

Thermodynamik und Photosynthese im Erdsystem

Was begrenzt das Leben?

AXEL KLEIDON

Photosynthese versorgt das Leben auf der Erde mit Energie. Allerdings ist der beobachtete Wirkungsgrad der biologischen Energieerzeugung wesentlich geringer als etwa die Umwandlung von Sonnenlicht in elektrische Energie in Photovoltaikanlagen. Warum ist das so? Die Antwort liefert die Thermodynamik – aber nicht so direkt, wie man zunächst vermuten könnte. Zum Verständnis braucht man einen Blick auf das gesamte Ökosystem, und wie dieses mit der Atmosphäre Kohlenstoff und Wasser austauscht.



Tropischer Regenwald in Amazonien nahe Manaus, aufgenommen vom ATTO-Forschungsturm. Was begrenzt seine Produktivität? (Foto: S. Schmidt.)

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Mit der Photosynthese erzeugt das Leben chemische Energie in Form von Kohlehydraten, wie Zucker und Fette. Diese Energie ermöglicht die Aktivität von Ökosystemen mit ihren Nahrungsketten, von denen auch wir Menschen abhängen. Einfach zusammengefasst wird dabei Kohlendioxid und Wasser unter Verwendung von Sonnenlicht chemisch in Zucker und Sauerstoff umgebaut. Dieser Prozess hat weitreichende Konsequenzen, nicht nur dadurch, dass er Leben ermöglicht, sondern auch für die Erde selbst.

Photosynthese erzeugt mit einer Leistung von etwa $215 \cdot 10^{12}$ W wesentlich mehr chemische Energie im Erdsystem als abiotische Prozesse. Zu Letzteren zählen zum Beispiel die Ozonchemie der Stratosphäre ($< 20 \cdot 10^{12}$ W), der Wasserkreislauf und damit verbundene Verwitterungsprozesse der Kontinentalkruste ($< 20 \cdot 10^{12}$ W), Blitze ($< 0,6 \cdot 10^9$ W) und geologische Prozesse ($\ll 50 \cdot 10^{12}$ W) [1]. Und das hat Konsequenzen, weil es die chemische Zusammensetzung des Planeten verändert. Über die Milliarden von Jahren, in denen die Photosynthese auf der Erde aktiv ist, hat die dabei erzeugte chemische Energie die Geochemie nachhaltig verändert. Der Atmosphäre wurden große Mengen an Kohlendioxid entzogen und durch Sauerstoff ersetzt, Gesteine wurden oxidiert und hydriert und so in ihren Materialeigenschaften verändert, und fossile Brennstoffe wie Kohle und Erdöl wurden erzeugt und durch geologische Prozesse luftdicht abgeschlossen – Energie, die zur Zeit die industrialisierten Gesellschaften der Erde hauptsächlich versorgt.

Photosynthese ist aber nicht nur eine chemische Reaktion, sie ist eingebettet in ihre Umwelt. Dies lässt sich gut erkennen an der klimatologischen Verteilung der heutigen Photosyntheseleistung, die klare geographische Muster zeigt. Abbildung 1 zeigt diese aus Satellitendaten errechneten Muster – und zwar nicht die Photosyntheseleistung selbst, sondern ihr Endresultat in Form der sogenannten Nettoprimärproduktion, also der Bildung von Biomasse. Über Land ist die Photosyntheseleistung in etwa doppelt so hoch wie in Abbildung 1 gezeigt. Der Differenzbetrag ist dabei der Eigenverbrauch der Pflanzen.

Die gebräuchliche Einheit in der Ökosystemforschung für den damit verbundenen Kohlenstofffluss ist Gramm Kohlenstoff (C) pro Fläche und Zeit, abgekürzt durch $gC/(m^2 \cdot a)$. Der tropische Regenwald im Amazonas erzeugt pro Quadratmeter und Jahr neue Biomasse, in der mehr als 1 kg Kohlenstoff gespeichert ist – Kohlenstoff, der in Form von CO_2 der Atmosphäre entzogen wurde. Marine Ökosysteme sind im Vergleich wesentlich weniger produktiv. Dort

spielt die Nährstoffversorgung eine entscheidende Rolle. Deshalb wird im Ozean höhere Produktivität dort beobachtet, wo das Wasser durch Winde, Aufsteigen von Tiefenwasser oder dem Eintrag von Flüssen durchmisch wird. Im Folgenden wollen wir uns auf die allgemein höhere Photosyntheseleistung auf Land fokussieren.

