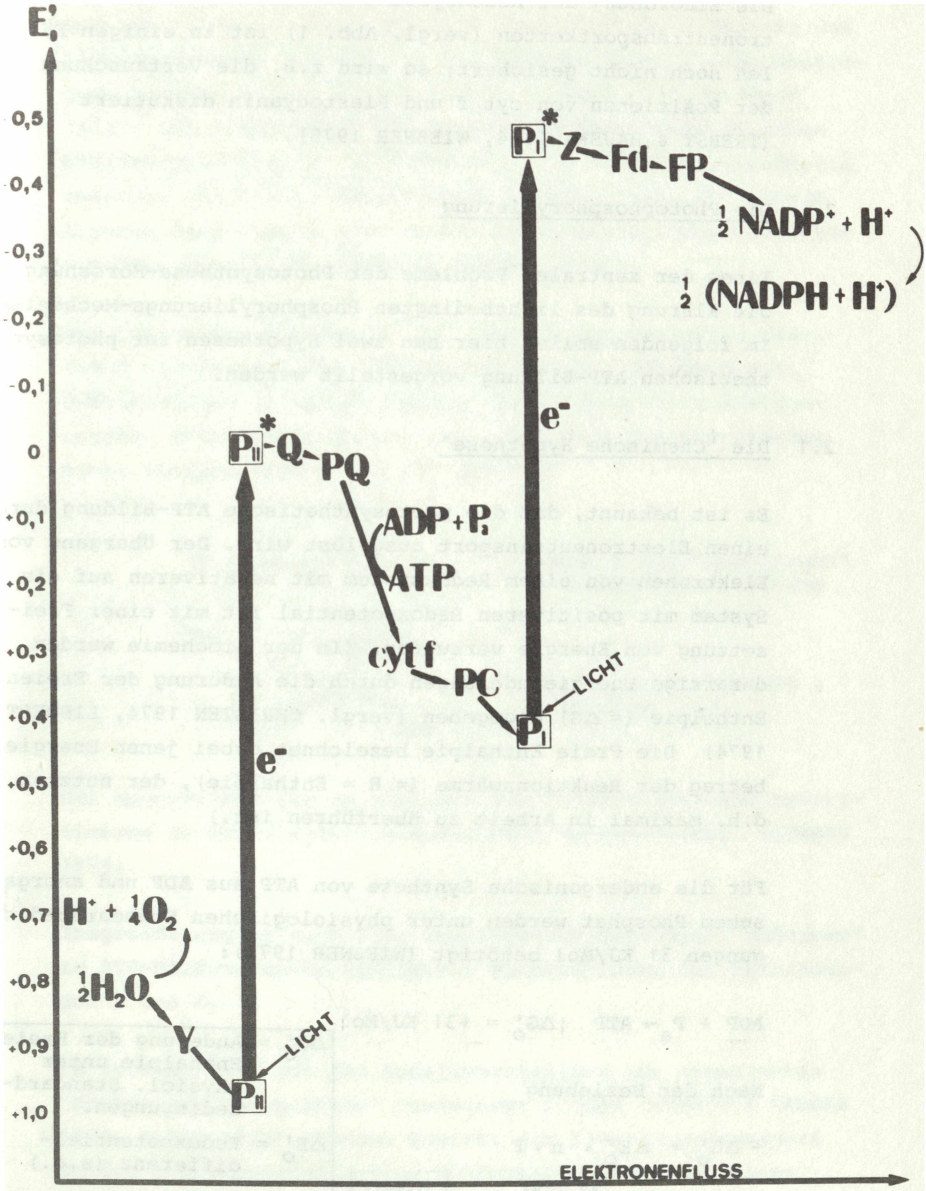


Abb. 1: Der photosynthetische Elektronentransport vom Wasser zum $NADP^+$.

(vergl. Tab. 1, nach WIESSNER 1975)

Die Einordnung der Redoxsysteme in die verschiedenen Elektronentransportketten (vergl. Abb. 1) ist in einigen Fällen noch nicht gesichert; so wird z.B. die Vertauschung der Positionen von cyt f und Plastocyanin diskutiert (TREBST & HAUSKA 1974, WIEßNER 1975).

