

Vergleichende Organellographie

Von A. FREY-WYSSLING

Institut für Allgemeine Botanik der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich (Schweiz)

Das Elektronenmikroskop hat neben dem Zellkern der Eukaryonten und den Plastiden der autotrophen Pflanzen folgende Organelle als Bestandteile aller aeroben Zellen der Metabionten enthüllt:

Plasmalemma (Plasmamembran)
Endoplasmatisches Reticulum (ER)
Golgi-Apparat
Polysomen
Lysosomen

Streng genommen dürfen diese neuen Zelldifferenzierungen erst als Organelle bezeichnet werden, wenn ihre Funktion bekannt ist. Zu diesem Zweck sollte man ihren Metabolismus und ihre Entwicklungsgeschichte kennen. Die Stoffwechselphysiologie kann vorläufig nur herangezogen werden, wenn es gelingt, die betreffenden Systeme zu isolieren und ihre biochemischen Fähigkeiten *in vitro* zu untersuchen, wie dies einerseits bei den sogenannten Plasmapartikeln (Ribosomen, Polysomen, Lysosomen, Sphärosomen) und andererseits bei den geschlossenen Systemen der Plastiden und Mitochondrien, die durch eine Doppelmembran gegenüber dem Grundplasma abgegrenzt sind, der Fall ist. Bei den offenen Systemen des ER und des Golgi-Komplexes, deren Bestandteile eine einfache Membran aufweisen und das Grundplasma derart durchwachsen, dass eine quantitative Trennung zur Zeit unmöglich scheint, ist man jedoch auf das Studium des Formwechsels dieser Strukturen angewiesen.

Dabei können die in der vergleichenden Anatomie aus Phylogenie und Ontogenie abgeleiteten Begriffe der Homologie und der Analogie herangezogen werden. Zum Beispiel weisen die Membranen der Plastiden, der Mitochondrien, des Plasmalemmas, des ER und der Golgi-Körper alle einen dreischichtigen Bau auf. Nach den Ergebnissen der Gefrierätzung zu schliessen¹, bestehen sie aus zwei äusseren massenreicheren Lamellen und einem zentralen massenärmeren Stratum. Die erstaunliche morphologische Einheitlichkeit dieses «Sandwich-Modells» hat ROBERTSON² dazu geführt, es als Einheitsmembran (unit membrane) zu bezeichnen und dieser eine in allen Fällen gleichartige Feinstruktur zuzuschreiben. Es kann indessen, wiederum mit Hilfe

der Gefrierätzung, gezeigt werden, dass solche «Einheitsmembranen» in der Aufsicht je nach ihrer Herkunft ganz verschiedene Molekularstrukturen aufweisen³, so dass also die gleichartige Erscheinungsform auf Ultrafeinschnitten nach Fixierung mit Osmiumsäure oder Kaliumpermanganat lediglich eine Analogie vorstellt. Will man dagegen feststellen, welche Membranen miteinander homolog sind, d.h. welche entwicklungsgeschichtlich miteinander zusammenhängen und gegenseitig auseinander hervorgehen, muss man die ontogenetische Entwicklung und die Wandlungsfähigkeit der Organelle studieren. Dies soll hier, soweit solche Untersuchungen überhaupt vorliegen, in vergleichender Weise geschehen.

(1) Endoplasmatisches Reticulum (ER) und Kernhülle

Das ER kann je nach der physiologischen Aktivität einer Zelle reich entwickelt oder aber nur in wenigen kärglichen Strängen im Grundplasma eingebettet sein. Als Funktion wird ihm die Verteilung von Metaboliten in der Zelle zugeschrieben, aber auch die Synthese von ergastischen Substanzen (z.B. Glykogen) und Enzymen (z.B. Zymogengranula im Pankreas⁴). Auch können Liposomen, Sphärosomen⁵ und wahrscheinlich ebenfalls Lysosomen^{6,7} von den Enden seiner verzweigten Äste abgeschnürt werden.

Von grosser Bedeutung sind die Beziehungen des ER zur Kernhülle. Diese besteht aus einer Doppelmembran, so dass also eine äussere und eine innere Kernmembran vorhanden sind. Der von ihnen eingeschlossene Spaltraum steht in offener Verbindung mit dem

¹ A. FREY-WYSSLING und K. MÜHLETHALER, *Ultrastructural Plant Cytology* (Elsevier, Amsterdam 1965).