Nun können wir uns fragen, was diese Muster der bi-sphärischen Aktivität prägt, was sie begrenzt und das Leben daran hindert, wesentlich aktiver zu sein. Warum nimmt der Regenwald nicht 5 kg oder sogar 10 kg Kohlenstoff pro Quadratmeter und Jahr auf? Die Frage kann man mit der Thermodynamik betrachten. Wie jeder andere Prozess ist die Photosynthese ein thermodynamischer Prozess. Er folgt der Energieerhaltung und dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik. Die Energiequelle ist dabei das Sonnenlicht.

Sonnenlicht ist Strahlungsenergie mit extrem niedriger Entropie, weil die Sonne mit einer sehr hohen Emissionstemperatur von etwa 5800 K abstrahlt und diese Strahlung bis zur Absorption an der Erdoberfläche nicht wesentlich verändert wurde. Diese Energie lässt sich im Prinzip mit einem sehr hohen Wirkungsgrad umwandeln, da die Erde diese Energie bei wesentlich geringeren Temperaturen abstrahlt und damit einen enormen Temperaturunterschied erzeugt. Mit einer mittleren Oberflächentemperatur von nur 288 K ist demnach der maximale Wirkungsgrad einfach

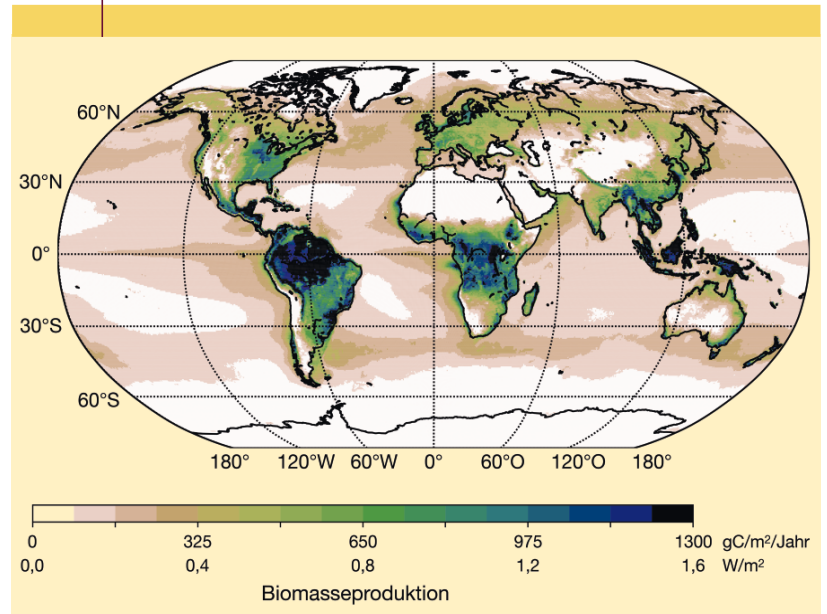
$$\frac{5800 \text{ K} - 288 \text{ K}}{5800 \text{ K}} \approx 0,95 \hat{=} 95\%.$$

Allerdings spielen bei elektromagnetischer Strahlung noch andere Aspekte eine Rolle für die Entropie, zum Beispiel die Verteilung über den Raumwinkel und die Polarisierung [4, 1]. Gegenwärtig wird eine so hohe Effizienz in der Umwandlung von Solarstrahlung nicht erreicht, obwohl industriell gefertigte Solarpaneele durchaus schon mit 20% und manche Prototypen im Labor mit deutlich höheren Wirkungsgraden arbeiten.

Nun stellt sich die Frage, wie es dann mit dem Wirkungsgrad der Photosynthese aussieht. Abbildung 1 zeigt auch die Raten der Biomassebildung hinsichtlich der erzeugten chemischen Energie, also in Raten von Watt pro Fläche. Wir sehen, dass selbst die hochproduktiven Regenwälder in Amazonien lediglich 1,5 W/m² an Biomasse erzeugen. Mit dem Aufschlag für den Eigenverbrauch der Pflanzen kommen wir also auf eine Photosyntheseleistung von etwa 3 W/m². Im Vergleich zu den etwa 165 W/m² an Energie, die im globalen Mittel vom Sonnenlicht an der Erdoberfläche absorbiert werden, ist dies ein verschwindend kleiner Anteil von lediglich 3/165 = 1,8%.

Dieser geringe Wirkungsgrad von Photosynthese ist weitläufig bekannt. Selbst hochproduktive Agrarflächen, ausreichend gedüngt und bewässert, zeigen eine Effizienz von weniger als 3%. Das ist erstaunlich wenig, wenn wir bedenken, dass die Photosynthese über drei Milliarden Jahre Zeit hatte, um sich zu entwickeln und effizienter zu werden. Warum also ist ihr Wirkungsgrad bis heute so geblieben?