2. Die Photophosphorylierung

Eines der zentralen Probleme der Photosynthese-Forschung ist die Klärung des lichtbedingten Phosphorylierungs-Mechanismus. Im folgenden sollen hier nun zwei Hypothesen zur photosynthetischen ATP-Bildung vorgestellt werden.

2.1 Die "Chemische Hypothese"

Es ist bekannt, daß die photosynthetische ATP-Bildung durch einen Elektronentransport ausgelöst wird. Der Übergang von Elektronen von einem Redoxsystem mit negativeren auf ein System mit positiveren Redoxpotential ist mit einer Freisetzung von Energie verbunden. (In der Biochemie werden derartige Energieänderungen durch die Änderung der Freien Enthalpie (= ΔG) angegeben (vergl. CHRISTEN 1974, LIBBERT 1974). Die Freie Enthalpie bezeichnet dabei jenen Energiebetrag der Reaktionswärme (= H = Enthalpie), der nutzbar, d.h. maximal in Arbeit zu überführen ist.)

Für die endergonische Synthese von ATP aus ADP und anorganischem Phosphat werden unter physiologischen Standardbedingungen 31 KJ/Mol benötigt (WIEßNER 1975):

$$ADP + P_a \rightarrow ATP \quad | \Delta G'_o = +31 \text{ KJ/Mol}$$

Nach der Beziehung

$$-\Delta G'_o = \Delta E'_o \cdot n \cdot F$$

$$\Delta E'_o = -\frac{31\,000}{1 \cdot 96\,500} \left[\frac{J \cdot Mol}{Mol \cdot C}\right]$$

$$\Delta E'_o = -0{,}32 \text{ Volt}$$

$\Delta G'_o$ = Änderung der Freien Enthalpie unter physiol. Standardbedingungen.

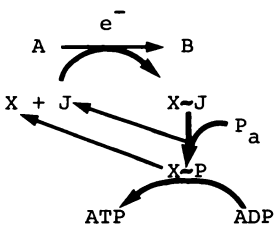
$\Delta E'_o$ = Redoxpotentialdifferenz (s.o.)

n = Zahl der übertragenen Elektronen

F = FARADAY-Konstante (96500 Coulomb/Mol)

muß bei einem $1e^-$-Übergang dazu eine Potentialdifferenz von mindestens 0,32 V unter der Voraussetzung der Standardbedingung durchschritten werden (KINDL & WÖBER 1975, WIEßNER 1975). Man lokalisiert heute die Kopplungsstelle zwischen Elektronentransport und ATP-Bildung in der Redoxsystemkette zwischen den beiden Photosystemen (vergl. Abb. 1); einige Autoren diskutieren eine zweite Phosphorylierungsstelle vor dem Photosystem II (TREBST & HAUSKA 1975).

Die "Chemische Hypothese" der Photophosphorylierung postuliert nun eine an den Elektronentransport zwischen zwei Redoxsystemen (A und B) gekoppelte Bildung eines energiereichen Zwischenproduktes (X~J), das dann die Übertragung eines Phosphatrestes auf ADP bewirkt:



Modell der "chemischen" Photophosphorylierung

(nach HALL, FLOWERS & ROBERTS 1974)

Der Mechanismus ist in Analogie zur Substratkettenphosphorylierung in der Gklykolyse entwickelt worden (vergl. LIBBERT 1974).

Insgesamt ergibt sich eine vom Elektronentransport induzierte ATP-Bildung unter zyklischer Rückgewinnung der Verbindungen X und J.

In letzter Zeit ist die Modellvorstellung zur sogenannten "Konformationshypothese" verfeinert worden (TREBST & HAUSKA 1974, KLIMA 1975): Danach bewirkt der Elektronentransport an der Kopplungsstelle eine Konformationsänderung eines Proteins der Thylakoidmembran; es entfällt bei dieser Hypothese die Notwendigkeit der Bildung einer beweglichen, energiereichen Zwischenverbindung. Bei der Wiedereinstellung

der energieärmeren Ausgangsraumstruktur des Proteins wird die freiwerdende Energie mit der Bildung von ATP konserviert. Bei dem Eiweiß könnte es sich z.B. um ATPase handeln, die durch den lichtinduzierten Elektronentransport etwa in der Art eines positiven allosterischen Effektes in eine aktive Konformation überführt wird (KLIMA 1975).