² J. D. ROBERTSON, *Biochem. Soc. Symposia* (Cambridge Univ. Press), No. 16, p. 3 (1959).

³ H. MOOR und K. MÜHLETHALER, *J. Cell Biol.* 17, 609 (1963).

⁴ PH. SIEKEVITZ und G. E. PALADE, *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 4, 309 (1958).

⁵ A. FREY-WYSSLING, E. GRIESHABER und K. MÜHLETHALER, *J. Ultrastructure Res.* 8, 506 (1963).

⁶ G. E. PALADE, PH. SIEKEVITZ und L. G. CARO, *CIBA Foundation Symposium on the Exocrine Pancreas* (1962), p. 23.

⁷ PH. MATILE, *Naturwiss.* 51, 489 (1963).

Hohlraumssystem des ER. Die serumartige Flüssigkeit, mit welcher die Kanälchen und Kavernen des ER angefüllt sind und die wir als Enchylema bezeichnen¹, umspült also auch den Kern in diesem perinuklearen Spaltraum.

Bei jeder Mitose zerfällt die Kernhülle in kleine Teilstücke und Bläschen, die von Elementen des ER nicht unterscheidbar sind⁸. Sie werden auf die beiden Tochterzellen verteilt und rekonstituieren sich in der Telophase zu den Hüllen der beiden neuen Kerne. Die Kernmembranen werden also während der Mitose nicht völlig eingeschmolzen, sondern es bleiben Bruchteile davon für die Regeneration der neuen Kernhüllen erhalten. Durch Ausstülpung der äusseren Membran der rekonstituierten Kernhülle können neue Äste des ER entstehen. Ob das gesamte ER-System auf solche Weise aus der Kernhülle hervorgeht, ist unbekannt; aber sie besitzt zweifellos die potentielle Fähigkeit, das ER zu regenerieren.

Wenn nach einer Phase physiologischer Aktivität ein Teil der ER-Stränge in der Zelle verschwindet, muss man annehmen, dass diese im Grundplasma aufgegangen sind. Es wäre daher interessant zu wissen, ob der umgekehrte Prozess möglich ist, nämlich, wie WHALEY⁹ vermutet, die Bildung von ER-Membranen aus dem Grundplasma. Es besteht somit die Frage, ob die de-novo-Organisation der ER-Membranen durch das «homogene» Grundplasma geleistet werden kann, oder ob hierfür ein molekularbiologisches Muster durch die Kernmembran geliefert werden muss.

Anfänglich neigte man dazu, die ER-Membranen als Einstülpungen des Plasmalemmas aufzufassen^{10,11}. Durch solche Einstülpungen bis zur Kernhülle würden indessen offene Kapillarverbindungen des perinuklearen Raumes mit dem Aussenmedium entstehen². Es kann jedoch gezeigt werden, dass keine direkten Übergänge der Plasmamembran in die ER-Membranen existieren¹. Vielmehr bestehen Plasmalemma und ER aus voneinander unabhängigen Hautsystemen. Sie unterscheiden sich auch durch ihre Mächtigkeit, indem die ER-Membranen in der Regel etwa 75 Å, die Plasmamembranen jedoch gewöhnlich mindestens 100 Å dick sind.

(2) Plasmalemma

Die Funktionen des Plasmalemmas sind erstaunlich vielfältig. Altbekannt ist die Semipermeabilität der Plasmamembran, die nur aufrecht erhalten bleibt, solange die Zelle lebt, so dass also die spezifische Feinstruktur des Plasmalemmas offenbar nur unter ständiger Energiezufuhr dynamisch vor ihrem Zusammenbruch zu einer gröber strukturierten holopermeablen Membran bewahrt werden kann. Ferner kommen dem Plasmalemma verschiedene enzymatische Fähigkeiten zu und man findet die entsprechenden Fermente häufig in der Plasmamembran inkorporiert (z.B. ¹²). Es ver-

mag Ionen und Nährmoleküle, die durch die Semipermeabilität eigentlich ausgesperrt sein sollten, unter Energieaufwand (ATP) aktiv ins Zellinnere zu schleusen.

