

Die für die Entwicklung des jungen Keimlings wichtige **Umwandlung von Fett in Kohlenhydrate** erfolgt in einer Kooperation von **Glyoxysomen** mit **Mitochondrien** über den Glyoxylat-Cyclus und die Prozesse der **Gluconeogenese** (vgl. 7.10 und 7.11).

Die β -Oxidation und der Glyoxylat-Cyclus laufen in den Glyoxysomen ab. Succinat verlässt als Produkt des Glyoxylat-Cyclus das Glyoxysom und wird in den Mitochondrien zu Vorläufern der Gluconeogenese umgewandelt, die wiederum im Cytoplasma abläuft (Abb. 7.12).

Als Bilanz der Fettmobilisierung ergibt sich, dass etwa 1/4 der C-Atome der Fettsäure veratmet werden, 3/4 werden in Kohlenhydrate umgewandelt.

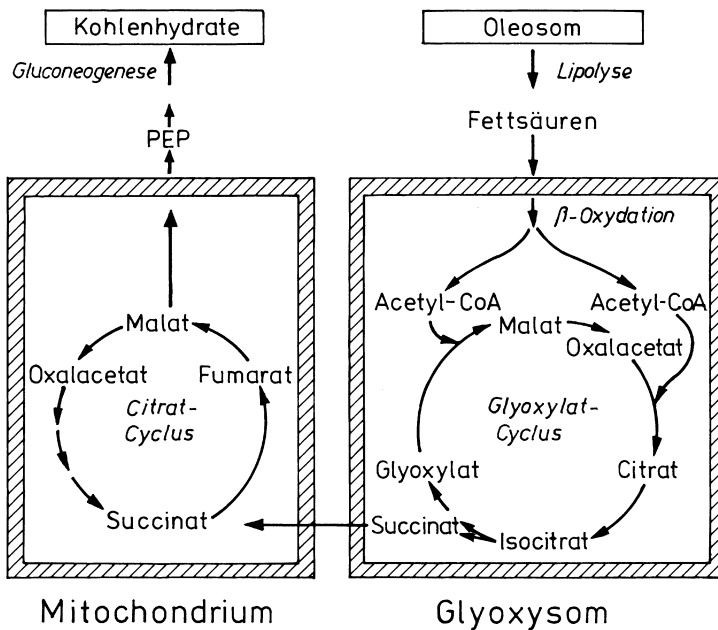
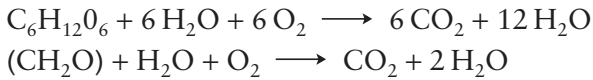
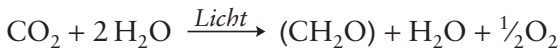
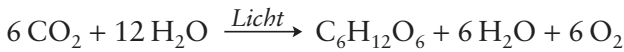


Abb. 7.12 Mobilisierung und Umwandlung von pflanzlichen Speicherfetten in Kohlenhydrate.

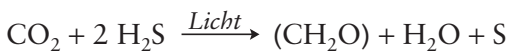
7.19 Photosynthese

Von den Möglichkeiten der autotrophen CO_2 -Assimilation ist die **Photosynthese** mit Abstand die wichtigste. Die **Chemoautotrophie** ist demgegenüber quantitativ weniger bedeutsam. Die Photosynthese ist die Umwandlung der Lichtenergie in biologisch nutzbare chemische Energie. In der Bilanz ist die Photosynthese der grünen Pflanzen die Umkehr der Atmung.

Atmung:**Photosynthese:**

Bei diesem Prozess wird das Kohlendioxid auf die Stufe des Kohlenhydrates reduziert. Neben Energie sind dazu Reduktionsäquivalente erforderlich. Im Falle der eukaryotischen Pflanzen und der Cyanobakterien werden diese Reduktionsäquivalente dem Wasser entnommen, dessen Sauerstoff dabei frei wird.

Die Photosynthese der Bakterien unterscheidet sich von diesem Typ der **oxygenen Photosynthese** dadurch, dass sie als Donator für die Reduktionsäquivalente nicht Wasser, sondern z. B. reduzierte Schwefelverbindungen oder organische Substanzen benutzt:



In diesem Falle führt die Photosynthese nicht zur Entwicklung von Sauerstoff, sondern zur Abscheidung von Schwefel oder von dehydrierten organischen Verbindungen.

