

Mitteilungen

Über den Feinbau der Chlorophyllkörner

Von

A. FREY-WYSSLING und K. MÜHLETHALER

Pflanzenphysiologisches Institut der Eidg. Technischen Hochschule Zürich und Laboratory of Physical Biology, Public Health Service Bethesda, Md. U.S.A.

(Mit 5 Figuren auf 2 Tafeln)

Die Chloroplasten der Tulpe (ALGERA und Mitarbeiter), des Spinats (GRANICK und PORTER) und des Tabaks (WYCKOFF) zeigen im Elektronenmikroskop deutlich die Granen (Fig. 1), die im Lichtmikroskop teils sichtbar (granulierte Chloroplasten), teils jedoch unsichtbar sind (homogene Chloroplasten), je nachdem ihr Durchmesser $0,3 \mu$ über- oder unterschreitet. Die Granen sind die Träger des grünen Farbstoffs. Zwischen ihnen befindet sich das farblose Stroma (HERRZ). Im Elektronenmikroskop lässt es globuläre Makromoleküle von $200-300 \text{ \AA}$ Durchmesser erkennen (Fig. 3). Im lebenden Zustand stellt daher das Stroma ein korpuskulär disperses System, also ein Sol vor. Es verleiht offenbar den Chloroplasten ihren halbflüssigen Aggregatzustand. Ob daneben im Stroma noch eine sehr labile Gelstruktur vorkommt, wie sie PONDER für das ebenfalls flüssige Stroma der Erythrozyten postuliert, muss dahingestellt bleiben.

Die Zuweisung der von WYCKOFF prächtig abgebildeten Makromoleküle zum farblosen Stroma bleibt allerdings so lange noch eine Arbeitshypothese, als es nicht gelingen will, die aus den Blättern isolierte Chloroplastensubstanz durch Ultrazentrifugierung in eine farblose (Stroma) und eine grügefärbte Fraktur (Grana) zu trennen. Für die Lokalisierung des Chlorophylls in den Granen sprechen die von ALGERA mit Mitarbeitern sowie von GRANICK und PORTER veröffentlichten Absorptionsbilder, die gegenüber dem Stroma eine viel grössere Massendichte verraten und daher neben dem vorhandenen Phosphor wohl auch das Chlorophyll-Magnesium als stärker streuendes Atom enthalten dürften. Es ist natürlich möglich, dass das Chlorophyll bei der Zerkümmerung der Chloroplasten z. T. aus den Granen auswandert, da es nur sehr locker gebunden ist.

