

Die pflanzlichen Plastiden im Lichte der Chemie und Biochemie*

Von E. C. GROB

Institut für organische Chemie der Universität Bern

1. Die Zelle als «Lebenseinheit»

In früheren Zeiten betrachtete man den pflanzlichen Organismus als ein lebensfähiges, zusammenhängendes Gewebe, bisweilen auch als eine lebensfähige Gallerte, über deren innern Aufbau jedoch vollständige Dunkelheit herrschte.

Durch die Erfindung des Mikroskops im 17. Jahrhundert weitete sich das Beobachtungsfeld des Menschen dermaßen, daß es ihm nunmehr möglich wurde, Dinge zu sehen, die vordem seinem Auge vollständig verborgen waren. Bei der mikroskopischen Betrachtung pflanzlicher Gewebe gaben sich diese als Verband mikroskopisch kleiner Kämmerchen bzw. Zellen zu erkennen. Die ersten Beobachtungen und Beschreibungen pflanzlicher Zellen gehen vor allem auf R. HOOKE, M. MALPIGHI und A. v. LEEUWENHOEK zurück. R. HOOKE konnte zum erstenmal den zellenartigen Aufbau des Flaschenkorkes, des Holundermarkes und anderer pflanzlicher Gewebe beobachten (Abb. 1). M. MALPIGHI indessen beschäftigte sich vorzugsweise mit den unterschiedlichen Merkmalen der Zellen und Zellverbände verschiedenartiger Pflanzgewebe, wie etwa der Wurzel-, Stengel- und Blattgewebe (Abb. 2). Dem gleichen Forscher verdanken wir auch die

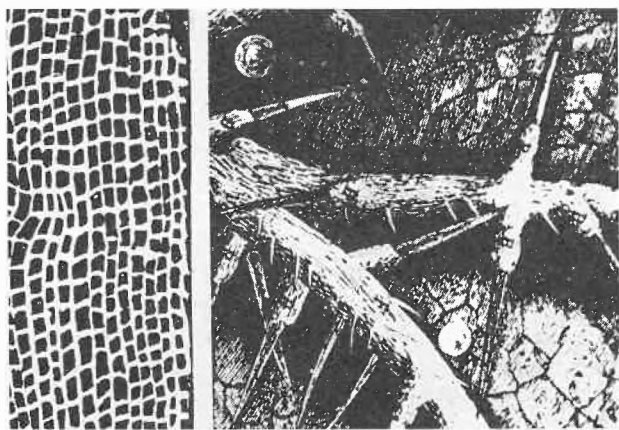


Abb. 1. Links: Korkzellen (nach R. HOOKE, 1665). Aus *La cellule et l'organisme, Histoire de la biologie*, Paris 1934

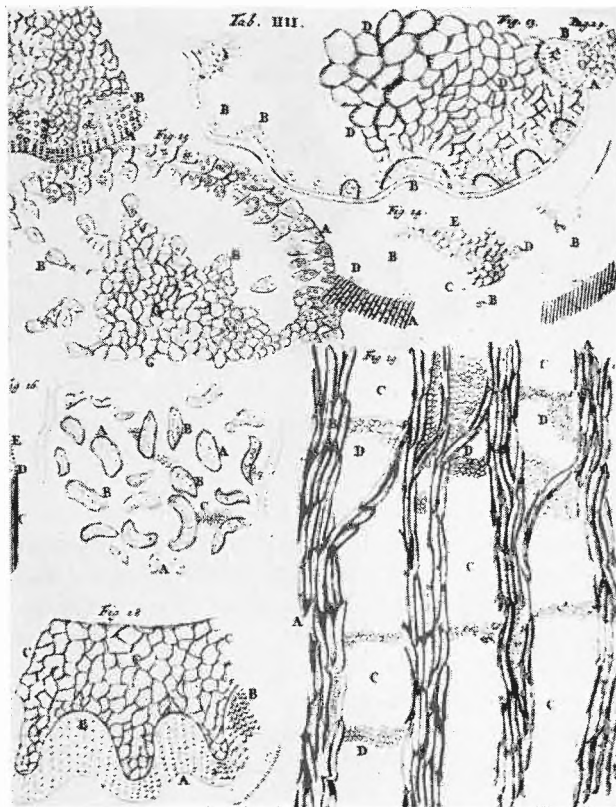


Abb. 2. Gewebeausschnitte nach M. MALPIGHI aus *Opera omnia*, Band 2 (1687)

Feststellung, daß die pflanzlichen Zellen, die von einer festen Wand umgeben sind, eine flüssige Substanz, den *Zellsaft*, enthalten. Die Entdeckung der pflanzlichen Zelle und kurz hierauf auch die der tierischen Zelle stellte einen nicht hoch genug zu wertenden Fortschritt der Wissenschaft dar. Doch verfügte man damals noch keineswegs über die Möglichkeiten, um die wirkliche Bedeutung dieser Zellen voll ermessen zu können.

Erst eine weitere Entwicklung des Mikroskops ließ neue Fortschritte erwarten. Durch die Erhöhung des optischen Auflösungsvermögens der Mikroskope gelang es nunmehr, noch feinere Zellstrukturen zu beobachten. So z. B. hatte im Jahre 1831 R. BROWN ein bisher in den Pflanzenzellen unerkannt gebliebenes Element aufgefunden, den *Zellkern*. Nur wenige Jahre darnach berich-

* Nach einem an der Sommertagung der Schweizerischen Chemischen Gesellschaft am 31. August 1962 in Sitten gehaltenen Vortrag.