ABB. 1 | BIOLOGISCHE PRODUKTIVITÄT



Klimatologische Verteilung der Biomassebildung von Ökosystemen auf Land und Ozean, geschätzt aus NASA-Satellitendaten. Bei den Ökosystemen an Land ist die Photosyntheseleistung typischerweise in etwa doppelt so hoch wie die Biomassebildung, der Unterschied entspricht dem Eigenbedarf der Pflanzen (Karte erstellt mit Ozeandaten von [2] und Landdaten von [3]).

Vom Licht zum Zucker

Bevor wir uns auf einen Erklärungsansatz konzentrieren, wollen wir zuerst nachvollziehen, wieviel Effizienz man bei der Photosynthese eigentlich erwarten könnte. Dazu betrachten wir die Umwandlung von Kohlendioxid und Wasser in Zucker und Sauerstoff in ihrer Gesamtheit. Das umfasst die Energie, die in den Prozess einfließt, und die Menge der dabei erzeugten chemischen Energie.

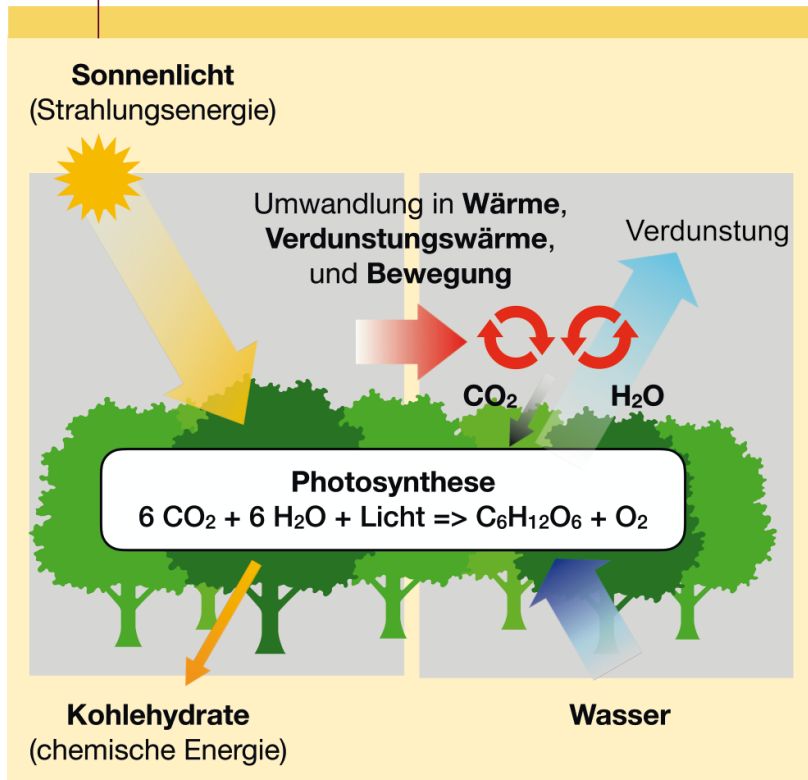
Der Ausgangspunkt der Energieumwandlung sind acht bis zehn Photonen mit Wellenlängen von 680 und 700 nm, die von den Photosystemen im Chlorophyll genutzt werden. Mit dieser Energie wird letztendlich ein Kohlendioxidmolekül in ein Kohlenhydrat als Zuckerbaustein umgewandelt, wobei noch Wasserstoff zugeliefert werden muss – bei den meisten Organismen durch Wassermoleküle. Die Photonen entsprechen einer Strahlungsenergiemenge von jeweils etwa 1,8 eV, also bei acht Photonen insgesamt 14,4 eV. Diese Energiemenge reicht dann gerade dafür aus, um im ersten Schritt der Energieumwandlung ein Wasserstoffatom in Elektron und Proton zu zerlegen.

Wenn wir jetzt auf Molbasis wechseln und diese Energiemenge mit der Avogadro-Konstanten multiplizieren, erhalten wir eine Energiemenge von

$$14,4 \text{ eV} \cdot 6,022 \cdot 10^{23} \text{ mol}^{-1} = 1388 \text{ kJ/mol},$$

die für die Fixierung von einem Mol Kohlenstoff verwendet wird. Als Energieträger spielt hier der Einfachzucker Glukose eine zentrale Rolle. Dessen Molekül C₆H₁₂O₆ enthält

ABB. 2 | PHOTOSYNTHESE UND VERDUNSTUNG



Neben Sonnenlicht als Energiequelle braucht Photosynthese Kohlendioxid und Wasser, um damit chemische Energie in Form von Kohlehydraten zu erzeugen. Bedeutend mehr Wasser wird allerdings von den Pflanzen für die Verdunstung verbraucht, da die Kohlendioxidaufnahme aus der Atmosphäre sehr eng an den Verlust von Wasserdampf durch die Blattöffnungen (Stomata) gekoppelt ist – der sogenannte Gasaustausch. Thermodynamik limitiert dabei die Photosyntheseleistung nicht direkt über die Energieumwandlung von Sonnenlicht in Kohlehydrate (links), sondern indirekt über den thermisch getriebenen Austausch zwischen Kronendach und Atmosphäre (rechts).

