

DOPPELBRUCHUNG UND GRANA DER CHLOROPLASTEN.

Von

FRIEDL WEBER.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz.

(Eingelangt am 30. September 1936.)

Der Chloroplast, an den die Kohlensäureassimilation gebunden ist, besteht aus einem protoplasmatischen Körper, dem Stroma, und den von diesem getragenen Assimilationsfarbstoffen. Während die Erforschung der Pigmente, Chlorophylle und Karotinoide, außerordentlich erfolgreich war, ist unser Wissen über das Stroma sehr gering. Da aber nur der gesamte Chloroplast zu assimilieren vermag, so ist die Kenntnis des Stromas ebenso wichtig wie die der Farbstoffe. Daher wird in letzter Zeit der Bau des Chloroplasten wieder eifrig studiert.

Eine Reihe neuer Arbeiten (MENKE 1933, 1934, KÜSTER 1933, 1934, WEBER 1933, 1936) erbringt den Nachweis der optischen Anisotropie des lebenden Chloroplasten, andere (DOUTRELIGNE 1935, WAKKIE 1935, WIELER 1936, HEITZ 1936) treten erneut für die Richtigkeit der vor fünfzig Jahren begründeten „Grana“-Strukturtheorie ein, nach der das Chlorophyll an Grana gebunden sei, die im sonst farblosen Stroma suspendiert sind.

Die Frage nach der Natur dieser Grana wird besonders bedeutungsvoll, nachdem WIELER (1936) und HEITZ (1936) zeigen konnten, daß die Grana nicht pathologische Entmischungsprodukte seien, wie vielfach angenommen wurde, sondern die grün gefärbten Strukturelemente auch der völlig normalen, unbeschädigten Chloroplasten.

Nach WIELER sind die Grana in der peripheren Schichte des Stromas eingebettet und bestehen aus einem ätherischen Öl, in dem das Chlorophyll gelöst ist. Nach HEITZ dagegen sind die

Grana „Chlorophyllscheiben“, nicht kugelige, sondern plättchenförmige Gebilde, die normalerweise parallel zur Oberfläche des flach linsenförmigen Chloroplasten liegen. HEITZ vermutet, daß die Chlorophyllscheiben (Grana) optisch anisotrop seien. Dafür spreche eine Angabe von MENKE. MENKE konnte an geeigneten Chloroplasten die Feststellung machen, „daß nicht die farblose Grundsubstanz anisotrop ist, daß vielmehr die grün gefärbten Grana aufleuchten“. Dazu bemerkt KÜSTER (1934, 629): „Die sogenannten Grana der Plastiden mit MENKE als den Sitz der Doppelbrechung anzusprechen, kann ich mich nicht entschließen.“ Gründe für diese ablehnende Haltung werden nicht angegeben.

Ohne der angekündigten ausführlichen Arbeit von HEITZ vorgreifen zu wollen, seien Beobachtungen an einem sehr günstigen Material, den Chloroplasten der Fruchtfleischzellen von *Polygonatum officinale*, mitgeteilt. Dieses Objekt zeigt einen Chloroplasten-Dimorphismus (vgl. SAVELLI 1933); die Zellen mit großen, dunkelgrün gefärbten Chloroplasten eignen sich besonders gut.

Im polarisierten Lichte leuchten die einzelnen Chloroplasten deutlich auf, und zwar nach den Angaben von MENKE in grüner Farbe. Es läßt sich nun aber auch braunrote bis rote Polarisationsfarbe feststellen. Bisher ist rote Polarisationsfarbe nur für die Chromatophoren von Diatomeen angegeben worden (MENKE 1933), nicht aber für die Chloroplasten der höheren Pflanzen. Es zeigt sich nun aber, daß in dieser Hinsicht zwischen den Chromatophoren der Diatomeen und den Chloroplasten der Anthophyten kein wesentlicher Unterschied besteht, wenn sich auch die rote Polarisationsfarbe der Chloroplasten der Anthophyten nur mit besonders starker Lichtquelle nachweisen läßt.

