

# 1. EINLEITUNG

Carotinoide sind mit ihrem Vorkommen in Tieren, Pflanzen und Mikroorganismen wahrscheinlich die am weitesten verbreiteten natürlichen Pigmente. Neben der Verantwortlichkeit für die Farbenvielfalt der Natur nimmt ihre kommerzielle Bedeutung als Färbe- bzw. Antioxidationsmittel immer weiter zu. In den vergangenen Jahrzehnten sind große Fortschritte im Wissen um die biologische Funktion der Carotinoide, insbesondere innerhalb photosynthetischer Organismen, erreicht worden.

Die photosynthetischen Strukturen von höheren Pflanzen, Algen und phototrophen Bakterien enthalten eine Reihe von Pigmenten, die Chlorophylle bzw. Bakteriochlorophylle sowie verschiedene Carotine und Xanthophylle (GOODWIN, 1980; SZABOLCS 1990; YOUNG, 1993; BRITTON et al., 1995). Diese Pigmente sind an Proteine gebunden sind also Pigment-Proteinkomplexe und fungieren als strukturelle und funktionelle Komponenten innerhalb der Thylakoidmembran. Die Funktion der Carotinoide innerhalb der Photosynthese ist abhängig von der Lokalisation und Orientierung zu anderen Komponenten, speziell zu den Chlorophyllen bzw. Bakteriochlorophyllen.

Zum einen übernehmen die Carotinoide eine wichtige Rolle bei der Lichtsammelung als akzessorische Pigmente (PETERMANN et al., 1997). Die von den Carotinoiden aufgenommene Lichtenergie, führt zum Übergang dieser Moleküle in den angeregten Singulett-Zustand und im weiteren zur Übertragung der Energie auf die Chl a-Moleküle. Diese Antennenfunktion der Carotinoide ist als Singulett-Singulett Energietransfer beschrieben (WASIELEWSKI et al., 1986; MOORE et al., 1990; FRANK UND COGDELL, 1993, 1996; HORTON et al., 1996) und erweitert den effektiven Spektralbereich der Photosynthese und somit die ökologische Potenzbreite der durch ihren Besitz ausgezeichneten Organismen. Folglich ist bei schwachen Lichtintensitäten die Hauptfunktion der Lichtsammel-Komplexe (LHC) die Lichtabsorption und effektive Übertragung der Energie an die Reaktionszentren.

Carotinoide sind für die funktionelle Integrität einzelner Pigment-Proteinkomplexe essentiell. Dies konnte durch in vitro Rekonstitutionsexperimente (PLUMLEY UND SCHMIDT, 1987, 1995; MEYER et al. 1996), durch Untersuchungen an Mutanten der Carotinoidbiosynthese (HUMBECK et al., 1989) und durch Inhibierung der Carotinoide durch Norflurazon (MARKGRAF UND OELMÜLLER, 1991; BOLYCHEVTSEVSA et al., 1995; MARQUARDT, 1998) verdeutlicht werden.

Eine in den letzten Jahren weit häufiger diskutierte Rolle der Carotinoide ist ihre Schutzfunktion gegenüber exzessivem Licht. In Algen und Pflanzen ist der Schutz der Thylakoidmembranen insbesondere der Reaktionszentren vor Photooxydation durch Carotinoide von enormer Bedeutung. Ohne diese Funktion wäre eine Photosynthese unter aeroben Bedingungen nicht denkbar.

Aber auch in nichtphotosynthetischen Organismen sind Carotinoide wichtig beim Schutz gegen durch Singulett-Sauerstoff verursachte photooxidative Schäden. Viele nichtphotosynthetischen Bakterien oder Pilze bedienen sich des Schutzes von Carotinoiden, wenn sie unter Licht und Sauerstoffanwesenheit wachsen.

Allgemein wird die photoprotektive Rolle der Carotinoide in photosynthetischen Systemen durch den Quench des angeregten Triplett-Zustandes der Chlorophylle bzw. die Entgiftung von Singulett-Sauerstoff (SIEFERMANN-HARMS, 1987; FRANK UND COGDELL, 1993; FRANK et al. 1994, 1996; YOUNG UND FRANK; 1996) aufgrund des langen konjugierten  $\pi$ -Elektronensystems

bestimmter Carotinoidmoleküle (Anzahl der Doppelbindungen  $> 10$ ) (FRANK et al., 1994) erklärt. Innerhalb der Reaktionszentren des Photosyntheseapparates scheint  $\beta$ -Carotin eine wichtige photoprotektive Rolle bei der Entsorgung des Triplett-Zustands der Chlorophylle oder bei der Entgiftung von Singulett-Sauerstoff (FRANK UND COGDELL, 1993; FOYER UND HARBINSON, 1994; TELFER et al., 1994) zu übernehmen.