2800 kJ pro Mol an Energie sowie sechs Mol Kohlenstoff, das ergibt also rund 470 kJ pro Mol Kohlenstoff. Daraus ergibt sich ein Wirkungsgrad von

$$\frac{470 \text{ kJ}}{1388 \text{ kJ}} \approx 0,34 \hat{=} 34\%$$

Diese Effizienz der Photosynthese wird in Labormessungen bei sehr geringen Lichtintensitäten in etwa gemessen. Bei höheren Intensitäten stellt sich eine Sättigung ein, und der Wirkungsgrad sinkt.

Nun besteht nicht das gesamte Sonnenlicht aus den Wellenlängen, welche die Photosynthese nutzen kann. Die sogenannte photosynthetisch aktive Strahlung (Photosynthetically Active Radiation, PAR) macht etwa 55% der Solarstrahlung aus. Kombiniert man diese beiden Werte, so erhält man für die maximale Effizienz der Photosynthese einen Wert von $0,34 \cdot 0,55 = 0,19$, also 19%. Das ist etwa zehnmal höher als der Wirkungsgrad des oben beschriebenen tropischen Regenwalds in Amazonien. Was steht also einer höheren Effizienz im Weg?

Photosynthese und Grenzen des Gasaustauschs

Die geringe Effizienz der Photosynthese von natürlichen Ökosystemen kann man verstehen, ohne in die Details des biochemischen Prozesses gehen zu müssen. Dazu müssen wir nicht nur die Energiequelle im Auge haben, sondern auch den Bedarf an Rohstoffen und deren Transport, die für die Erzeugung von Zucker benötigt werden. Dafür braucht die Photosynthese natürlich Kohlendioxid, welches Pflanzen aus der Atmosphäre aufnehmen (Abbildung 2). Dies geschieht über die Stomata, kleine Öffnungen in den Blättern, die wie Ventile von den Pflanzen kontrolliert werden können. Darüber wird Luft aus dem Innenraum der Blätter mit der Umgebung ausgetauscht.

Dabei nehmen die Pflanzen nicht nur Kohlendioxid aus der Luft auf, sondern geben auch Wasserdampf an die Luft ab, transpirieren also. Dieses Wasser entziehen die Wurzelsysteme dem Boden, und das Kapillarsystem des Xylems transportiert es in das Kronendach. Dort wird es im Blattinnenraum verdampft, bevor es über die Stomata entweicht. Der Gasaustausch der Blätter, also die gleichzeitige Aufnahme von Kohlendioxid und Abgabe von Wasserdampf, steht dabei in einem relativ festen Verhältnis, mit einer Aufnahme von etwa 2 g Kohlenstoff pro transpiriertem Liter – oder Kilogramm – Wasser, also 2 g C/kg H₂O.

Dieses Verhältnis ist gut etabliert in der Ökologie, es wird als *Wassernutzungseffizienz* bezeichnet, kann aber zwischen genauerem Photosynthese-Mechanismus (C₃, C₄ oder CAM), Pflanzenarten, Klimazonen und Jahreszeiten variieren. Mit der Notwendigkeit für Gasaustausch ist die Photosynthese somit nicht mehr lediglich ein biochemischer Prozess, sondern ein Prozess, der stark an die Bedingungen der Umwelt gekoppelt ist. Dies gilt insbesondere für die Verfügbarkeit von Wasser und die Rahmenbedingungen, die dessen Verdunstung limitieren.

Der Wasserverbrauch durch die Transpiration ist dabei wesentlich höher als das, was während der chemischen Umwandlung durch die Photosynthese verwendet wird. Wenn ein Regenwald zum Beispiel 2 kg Kohlenstoff pro Quadratmeter und Jahr der Luft entzieht und in Zucker umwandelt, dann benötigt die rein chemische Umwandlung zwar nur 3 kg Wasser pro m² und Jahr. Dieses Verhältnis basiert auf dem Unterschied im Molgewicht zwischen 12 g/mol Kohlenstoff und 18 g/mol Wasser. Mit der oben eingeführten Wassernutzungseffizienz von 2 g C/kg H₂O ergibt sich jedoch ein Wasserbedarf für die Transpiration von 1000 kg Wasser pro m² und Jahr – oder etwa 3 mm Wassersäule pro Tag. Das ist also eine mehrere Hundert Mal größere Wassermenge als die, die zur chemischen Herstellung von Zucker nötig ist. Gerade in bewaldeten Gebieten stellt die Transpiration den dominanten Beitrag zur Gesamtverdunstung von Wasser in die Atmosphäre dar. Die Muster der Gesamtverdunstung sind zur Veranschaulichung in Abbildung 3 dargestellt. Begrenzt nun dieser Gasaustausch die Leistung der Photosynthese?