Wie durch Gefrierätzung gewonnene Aufschlussbilder zeigen, besitzt das Plasmalemma eine komplizierte Mosaikstruktur. Bei der Hefe wurden Bezirke von besonders grossen Partikeln mit 180 Å Durchmesser gefunden, die anscheinend die Glukanfibrillen des Zellwandgerüsts synthetisieren³. Wie eine so kompliziert gebaute Membran ihre Oberfläche beliebig vergrössern kann, z.B. beim Verschieben von Pseudopodien, bleibt vorläufig rätselhaft. Wenn man einen Protoplasten mikrurgisch durchschneidet, wird die Schnittfläche sofort wieder mit einer Plasmahaut bedeckt. Es wäre interessant zu wissen, wie eine solche plötzlich entstandene feste Haptogenmembran¹³ wieder die dynamische Molekularstruktur des Plasmalemmas zurück-erlangt.

Damit kommen wir zur Frage, ob das Grundplasma befähigt ist, das Plasmalemma ohne Kontakt mit einer bereits vorhandenen Plasmamembran aufzubauen. Dieses Problem kann wohl kaum gelöst werden, denn hierzu müsste man ja eine Zelle vollständig schälen können. Dagegen ist der umgekehrte Vorgang, nämlich die Einschmelzung der Plasmamembran im Grundplasma wohlbekannt. Bei der Pinocytose werden durch Einstülpung des Plasmalemmas sublichtmikroskopische Bläschen, gefüllt mit Aussenflüssigkeit, in die Zelle aufgenommen. Diese Pinocytosebläschen, die sich von der Plasmahaut ablösen, besitzen ihrer Entstehung gemäss eine vom Plasmalemma abstammende Membran. Sie können die ganze Zelle durchwandern und auf der andern Zellseite ihren Inhalt wieder abgeben, wobei sich ihre Haut wieder in das Plasmalemma einfügt. Dieser Vorgang kann z.B. in den Endothelzellen der Blutkapillaren beobachtet werden. In der Regel wird jedoch der Inhalt der Pinocytosevesikel durch Auflösung der Bläschenwand ins Grundplasma aufgenommen. Das Plasmalemma kann somit durch Einschmelzung oder Verdauung in Grundplasma übergeführt werden.

(3) Golgi-Apparat

Der Golgi-Apparat, auch Golgi-Komplex oder Dictyosom genannt, besteht aus Serien von tellerförmigen Lamellen. Jeder Teller wird von einer einfachen Membran gebildet, die einen engen interlamellaren Spalt-

⁸ K. R. PORTER und R. D. MACHADO, J. Biophys. Biochem. Cytol. 7, 167 (1960).

⁹ W. G. WHALEY, J. E. KEPHART und H. H. MOLLENHAUER, in Cellular Membranes in Development, Symp. Soc. Development and Growth (Academic Press, New York 1964), vol. 22, p. 135.

¹⁰ G. E. PALADE, J. Biophys. Biochem. Cytol. 2, Suppl. 85 (1956).

¹¹ J. H. McALEER und G. A. EDWARDS, Exp. Cell Res. 16, 689 (1959).

¹² W. L. MORRISON und H. NEURATH, J. biol. Chem. 200, 39 (1953).

¹³ E. KÜSTER, Die Pflanzenzelle, 2. Aufl. (Fischer, Jena 1951), p. 99.

raum umschliesst. Dieser Golgi-Membran müssen besondere synthetische Fähigkeiten zukommen, denn die Bläschen, die vom Tellerrande abgeschnürt werden, enthalten wichtige Sekrete¹⁴. In der exokrinen Pankreaszelle z.B. entwickeln sich die Bläschen zu den Zymogengranula¹⁵. Interessanterweise zeigt sich bei der Ausscheidung eiweisshaltiger Sekrete (Pankreas, Milchdrüsen) eine Zusammenarbeit mit dem ER¹⁴. Vom ER werden eiweisshaltige Granula abgeschnürt, die im sogenannten Golgi-Feld mit weiteren Stoffen aus Golgi-Bläschen, vermutlich Kohlehydraten (Schleime, Milchzucker), kombiniert werden. Ob man eine Arbeitsteilung postulieren darf, indem das ER als Stätte der Polypeptidsynthese und der Golgi-Apparat zusammen mit dem Plasmalemma als Zentren der Zuckerpolymerisation betrachtet würden, muss dahingestellt bleiben.