Man kann die Vorgänge bei der Photosynthese in zwei Abschnitte gliedern. Der erste Abschnitt ist ein durch die **Lichtenergie getriebener Elektronentransport**, der in den Thylakoiden der Chloroplasten abläuft und zur Bildung von reduzierten Pyridinnucleotiden und ATP führt. Der zweite Abschnitt umfasst die Reaktionen der CO_2 -Assimilation, die im Stroma stattfinden. Sie sind als „**Dunkelreaktionen**“ selber nicht direkt vom Licht abhängig, sondern nur auf die Produkte des Elektronentransportes, ATP und reduzierte Pyridinnucleotide, angewiesen.

7.19.1 Photosynthetisch aktive Pigmente

7.19.1.1 Chlorophylle

Die **Chlorophylle** sind die wichtigsten Photosynthesepigmente. Als Porphyrinverbindungen bilden sie ein in charakteristischer Weise substituiertes Ringsystem, in dem vier Pyrrolringe durch Methin-Brücken ($-\text{CH}=\text{}$) miteinander verknüpft sind. Zentral ist ein Mg-Atom gebunden. Die Chlorophylle a, b, c, d und e unterscheiden sich im Substitutionsmuster der Pyrrolringe und in der Art ihrer alkoholischen Isoprenseitenkette. Typisch für die Höheren Pflanzen sind das Chlorophyll a und das Chlorophyll b. Das gewöhnliche Mengenverhältnis von a : b ist etwa 3 : 1, nicht selten kommen aber auch beträchtliche Abweichungen von diesem Wert vor. In Bezug auf das Trockengewicht haben Blätter zwischen 0,2 und 0,8 % Chlorophyll a.

Von den photosynthetisch tätigen Bakterien abgesehen, ist das Chlorophyll a im Pflanzenreich universell verbreitet. Das Chlorophyll b fehlt da-

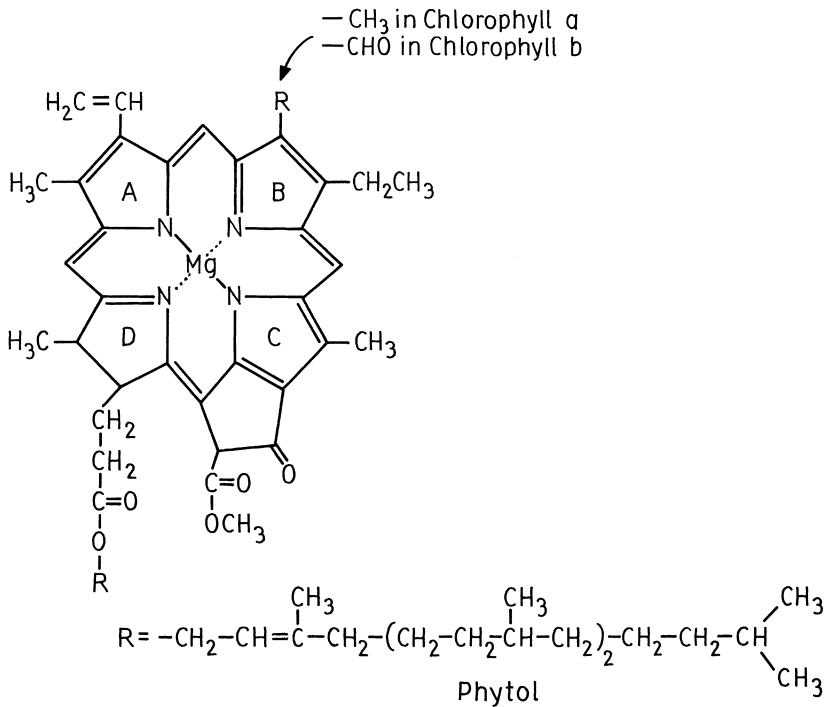


Abb. 7.13 Chlorophyll a und b.

gegen außer bei den Bakterien auch noch bei den Cyanobakterien, (abgesehen von den vier Arten der „Oxychlorobakterien“) sowie in einigen Algengruppen, z. B. in Braun- und Rotalgen (s. S. 226).