Ein andere antioxidative Funktion von  $\beta$ -Carotin und ähnlich konjugierten Carotinoidmolekülen wurde von BURTON (1990) identifiziert. Das Vorhandensein der Doppelbindungen im Molekül dieser Chromophoren ermöglicht die Reaktion mit Peroxidradikalen. Jedoch scheint die Fähigkeit membrangebundener Carotinoide, freie Radikale zu entsorgen, begrenzt (SIEFERMANN-HARMS, 1990).

In letzter Zeit wird die strukturelle Rolle der Carotinoide innerhalb der Thylakoidmembran stärker betrachtet. Die Anreicherung bestimmter Carotinoide, z.B. Zeaxanthin in der lipiden Phase der Thylakoidmembran führt zur Abnahme der Membranfluidität, einer Zunahme der Thermostabilität und einer Reduzierung der Anfälligkeit zur Lipidperoxidation (GRUSZECKI UND STRZALKA, 1991; HAVAUX UND GRUSZECKI, 1993; MOSKALENKO UND KARAPETYAN, 1996; HAVAUX UND TARDY, 1997; TARDY UND HAVAUX, 1997; HAVAUX, 1998). Mit der Abnahme der Membranfluidität wird die Permeation kleiner Moleküle, z. B. Sauerstoff, erschwert (SUBCZYNSKI et al., 1991). Für den Schutz der Chloroplastenmembran vor Photodestruktion könnte dies von enormer Bedeutung sein, da zum einen die Sauerstoffkonzentration und zum anderen auch die Penetration von reaktiven Sauerstoffspezies ins Innere der Thylakoidmembran gesenkt wird.

Wohl am häufigsten in den vergangenen Jahren diskutiert ist die dissipative Funktion des Zeaxanthins innerhalb der Xanthophyllzyklus-Pigmente. Zeaxanthin entsteht durch Deepoxidierung des Violaxanthins. Als Intermediat tritt Antheraxanthin auf (YAMAMOTO, 1979; HAGER, 1980; DEMMIG-ADAMS, 1990; PFÜNDEL UND BILGER, 1994). Unterschiedliche Modelle (DEMMIG-ADAMS, 1990; HORTON et al. 1994, 1996), auf welche später eingegangen wird, zeigen eine hinsichtlich photophysikalischer und physikochemischer Eigenschaften der Membran differenzierte photoprotektive Wirkung des Zeaxanthin sowie möglicherweise auch des Antheraxanthins (GILMORE UND YAMAMOTO, 1993; FRANK et al., 1994). Die Anregungsenergie der Pigmente wird dabei in Form von Wärme dissipiert, was sich in einem nichtphotochemischen,  $\Delta$ pH-abhängigen Quench (qE) der Chlorophyllfluoreszenz widerspiegelt. Die Deepoxidase wurde als lumenales 43 kDa Protein identifiziert (ARVIDSSON et al., 1996; BUGOS UND YAMAMOTO, 1996; ROCKHOLM UND YAMAMOTO, 1996), welches Ascorbat als Cofaktor benötigt und ein pH-Optimum bei 5 hat.

Ein weiterer Xanthophyllzyklus ist für unterschiedliche Algen beschrieben worden. Hierbei wird das Monoepoxid Diadinoxanthin in das epoxidfreie Diatoxanthin überführt (HAGER, 1980; DEMERS et al., 1991; ARSALANE et al., 1994; OLAIZOLA et al., 1994). In Folge dieser Pigmentumwandlung tritt ebenfalls eine nichtphotochemische Löschung der Fluoreszenz auf. Ebenso wie die Violaxanthin-Deepoxidase wird die Diadinoxanthin-Deepoxidase durch DTT inhibiert (OLAIZOLA et al., 1994).

Der Xanthophyllzyklus scheint die nichtphotochemische Löschung der Chlorophyllfluoreszenz zu regulieren, wobei möglicherweise aber auch eine Interaktion der LHC beteiligt sein kann (HORTON UND RUBAN, 1994; HORTON et al., 1996).