2.2. Die "Chemiosmotische Hypothese" [x]

Die "Chemiosmotische Hypothese" wurde von MITCHELL (1961) für die oxidative Phosphorylierung in der Mitochondrienmembran entwickelt (vergl. dazu HOFMANN 1972, BHAGAVAN 1974, KARLSON 1974) und ist dann auf die photosynthetische ATP-Bildung ausgedehnt worden (MITCHELL 1966). Heute ist diese Theorie die wohl meist diskutierte Modellvorstellung eines Photophosphorylierungs-Mechanismus: Nach ihr erfolgt in der Thylakoidmembran ein gerichteter Elektronentransport, der teilweise mit einem ebenfalls vektoriellen Protonen(H^+)transport gekoppelt ist. Der e^--Transport vollzieht sich dabei vom Wasser aus dem Thylakoid-Innenraum über die hintereinandergeschalteten Redox- und Photosysteme in einer Zickzack-Bahn quer über die Membran zum $NADP^+$ des Stroma-Raumes (vergl. Abb. 2).

An diesen lichtinduzierten Elektronentransport ist nun nach der "Chemiosmotischen Hypothese" ein Transport von H^+-Ionen von außen nach innen gekoppelt (WITT 1971, TREBST & HAUSKA 1974, WIEßNER 1975). Dieser Protonenfluß durch die Thylakoidmembran soll dabei über das Plastochinon-System erfolgen. Plastochinon ist ein Glied der Redoxsystemkette zwischen den beiden Photosystemen, das gleichzeitig zur Elektronen- und

---

x Zur Beschäftigung mit dieser Problematik wurde ich insbesondere von Herrn Prof. Dr. H. Strotmann angeregt. Für seine bereitwilligen Erläuterungen seiner wissenschaftlichen Arbeiten sei ihm an dieser Stelle herzlichst gedankt!