Von besonderem Interesse ist die Funktion des Golgi-Apparates in pflanzlichen Zellen beim Zellwandwachstum. Sowohl beim Spitzenwachstum haarartiger Zellen¹⁶ als auch bei der Bildung der sogenannten Zellplatte, d. h. der Anlage der Querwand im Anschluss an die Mitose^{17,18}, liefern Golgi-Bläschen das Material für die amorphe Matrix der primären Zellwand. Man kann beobachten, wie der Inhalt dieser Bläschen, die offenbar die Stoffe der Zellwandmatrix (wie Hemicellulosen, Uronide und Pektinstoffe) in oligomerer Form enthalten, durch das Plasmalemma in die extrazellulär gelegene plastische Zellwand geschleust wird. Dabei vereinigt sich die Golgi-Membran mit dem Plasmalemma, so dass sich die Bläschen nach aussen entleeren (Figur 1).

Bei der Mitose geht das Plasmalemma, welches der neuen Zellwand anliegt, direkt aus der Membran der Golgi-Bläschen hervor (Figur 2). Dies deutet auf eine Homologie der Golgi-Membran mit dem Plasmalemma hin.

Leider kennt man die Entstehungsgeschichte der Golgi-Apparate in den jungen Zellen nicht genau. Falls sie sich aus dem Grundplasma zu entwickeln vermögen, wäre hier ein Beispiel gefunden für die Möglichkeit der de-novo-Bildung plasmalemmaartiger Membranen.

(4) Ribosomen und Polysomen

Die Ribosomen, die als Zentren der Eiweissynthese erkannt worden sind, stellen so kleine Gebilde dar, dass sie bereits in den Grössenbereich makromolekularer Riesenmoleküle (Durchmesser 150 Å) hinab reichen. Sicher gilt dies für die beiden Untereinheiten, in welche man die Ribosomen zerlegen kann¹⁹. Es erhebt sich daher die Frage, ob solche Zellbestandteile, denen ja eine wichtige stoffwechselphysiologische Funktion zukommt, als Organelle bezeichnet werden sollen. Man müsste dann eigentlich mit ähnlichem Recht jedes einzelne Holoenzymmolekül als Organell ansprechen.

Diese terminologische Schwierigkeit ist vorläufig gebannt worden, weil die Synthese eines Eiweissmoleküls nicht ein einzelnes Ribosom, sondern eine ganze Serie solcher Teilchen benötigt²⁰. Diese Ribosomen sind auf einem Faden von Ribonukleinsäure,

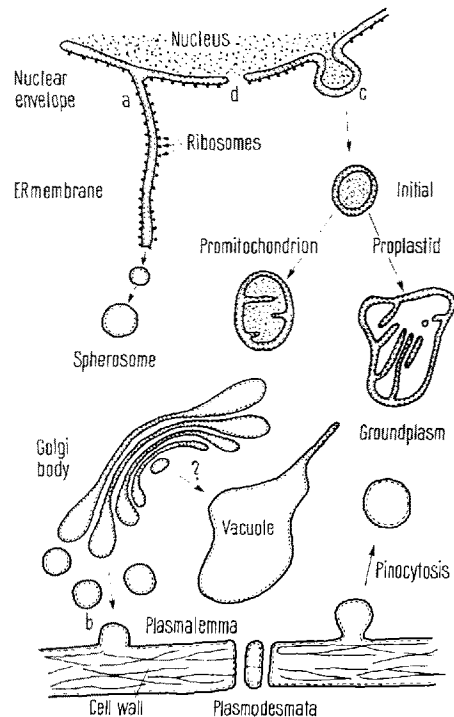


Fig. 1. Homologie der verschiedenen Cytomembranen (aus ¹). a, Kernaussenmembran → ER-Membran → Sphärosomen. b, Golgi-Membran → Plasmalemma → Pinocytosebläschenmembran. c, Problematische Homologie der Kernhülle mit den Initialen-, Mitochondrien- und Plastiden-Doppelmembranen. d, Kontinuität zwischen Nukleoplasma und Grundplasma.

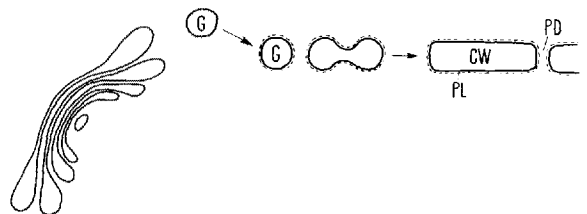


Fig. 2. Bildung der Zellplatte aus Golgi-Bläschen (aus ¹). G, Golgi-Bläschen, PL, Plasmalemma, CW, Zellwand, PD, Plasmabrücke (Plasmadesmon) in der sich bildenden Zellplatte.