PFÜNDEL UND BILGER (1994) vertreten die Hypothese, daß alle photosynthetischen Organismen, welche zur reversiblen Pigmentumwandlung im Xanthophyllzyklus befähigt sind, eine intrinsische LHC II-Typ Antenne (Chl a/b-Antenne der höheren Pflanzen oder Chl a/c-Antenne der Xanthophyceae) besitzen.

Für viele Algengruppen sind membranintegrale Lichtsammelkomplexe beschrieben worden (SIEFERMANN-HARMS, 1985; WILHELM, 1990; SCHMITT et al. 1993), welche ebenfalls einen Xanthophyllzyklus aktivieren (HAGER, 1980). In Rotalgen und Cryptophyten konnte dagegen keine Xanthophyllzyklus-Aktivität nachgewiesen werden (HAGER, 1980), ebenso enthalten diese Gruppen keinen typischen membranintegrierten LHC, welcher mit dem PS II assoziiert ist (SIEFERMANN-HARMS, 1990; WILHELM, 1990). Der membranintrinsische LHC der Cryptophyten überträgt Energie an das PS I und unterscheidet sich funktionell vom PS II assoziierten LHC (WILHELM, 1990; BÜCHEL UND WILHELM, 1993). Dieses konnte auch für den LHC von Rotalgen beschrieben werden (WOLFE et al., 1994).

Thermale Dissipation von Anregungsenergie spiegelt sich in einem nichtphotochemischen Quench der Chl a-Fluoreszenz wider, welcher sowohl im RC II (WEIS UND BERRY, 1987; KRIEGER UND WEIS, 1992; BRUCE et al., 1997) als auch in den Antennen (DEMMIG-ADAMS 1990; RUBAN et al., 1992) stattfinden kann. Die Dissipation übermäßig absorbiertes Lichtenergie in Form von Wärme wird generell als wichtiger Mechanismus beim Schutz des PS II vor exzessivem Licht angesehen. Prinzipiell dient der nichtphotochemische Quench der Chlorophyllfluoreszenz der Maximierung der Effizienz der Photosynthese bei Schwachlicht und der Minimierung der Schädigung des Photosyntheseapparates bei hohen Lichtintensitäten.

Eine nichtphotochemische Löschung der Chl a-Fluoreszenz resultiert aus unterschiedlichsten Mechanismen innerhalb der Thylakoidmembran (KRAUSE UND WEIS, 1991; DAU, 1994a; HORTON, 1995; POŠPIŠIL, 1997), wobei der Hauptanteil des nichtphotochemischen Quench über die Konzentration der Protonen  $[H^+]$  im Thylakoidlumen reguliert wird (BRIANTAIS et al., 1979; KRAUSE et al., 1988; CROFTS UND HORTON, 1991; RUBAN UND HORTON, 1995). Dieser  $\Delta pH$ -abhängige Anteil des nichtphotochemischen Quench ( $qE$ ) setzt schon nach kurzer Belichtungsdauer ein und klingt mit einer Halbwertszeit von 1 min-2 min im Dunkeln ab (QUICK UND STITT, 1989; WALTERS UND HORTON, 1991). Eine Unterscheidung von  $qE$  in eine Zeaxanthin abhängige und eine Zeaxanthin unabhängige Komponente, wurde von BILGER et al. (1989) und DEMMIG-ADAMS et al. (1990) veröffentlicht.

Neben dem durch Ansäuerung des Thylakoidlumens verursachten Quench der Fluoreszenz ist eine zweite Komponente ( $qT$ ) beschrieben worden (WALTERS UND HORTON, 1991), deren Ursache „state transitions“ (BENNETT, 1983; WILLIAMS UND ALLEN, 1987) sein sollen. Dabei kommt es zur Phosphorylierung des trimeren LHC II (LHCb1; LHCb2) durch eine Kinase, deren Aktivität durch den Reduktionsgrad des PQ-Pools reguliert wird (ALLEN, 1992). Diese Phosphorylierung bewirkt eine laterale Wanderung des zusammen mit dem PS II in den Granathylakoiden angereicherten LHC II zum PS I in den Stromathylakoiden (ALLEN, 1992). HARRISON UND ALLEN (1993) konnten bei Grünalgen eine 30%ige Reduktion der PS II Fluoreszenz aufgrund von „state transitions“ beschreiben.