Strukturell unterscheidet sich das Chlorophyll b vom Chlorophyll a nur durch den Besitz einer Formylgruppe anstelle der Methylgruppe am Pyrrolring B (Abb. 7.13). Diese Unterschiede führen zu Verschiebungen der Lage der Absorptionsmaxima (Abb. 7.14). Chlorophyll a ist blaugrün, Chlorophyll b gelbgrün. In Chlorophyll a und b ist die Propionsäureseitenkette des Rings D mit Phytol verestert, einem Alkohol mit 20 C-Atomen, der aus vier Isoprenresten linear aufgebaut, aber weitgehend hydriert ist und nur noch eine Doppelbindung in Nachbarschaft zur primären Alkoholgruppe besitzt (Formel in Abb. 7.13). Diese Phytylseitenkette bedingt die Lipidlöslichkeit der Chlorophylle und ist auch sehr wesentlich verantwortlich für die Verankerung dieser Farbstoffe in den lipidreichen Membranen der Chloroplasten. Eine Ausnahme macht Chlorophyll c, das anstelle des Chlorophyll b in den systematischen Gruppen der *Dinophyta* und *Heterokontophyta* (z. B. Braunalgen und Diatomeen) vorkommt (s. Tab. 6.2). Es ist nicht mit Phytol verestert und daher wasserlöslich.

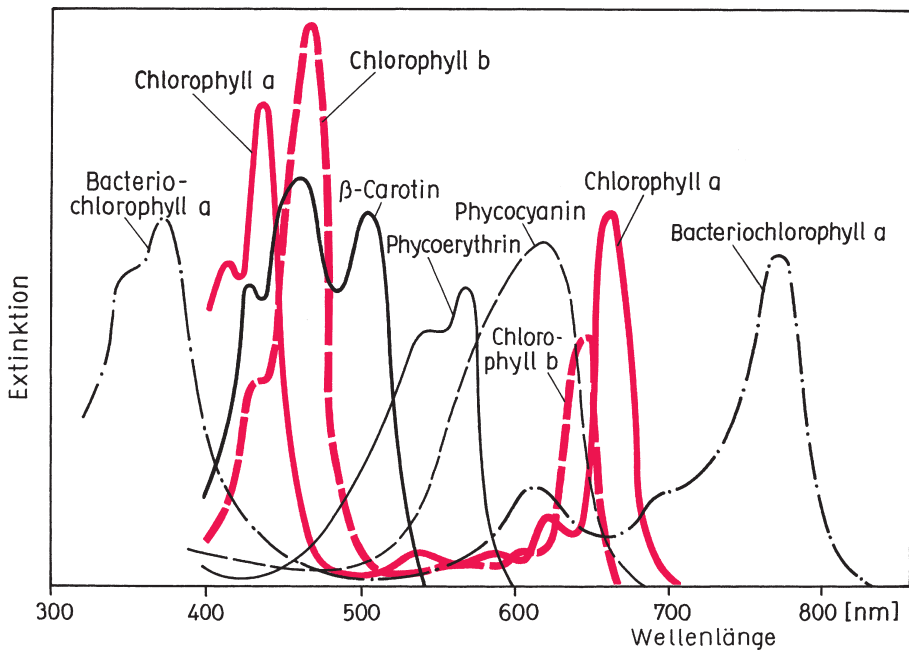


Abb. 7.14 Absorptionsspektren von Photosynthesepigmenten. Nach Libbert.

Aus den verschiedenen Gruppen der Photosynthesebakterien sind die **Bacteriochlorophylle a, b, c, d, e** und **g** bekannt geworden, wobei einige nicht mit Phytol, sondern **Farnesol**, einem C₁₅-Alkohol verestert sind. Durch die Lage der Absorptionsmaxima der Bacteriochlorophylle sind die Photosynthesebakterien befähigt, sehr langweiliges Rot zu absorbieren und photosynthetisch zu nutzen (bei Formen mit B-Chl b bis über 1 000 nm).

7.19.1.2 Begleitfarbstoffe der Chlorophylle

Außer den Chlorophyllen befinden sich im photosynthetischen Apparat der höheren Pflanzen, Algen und Mikroorganismen immer Begleitfarbstoffe. Sie gehören zu den Stoffgruppen der **Carotinoide** und **Phycobiline**.