¹⁴ A. SIEVERS, in *Funktionelle und morphologische Organisation der Zelle* (Springer, Berlin 1965), p. 89.

¹⁵ F. S. SJÖSTRAND und V. HANZON, *Exper.* 10, 367 (1954).

¹⁶ A. SIEVERS, *Ber. dtsch. bot. Ges.* 77, 388 (1964).

¹⁷ W. G. WHALEY und H. H. MOLLENHAUER, *J. Cell Biol.* 17, 216 (1963).

¹⁸ A. FREY-WYSSLING, J. F. LÓPEZ-SÁEZ und K. MÜHLETHALER, *J. Ultrastructure Res.* 10, 422 (1964).

¹⁹ H. E. HUXLEY und G. ZUBAY, *J. mol. Biol.* 2, 10 (1960).

²⁰ J. R. WARNER, A. RICH und C. E. HALL, *Science* 138, 1399 (1962).

die mit der Boten-RNS (messenger RNA) identifiziert worden ist, aufgereiht. Solche kettenartige Ribosomenverbände werden als Polysomen bezeichnet. Da sie die kleinste Einheit darstellen, die imstande ist Polypeptidketten aufzubauen, sind die Zellorganelle für die Eiweißsynthese nicht die Ribosomen, sondern die Polysomen.

Ob die zu einem Polysom vereinigten Ribosomen einen festen Verband bilden, oder ob sie ausgetauscht werden²¹, steht zur Diskussion. Auch über die Ontogenie der Ribosomen ist man im Unklaren, seit nachgewiesen worden ist, dass ihre Bildungsstätte nicht der Nucleolus²² im Kerne ist, sondern dass sie in situ im Cytoplasma und sogar im Stroma der Plastiden und Mitochondrien entstehen können^{23, 24}.

(5) Sphärosomen und Lysosomen

Seit die Plasmaströmung genauer untersucht worden ist, sind in der pflanzlichen Zelle stark lichtbrechende Teilchen bekannt, die HANSTEIN²⁵ Mikrosomen nannte und die heute, nachdem der Begriff der Mikrosomen vieldeutig geworden ist, Sphärosomen heissen. Über die mutmassliche Bedeutung dieser Zellpartikel gibt es ein ausgedehntes Schrifttum, in welchem sich die beiden Meinungen, es handle sich um wichtige enzymhaltige Zellorganelle²⁶ oder um funktionslose Lipoidkörperchen, heftig bekämpfen²⁷. Die Ansicht, die Sphärosomen seien Stätten enzymatischer Tätigkeit, hat in dieser Kontroverse die Oberhand gewonnen, indem es gelungen ist, im Sphärosomenstroma saure Phosphatase²⁸ und andere Enzyme²⁹ nachzuweisen.

Die Sphärosomen sind Abkömmlinge des ER. Ihre Vorläufer (Prosphärosomen) entstehen als kleine Bläschen durch Abschnürung blind endigender Zweige des ER⁵. Sie sind von einer einfachen Membran umgeben, die somit der ER-Membran homolog ist, und enthalten ein körneliges Stroma. Ausgewachsene Sphärosomen können dazu übergehen, in ihrem Innern Fett aufzubauen, bis schliesslich das ganze Organell zu einem behäuteten Fetttröpfchen geworden ist (Figur 3). Die saure Phosphatase dürfte bei der Fettsynthese für die dabei auftretende Transphosphorylation eine Rolle spielen.

Die in der Koleorrhiza des Maiskeimlings vorkommenden Sphärosomen sind wahrscheinlich homolog mit den in tierischen Geweben (Leber, Niere) entdeckten Lysosomen³⁰, da sie neben saurer Phosphatase auch Esterase, Protease und Ribonuklease enthalten²⁹. Es sind behäutete Partikel, deren Inhalt imstande ist, den Protoplasten autolytisch abzubauen, wozu ein ganzes Arsenal von Enzymen notwendig ist. Die Lysosomen entstehen aus dem ER, erreichen Durchmesser bis zu $0,4\ \mu$ und lassen sich mit Hochleistungszentrifugen in Dichtegradienten aus Gewebehomogenaten isolieren, worauf man ihren Inhalt auf seine enzyma-

tischen Fähigkeiten prüfen kann. Es wird angenommen, dass die Lysosomenhaut das Grundplasma vor autolytischer Zersetzung schützt, und dass die gespeicherten Enzyme im Stoffwechselgeschehen gezielt eingesetzt werden.