Als eine dritte Komponente der nichtphotochemischen Löschung der Chlorophyllfluoreszenz kann eine Reduktion der PS II Fluoreszenz aufgrund photoinhibitorischer Prozesse angesehen werden. Eine mögliche Funktion von Xanthophyllzyklus-Pigmenten innerhalb der Regulation photoinhibitorischer Prozesse postulierten DEMMIG und BJÖRKMAN (1987), wobei dem

Zeaxanthin selbst die Rolle eines direkten Quenchers zugeschrieben wird (OWENS et al., 1992; FRANK et al., 1994). JAHNS UND MIEHE (1996) diskutieren die photoprotektive Bedeutung des Zeaxanthins, welches unter photoinhibitorischen Bedingungen verstärkt im RC II gebunden wird. Untersuchungen von DEMMIG-ADAMS et al. (1998) bringen Argumente für eine mögliche Rolle des Zeaxanthins innerhalb der Photoinhibierung in Schattenpflanzen bei. Wie auch DEPKA et al. (1998), welche für *Chlamydomonas* die Konversion von  $\beta$ -Carotin in Zeaxanthin unter photoinhibitorischen Bedingungen beschreiben und somit dem Zeaxanthin eine wichtige Rolle innerhalb photoinhibitorischer Prozesse zuordnen, konnten auch DEMMIG-ADAMS et al. (1998) eine Zunahme des Zeaxanthins auf Kosten des  $\beta$ -Carotins beobachten.

Viele Untersuchungen der letzten Jahre waren der Frage der Lokalisation des  $\Delta$ pH-abhängigen Quench gewidmet. Prozesse im RC II, welche zur nichtphotochemischen Löschung der Chlorophyllfluoreszenz führen, werden durch einen bei niedrigem pH induzierten Austausch von  $\text{Ca}^{2+}$  gegen  $\text{H}^+$  auf der Lumenseite der Thylakoidmembran induziert (KRIEGER UND WEIS, 1992; 1993). In der Folge führt dies zur Inaktivierung des wasserspaltenden Komplexes (DEBUS, 1992). Die durch den Verlust von  $\text{Ca}^{2+}$  ausgelöste Inaktivierung des Manganclusters verhindert den Übergang von Elektronen zum Tyr-Z, damit wird der oxidierte Zustand des  $\text{P680}^+$  stabiler. Das Freiwerden von  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionen beeinflusst Redoxprozesse an der Donor- wie auch an der Akzeptorseite des RC II (KRIEGER UND WEIS, 1992; 1993; KRIEGER et al., 1993; 1995; ANDRÉASSON et al., 1995; JOHNSON et al., 1995). Die nun anschließende Reduktion des  $\text{P680}^+$  kann über verschiedene Wege erfolgen. Zum einen kann  $\text{P680}^+$  durch  $\text{Q}_\text{A}^-$  oder  $\text{Pheo}^-$  reduziert werden (SCHREIBER UND NEUBAUER, 1987; KRIEGER UND WEIS, 1992; 1993). Eine weitere Möglichkeit der Reduktion des  $\text{P680}^+$  ist als zyklischer Elektronentransport um das PS II (FALKOWSKI et al., 1986b; SCHREIBER UND NEUBAUER, 1989; MEUNIER UND BENDALL, 1993) beschrieben worden. Weiterhin kann der Singulett- oder Triplett-Zustand des primären Elektronenakzeptors (RAMM UND HANSEN, 1993) thermal dissipiert werden. All dieses führt zum Grundzustand des  $\text{P680}$ . Im Grundzustand ist der primäre Elektronendonator  $\text{P680}$  dann in der Lage, Energie der Antennen zu übernehmen. Dieses bewirkt einen Quench der Fluoreszenz.

Während KRIEGER und WEIS (1992) den  $\Delta$ pH-abhängigen Quench von Fm im RC II lokalisieren, betonen Horton und Mitarbeiter die wichtige Rolle des LHC II für das Auftreten quencherender Mechanismen (HORTON et al., 1991; RUBAN et al., 1992a,b; WALTERS UND HORTON, 1993; HORTON et al., 1994; RUBAN et al., 1994; WALTERS et al., 1996; HORTON et al., 1996; RUBAN et al., 1997).