Carotinoide. In allen photosynthetischen Organellen sind Carotinoide regelmäßige Begleiter der Chlorophylle. Aber auch unabhängig vom photosynthetischen Apparat sind sie im Pflanzen- und Tierreich weit verbreitet. Zu einer kompletten Neusynthese sind allerdings nur die Pflanzen (mit Ausnahme einiger Pilze und Bakterien) befähigt, alle natürlich vorkommenden Carotinoide sind daher letztlich pflanzlichen Ursprungs. Das Tier ist nur zu geringen Variationen des von der Pflanze bereits vorgebildeten molekularen Aufbaus befähigt.

Die in den photosynthetisch aktiven Plastiden vorkommenden Carotinoide werden meist als Primärcarotinoide bezeichnet und den Sekundärcarotinoiden gegenübergestellt, die in den Chromoplasten von Blüten und Früchten vorkommen.

Die Carotinoide gehören zu den **Tetraterpenen** und sind stark ungesättigte **Isoprenabkömmlinge** mit 40 C-Atomen, das entspricht acht Isopreneinheiten. Ihr Molekül ist häufig symmetrisch aus zwei C₂₀-Einheiten aufgebaut. Die Biosynthese der Carotinoide leitet sich aus dem allgemeinen Biosyntheseweg isoprenoider Verbindungen ab (vgl. 7.38.2).

Bei den Carotinoiden unterscheiden wir die **Carotine** im engeren Sinne, die nur aus C- und H-Atomen bestehen, und die **Xanthophylle**, deren Molekül außerdem Sauerstoff enthält.

Der Sauerstoff kann in Form von Hydroxyl-, Keto-, Epoxy-, Carboxyl- oder Methoxylgruppen vorliegen. Hydroxyxanthophylle sind am häufigsten. Wichtige Carotinoide des Photosyntheseapparates sind in der Abbildung 7.15 dargestellt.

Das gehäufte Vorkommen bestimmter Xanthophylle ist für einige systematische Gruppen der Niederen Pflanzen typisch. Sie sind dort häufig in so hoher Konzentration vorhanden, dass sie die Farbe des Chlorophylls überdecken und die Gesamtfärbung der Organismen bestimmen. So zeichnen sich z. B. die Diatomeen und *Phaeophyceae* (Braunalgen) durch