Die Chloroplasten von *Polygonatum* bilden sich häufig bei längerem Liegen der Zellen in Wasser zu einem Gewirr von grün gefärbten Myelinschleifen um. Auch diese Myelinschleifen zeigen im polarisierten Lichte an bestimmten Stellen rote Polarisationsfarbe. Die Myelinschleifen entsprechen wohl den von SCHWARZ (1887) als „blasenförmig aufgetriebene Fibrillen“ beschriebenen Bildungen. Nach MENKE entstehen die Myelinschleifen aus den Grana. Es ist daher von Interesse, daß bei Chloroplasten mit deutlicher Grana-Struktur mit entsprechend starker Lichtquelle gesehen werden kann, daß gerade die Grana in roter Polarisationsfarbe auf-

leuchten. Es ist zwar auch dies noch kein eindeutiger Beweis dafür, daß nur die Grana doppelbrechend sind, das übrige Stroma aber nicht, in diesem Sinne spricht es aber jedenfalls.

Liegt der Chloroplast in Flächenstellung, so sind es besonders die am Rande befindlichen Grana, die im polarisierten Lichte deutlich hell erscheinen, und zwar ist dann der kreisförmige Chloroplast in vier Sektoren geteilt; in zwei sich gegenüberliegenden Sektoren erscheinen die Grana grün, in den beiden anderen, gekreuzt dazu stehenden, aber rot. Bei Drehung des Objektes um 360° verschwindet die rote Polarisationsfarbe und tritt an derselben Stelle viermal wieder auf. Vielleicht kommt den intakten Chloroplasten sphärolitischer Bau zu, es könnte sich aber auch jeder Chloroplast wie ein einziger flüssiger Kristall verhalten.

In Profilstellung des Chloroplasten erscheinen die Strukturelemente nicht kreisförmig, sondern stäbchen-, strichförmig. Nach der Auffassung von HEITZ erklärt sich dies daraus, daß die „Grana“ eben nicht kugel-, sondern scheibenförmig sind, in Profilstellung daher die Schmalseite darbieten. Auch die strichförmigen Strukturen leuchten im polarisierten Lichte grün oder rot auf, und zwar, wie ja der ganze Chloroplast in Profilstellung, besonders intensiv.

Die Chloroplasten von *Polygonatum* zeigen häufig auch in Flächenstellung keine runden Grana, sondern strichförmige Struktur. HEITZ erklärt das sog. „Streifigwerden“ der Chloroplasten in folgender Weise: Die Streifen sind nichts anderes als reihenweise umgekippte Chlorophyllplättchen, die in Seitenansicht als Striche erscheinen müssen. Auch an den „streifigen“ Chloroplasten zeigt sich die Doppelbrechung deutlich, und zwar sind es eben die Streifen, welche in grüner oder roter Farbe aufleuchten. Nach dem morphologischen Bilde lassen aber gerade die streifigen Chloroplasten von *Polygonatum* einige Zweifel an der Deutung dieser Struktur durch HEITZ aufkommen. Die Streifen sehen eher aus wie Unebenheiten, Falten, Runzeln der Chloroplastenoberfläche. Solche „rauhe“ Oberflächen könnten wohl auch ein solches Bild zeigen. Besonders auffallend ist die schraubige Stellung der Streifen, die so angeordnet sind, daß die Chloroplasten wie eine zugezogene Irisblende von oben gesehen aussehen.

Nach HEITZ beträgt der Durchmesser der Grana 0,35 bis 1,7 μ . Es ist begreiflich, daß bei der Kleinheit dieser Strukturen jede Deutung schwierig ist. Dies gilt natürlich auch für die Einsicht in die chemische Natur der Grana. HEITZ hält sie für „Chlorophyllscheiben“, WIELER für Tropfen eines ätherischen Öls, das das Chlorophyll in Lösung hält, MEYER (1920), der die Grana jetzt als Assimilationssekret bezeichnet, hält den Hauptbestandteil derselben für den α -, β -Hexylenaldehyd. MOLISCH (1918) hat gezeigt, daß lebende Chloroplasten Silbersalze reduzieren, so daß sie sich rasch braun, dann schwarz färben. Welcher Körper die Reduktion veranlaßt, läßt sich nicht sagen, nach MOLISCH sollen es die Pigmente nicht sein. WIELER gibt nun an, die reduzierende Substanz sei in den Chloroplasten ungleichmäßig verteilt, die Grana werden dunkelbraun bis schwarz, das Stroma hellbraun.