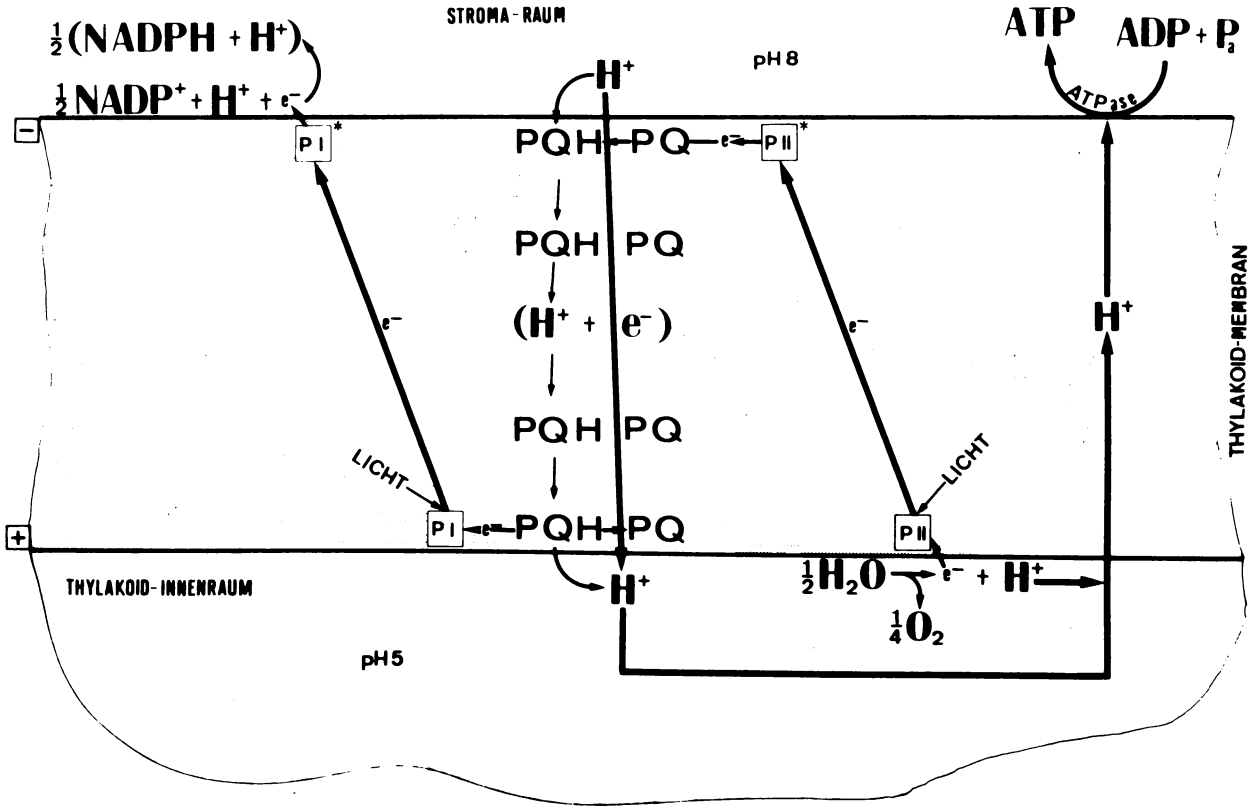


Abb. 2: Modell des gekoppelten photosynthetischen Elektronen- und Protonentransports in der Thylakoid-Membran. (nach KARLSON 1974. WITT 1975)

Protonenübertragung befähigt ist:

$$\underset{\text{(Semichinon-Form)}}{PQH} \rightleftharpoons PQ + H^+ + e^-$$

Insgesamt ergibt sich daher bei Belichtung der photosynthetischen Membran ein Elektronenfluß von innen nach außen und ein daran gekoppelter Protoneneinstrom in den Thylakoid-Innenraum.

In dem so entstehenden Protonengradienten sieht die "Chemiosmotische Hypothese" die nutzbare osmotische Energie, die in Form von ATP konserviert werden kann. Dazu fließen H^+-Ionen entsprechend dem osmotischen Gefälle über vorgegebene Membranbahnen aus dem Thylakoid-Innenraum zurück in den Stroma-Raum (Abb. 2). Ein Modell der chemiosmotischen Phosphorylierung schreibt dem Protonenstrom eine aktivierende - evtl. durch eine Konformationsänderung - Wirkung auf die ATPase zu (vergl. WHITTINGHAM 1974); ein anderes Modell sieht in der elektrischen Neutralisation zwischen der durch den vektoriellen e^--Transport negativen Membranaußenseite und den rückfließenden H^+-Ionen die freiwerdende Energie, die zur ATP-Synthese genutzt werden kann (WITT 1975, 1975a).

2.2.1. Belege für die "Chemiosmotische Hypothese"

2.2.1.1. Elektrisches Feld und pH-Gradient

Entsprechend dem geschilderten Modell eines gerichteten Elektronen- und Protonenflusses hat man bei Belichtung isolierter Thylakoide den Aufbau eines Protonengradienten gemessen: Ist die Wasserstoffionen-Konzentration im Außenmedium mit einem pH-Wert von 8 vorgegeben, so stellt sich im Thylakoid-Innenraum mit dem pH-Wert 5 eine 1000fach höhere H^+-Konzentration ein (TREBST & HAUSKA 1974, WIEßNER 1975). Zudem konnte gezeigt werden, daß der aus dem Konzentrationsunterschied resultierende

Protonenrückfluß der Geschwindigkeit der Photophosphorylierung entspricht (WITT 1975, 1975a). Dabei wurde ein ganzzahliges Verhältnis - meist 3, aber auch 2 und 4 - zwischen Mol Protonenverbrauch und Mol synthetisiertes ATP gemessen (TREBST & HAUSKA 1974, WIEßNER 1975).

Die künstliche Erzeugung eines Protonengradienten führte zu einer lichtunabhängigen Phosphorylierung in photosynthetischen Membranen (JAGENDORF & URIBE 1967). Dazu wurden isolierte Chloroplasten zunächst in einem saurem Medium (pH 4) inkubiert, so daß mit der Zeit eine H^+-Anreicherung im Thylakoid-Innenraum resultierte. Danach wurde die Chloroplaten-Suspension in ein schwach basisches Medium (pH 8,5) überführt. Der dann erfolgende Protonenausstrom bewirkte in Anwesenheit von ADP, P_a und Mg^{++} trotz fehlender Belichtung eine Synthese von ATP.

Neben dem Entstehen eines Protonengradienten wurde bei Belichtung von Thylakoiden auch der Aufbau eines elektrischen Feldes zwischen den Membranseiten nachgewiesen; WITT (1975a) konnte dabei Potentialdifferenzen von ca. 100 mV messen. TREBST & HAUSKA (1974) sehen in diesem Aufbau eines elektrischen Feldes zwischen Thylakoid-Innen- und Außenseite den primären Prozeß der Lichtenergie-Konservierung, dem dann sekundär der langsamere Protonentransport über das Plastochinon-System folgt.