Drei Faktoren sind für den Gasaustausch zwischen Blättern und Umgebungsluft nötig, damit Pflanzen an ihr Kohlendioxid kommen können: Wasser für die Transpiration, Energie für das Verdampfen und der Abtransport des verdampften Wassers in die Atmosphäre, der mit dem Transport von Kohlendioxid durch die Stomata direkt verbunden ist. Das Wasser wird durch Niederschlag bereitgestellt (Abbildung 3). Es infiltriert in den Erdboden, wird dort zwischengespeichert, über Wurzelsysteme der Pflanzen aufgenommen und dem Kronendach für die Transpiration zur Verfügung gestellt.

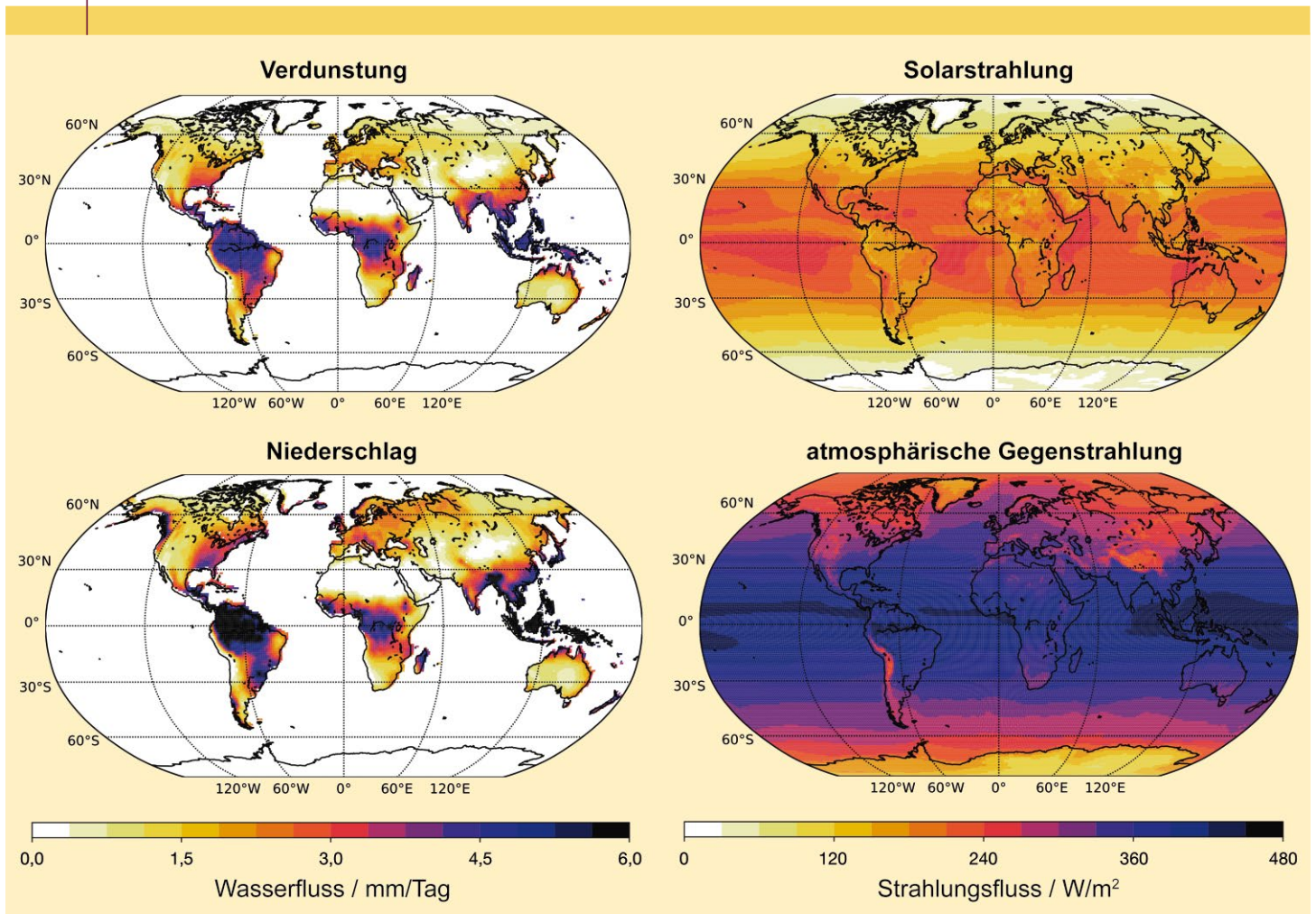
Vergleicht man das globale Niederschlagsmuster (Abbildung 3) mit dem Produktivitätsmuster (Abbildung 1), so zeigt sich: Die Produktivität nimmt in ariden, also trockenen Gebieten mit dem Niederschlag zu. Dort ist also die Verfügbarkeit von Wasser aus dieser Quelle eindeutig der

limitierende Faktor. Natürlich können die Pflanzen nicht mehr Wasser transpirieren als durch Niederschlag eingetragen wird, und dies begrenzt den Gasaustausch und damit die Photosyntheseleistung.