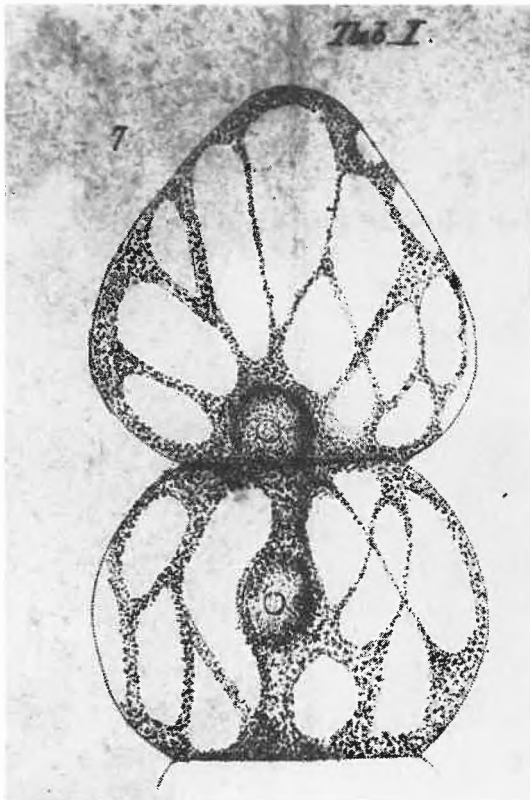


Abb. 3. Protoplasmastränge nach H. v. MOHL, *Grundzüge der Anatomie und Physiologie der Zelle* (1851)

tete M. SCHLEIDEN (1838) in einer damals aufsehenerregenden Arbeit über die Teilnahme des Zellkernes an der Neubildung von Zellen. Die exakte Deutung der Vorgänge bei der Zellvermehrung verdanken wir jedoch insbesondere den Botanikern H. v. MOHL, NÄGELI und HOFMEISTER.

HUGO v. MOHL gelang es, in den lebenden Zellen die Existenz einer Substanz nachzuweisen, welche sich nicht mit dem dünnflüssigen Zellsaft vermischt und sich scharf von diesem abgrenzt. Diese Substanz nannte er das *Protoplasma* (Abb. 3).

Die Forschungen der nachfolgenden Zeit führten immer klarer zu der Erkenntnis, daß das Protoplasma Träger der vielfältigen Lebenserscheinungen der Zelle sei. Diese Funktion vermag das Protoplasma jedoch nur innerhalb der Zelle auszuüben; somit erscheint diese uns als die kleinste «Lebenseinheit» oder, wie sich 1861 der Physiologe BRÜCKE ausdrückte, als «Elementarorganismus». Dieser Auffassung schloß sich auch R. VIRCHOW (1821–1902), einer der bedeutendsten Mediziner und Pathologen seiner Zeit, an. VIRCHOW betrachtete die Zellen eines Organismus als vollständig autonom: «... Jedes Lebewesen ist eine Summe lebendiger Einheiten, deren jede die ganzen Kennzeichen des Lebens besitzt.»

Einen ganz besonders eindrucklichen Beweis für die Lebensfähigkeit der einzelnen Zelle liefern uns die einzelligen Mikroorganismen. Viele der natürlich vorkommenden Einzeller sind imstande, die große Zahl der zum

Leben notwendigen Verbindungen, die zum Teil recht komplizierte Strukturen haben, selbständig aus einfachen Ausgangsprodukten (Nährstoffen) zu bilden. Dies zeigt uns, wie diese scheinbar primitiven Zellen über ein chemisches Leistungsvermögen ohnegleichen verfügen, so daß sich uns nunmehr die Frage aufdrängt, wie es überhaupt dazu kommen kann, daß die lebende Zelle auf ein so hohes Leistungsniveau gelangt. Um dieses außerordentliche Phänomen auch nur einigermaßen zu begreifen, wird man offensichtlich genötigt sein, etwas über die innere Struktur und Organisation der Zelle zu erfahren. Wie uns der folgende Abschnitt zeigen wird, sind wir heute über den inneren Aufbau der lebenden Zelle recht gut unterrichtet.

2. Die Organisation der lebenden Zelle

HUGO v. MOHL faßte den von ihm eingeführten Begriff Protoplasma in rein morphologisch-physiologischem Sinne auf. Erst spätere Pflanzenphysiologen, unter denen etwa BRÜCKE, HOFMEISTER und SACHS als Repräsentanten genannt sein mögen, interessierten sich für die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Dieses oft als «lebende Substanz» bezeichnete Protoplasma ist ein äußerst komplexes Gemisch, bestehend aus verschiedenartigen organischen und auch anorganischen Verbindungen. Unter all diesen Bestandteilen nehmen die Eiweiße eine Sonderstellung ein.