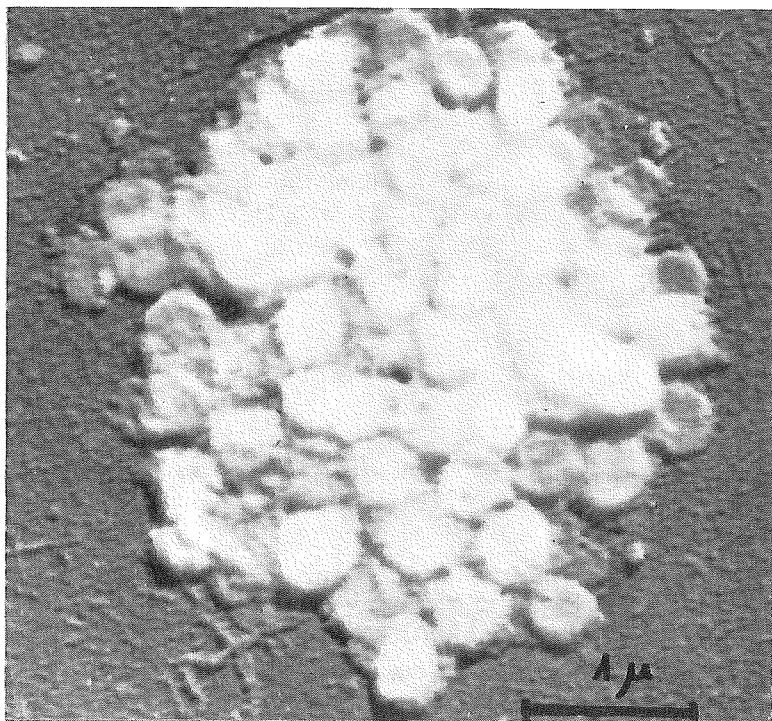


Fig. 1

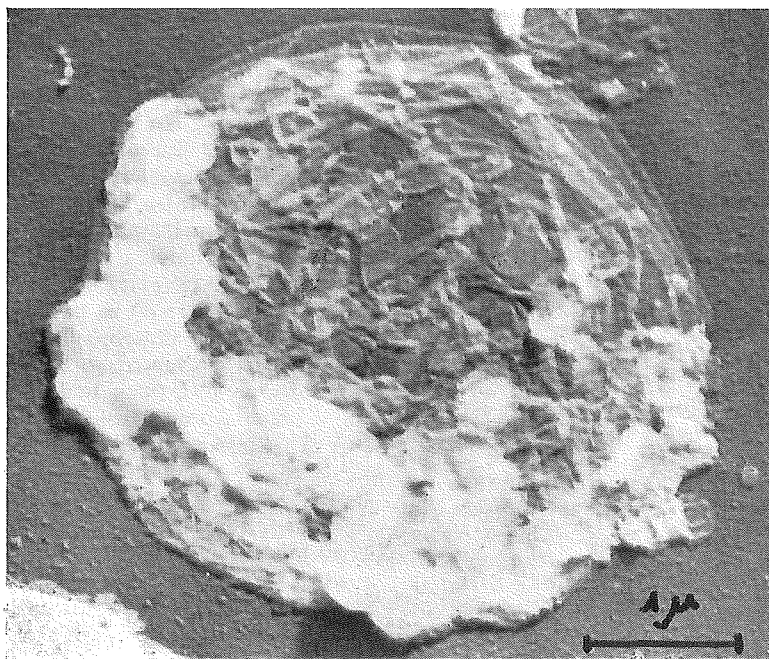


Fig. 2

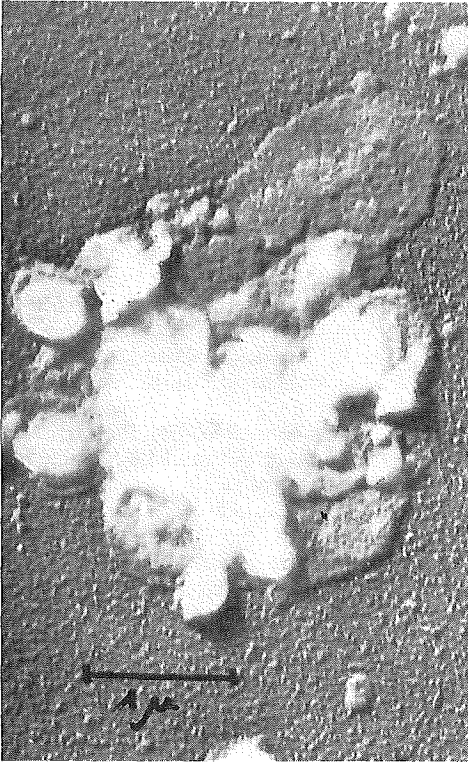


Fig. 3

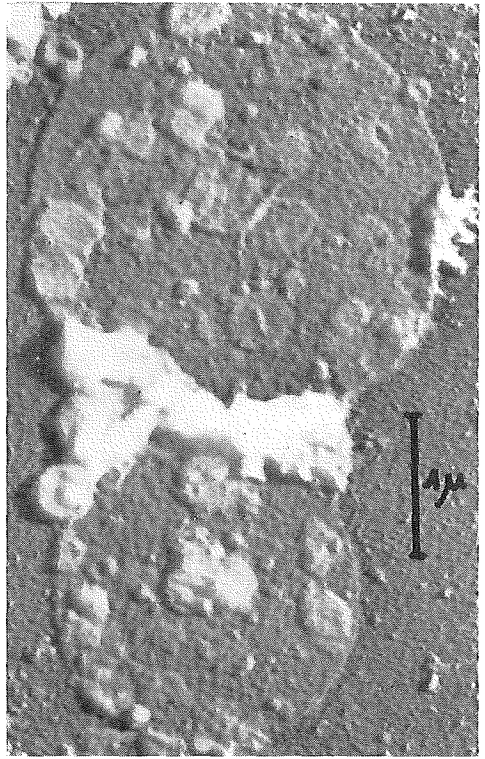


Fig. 4

Tafel 1

Fig. 1. Chloroplast des Tabaks.

Fig. 2. Chloroplastenhaut gefaltet.