2.2.1.2. Entkoppler-Wirkung

Mit Hilfe der "Chemiosmotischen Hypothese" kann die Wirkung von sogenannten Entkopplern erklärt werden. Bei Zugabe von Entkopplern läuft in belichteten Chloroplasten zwar der vollständige Elektronentransport ab; dieser e^--Fluß ist aber von der Phosphorylierung "entkoppelt", und es erfolgt keine ATP-Synthese (vergl. LIBBERT 1974, REINBOTHE 1975). Die

hierbei absorbierte Lichtenergie wird dann ausschließlich als Wärme frei.

Es sei hier als ein Beispiel die Anwendung der "Chemiosmotischen Hypothese" auf das als Entkoppler wirkende Acetat-Ion dargestellt (vergl. STROTMANN & THIEL 1973, THIEL & STROTMANN 1974): Zu einer Chloroplasten-Suspension zugefügtes Acetat diffundiert in den Thylakoid-Innenraum, und nach relativ kurzer Zeit hat sich das Konzentrationsgleichgewicht zwischen innen und außen eingestellt. Bei der im Dunkeln vorliegenden H^+-Konzentration (pH 8) liegen über 99% der Acetat-Ionen frei vor, und nur ein ganz geringer Teil tritt mit Protonen zur undissoziierten Essigsäure zusammen:

$$\underset{99{,}9\%}{\text{Acetat}} + \underset{\text{pH } 8}{H^+} \rightleftharpoons \underset{0{,}1\%}{\text{Essigsäure}}$$

Wird nun belichtet, erfolgt der beschriebene Einstrom von Protonen, und die höhere H^+-Konzentration (pH 5) bewirkt im Thylakoid-Innenraum eine Verschiebung des Säuregleichgewichtes dahingehend, daß 36% der Acetat-Ionen mit Protonen zu Essigsäure zusammentreten:

$$\underset{64\%}{\text{Acetat}} + \underset{\text{pH } 5}{H^+} \rightleftharpoons \underset{36\%}{\text{Essigsäure}} \quad \text{(Licht)}$$

Die Essigsäure diffundiert nun als ungeladenes Molekül leicht durch die Membran nach außen; dabei nimmt sie Protonen in gebundener Form mit nach außen, die dort im pH 8-Medium wieder abdissoziieren. Die so den Thylakoid-Innenraum verlassenden Protonen benutzen nicht die Phosphorylierungs-Bahnen und können daher nicht für eine ATP-Synthese genutzt werden. So führt zwar der lichtinduzierte Elektronentransport zum Protoneneinstrom; er ist aber aufgrund der Acetat-Wirkung von der Phosphorylierung entkoppelt.

Eine weitere Entkopplerwirkung kann durch Zerstörung der Thylakoidmembran erzielt werden. Durch Löcher der Membran

können die bei Belichtung einströmenden Protonen ungehindert wieder ausfliessen, so daß es nicht zum Aufbau eines wirksamen pH-Gradienten kommen kann. Schon der Einbau eines Gramicidin-Moleküls - Gramicidin ist ein "porenbildendes", wahrscheinlich spiralig gebautes Protein (BAMBERG u.a. 1974) - in ein Thylakoid läßt die Photophosphorylierung zusammenbrechen (METZNER 1972).

Generell könnte die Entkopplerwirkung chemisch sehr verschiedener Substanzen nach der "Chemiosmotischen Hypothese" einheitlich als eine Permeabilitätsänderung an der Thylakoidmembran gedeutet werden (KLIMA 1975).

3. Diskussion

Die "Chemische Hypothese" der Photophosphorylierung kann auf eine Parallelität zur Substratkettenphosphorylierung verweisen; das postulierte energiereiche Zwischenprodukt ist bisher jedoch nicht nachzuweisen. Für die "Konformationshypothese" als Variante dieses Modells zeichnen sich größere experimentelle Schwierigkeiten für den Nachweis von Raumstrukturänderungen in den Membranen ab.