Zwei unterschiedliche molekulare Mechanismen des  $\Delta$ pH-abhängigen Quench innerhalb des LHC II in vivo werden diskutiert. Zum ersten wurde, basierend auf einer starken Korrelation von qE und dem Gehalt an Zeaxanthin -durch Deepoxidation aus Violaxanthin entstanden- der Xanthophyllzyklus für die Entwicklung des nichtphotochemischen Quench verantwortlich gemacht (DEMMIG-ADAMS, 1990; DEMMIG-ADAMS UND ADAMS III, 1996). Ebenso konnte auch eine Korrelation dieses Quench zum Gehalt von Antheraxanthin gezeigt werden (GILMORE UND YAMAMOTO, 1992). Dabei wird angenommen, daß der erste angeregte Singulett-Zustand des Chl a direkt von Zeaxanthin gequencht werden kann (DEMMIG - ADAMS UND ADAMS, 1992). Generell ist ein Singulett-Singulett Energietransfer vom Chl a auf Zeaxanthin in vitro möglich (OWENS et al., 1992; FRANK et al., 1994), konnte jedoch in vivo bisher noch nicht gezeigt werden. Allerdings ist es anhand bisher vorliegender Daten nicht möglich, Rückschlüsse über eine

direkte oder indirekte Rolle des Xanthophyllzyklus bzw. des Zeaxanthins innerhalb des nicht-photochemischen Quench abzuleiten.

Ein zweiter denkbarer molekularer Mechanismus wird von Horton und Mitarbeitern (HORTON et al., 1991, 1994; RUBAN UND HORTON, 1995) diskutiert. Nach diesen Autoren führt die Ansäuerung zu einer Protonierung der LHC-Proteine und zu nachfolgenden strukturellen Veränderungen derselben. Durch diese strukturellen Veränderungen ist die Möglichkeit der Aggregatbildung des LHC gegeben. Das Vorhandensein von bestimmten Carotinoiden fördert (Zeaxanthin) oder inhibiert (z.B. Violaxanthin; Neoxanthin) die Ausbildung der LHC II Aggregate (RUBAN et al., 1993). Somit können in Abhängigkeit vom Vorhandensein bestimmter Carotinoide und dem Grad der Ansäuerung des Thylakoidlumens vier unterschiedliche Zustände des LHC II postuliert werden, welche sich durch unterschiedliche Fluoreszenz- und Wärmedissipationsseigenschaften auszeichnen. Der physikalische Mechanismus der Löschung der Chlorophyllfluoreszenz innerhalb der Aggregate ist noch unklar. Denkbar ist, daß durch Assoziation von Chl a und Zeaxanthin ein Singulett-Singulett-Energietransfer auf Zeaxanthin abläuft oder das Entstehen von Chlorophyll-Dimeren am Fluoreszenzquench beteiligt ist (HORTON UND RUBAN, 1994; HAGEN et al., 1995).

Gerade im Bereich der Algen sind weitere Untersuchungen notwendig um konkrete Aussagen über quenchende Mechanismen zu erzielen. Durch veränderte Pigmentausstattung oder Vorhandensein eines durch Dunkelheit zu induzierenden Quench zeigen sich deutliche Unterschiede im Fluoreszenzverhalten von Algen gegenüber höheren Pflanzen. Möglicherweise beruhen diese auch auf abweichenden photoprotektiven Regulationsmechanismen. Man darf nicht vergessen, daß bisher nur wenige Algen untersucht wurden. Es ist daher notwendig, weitere Gruppen in Untersuchungen einzubeziehen. Auch vom phylogenetischen Standpunkt wäre das außerordentlich wichtig.

Weiterhin ist im Vergleich zu den Informationen über die Einflüsse der Umwelt auf die Regulation und den qualitativen und quantitativen Gehalt der Carotinoide in höheren Pflanzen über die Bedeutung dieser Pigmente in Algen und Cyanobakterien wenig bekannt. Dieses gilt auch für Modifikationen des Pigmentstatus von Algenklassen, welche sich in ihrer Pigmentausstattung, mit Ausnahme der Grünalgen, stark von der höheren Pflanze unterscheiden (GOODWIN, 1980; LIAAEN-JENSEN 1985; BJØRNLAND, 1990; YOUNG, 1993). Besonderes Interesse beansprucht in diesem Zusammenhang die Euglenophyta, die in vieler Hinsicht der Chlorophyta an die Seite gestellt werden. In der Pigmentausstattung weichen sie jedoch ab und sind mit den chromophyten Algen vergleichbar (YOUNG, 1993).