Die im voranstehenden Abschnitt geschilderten Untersuchungen haben uns dazu geführt, das Protoplasma als den eigentlichen Träger der Lebensfunktionen zu betrachten. Eine der bestbekannten und auch eigentümlichsten Lebensäußerungen ist der *Zellstoffwechsel*. In diesem Begriff «Zellstoffwechsel» ist die Gesamtheit aller für die Aufrechterhaltung des Lebens notwendigen chemischen Reaktionen eingeschlossen. Der Stoffwechsel untersteht ganz bestimmten Gesetzmäßigkeiten, die, solange sie eingehalten werden, der Zelle ihre Lebensfähigkeit sicherstellen. Dies besagt auch, daß das Leben der Zelle nur solange aufrechterhalten bleibt, als auch ihr Stoffwechsel tätig ist. Da der Stoffwechsel keinen Moment lang aussetzen darf, muß die Zelle während der Dauer ihres ganzen Lebens eine Vielheit verschiedenartiger chemischer Reaktionen in Gang halten. Den Ergebnissen der neueren Biochemie zufolge wird jede einzelne im Zellstoffwechsel integrierte chemische Reaktion durch ein bestimmtes, eigens dafür vorgesehenes Enzym katalysiert. So wird die Zelle genötigt, zu jeder Zeit für jede der vielen Stoffwechselreaktionen den entsprechenden Katalysator bereitzuhalten. Überdies erfordern die Regeln des Stoffwechsels, daß jeder einzelne Katalysator bzw. jedes einzelne Enzym in seiner ihm vorgeschriebenen Aktivität vorhanden ist. Damit hat aber die Zelle eine enorme Aufgabe zu erfüllen, deren sie nur dann gewachsen sein wird, wenn ihr ein entsprechend sinnreiches und fein eingespieltes Regulationssystem zur Verfügung steht. Nach den oben gemachten Aussagen muß sich die-

ses ungemein komplizierte Zellgeschehen im Protoplasma abspielen. Nachdem wir nunmehr erkannt haben, wie das Leben auf einer streng geordneten und gegenseitig abhängigen Wechselwirkung einzelner Moleküle beruht, so ist es für uns undenkbar, im Protoplasma einfach eine gestaltlose Mischung verschiedenartiger Verbindungen sehen zu wollen; d. h. das Protoplasma kann nicht einfach ein ungeordnetes Tummelfeld für einige allmächtige und alles beherrschende Moleküle sein. Viel eher würden wir erwarten, daß dieses das Zellgeschehen absolut beherrschende Ordnungsprinzip sich in irgendeiner Gestalt auch dem Protoplasma mitgeteilt hätte.

Nunmehr wollen wir versuchen, in einigen wenigen Zügen zu beschreiben, inwieweit sich die geäußerten Vorstellungen experimentell bestätigen ließen. Neuere Ergebnisse in dieser Richtung wurden durch die Ende des letzten Jahrhunderts gemachten großen Fortschritte in der mikroskopischen Technik und dann auch mit der Erfindung der Elektronenmikroskopie ermöglicht. Bei der mikroskopischen Betrachtung des Protoplasmas bot sich dieses den älteren Physiologen als eine meist etwas getrübte, farblose, zähflüssige und schleimige Substanz dar. Mit Hilfe der neuen Beobachtungsmöglichkeiten hingegen ließ sich diese Trübung auf die Existenz feiner körnchen- oder kristallähnlicher Teilchen zurückführen. Diese neuen mikroskopisch erkennbaren Zellpartikel faßte man damals unter dem morphologischen Sammelbegriff «*Mikrosomen*» zusammen.

Um diese Zellpartikel der mikroskopischen Untersuchung zugänglicher zu machen, wurde versucht, sie anzufärben. Die Anwendung spezifischer Färbef Verfahren gab nun zu erkennen, daß die Mikrosomen (im alten Sinne) aus verschiedenartigen Partikeln bestehen. Um den Rahmen unserer Betrachtung nicht zu sprengen, verzichten wir auf eine vollständige Aufzählung und Beschreibung der bis heute identifizierten Zellpartikel. Einige allgemeine Hinweise mögen genügen, um uns die enorme Bedeutung dieser Protoplasma-Bestandteile bewußt werden zu lassen.

Schon allein die Existenz verschiedenartiger, mikroskopisch feststellbarer Partikel, die, soweit wir heute wissen, alle ihre bestimmte Funktion im Zellgeschehen zu erfüllen haben, erlaubt es, Rückschlüsse auf das Vorhandensein einer inneren Zellorganisation zu ziehen.

In den letzten Jahren bemühten sich zahlreiche Forscher mit großem Erfolg um die elektronenmikroskopische Untersuchung von Zellpartikeln. Das Ergebnis dieser sehr aufschlußreichen Arbeiten entspricht durchaus den eben entwickelten Vorstellungen, indem alle Zellpartikel eine submikroskopisch erkennbare Feinstruktur aufweisen. Und zwar lassen sich die Zellpartikel nach der Art ihrer Feinstruktur voneinander unterscheiden.

In diesem Zusammenhang drängen sich die folgenden drei Fragen auf: 1. Wie werden diese Strukturen geschaffen? 2. Durch welche Kräfte werden sie zusammengehalten? 3. Besteht ein direkter Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion?



Abb. 4. Elektronenmikroskopische Aufnahme von Mitochondrien aus Erythrocyten

Eine Antwort auf die erste Frage kann heute nicht gegeben werden. Was die zweite Frage anbelangt, so möchten wir glauben, daß es vor allem zwischenmolekulare Kräfte sind, welche den Zusammenhang der Strukturen ermöglichen. Doch liegen zu diesem Zeitpunkt noch zu wenig gesicherte Angaben vor, um abschließende Aussagen zu machen. Es ist deshalb zu hoffen, daß dieses für die Biochemie bedeutungsvolle Gebiet der zwischenmolekularen Kräfte in den nächsten Jahren die ihm angemessene Förderung erfährt. Wie im folgenden kurz dargestellt wird, darf die dritte Frage auf Grund der zurzeit vorliegenden experimentellen Ergebnisse positiv beantwortet werden.