Aufschlüsse über den Bau der Chloroplasten dürften wohl auch Vergleiche geben können mit Übergangsformen der Umwandlung der Chloroplasten in Chromoplasten (GUILLIERMOND 1919), mit Leukoplasten („farblosen Chromatophoren“) und schließlich auch mit den Chondriosomen. Wenn sich die Beobachtung von GIROUD (1928), daß Chondriosomen optisch anisotrop sind, bestätigen und verallgemeinern läßt, und wenn die Chloroplasten aus Chondriosomen hervorgehen, dann würde die Doppelbrechung der Chondriosomen wohl eher gegen die Annahme sprechen, daß die Chlorophyll-Grana das allein anisotrope Strukturelement der Chloroplasten sind. An dem von MAXIMOW (1913) zur Beobachtung der Chondriosomen in vivo empfohlenen Objekte (*Cucurbita pepo*-Haarzelle) leuchtet die Zellmembran so stark auf, daß eine Entscheidung, ob die Chondriosomen doppelbrechend sind, nicht möglich war. Günstiger liegen die Verhältnisse in den Fruchtfleischzellen unreifer, grüner Tomaten (*Solanum Lycopersicum*). Die Chondriosomen sind hier in vivo gut sichtbar und man gewinnt wohl den Eindruck des Aufleuchtens im polarisierten Lichte, ohne sich allerdings mit Bestimmtheit für die optische Anisotropie aussprechen zu können. Doppelbrechung der farblosen Plastiden der weißen Teile panaschierter Blätter von *Funckia* ist gleichfalls nicht mit Sicherheit zu behaupten. Andererseits ist es bemerkenswert, daß in aus Chloroplasten hervorgegangenen Chromoplasten das Stroma farblos, das Pigment (Karotin) vielfach in Form von Grana in

diesem suspendiert ist. Diese Grana sind nun doppelbrechend, und zwar auch dann, wenn man sie morphologisch nicht als Karotin-Kristalle ansprechen würde.

Wenn demnach heute auch noch die Befunde und Deutungen über den Bau der Chloroplasten und Plastiden überhaupt sich vielfach widersprechen, so ist doch zu hoffen, daß durch das Zusammenarbeiten mikromorphologischer, mikrooptischer und mikrochemischer Methoden unsere Kenntnis davon nun Fortschritte machen wird.

Literatur.

- DOUTRELIGNE, 1935: Proc. Kon. Ak. Amsterdam **37**.
GIROUD, 1928: C. R. Ac. Sc. Paris **186**.
GUILLIERMOND, 1919: Rev. gén. Botan. **31**.
HEITZ, 1936: Ber. Deutsch. Botan. Ges. **54**.
HUBERT, 1935: Rec. Trav. Botan. Néerl. **32**.
KÜSTER, 1933, 1934: Ber. Deutsch. Botan. Ges. **51, 52**.
MAXIMOW, 1913: Anatom. Anzeiger **43**.
MENKE, 1933, 1934: Protoplasma **21, 22**.
MEYER, 1883: Das Chlorophyllkorn, Leipzig.
— 1920: Analyse der Zelle. Jena.
MOLISCH, 1918: Sitzber. Akad. Wiss. Wien Abt. I. 127.
— 1923: Mikrochemie der Pflanze. Jena.
PRIESTLEY & IRWING, 1907: Ann. of Botany **21**.
SAVELLI, 1933: Bull. Orto Botan. Napoli **12**.
SCARTH, 1924: Quart. Journ. Exp. Physiology **14**.
SCHMIDT, 1936: Protoplasma-Monographien **11**.
SCHWARZ, 1887: Beitr. Biologie Pflanzen **5**.
WAKKIE, 1935: Kon. Ak. Wetensch. Amsterdam Proc. **38**.
WEBER, 1933: Protoplasma **19**.
— 1936: Protoplasma **26**.
WIELER, 1936: Protoplasma **26**.