MATILE³¹ hat am Beispiel des Brotschimmels *Neurospora* nachgewiesen, dass Lysosomen auch in Pilzen vorkommen. Sie sind massgebend an der extrazellulären Eiweissverdauung beteiligt. Gibt man zu der Nährlösung Eiweiss (Gelatine, Kasein, Pepton), werden zahlreiche Lysosomen durch das Plasmalemma in die Nährlösung hinausgeschleust³². Falls die Nährlösung nur anorganischen Stickstoff (NH_4 , NO_3) enthält, unterbleibt die auffallende Ausscheidung von Lysosomen.

Durch diese Untersuchung erscheinen die Sphärosomen und die Lysosomen als gleichartige Organelle. Beide entstehen aus dem ER und enthalten Enzyme, die durch eine einfache Membran vom Grundplasma getrennt sind. Besonders interessant ist die Feststellung, dass die Membran beim Hindurchschleusen durch die Plasmamembran, im Gegensatz zu den Verhältnissen beim Durchtritt von Golgi-Bläschen, nicht mit dem Plasmalemma verschmilzt. In gefriergeätzten Präparaten beobachtet man vielmehr, wie ein kreisförmiger Wulst des Plasmalemmas nach innen um das Lysosom herum wächst und sich unter diesem schliesst³². Erst wenn auf diese Weise das Lysosom

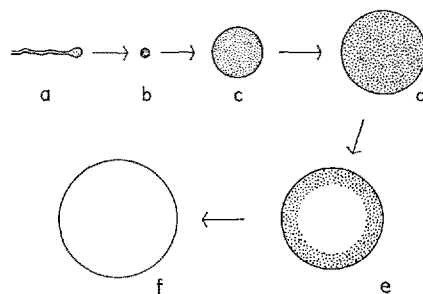


Fig. 3. Bildung von Sphärosomen (aus ¹). a, Blinder Ast des ER. b, Abgeschnürtes Bläschen. c, Prosphärosom. d, Sphärosom. e, Übergang zu einem f, behäuteten Fetttröpfchen.

²¹ H. M. GOODMAN und A. RICH, *Nature* 199, 318 (1963).

²² J. BONNER, *Eng. and Sci. Monthly, Cal. Inst. Technol.* Pasadena (October 1958).

²³ J. W. LITTLETON, *Exp. Cell Res.* 26, 312 (1962).

²⁴ M. S. ODINTSOVA, E. V. GOLUBEVA und N. M. SISSAKIAN, *Nature* 204, 1090 (1964).

²⁵ J. V. HANSTEIN, *Bot. Abh. Morph. Physiol. (Bonn)* 4, Heft 2 (1880).

²⁶ E. S. PERNER, *Biol. Zbl.* 71, 43 (1952).

²⁷ H. DRAWERT, *Ber. dtsch. bot. Ges.* 66, 134 (1953).

²⁸ A. WALEK-CZERNECKA, *Acta soc. bot. polon.* 31, 539 (1962).

²⁹ PH. MATILE, mündliche Mitteilung (1965).

³⁰ CHR. DeDUVE, in *Subcellular Particles* (Ed. T. HAYASHI; Ronald Press, New York 1959), p. 128.

³¹ PH. MATILE, *Z. Zellforsch.* 65, 884 (1965).

³² PH. MATILE, M. JOST und H. MOOR, *Z. Zellforsch.*, im Druck (1965).

aus der Zelle heraus befördert worden ist, zerfällt seine Membran, und sein Inhalt mit den Proteasen ergiesst sich in das umgebende Milieu. Diese Feststellung ist ein erneuter Hinweis dafür, dass die Membranen des Plasmalemmas und seiner Vorläufer einerseits und des ER und seiner Abkömmlinge andererseits miteinander nicht homolog sind.

(6) *Mitochondrien und Plastiden*

Mitochondrien und Plastiden weisen eine ähnliche Ontogenie auf. Sie entstehen aus undifferenzierten, von einer Doppelmembran umgebenen Partikeln, die wir als Initialen bezeichnet haben³³. Ihr Inhalt besteht aus einem gegenüber dem Grundplasma elektronenoptisch dichteren Plasma, das bei diesen Organellen als Stroma bezeichnet wird. Der Spaltraum zwischen den beiden umhüllenden Membranen wird bei den ausgewachsenen Organellen zum perimitochondrialen, bzw. periplastidalen Raum, der mit einer serumartigen Flüssigkeit angefüllt ist³⁴. Die Initialen lassen nicht erkennen, ob sie sich später zu Mitochondrien oder Plastiden entwickeln werden. Dies ist erst im Laufe der Organellendifferenzierung feststellbar.