Als Beispiel hierfür wählen wir die *Mitochondrien* (Abb. 4), die erstmals 1890 von R. ALTMANN beschrieben wurden und von ihm als Bioplasten bezeichnet wurden. Die Mitochondrien finden sich regelmäßig in allen Zellen. Ihre Größe schwankt zwischen 0,2 bis 0,5 μ im Durchmesser und 0,3 bis 5 μ in der Länge. Einen besonderen Auftrieb erfuhr die Mitochondrienforschung, als es möglich ward, Mitochondrien mit Hilfe der fraktionierten Zentrifugation von den übrigen Zellbestandteilen zu trennen. So konnte vor nicht allzulanger Zeit nachgewiesen werden, daß die Mitochondrien nichts anderes als ein Multi-Enzym-System darstellen, in welchem die darin integrierten Enzyme auf ganz vorzügliche Weise koordiniert sind. So ließen sich, nach den Arbeiten von GREEN¹, drei wesentliche Systeme unterscheiden: 1. eine beson-

¹ R. S. CRIDDLE, R. M. BOCK, D. E. GREEN und H. TISDALE, *Biochemistry* 1 (1962) 827.

dere Elektronentransportkette, 2. ein Netzwerk unlöslicher Proteine, in welchem die einzelnen Enzyme verankert sind, und schließlich 3. eine Gruppe löslicher Enzyme, welche verschiedene energiebedürftige Synthesen durchführen.

3. Die pflanzlichen Plastiden

Alle chlorophyllhaltigen Pflanzen und Organe sind zur Photosynthese befähigt, während die chlorophyllosen Organismen hiezu nicht imstande sind. Das Chlorophyll spielt in diesem Prozeß allem Anschein nach eine entscheidende Rolle. In den weitaus meisten Fällen findet man das Chlorophyll in speziell ausgebildeten Zellbestandteilen lokalisiert, die ihrer grünen Farbe wegen Chloroplasten genannt werden. Daher sind die Chloroplasten als die eigentlichen Organe der Photosynthese anzusehen. Es genügt, daran zu erinnern, daß durch die Photosynthese, unter Ausnutzung der Lichtenergie, aus CO_2 und H_2O Kohlenhydrate gebildet werden. Dabei fällt in erster Linie dem Chlorophyll die Aufgabe zu, Lichtenergie in chemische Energie umzuwandeln. An der Biosynthese der Kohlenhydrate selbst ist jedoch das Chlorophyll nicht beteiligt. Damit aber der Aufbau der Kohlenhydrate überhaupt möglich ist, muß der Chloroplast über die hiezu erforderlichen Enzyme verfügen. In der Tat zeigte die chemische Analyse, daß die Chloroplasten proteinhaltig sind. Nach Angaben der Literatur², die sich auf die Blätter der Tomaten-, der Tabak- und der Baumwollpflanze beziehen, enthalten die Chloroplasten 35 bis 45 % des totalen Zellproteinstickstoffs, oder in bezug auf das Chloroplasten-Trockengewicht machen die Proteine 35 bis 55 % aus. Erwiesenermaßen werden die Chloroplastenproteine in den Plasten selbst gebildet. Die in der letzten Zeit durchgeführten Untersuchungen über die Biosynthese der Cytoplasmaproteine haben ergeben, daß letztere in speziellen Zellpartikeln, den Ribosomen, entstehen. So ist es weiter nicht verwunderlich, wenn vor kurzem von verschiedenen Autoren³ über die Existenz von Ribosomen in den Chloroplasten berichtet worden ist. In diesem Falle aber unterscheiden sich die Chloroplasten grundsätzlich von den übrigen Zellpartikeln, indem sie nicht mehr nur einheitliche Gebilde darstellen, sondern – biologisch gesehen – sich bereits auf einer höheren Stufe befinden.

Es ist zurzeit noch nicht völlig abgeklärt, in welchem Maße die Biosynthese der für den Proteinaufbau notwendigen Aminosäuren in den Plasten selbst vollzogen wird. Den Berichten von WHATLEY⁴ und ROSENBERG⁴ nach zu schließen, besitzen die Chloroplasten das Synthesevermögen für Glykokoll, Alanin und Asparagin-

säure, woraus zu folgern ist, daß sie über die hiezu notwendigen Enzyme verfügen müssen.

Doch damit ist die Synthesefähigkeit der Chloroplasten noch keineswegs erschöpft. Nachgewiesenermaßen enthalten die Chloroplasten außerordentlich große Mengen an Lipiden. Die Analyse hat gezeigt, daß weitaus der größte Anteil der Zell-Lipide sich in den Plasten befindet. So schwankt der Lipidgehalt der Chloroplasten, bezogen auf deren Trockengewicht, zwischen 20 und 40 %; z. B. beträgt das Verhältnis von Protein zu Lipid in den Spinatblättern: in den Chloroplasten 39:25 und im Cytoplasma 96,5:1,9.

Da allem Anschein nach die Lipide in den Plasten selbst synthetisiert werden, muß die entsprechende Enzymgarnitur vorhanden sein. Es ist jedoch noch nicht genau bekannt, auf welchem Wege die Chloroplasten die Lipide gewinnen. Das Fettbildungsvermögen der Chloroplasten kann bisweilen ganz erstaunliche Ausmaße annehmen. So finden wir beispielsweise in den Chloroplasten gewisser Braunalgen an Stelle der normalerweise enthaltenen Stärke Öltröpfchen abgelagert. D. h. in solchen Chloroplasten findet eine vollständige Umwandlung der durch die Photosynthese gebildeten Kohlenhydrate in Fette statt.