Weiterhin setzt die "Chemische Hypothese" ein ganzzahliges stöchiometrisches Verhältnis zwischen Elektronentransport und ATP-Bildung voraus. Es wäre z.B. ein Verhältnis von 1 Mol transportierte Elektronen zu 1 Mol gebildetes ATP denkbar; der experimentelle Meßwert liegt aber bei etwa 0,66 ATP pro Elektron (TREBST & HAUSKA 1975).

Die "Chemiosmotische Hypothese" kann diese Stöchiometrie unter Verwendung der bei WIEßNER (1975) angegebenen Werte bestätigen: Durch den Transport eines Elektrons wird im Thylakoid-Innenraum eine Erhöhung der Protonenzahl um zwei bewirkt: $\Delta H^+ / \Delta e^- = 2$! Dabei stammt ein H^+-Ion aus dem Wasser (Photolyse von H_2O), während das zweite Proton an den photosynthetischen Elektronenfluß gekoppelt über das Plastochinon-System einströmt (vergl. Abb. 2). Setzt man

nun weiterhin einen Wert von 3 für $\Delta H^+/\Delta ATP$ ein (3 Mol Protonenausstrom bewirken die Bildung von 1 Mol ATP), so ergibt sich für $\Delta e^-/\Delta ATP$ tatsächlich ein Betrag von 0,66!

Trotz der hier angeführten Belege für einen an den Aufbau eines Protonengradienten gebundenen Mechanismus der Photophosphorylierung ergibt sich der hypothetische Charakter dieses Modells aus dem Vorliegen noch zahlreicher offener Fragen:

- So ist z.B. die von der "Chemiosmotischen Hypothese" vorausgesetzt geringe Ionenpermeabilität der Thylakoidmembran noch nicht eindeutig nachgewiesen (STROTMANN pers. Mitt.),

- können offenbar Chloroplasten-Bruchstücke und Stroma-Thylakoide ATP synthetisieren, ohne über einen ausreichenden Protonengradienten zu verfügen (METZNER 1972),

- wird die Hypothese dadurch eingeschränkt, daß nur ein geringer Teil der Thylakoidmembranen in direktem Kontakt mit dem Stroma-Raum stehen (GUNNING & STEER 1975).

Weiterhin ungeklärt ist auch die Struktur des photosynthetischen Kopplungsfaktors (CF_1) auf den Thalykoidmembranen; dieser Proteinkomplex bewirkt eine Kopplung von Elektronen- bzw. Protonentransport mit der Phosphorylierung. Der CF_1-Faktor enthält die ATPase-aktivität (STROTMANN u.a.1973, KINDL & WÖBER 1975); diese ATPase muß anisotrop strukturiert sein, um an der einen Seite das Herantreten von $ADP+P_a$ und auf der Innenseite die Wirkung des Protonenausstromes ermöglichen zu können. Der Mechanismus der ATP-Synthese durch die Thylakoid-ATPase ist unbekannt.

Der hier nur kurz angerissenen Fülle von noch zu lösenden Fragen sei folgender Ausspruch von LEHNINGER (1974) gegenübergestellt:

"Die Chemie und Physik der photosynthetischen Lichtreaktionen und die Beziehung dieser Prozesse zur molekularen Organisation des Chloroplasten gehören heute sicherlich zu den faszinierendsten biologischen Problemen."

Literatur

AMESZ, J.: Photosynthesis. Biophysical Aspects.- Forschr.Bot. 35, 99-102 (1973)

BAMBERG, E., BENZ, R., LÄUGER, P., STARK, G.: Ionentransport durch biologische Membranen. - cheiz 8, 33-43 (1974)

BHAGAVAN, N.V.: Biochemistry. A Comprehensive Review.- Toronto: Lippincott 1974

CHRISTEN, H.R.: Thermodynamik und Kinetik chemischer Reaktionen.- Frankfurt a.M.: Salle 1974

DRISSLER, F. und HÄGELE, W.: Photosynthese (1. Teil).- phyiuz 5, 165-172 (1974)

GUNNING, B. and STEER, M.: Ultrastructure and the Biology of of Plant Cells.- London: Edward Arnold 1975

HAFNER, L.: Einführung in die Organische Chemie unter besonderer Berücksichtigung der Biochemie.- Hannover: Schroedel 1974

HALL, J.L., FLOWERS, T.J. and ROBERTS, R.M.: Plant Cell Structure and Metabolism.- London: Longmann 1974