Tafel 2

Fig. 3. Geborstener Chloroplast. Bildung von Myelinscheiben aus dem Stroma. Auf dem Objektträgerfilm globuläre Eiweissmakromoleküle aus dem Stroma.

Fig. 4. Myelinscheiben und Granen.

Fig. 5. Einzelne Granen. Oben intakt, unten in Lamellen zerlegt.



Fig. 5

Stroma und Granen sind von einer deutlichen Plastidenhaut umhüllt (Fig. 2). Diese Membran ist halbfest, denn sie wirft Falten, wenn das Stroma eintrocknet. Sie muss sich deshalb im Gelzustand befinden, wobei das Gelgerüst vermutlich von einem fibrillären Protein gebildet wird. Die Membran ist wohl der Sitz der Formveränderlichkeit der Plastiden und ist befähigt, unter Umständen pseudopodienähnliche Fortsätze (SENN, HEITZ) zu bilden. Ähnlich wie bei vielen Protozoen kann man daher bei den Chloroplasten ein Aussenplasma (Membran) im Gelzustand, das für die Mobilität sorgt, und ein solartiges Binnenplasma (Stroma) unterscheiden.

Bei der Aufbereitung (Anreicherung durch Hochleistungszentrifugen und Auftrocknung auf dem Objektträger) bersten die meisten Chloroplasten, so dass man leere Hautbälge vom Durchmesser der Chlorophyllkörner, isolierte Granen und in Form feinsten Körnchen (globuläre Makromoleküle) aufgetrocknetes Stroma beobachten kann (Fig. 3). Ausserdem bilden sich sehr dünne Scheiben von ganz verschiedenem Durchmesser (Fig. 3 und 4). Solche sind schon MENKE (1940 b) sowie KAUSCHE und RUSKA aufgefallen. MENKE deutete sie als Proteidlamellen, während sie von ALGERA und Mitarbeitern als Phosphatidblasen erklärt werden. Hiefür spricht die variable Grösse dieser Gebilde, während Proteidscheiben als Bauelemente der Chlorophyllkörner alle den gleichen Durchmesser wie der Chloroplast aufweisen müssten. Besser wäre es allerdings, von Myelinscheiben zu sprechen, da der Phosphatidanteil nur 2–7 % des gesamten Lipoidgehaltes der Chloroplasten ausmacht (MENKE und JAKOB). Ferner glauben wir nicht, dass diese Objekte als Blasenhäute angesprochen werden dürfen, denn die von ALGERA und Mitarbeitern abgebildeten gefalteten Scheiben sind nach unserer Meinung Chloroplastenmembranen, während die Myelinscheiben entsprechend ihrem halbflüssigen Zustand vor der Austrocknung stets völlig glatt auf dem Objektträger liegen.

Besonders interessant ist die Frage nach der Herkunft dieser Myelinmassen. MENKE (1938) fand, dass die Chloroplasten des Spinats 37,4 % Lipoidsubstanzen enthalten. Aber die Analyse erlaubt natürlich nicht, zu

entscheiden, welcher Art ihre Verteilung auf Stroma und Granen ist. Fettfarbstoffe (Sudan und Rodamin B) werden nur von den Granen gespeichert (WIELER, WEIER, STRUGGER), während das Stroma ungefärbt bleibt. Es scheint indessen unwahrscheinlich und mengenmässig unmöglich, dass der gesamte Lipoidgehalt in den Granen enthalten ist. Auf Fig. 3 ist zu erkennen, wie eine solche Myelinscheibe als breiter Schlauch aus Stromasubstanz hervorwächst. Man darf daher annehmen, dass Lipoide sowohl in den Granen als auch im Stroma vorkommen. Ihr Zustand müsste jedoch in den beiden Chloroplastenbestandteilen verschieden sein. In den Granen muss man sich freie Lipoide vorstellen, die Fettfarbstoffe speichern können, während im Stroma vermutlich Lipoproteide auftreten, denen keine Affinität zu den Lipochromen zukommt. Die Bindung der Lipoidmoleküle an die globulären Eiweissmakromoleküle muss allerdings nur schwach sein, da es leicht gelingt, sie als Myelin aus den Plastiden auszuwandern zu lassen (WEBER, MENKE 1934). Dabei werden zwar auch die Granalipoide und mit ihnen der Chlorophyllfarbstoff in Mitteleidenschaft gezogen.