Als charakteristischen und auffälligsten Bestandteil der Chloroplasten erwähnten wir die Chlorophylle, über deren Biosynthese wir vor allem durch die bemerkenswerten Arbeiten von GRANICK⁵ unterrichtet sind. Außer den Chlorophyllen enthalten die Chloroplasten ausnahmslos auch beträchtliche Anteile verschiedener Carotinoide, deren Biosynthese⁶ ebenfalls weitgehend aufgeklärt ist. Der Sitz der Biosynthese beider Pigmentgruppen befindet sich ebenfalls in den Chloroplasten. Abschließend seien noch die als regelmäßige Bestandteile der Chloroplasten auftretenden Vitamine E und K sowie die erst vor wenigen Jahren entdeckten Ubichinone und das Plastochinon erwähnt. Bei diesen Verbindungen handelt es sich um Wirkstoffe, deren Funktionen innerhalb der Chloroplasten zurzeit noch Gegenstand intensiver Forschungen bilden.

Die gegebene Übersicht der von den Chloroplasten produzierten Verbindungen ist ohne Zweifel unvollständig, dennoch dürfte sie genügen, um zu zeigen, welches beträchtliche Ausmaß ihre chemischen Fähigkeiten erlangt haben. Es kann also wohl festgestellt werden, daß die Chloroplasten nahezu alle lebenswichtigen Verbindungen selbst herstellen können. Damit nehmen sie unter all den bekannten Zellbestandteilen eine Sonderstellung ein, die sich darin äußert, daß die Chloroplasten innerhalb der Zelle ein recht selbständiges Dasein führen können. Die Chloroplasten werden daher vielfach als semi-autonome Gebilde bezeichnet, und damit setzen sie sich etwa auf die gleiche Entwicklungsstufe wie die Viren.

² S. GRANICK, *Am. J. Bot.* 25 (1938) 561 und A.W. GALSTON, *idem* 30 (1943) 331.

³ J. BAUDET, *Bull. Soc. Franç. Physiol. Végétale* 8 (1962) 50. M.S. ODINTSOVA, N.M. SISAKYAN, *Biokhimiya* 27 (1962) 1061.

⁴ F. R. WHATLEY *et al.* *Biochim. et Biophys. Acta* 20 (1956) 462 und R. ROSENBERG *et al.* *Nature* (London) 181 (1958) 632.

⁵ S. GRANICK in *The Cell*. Vol. II. Acad. Press, New York 1961, p. 578.

⁶ E. C. GROB, *Wiss. Veröff. Dtsch. Ges. Ernährungsforsch.* 9 (1963) 26.

Es ist klar, daß zur Bewältigung dieser umfangreichen chemischen Aufgaben die Chloroplasten mit einem beträchtlichen «Enzyminventar» ausgestattet sein müssen. Aber das Inventar allein macht noch keineswegs den funktionstüchtigen Chloroplasten aus. Es müssen, wie am Beispiel der Mitochondrien gezeigt wurde, auch in diesem Falle die Enzyme zur richtigen Zeit und am richtigen Orte zum Einsatz gelangen. Wiederum, ähnlich wie bei den Mitochondrien, gibt sich diese innere Organisation als elektronenmikroskopisch erkennbare Feinstruktur zu erkennen. Zum Unterschied der Mitochondrien lassen sich indessen schon bei lichtmikroskopischer Betrachtung kugelige Gebilde erkennen, die unter dem Namen «Grana» bekannt sind und die im Stroma eingebettet sind (Abb. 5). Die Grana, die sich ohne besondere Schwierigkeiten in funktionstüchtigem Zustande isolieren lassen, sind der Sitz der Photosynthese.

Bei der Betrachtung einer elektronenmikroskopischen Aufnahme eines Chloroplasten (Abb. 6) fallen einem in erster Linie die für diese Organelle charakteristischen feinen Lamellierungen auf. Deutlich lassen sich die etwas gröberen Lamellen des Stromas von den sehr feinen Lamellen der Grana unterscheiden. Das elektronenmikroskopische Bild der Grana zeigt, wie diese aus einer größeren Zahl einzelner Scheibchen zusammengesetzt sind, die ähnlich den Münzen einer Geldrolle aufeinander geschichtet sind.

All diese schönen elektronenmikroskopischen Aufnahmen geben uns viel vom inneren Aufbau der Chloroplasten zu erkennen, doch vermögen sie uns in keiner Weise Aufschluß zu geben über die Gesetzmäßigkeiten der molekularen Anordnungen, die, wie schon erwähnt, von ausschlaggebender Bedeutung für das biochemische Geschehen sind. Mit der Erkenntnis der Anordnung aller biochemisch aktiven Bestandteile (z. B. Enzyme) hätten wir eine Schlüsselstellung gewonnen, von der aus die Koordination des biochemischen Geschehens innerhalb eines Plasten viel besser verständlich würde. In Wirklichkeit