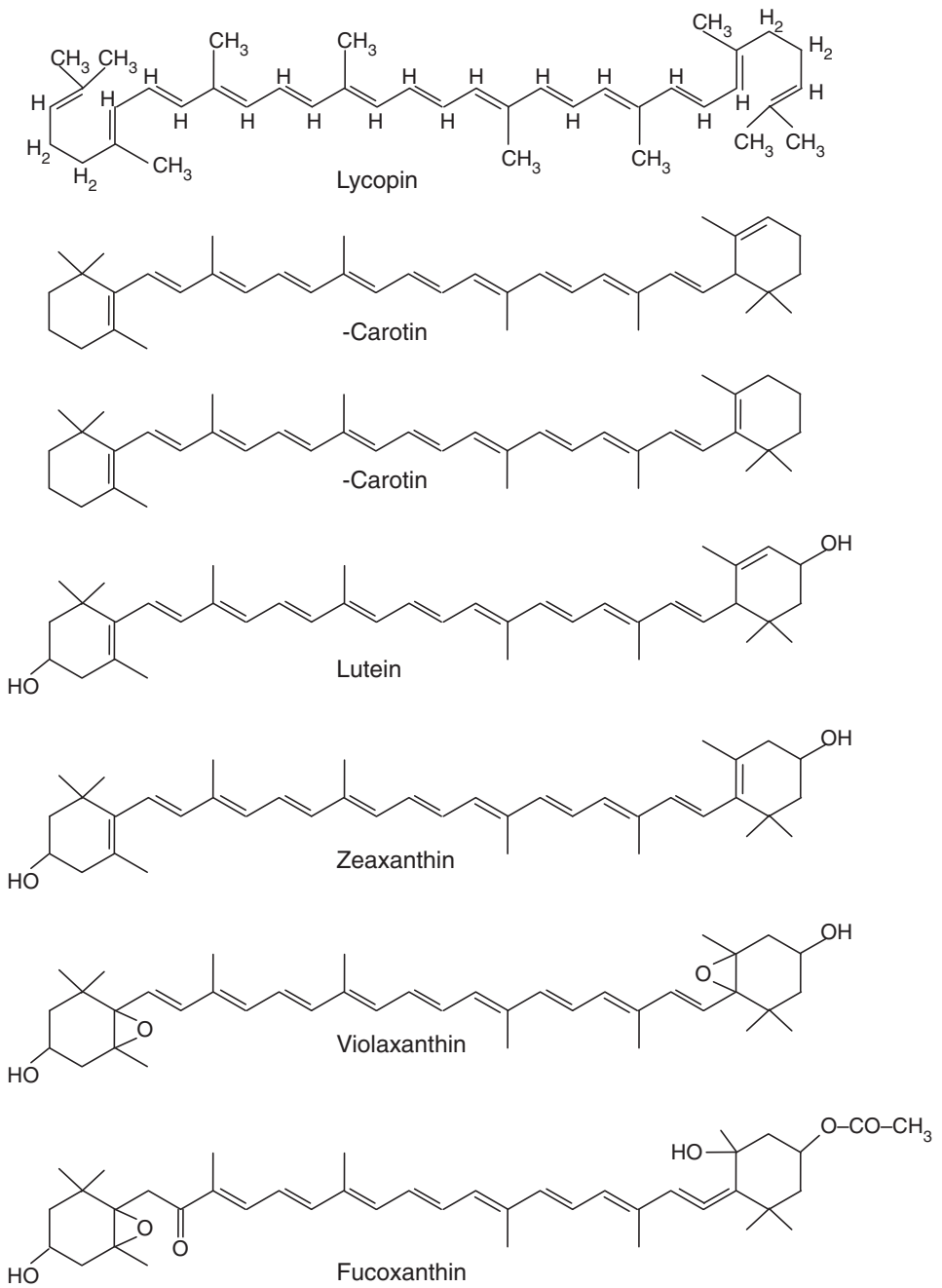


Abb. 7.15 Häufige Carotinoide.

ihren besonders hohen Gehalt an **Fucoxanthin** aus (genannt nach der Braunalgengattung *Fucus*). Stellvertretend für eine breite Skala der Xanthophylle in den Purpurbakterien (vgl. 7.29) sei das **Spirilloxanthin**, ein methoxyliertes Carotinoid genannt.

Die Carotinoide gehören zu den lichtsammelnden Antennenpigmenten (7.21). Gleichzeitig erfüllen sie eine Schutzfunktion, indem sie wichtige Membranbestandteile, insbesondere die Chlorophylle, aber auch Proteine, vor photooxidativer Zerstörung bewahren.

Phycobiliproteine. Wir unterscheiden die **Phycoerythrine**, die **Phycocyanine** und das **Allophycocyanin**. Bei den Phycobiliproteinen handelt es sich um Eiweißverbindungen, bei denen die Apoproteine kovalent mit den **Phycobilinen** als den farbgebenden Komponenten, den **Chromophoren**, verbunden sind. Die Phycobiline sind chemisch dadurch gekennzeichnet ist, dass sie ein metallfreies, **lineares Tetrapyrrolsystem** bilden. Im Gegensatz zu Chlorophyllen und Carotinoiden sind sie wasserlöslich, jedoch unlöslich in Lipiden. Die Verknüpfung der Phycobiline mit ihren Proteinen erfolgt über eine Thioetherbindung zu einem Cysteinrest. Die Verbindung ist außerordentlich fest und übertrifft bei weitem die lockere Assoziation der Chlorophylle mit Proteinen in den Chlorophyll-Protein-Komplexen.

Die Phycobiliproteine sind die charakteristischen Begleitfarbstoffe der Rotalgen (*Rhodophyta*) und der früher häufig „Blualgen“ genannten Cyanobakterien. Sie haben ausschließlich lichtsammelnde Funktion und sind in besonderen Strukturen, den **Phycobilisomen**, konzentriert, die den Thylakoidmembranen in der Nähe der Reaktionszentren des Photosystems II unmittelbar aufsitzen. Die Phycobilisomen sind so gebaut, dass um einen zentralen Kern aus Allophycocyanin zunächst Phycocyanine, dann Phycoerythrine angeordnet sind.