Die Energie für die Verdunstung kommt aus der Absorption von Strahlung. Diese umfasst die Solarstrahlung, die auch für die Photosynthese benötigt wird, sowie die atmosphärische Gegenstrahlung. Letztere ist die Strahlung, die von der Atmosphäre in Richtung der Erdoberfläche emittiert wurde, also der Treibhauseffekt. Die Verdunstung der 3 mm Wasser am Tag, die wir oben abgeschätzt haben, benötigt eine Verdunstungswärme von etwa $2,5 \cdot 10^6 \text{ J}/(\text{kg} \cdot \text{K})$, was in Flächeneinheiten umgerechnet etwa $88 \text{ W}/\text{m}^2$ ergibt.

Dies übertrifft zwar wesentlich den Energiefluss, den die Photosynthese direkt verwendet. Im Vergleich zur Gesamtabsorption von Strahlung an der Oberfläche von im

ABB. 3 | KLIMATOLOGISCHE FAKTOREN UND VERDUNSTUNG



Klimatologisches Muster der Verdunstung und des Niederschlags, beides in Einheiten von Millimeter Wassersäule (oder kg/m^2) pro Tag, der Absorption von Solarstrahlung und der atmosphärischen Gegenstrahlung. Letztere ist die Strahlung, die von der Atmosphäre emittiert wurde. Die Verdunstung ist sehr eng an die Aufnahme von Kohlendioxid durch Vegetation gekoppelt, weshalb die Muster der Produktivität (Abbildung 1) sehr ähneln. Über die Verdampfungswärme von etwa $2,5 \text{ MJ}/\text{kg H}_2\text{O}$ kann die Verdunstung in einen Energiefluss, genauer einen latenten Wärmefluss, umgerechnet werden. Damit entspricht eine Verdunstung von $3 \text{ mm}/\text{d}$ einem Energiefluss von etwa $90 \text{ W}/\text{m}^2$. Die Verdunstung wurde aus der maximalen Leistung berechnet. (Daten für Niederschlagsverteilung aus [5], Strahlungsdaten aus [6].)

globalen Mittel 165 W/m^2 an Solarstrahlung und 347 W/m^2 an atmosphärischer Gegenstrahlung (Abbildung 3) [7] sind die 88 W/m^2 aber auch nur ein vergleichsweise kleiner Anteil. Also ist Energie kein limitierender Faktor für die Verdunstung, davon steht an der Erdoberfläche mehr als genug zur Verfügung.

Nun müssen wir uns als dritten möglichen Begrenzungsfaktoren den Transport der Stoffe anschauen, welche die Pflanzen zur Photosynthese benötigen. Dieser Transport wird durch Luftbewegung erzeugt: Der Motor dafür ist über Land die Erwärmung der Oberfläche während des Tages durch Solarstrahlung. Es entsteht Auftrieb, der die Luft im unteren Bereich der Atmosphäre, der sogenannten konvektiven Grenzschicht, durchmischt.

Hier kommt die Thermodynamik wieder zum Zug, indem sie nämlich diese Durchmischung begrenzt. Die Erwärmung der Oberfläche und die Kühlung durch Emission der Atmosphäre erzeugen einen Temperaturunterschied, der eine atmosphärische Wärmekraftmaschine antreibt. Sie durchmischt die Atmosphäre und trägt damit wesentlich zum Austausch zwischen Oberfläche und Luft bei. Sie setzt aber auch der maximalen Verdunstungsrate an der Oberfläche und dem Transport des Wasserdampfs in die Atmosphäre eine Grenze.

Bei dieser Betrachtung ist zu berücksichtigen, dass der Wärmefluss, der die Wärmekraftmaschine antreibt, auch den Temperaturunterschied abbaut. Das führt dazu, dass die Oberfläche durch diese Luftbewegung gekühlt wird und den Wirkungsgrad der Wärmekraftmaschine reduziert. Es setzt eine Obergrenze dafür, wieviel die Wärmekraftmaschine maximal leisten kann, wieviel Luft ausgetauscht wird und wieviel Wasser dabei verdunstet werden kann. Dieses Maximum kann man recht einfach durch eine Kombination der Energiebilanz der Erdoberfläche und der maximalen Leistung einer Wärmekraftmaschine bestimmen [8].