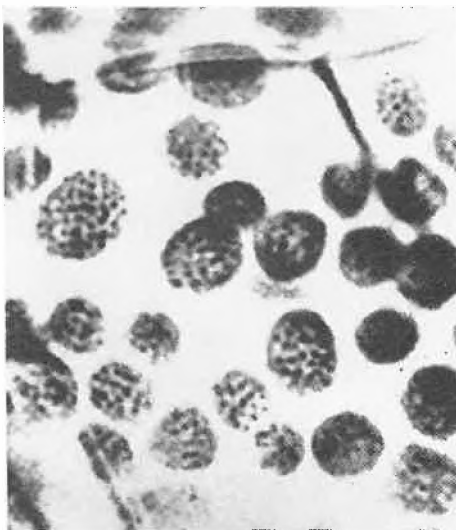


Abb. 5. Grana in Chloroplasten



Abb. 6. Chloroplast von *Elodea* (nach K. MÜHLETHALER und A. FREY-WYSSLING, *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 6 (1959) 507)

sind wir heute vom Erkennen solcher Zusammenhänge noch weit entfernt. Ihrer Untersuchung dürften sich besondere Schwierigkeiten entgegenstellen, indem die aktiven Bestandteile selbst einem ständigen Auf- und Abbau unterliegen. Dazu gesellt sich noch eine weitere Komplikation, indem die Chloroplasten vieler Pflanzen nicht ein stationäres Stadium darstellen, sondern die Eigenschaft haben, sich in andere Formen umzuwandeln. Diese Metamorphose der Plasten und die daraus erwachsenden biochemischen Konsequenzen sollen im nächsten Abschnitt noch kurz dargestellt werden.

Außer den grünen Chloroplasten kommen in pflanzlichen Organismen hauptsächlich noch Chromoplasten und Leukoplasten vor. Die Chromoplasten unterscheiden sich rein äußerlich von den Chloroplasten in der Färbung. Da sie keine Chlorophylle enthalten, dafür aber reichlich mit Carotinoiden versehen sind, erscheinen sie gelb bis rot gefärbt. Die Leukoplasten sind, wie ihr Name schon sagt, ungefärbt, d. h. sie sind pigmentlos.

Es ist schon seit langem bekannt, daß eine Umwandlung von Chloroplasten in Chromoplasten möglich ist. Nach den Untersuchungen von FREY-WYSSLING, RUCH und BERGER⁷ soll dieser Übergang nur in der einseitigen Richtung Chloroplast-Chromoplast erfolgen. Wie STEFFEN⁸ (Abb. 7) anhand elektronenmikroskopischer Unter-

⁷ A. FREY-WYSSLING, F. RUCH und X. BERGER, *Protoplasma* 45 (1955) 97.

⁸ K. STEFFEN und H. WALTER, *Planta* 48 (1955) 592.

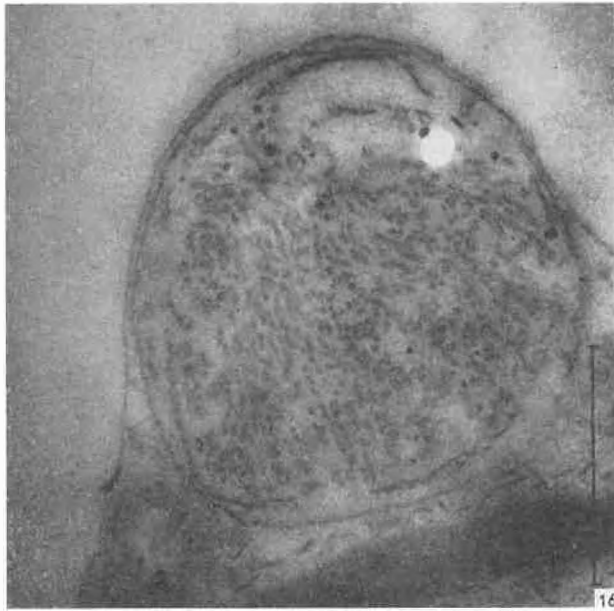
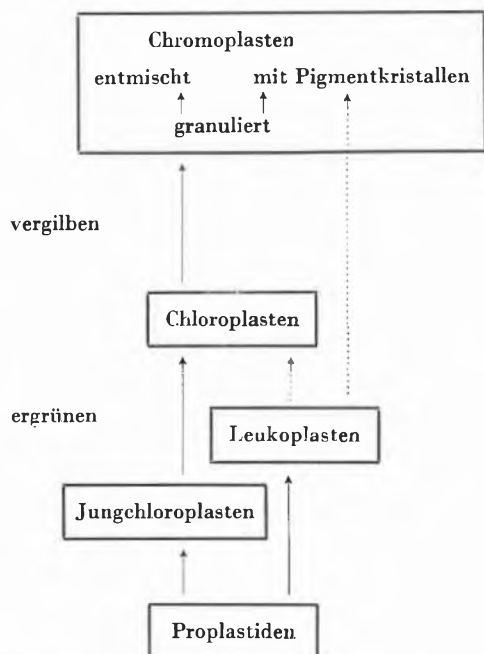


Abb. 7. Chromoplast aus Frucht von *Capsicum annum* (nach A. FREY-WYSSLING und E. KREUZEN, *J. Ultrastructure Res.* 1 (1957) 397)

suchungen gezeigt hat, ist diese Umwandlung von einer tiefgreifenden strukturellen Veränderung begleitet. Die in den Chloroplasten elektronenmikroskopisch feststellbaren Lamellen werden eingeschmolzen, und es erscheinen zunächst kugelige Gebilde, die sich schließlich zu fädigen Strukturen umbilden. Der ausgebildete Chromoplast weist eine Vielzahl im Stroma eingebetteter Einzel-fibrillen auf. Auch die Leukoplasten können nachgewiesenermaßen verschiedenartige Metamorphosen durchmachen. Einerseits können sie zu Chloroplasten umge-



Schema der monotropen Metamorphose der Plastiden (nach FREY-WYSSLING)

formt werden, andererseits aber auch direkt in die Chromoplasten übergehen. Der gemeinsame Ursprung der Leuko-, Chloro- und Chromoplasten ist, wie aus dem Schema von FREY-WYSSLING hervorgeht, der Proplastid. Diese Proplastiden sind somit mit Potenzen der Chloroplasten und Leukoplasten versehen, die erst bei der Differenzierung zum Ausdruck kommen.