Ebensowenig wie das Stroma aus lipoidfreien Proteinen aufgebaut ist, können die Granen nur aus Lipoiden bestehen, denn sie bleiben nach der Extraktion der Lipoide aus dem Chloroplasten erhalten (MENKE 1940 b, GRANICK und PORTER). Wie aus Fig. 3 und 4 ersichtlich ist, gehen die Granen nicht in den Myelinscheiben auf, sondern sie bewahren ihre Selbständigkeit; diese verdanken sie ihrem Proteingehalt. In den Granen befinden sich daher Farbstoffe, Eiweissstoffe und Lipoide. Wie bereits erwähnt, verrät die Speicherung von Fettfarbstoffen, dass die Lipoide in freiem Zustand vorhanden sind, so dass wohl keine Lipochromoproteide, sondern nur Chromoproteide vorliegen, von denen das wichtigste dem Chloroplastin von STOLL entsprechen dürfte. Allerdings müsste dieses Chromoprotein viel chlorophyllreicher sein als STOLL und WIEDEMANN angeben (5 %); denn nach MENKE (1940 a) enthält der Chloroplast des Spinats 7,7 % Chlorophyll, und wenn man annimmt, dass die Granen nur etwa die Hälfte der Chloroplastenmasse ausmachen und berücksichtigt, dass sich nach GRANICK und PORTER die Hälfte ihrer

Substanz als Lipoide weglösen lässt, müsste das Graneneiweiss das Chlorophyll vierfach angereichert, d. h. zu etwa 30 % enthalten!

Über den Feinbau der Granen gibt Fig. 5 Auskunft. Nach ihrem Schatten auf dem metallbedampften Präparate zu schliessen, stellen sie niedere scheibenförmige Zylinder vor. Diese Scheiben bestehen aus einer Anzahl Lamellen, wie auf Fig. 5 unten zu sehen ist. Es gelingt offenbar, das Lamellenpaket gewissermassen umzustossen, worauf das Granum aufblättert. Man darf anneh-

men, dass die abgebildeten Lamellen Eiweisschichten sind, denn derart übereinandergelegte Lipoidlamellen hätten zu einer Myelinscheibe verschmelzen müssen (vgl. Fig. 4). Wir schliessen aus dem erhaltenen Bilde, dass die Granen aus abwechselnden Eiweiss- und Lipoidlamellen bestehen, wobei die Lipoidmoleküle senkrecht zu den Proteinschichten gerichtet sind (FREY-WYSSLING und STEINMANN), wie dies früher auf Grund polarisationsoptischer Untersuchungen postuliert worden ist (FREY-WYSSLING).

Literaturverzeichnis

- ALGERA, L., J. J. BEIJER, W. VAN ITERSON, W. K. H. KARSTENS and T. H. THUNG, *Biochim. Biophys. Acta* 1, 517 (1947).
 FREY-WYSSLING, A., *Protoplasma* 29, 279 (1937).
 FREY-WYSSLING, A. und E. STEINMANN, *Biochim. Biophys. Acta* 2, 254 (1948).
 GRANICK, S. and K. R. PORTER, *Amer. J. Bot.* 34, 545 (1947).
 HEITZ, E. *Planta* 26, 134 (1936).
 KAUSCHE, G. A. und H. RUSKA, *Naturw.* 28, 303 (1940).
 MENKE, W. *Protoplasma* 21, 279 (1934).
 — Hoppe Seiler's Z. 257, 43 (1938).
 — Hoppe Seiler's Z. 263, 100 (1940 a).
 — *Protoplasma* 35, 115 (1940 b).
 MENKE, W. und E. JAKOB, *Hoppe Seiler's Z.* 272, 227 (1940).
 PONDER, E., *J. exp. Biol.* 18, 257 (1942).
 SENN, G. *Gestaltveränderungen der Pflanzenchromatophoren.* Leipzig 1908.
 STOLL, A. und E. WIEDEMANN, *Fortschr. Chem. organ. Naturstoffe* 1, 231 (1938).
 STRUGGER, S. *Flora* 31, 324 (1937).
 WEBER, F. *Protoplasma* 19, 455 (1933).
 WEIER, E. *Amer. J. Bot.* 23, 645 (1936).
 WIELER, A. *Protoplasma* 26, 295 (1936).
 WYCKOFF, R. W. G. Im Druck.