Die Verdunstungsrate, die man so aus der Kombination von Thermodynamik, Energiebilanz, und der Wasserlimitierung durch Niederschlag erhält, kann die Raten aus einem semiempirischen Ansatz sehr gut wiedergeben [9]. Das bedeutet dann auch, dass damit die Transpiration und der Gasaustausch zwischen Kronendach und Atmosphäre transportlimitiert sind. Das dabei entstehende Muster der Verdunstung spiegelt sehr gut das der Produktivität wider.

Gasaustausch erklärt die geringe Effizienz

Diese Befunde können wir jetzt noch klarer zusammenbringen, indem wir mithilfe des typischen Werts für die Wassernutzungseffizienz wieder auf eine Photosyntheseleistung zurückrechnen. Wir erhalten damit eine Rate der Photosynthese, die thermodynamisch limitiert ist. Diese Begrenzung wirkt dabei aber nicht direkt auf die Energieumwandlung von Sonnenlicht zu Zucker, sondern indirekt über den Gasaustausch von Kohlendioxid und Wasserdampf zwischen den Blättern und der Atmosphäre.

Wir erhalten dann Raten der Photosyntheseleistung, die auch mit der Absorption der Solarstrahlung korrelieren. Der Grund für die Korrelation ist aber nicht, dass das zur Verfügung stehende Licht die Photosynthese einschränkt. Limitierender Faktor ist der Gasaustausch, der durch die Erwärmung durch Absorption von Solarstrahlung angetrieben wird. Diese begrenzende Rolle des Gasaustauschs kann man auch direkt in der vielblättrigen Struktur des Kronendachs erkennen: Es versucht, soviel Fläche für den Austausch anzubieten wie möglich.

Wir können diese Erklärung jetzt nutzen, um die niedrige Effizienz der Photosynthese in natürlichen Ökosystemen in einer Überschlagsrechnung nachzuvollziehen. Der Ausgangspunkt sind die gemittelten 165 W/m^2 aus dem absorbierten Sonnenlicht, die der Erdoberfläche Energie zuführen.

Davon wird nur etwa die Hälfte über Luftbewegung in die Atmosphäre transportiert, hier greift die thermodynamische Limitierung. Dies passiert wie schon erwähnt überwiegend über die latente Energie im Wasserdampf, die durch Verdunstung in die Atmosphäre abgegeben wurde. Im globalen Mittel macht dies etwa 88 W/m^2 aus. Die andere Hälfte der von der Erdoberfläche absorbierten Solarenergie wird über den Überschuss an langwelliger Ausstrahlung von der Oberfläche an die Atmosphäre und über den sogenannten fühlbaren Wärmefluss, also den Abtransport von Wärme durch Luftbewegung, abgegeben.

Da die Verdunstungswärme von Wasser sehr hoch ist, ist die Verdunstung nur mit einem vergleichsweise geringen Gasaustausch verbunden, mit etwa 3 l (oder Kilogramm) Wasser pro m^2 pro Tag. Umgerechnet mit einer Wassernutzungseffizienz von $2 \text{ g C/kg H}_2\text{O}$ ergibt dies eine Aufnahme von $6 \text{ g C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ durch die Photosynthese. Das entspricht etwa $2 \text{ kg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, einem für tropischen Regenwald typischen Wert (Abbildung 1). Mit den etwa 40 kJ/gC an der darin enthaltenen Energie entspricht das einer Leistung von 3 W/m^2 , was einem sehr geringen Anteil von 2% des absorbierten Sonnenlichts entspricht. Damit kann man dann die beobachtete geringe Effizienz der Photosynthese in terrestrischen Ökosystemen erklären.

Schlussfolgerung

Die Energieumwandlung durch Photosynthese in terrestrischen Ökosystemen – der Teil der Biosphäre, der auf der Erde am aktivsten ist –, scheint also so effektiv wie thermodynamisch möglich zu sein. Hierbei greift die Thermodynamik aber nicht limitierend über die direkte Energieumwandlung von Licht zu Zucker ein, sondern über die Stärke des Massenaustauschs von Kohlendioxid und Wasser zwischen Kronendach und Atmosphäre. Damit lässt sich der beobachtete Wirkungsgrad der Photosynthese erklären: Er ist zwar sehr gering, aber eben doch so maximal leistungsfähig, wie es mit dem herangeschafften Kohlendioxid und abgegebenen Wasser möglich ist.