Es ist jedoch ein völlig ungelöstes Rätsel, welche Faktoren die Entwicklung eines Proplastiden nach der Richtung Chloroplast oder Leukoplast lenken. Ebensovienig kennen wir die Faktoren, welche die Umwandlung eines Chloroplasten in Chromoplast oder die Metamorphose des Leukoplasten zum Chloroplasten oder Chromoplasten auslöst. Diesen Vorgängen nachzuspüren, ist eine reizvolle Aufgabe für Biochemiker.

Uns interessieren zunächst vor allem die Unterschiede in den biochemischen Leistungsfähigkeiten der verschiedenartigen Plasten. Die Chloroplasten unterscheiden sich von den übrigen Plasten in erster Linie durch ihr Photosynthesevermögen. Alle chloroplastenführenden Pflanzen und Pflanzenteile sind deshalb autotroph. Findet nun eine Umwandlung der Chloroplasten in Chromoplasten statt, wie wir dies z. B. bei der Reifung von Früchten häufig beobachten, so geht die Fähigkeit zur Photosynthese verloren, d. h. solche Pflanzen werden nunmehr heterotroph. Die Chloroplasten und die Chromoplasten unterscheiden sich jedoch nicht nur durch die Fähigkeit oder Unfähigkeit zur Photosynthese, vielmehr trifft die Plastenumwandlung auch andere Stoffwechselvorgänge. Anhand des folgenden Beispiels mag das Gesagte illustriert werden. Wir haben uns im Zuge dieser Untersuchungen zunächst einmal mit dem Carotinbildungsvermögen beschäftigt⁹. Wie das Dünnschichtchromatogramm (Abb. 8) von Extrakten grüner Blätter und grüner Früchte der Eibe (*Taxus baccata*) zeigt, besteht zwischen beiden in bezug auf die Pigmentzusammensetzung kein Unter-

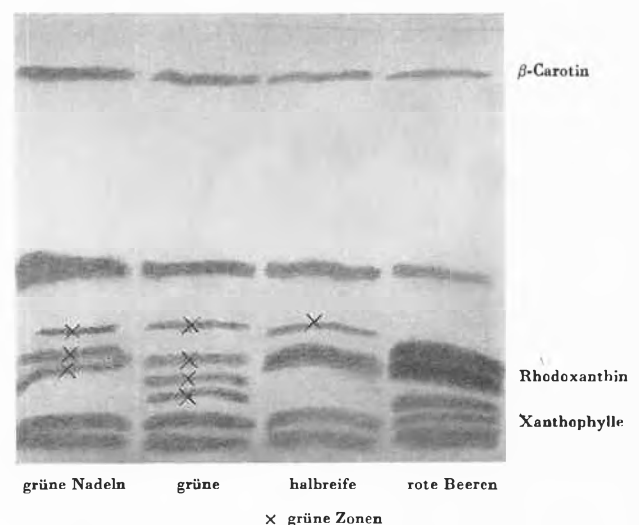


Abb. 8. Dünnschichtchromatogramm von *Taxus baccata*

⁹ E. C. GROB, W. EICHENBERGER und R. P. PFLUGSHAUPT, *Chimia* 15 (1961) 565.

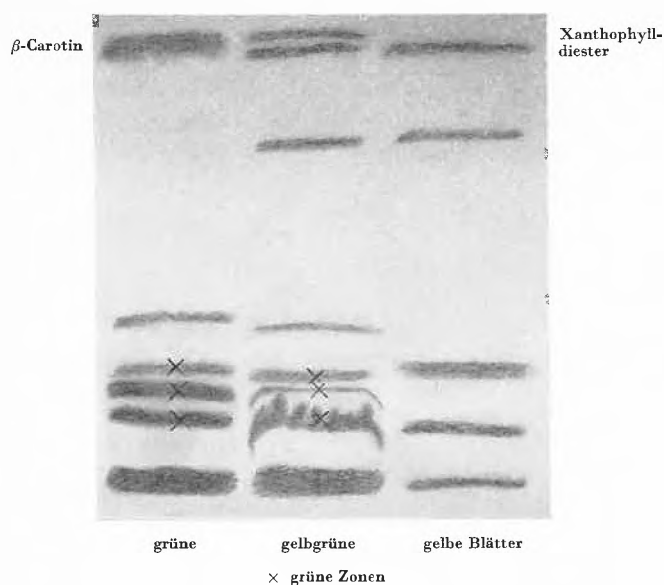


Abb. 9

Dünnschichtchromatogramm von Blättern des *Acer platanoides*

schied. Bei eintretender Reifung, d. h. mit dem Einsetzen der Verfärbung der Früchte, treten, wie die entsprechenden Chromatogramme zeigen, neue Farbstoffkomponenten auf. Vor allem bildet sich in unserem Falle Rhodoxanthin, ein Carotinoid, das in den grünen Blättern und Früchten der Eibe auch nicht in Spuren anzutreffen ist. Dies bedeutet, daß mit der Plastenumwandlung neue synthetische Fähigkeiten aufgetreten sind, währenddem für andere Pigmente, Chlorophylle, β -Carotin usw. ein Syntheseverlust eingetreten ist.