Weitere Arbeiten sind notwendig, um die Funktion der Carotinoide innerhalb photoprotektiver Mechanismen dieser weit verbreiteten Organismengruppen zu verstehen.

Auf Grund der Arbeit von PANZER (1990), welche die Empfindlichkeit der Alge *Euglena gracilis* gegenüber Lichtstreß durch den Carotinoidgehalt modifizieren und somit eindeutige Schutzeffekte des Carotinoidgehaltes z.B. auf die Rubisco beschreiben konnte, interessierte uns die Frage, welcher Art dieser Schutzeffekt der Carotinoide in dieser Alge sein könnte. Fungiert wie bei höheren Pflanzen und Grünalgen eine reversible Pigmentumwandlung als Schutzmechanismus auf veränderte Lichtbedingungen? Welche Rolle übernehmen die Carotinoide generell innerhalb photoprotektiver Mechanismen? Durch photoheterotrophes Wachstum dieser Grünalge in Gegenwart von Inhibitoren der Carotinoidbiosynthese stehen uns Zellen zur Verfügung, welche stark im Carotinoidgehalt modifiziert waren, jedoch unter nahezu identischen Anzucht-

bedingungen gewachsen waren, wie die Kontrollkultur. Ein weiterer Vorteil dieser Alge war die problemlose und reproduzierbare Isolierung von Chloroplasten.

Im Vergleich zu höheren Pflanzen gibt es gerade bei Untersuchung der Algen hinsichtlich der Regulationsmechanismen in Bezug auf übermäßige Anregung noch viele offene Fragen. *Euglena* unterscheidet sich neben einer dritten Chloroplastenmembran (GIBBS, 1978) sowie in einer abweichenden Ausstattung endogener Enzyme der Stressabwehr (SHIGEOKA et al., 1987; ASADA UND TAKAHASHI, 1987), auch durch den geringen Chl b-Gehalt und die abweichende Carotinoidausstattung (CUNNINGHAM UND SCHIFF, 1986a; BRANDT UND WILHELM, 1990) sowie das Fehlen von Granathylakoiden (SALVADOR et al., 1971; WINTER UND BRANDT, 1986) von höheren Pflanzen und anderen Grünalgen. Die dritte Chloroplastenmembran führte zur Vermutung, daß diese Alge möglicherweise einen eukaryotischen Endosymbionten aufgenommen hat (KNOLL, 1992). Einerseits weist *Euglena* viele Eigenschaften, wie z.B. die Verwandtschaft der LHC I- und LHC II-Proteine mit denen der höheren Pflanzen, auf andererseits gibt es wie beschrieben viele Unterschiede. Gerade diese letzten zwei Punkte machten es wahrscheinlich, daß *Euglena* auch hinsichtlich der Regulationsmechanismen der PS II-Effizienz Unterschiede zur höheren Pflanze zeigt. In Anbetracht dieser Tatsachen erhofften wir von unsere Untersuchungen Informationen über die Entwicklung photoprotektiver Mechanismen in Chloroplasten. Durch die Möglichkeit der Carotinoidverarmung sollte die Rolle der Carotinoide innerhalb dieser Regulationsmechanismen untersucht werden. Angesichts der diskutierten Modelle lag der Schwerpunkt unserer Untersuchungen auf der Analyse des nichtphotochemischen Quench von *Euglena gracilis*. In Anbetracht vieler Unterschiede zu höheren Pflanzen war eine biochemische wie auch spektroskopische Charakterisierung des Photosyntheseapparates notwendig.

Wie sich durch unsere Untersuchungen herausstellte, ist *Euglena gracilis* unter den verschiedensten Bedingungen nicht zu einer reversiblen Pigmentumwandlung befähigt. Somit wurde die Frage nach der Natur des Fluoreszenzquench zum zentralen Gegenstand unserer Untersuchungen. Durch das Fehlen eines Xanthophyllzyklus ergab sich die Möglichkeit der Analyse eines von einer reversiblen Pigmentumwandlung unabhängigen Fluoreszenzquench. Das Vorhandensein eines nichtphotochemischen Quench der Chl a-Fluoreszenz ist oft beschrieben, jedoch die molekularen Mechanismen, welche die Löschung der Fluoreszenz hervorrufen, werden umstritten diskutiert und bis heute noch nicht völlig verstanden.