Diese Erklärung demonstriert, wie wichtig der Blick auf das Ganze ist – eine Erkenntnis Alexander von Humboldts,

die heute aktueller denn je ist. Es braucht eben nicht nur die Details der biochemischen Reaktion, die mit Photosynthese verbunden sind, um die geringe Effizienz zu verstehen. Genauso braucht es den Zusammenhang der Photosynthese mit dem Massenaustausch von Produkten und Edukten der chemischen Umwandlung, der ebenfalls von der Absorption von Solarstrahlung angetrieben wird. Noch weiter gedacht bedeutet dies, dass Leben im Allgemeinen, und somit auch die Habitabilität eines Planeten, Bewegung und eine gute Durchmischung braucht. Nur ein wirksamer solcher Massenaustausch hält die damit verbundenen chemischen Umwandlungen am Laufen, die dann ein hohes Maß an biologischer Aktivität ermöglichen.

Auf der praktischen Seite bedeutet diese Interpretation, dass substantielle Leistungssteigerungen in der Photosynthese wohl kaum zu erwarten sind. Auch zeigt es, dass die Menschheit mit der Photovoltaik eine Technologie erschaffen hat, die Sonnenlicht bedeutend effizienter, weil direkter, nutzt als die Photosynthese. Folglich ist auch erneuerbare Energie viel engeren Grenzen unterworfen, wenn sie Biomasse nutzt. Heutige, industriell gefertigte Solarpaneele erreichen bereits Wirkungsgrade von 20%, sind also zehnmal effizienter als die Photosynthese. Das liegt daran, dass Solarpaneele eben keinen Massenaustausch benötigen, weil sie ihre eingesammelte Energie nicht in Zucker speichern, sondern über Elektronen ins Netz einspeisen. Die thermodynamische Hürde vom Massentransport wird so überwunden.

Zusammenfassung

Seit langer Zeit ist gut dokumentiert, dass die Photosynthese mit einem sehr geringen Wirkungsgrad von weniger als 3% aus Sonnenlicht chemische Energie gewinnt. Aber warum ist der Prozess so ineffizient? Schließlich hatte die Photosynthese mehr als drei Milliarden Jahre in der Erdgeschichte Zeit, sich zu optimieren. Diese Frage wird hier mit dem geringen, aber thermodynamisch limitierten Gasaustausch zwischen Pflanzen und Atmosphäre erklärt. Während des Tages müssen Pflanzen der Atmosphäre Kohlendioxid entziehen, den Rohstoff für die Photosynthese. Dabei verlieren sie unvermeidbar große Mengen an Wasserdampf, verbunden mit ihrer Transpiration. Folglich sind Kohlendioxidaufnahme und Wasserdampfabgabe eng miteinander verbunden. Eine einfache Abschätzung zeigt, dass dieser Massenaustausch zwischen Erdoberfläche und Atmosphäre thermodynamisch limitiert ist. Sie kann die geringe Effizienz der Photosynthese schlüssig erklären.

Stichwörter

Photosynthese, Wirkungsgrad, Thermodynamik, Gasaustausch, Verdunstung, Massentransport, Habitabilität, Leben.

Danksagung

Open Access Veröffentlichung ermöglicht und organisiert durch Projekt DEAL.

Literatur

- [1] A. Kleidon, *Thermodynamic Foundations of the Earth System*. Cambridge University Press, Cambridge (UK) 2016.
- [2] <http://sites.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/>
- [3] <https://nacp-files.nacarbon.org/nacp-kawa-01>
- [4] W. H. Press, *Nature* **1976**, 264, 734.
- [5] NASA, Global Precipitation Climatology Project, GPCP, <https://t1p.de/NASA-GPCP>
- [6] NASA, Clouds and the Earth's Radiant Energy System Project, CERES, <https://ceres.larc.nasa.gov>
- [7] G. L. Stephens et al., *Nature Geosci.* **2012**, 5, 691.
- [8] A. Kleidon, M. Renner, *Physik in unserer Zeit* **2015**, 46(1), 27.
- [9] A. Kleidon, *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.* **2021**, 1862(1), 148303.

Die Autoren



(Foto: R. Wernicke.)

Axel Kleidon studierte Physik und Meteorologie an der Universität Hamburg und der Purdue University, Indiana, USA. Am Max-Planck-Institut für Meteorologie promovierte er 1998 über den Einfluss von tief wurzelnder Vegetation auf das Klimasystem. Danach forschte er an der Stanford University in Kalifornien und an der University of Maryland. Seit 2006 leitet er die unabhängige Forschungsgruppe „Theorie und Modellierung der Biosphäre“ am Max-Planck-Institut für Biogeochemie in Jena. Seine Forschungsinteressen reichen von der Thermodynamik des Erdsystems bis zu den natürlichen Grenzen erneuerbarer Energiequellen.

Anschrift

Dr. Axel Kleidon, Max-Planck-Institut für Biogeochemie, Postfach 10 01 64, 07701 Jena.
axel.kleidon@bgc-jena.mpg.de