HOFMANN, E.: Enzyme und energieliefernde Stoffwechselreaktion. Dynamische Biochemie II.- Berlin: Akademie-Vlg. 1972

JAGENDORF, A.T. and URIBE, E.: Photophosphorylation and the chemiosmotic hypothesis.- In OLSON, J.M., HIND, G., LYMAN, H. and SIEGELMAN, H.W.: Energy Conservision by the Photosynthetic Apparatus. Brookhaven Symp.Biol. 19, 215-245 (1967)

KARLSON, P.: Kurzes Lehrbuch der Biochemie.- Stuttgart: Thieme 1974

KINDL, H. und WÖBER, G.: Biochemie der Pflanzen.- Berlin: Springer 1975

KLIMA, J.: Die Entstehung des Lebens.- biuz 3, 8-13 (1973)

KLIMA, J.: Einführung in die Cytologie.- Stuttgart: GFV 1975

LATZKO, E. and KELLY, G.J.: Photosynthesis. Carbon Metabolism.- Fortschr.Bot. 36, 77-89 (1974)

LÄUGER, P.: Die Photosynthese der grünen Pflanzen.- Konstanzer Universitätsreden 43, (1971)

LEHNINGER, A.L.: Bioenergetik.- Stuttgart: Thieme 1974, S. 129

LIBBERT, E.: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie.- Jena: VEB GFV 1974

MENGEL, K.: Photosynthese und CO_2-Assimilation der höheren Pflanze.- Die Stärke 23, 375-418 (1971)

METZNER, H.: Photosynthese.- Fortschr.Bot. 34, 123-138 (1972)

METZNER, H.: Photosynthese - Umwandlung der Sonnenenergie.- UMSCHAU 75, 435-441 (1975)

MITCHELL, P.: Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism.- Nature 191, 144-148 (1961)

MITCHELL, P.: Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation.- Biol.Rev. 41, 445-502 (1966)

REINBOTHE, H.: Einführung in die Biochemie.- Jena: VEB GFV 1975

SCHOPFER, P.: Erfolgreiche Photosynthese-Spezialisten: Die "C_4-Pflanzen".- biuz 3, 173-183 (1973)

SENGBUSCH, P.v.: Einführung in die Allgemeine Biologie.- Berlin: Springer 1974

STROTMANN, H., HESSE, H. and EDELMANN, K.: Quantitative Determination of coupling factor CF_1 of chloroplasts.- Biochem.Biophys.Acta 314, 202-210 (1973)

STROTMANN, H. und THIEL, A.: Zum Mechanismus der Entkopplung der Photophosphorylierung durch Anionen schwacher Säuren.- Ber.Deutsch.Bot.Ges. 86, 209-212 (1973)

THIEL, A. und STROTMANN, H.: Entkopplung der Photophosphorylierung und Entkoppler-Transport über die Thylakoidmembran.- Ber.Deutsch.Bot.Ges. 87, 129-133 (1974)

TREBST, A.: Zum Mechanismus der Photosynthese.- biuz 2, 101-111 (1972)

TREBST, A. und HAUSKA, G.: Energiekonservierung in der photosynthetischen Membran der Chloroplaten.- Naturwissenschaften 61, 308-316 (1974)

WHITTINGHAM, C.P.: The Mechanism of Photosynthesis.- London: Edward Arnold 1974

WIEßNER, W.: Bioenergetik bei Pflanzen.- Stuttgart: GFV 1975

WITT, H.T.: Coupling of quanta, electrons, fields, ions and phosphorylation in the functional membrane of photosynthesis.- Quart.Rev.Biophys. 4, 365-477 (1971)

WITT, H.T.: Eine geistreiche Maschine: Der Photosynthese-Apparat.- UMSCHAU 75, 123-124 (1975)

WITT, H.T.: Zur Biophysik der Photosynthesemembran.- 108. Versamml. Ges.Deutsch.Naturf. Ärzte, zit. n. KULL, U.: Naturw. Rdsch. 28, 42-43 (1975a)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: 112

Autor(en)/Author(s): Hafner Lutz

Artikel/Article: Die "Chemische" und die "Chemiosmotische" Hypthese der Photophosphorylierung - zum derzeitigen Stand der Diskussion - 49-66