Eine ähnliche Erscheinung wie die eben beschriebene tritt uns alljährlich in besonders spektakulärer Form entgegen: als Herbstverfärbung grüner Blätter zahlreicher Laubbäume. Nach sehr sorgfältigen Untersuchungen W. EICHENBERGERS¹⁰ in unserem Laboratorium weisen die grünen Blätter verschiedenartiger Pflanzen während der Vegetationsperiode im großen und ganzen die gleichen Carotinoide auf. Außerdem konnte er feststellen, daß die Mengenverhältnisse zwischen den einzelnen Carotinoiden in den grünen Blättern bis in den Herbst hinein konstant bleiben. Auch die grünen Partien schon teilweise vergilbter Blätter zeigen noch die nämlichen Mengenverhältnisse. In den gelben Partien hingegen herrschen die gleichen Verhältnisse wie in den vollständig vergilbten Herbstblättern. Bei der Vergilbung treten andersartige Carotinoide auf. Die genauere Untersuchung ergab, daß 1. das β -Carotin vollständig verschwunden ist, und daß 2. die Xanthophylle nicht mehr wie in den Sommerblättern in freier Form vorliegen, sondern als Fettsäureester. Kürzlich ist es uns gelungen¹¹, den Fettsäureanteil der Carotinoidester zu bestimmen; er besteht

größtenteils aus Linolensäure. Auf die Frage, wieso im Herbst vermehrte Carotinoidester gebildet werden, läßt sich zurzeit keine definitive Antwort geben. Jedoch konnten wir immer wieder feststellen, daß die Herbstblätter gegenüber den Sommerblättern viel reicher an fett- und wachsartigen Stoffen sind, so daß wir annehmen müssen, es erfolge bei der Umwandlung der Chloroplasten in die von uns als «Herbstchromoplasten» bezeichneten Gebilde eine Intensivierung des Fettstoffwechsels. Die in diesem Zusammenhang auftretenden Probleme stehen zurzeit in Bearbeitung. Es tritt also auch hier, bei der Herbstverfärbung der grünen Blätter, eine Umstellung des Stoffwechsels ein, über deren Sinn wir heute noch nicht im klaren sind.

4. Rückblick und Ausblick

Mit diesen Darlegungen wollte ich ein – wenn gleich lückenhaftes – Bild von der Entwicklung unserer Erkenntnisse über die Zellstrukturen und deren Beziehungen zum biochemischen Geschehen der Zelle entwerfen unter besonderer Berücksichtigung der pflanzlichen Plastiden.

Eingangs dieser Ausführungen ist gezeigt worden, wie durch die Entdeckung des Mikroskops sich dem Menschen der Zugang zu den pflanzlichen und tierischen Geweben und ihren Zelleinheiten eröffnete. Die weitere Verbesserung der Beobachtungsinstrumente erlaubte sodann die Entdeckung differenzierter Partikel innerhalb des Protoplasmas, wie z. B. den Zellkern, die Plastiden, die Mitochondrien, die Ribosomen usw. Die Bemühungen um eine weitere Steigerung des optischen Auflösungsvermögens führte schließlich zum Elektronenmikroskop, das in Kombination mit der photographischen Kamera die Abbildung submikroskopischer Feinstrukturen ermöglichte.

Wohl geschah die Ergründung der Zellstrukturen vorerst aus rein morphologisch-cytologischer Sicht heraus. Bald aber führte die stürmische Entwicklung der Biochemie, die sich mit Erfolg der Erforschung des Zellstoffwechsels und der daran beteiligten Katalysatoren, der Enzyme, hingab, zu der Überzeugung, es müßten enge Beziehungen zwischen Zellgeschehen und Struktur bestehen. Sehr schön konnte dies am Beispiel der Chloroplastenumwandlung verfolgt werden. Bei der Umwandlung der Chloroplasten in Chromoplasten findet nicht nur ein vollständiger Umbau der Struktur statt, sondern gleichzeitig auch eine Neuorientierung der biochemischen Fähigkeiten.

Wir sind sodann zu der Auffassung gelangt, daß auch die elektronenmikroskopisch sichtbaren Strukturen uns noch keine Erklärung für die Koordinierung und Regulierung der unzähligen, gleichzeitig verlaufenden chemischen Reaktionen bieten können. Um den ursächlichen Zusammenhang zwischen Struktur und chemischem Geschehen zu verstehen, muß versucht werden, die molekulare Anordnung der aktiven Bestandteile in den Strukturen festzulegen. Die Erforschung dieser molekularen Anordnungen ist heute in den Vordergrund der bioche-

¹⁰ W. EICHENBERGER und E. C. GROB, *Helv. Chim. Acta* 45 (1962) 975 und 1556.

¹¹ W. EICHENBERGER und E. C. GROB, *Helv. Chim. Acta*, 46 (1963) 2411.

mischen Forschung gerückt. Den Zugang zu diesen molekularen Anordnungen zu finden, bietet naturgemäß außerordentliche Schwierigkeiten; immerhin sind, wie das Beispiel der Mitochondrien gezeigt hat, gewisse ermutigende Vorstöße gemacht worden. Unsere Anstrengungen

haben sich demgemäß besonders auf die Entwicklung neuartiger Methoden auszurichten. Damit eröffnet sich der Biochemie ein weites Feld, dessen Bearbeitung uns zweifellos dem Verständnis der Lebensvorgänge der Zelle einen bedeutenden Schritt näher bringen wird.