Auch die *Cryptophyta* haben Phycobiline, die allerdings nicht in Phycobilisomen angeordnet, sondern direkt in Thylakoide eingebaut sind.

Die chromophore Komponente der Phycoerythrine ist das **Phycoerythrobilin**, die der Phycocyanine und des Allophycocyanins das **Phycocyanobilin** (Abb. 7.16). Phycocyanine sind blau und fluoreszieren rötlich, die Phycoerythrine sind rot und fluoreszieren orange. Daraus ergibt sich, dass Phycobiliproteine besonders gut grünes Licht absorbieren können.

Die genannten Phycobiliproteine kommen sowohl in Cyanobakterien, *Glaucophyta*, *Cryptophyta* und in Rotalgen vor. Die Mengenverhältnisse können sehr verschieden sein und hängen stark von den Lichtverhältnissen der Standorte ab. Rotes Licht fördert die Bildung der Phycocyanine, grünes und blaues die der Phycoerythrine (chromatische Adapta-

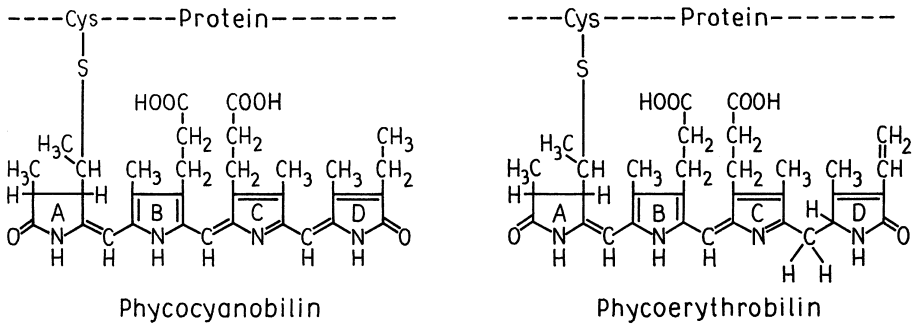


Abb. 7.16 Phycocyanobilin und Phycoerythrobilin als chromophore Gruppen (gebunden an Protein) von Phycocyanin und Phycoerythrin.

tion). In Kombination mit dem Chlorophyll und den Carotinoiden bedingt das bei Rot- und „Blaualg“ eine große Variabilität in der Farbe. In der Regel aber überwiegen bei den Blaualgen die blauen Phycocyanine und bei den Rotalgen die roten Phycoerythrine. Es gibt aber auch rote „Blaualg“.

7.20 Molekularer Aufbau photosynthetisch aktiver Membranen

Die **Thylakoidmembran** ist etwa 7 nm dick und besteht in der Regel zu 50 % aus Proteinen und zu 50 % aus Lipiden. Die Lipidfraktion ihrerseits besteht zu 40 % aus Galactolipiden, 20 % Chlorophyll, 10 % Phospholipiden. Der Rest verteilt sich auf Sulfolipide, Carotinoide, Chinone und Steroide. Die elektronenmikroskopischen Bilder lassen erkennen, dass die äußere, dem Stroma zugewandte, und die innere Membranhälfte verschieden aufgebaut sind. Die funktionellen Komponenten der **Pigmentkomplexe**, des **Elektronentransportes** und der **Phosphorylierung** tauchen unterschiedlich tief in die Membran ein bzw. sind asymmetrisch in ihr verteilt. Die Pigmente kommen in der Membran nicht frei vor, sondern sind nicht-kovalent an Protein gebunden. Chlorophylle absorbieren blaues und rotes Licht und haben eine Absorptionslücke im grünen Bereich des Spektrums. Durch die Bindung an Proteine und z. T. durch Zusammenlagerung zu **Dimeren** wird das Maximum der Rotabsorption in Abhängigkeit von den beteiligten Proteinen gegenüber einer Lösung in organischen Lösungsmitteln (Ether, Aceton) in unterschiedlichem Maße zum Langwelligen verschoben. Es gibt in den Thylakoiden eine Reihe verschiedener Chlorophyll-Protein-Komplexe, die sich in der Lage des Chlorophyll-Ab-

Botanik

Jäger, E.; Neumann, S.; Ohmann, E.

2003, XIV, 592 S. 258 Abb., 24 Abb. in Farbe., Softcover

ISBN: 978-3-8274-2357-3