Die Differenzierung der Initialen setzt mit einem starken Volumenwachstum des Stromas (¹ p. 223) und einer Proliferierung der Innenmembran ein. Die Einstülpungen erfolgen bei den achsial sich streckenden Promitochondrien in radialer Richtung senkrecht zur Zylinderoberfläche und bei den eher abgeplatteten Proplastiden in tangentialer Richtung parallel zur Diskusoberfläche. Als Ergebnis dieser Differenzierung entstehen die bekannten Tubuli und Cristae der Mitochondrien und die flachen Blasen oder Thylakoide³⁵, welche die sublichtmikroskopische Lamellierung der Chloroplasten bedingen.

Die gefalteten Innenmembranen der Mitochondrien tragen stromaseitig 80 Å grosse globulare Partikel, die als Oxsomen bezeichnet wurden³⁶. Auf Grund ihres Adenosindiphosphatasegehaltes besteht ihre Funktion in der Aufwertung des ADP zu ATP durch oxydative Phosphorylierung. Die Thylakoidmembranen der Chloroplasten sind gleichfalls mit grossen Partikeln von der Grössenordnung 100 Å versehen. Diese haben die Bezeichnung Quantasomen erhalten³⁷. Da sie das Chlorophyll der Chloroplasten enthalten, betrachtet man sie als Sitz der Lichtreaktion bei der Photosynthese, wobei wie in den Oxsomen ADP zu ATP phosphoryliert wird; hier dagegen nicht auf oxydativem, sondern auf photosynthetischem Wege. Die Quantasomen liegen nicht im Inneren der Thylakoide, wie ursprünglich angenommen wurde³⁸, sondern wie die Oxsomen auf der stromaseitigen Aussenfläche³⁹. Ferner kann mit Hilfe der Gefrierätzung festgestellt werden, dass jedes Quantasom aus 4 globularen Untereinheiten von 50 Å Durchmesser besteht. Auf den sogenannten Granumlamellen sind die Quantasomen dicht, oft sogar in

dichtester hexagonaler Kugelanordnung gepackt. Die über die Granen hinausreichenden sogenannten Stromalamellen tragen nur vereinzelte Quantasomen in beträchtlichen gegenseitigen Abständen voneinander. Vermutlich kommt diese Verdünnung der Quantasomenbesetzung durch ein starkes Flächenwachstum der Stromalamellen zustande³⁹.

Die erwähnten morphologischen Parallelerscheinungen in der Ultrastruktur der Mitochondrien und Plastiden werden ergänzt durch gemeinsame Züge ihrer Biochemie. Beide Organelle besitzen ein Molverhältnis ihres Gehaltes an Lipoiden und Protein wie ungefähr 1:1 oder, umgerechnet auf Gewichtsprozente, etwa wie 2:3. Beide Organelle sind Stätten der ATP-Synthese; ferner enthalten beide die Hydrogenasen DPN oder TPN und Cytochrom, und in kleinen Mengen Desoxyribonukleinsäure, die gegenüber der vorhandenen Ribonukleinsäure stark zurücktritt¹. Wenn man von den Pigmenten der Chloroplasten absieht, sind die beiden Organelle biochemisch verblüffend ähnlich ausgerüstet, und es erhebt sich daher die Frage, ob sie gegenseitig auseinander hervorgehen können. In der Jetztzeit scheint dies unmöglich, denn die Mitochondrien sind ja Stätten der biochemischen Oxydation und die Chloroplasten Zentren der Reduktion. Aber vielleicht sind die beiden Organelle phylogenetisch nach der Entstehung des Lebens aus einer gemeinsamen Wurzel hervorgegangen. Da zu jener Zeit noch keine O₂-haltige, sondern eine H₂-Atmosphäre bestand, wären dann die Plastiden, die ihren Metabolismus ohne O₂ durchzuführen vermögen, wohl als phylogenetisch älter als die O₂-konsumierenden Mitochondrien zu betrachten.

Von grosser Bedeutung ist die Frage, ob die Mitochondrien als selbständiges Chondriom und die Plastiden als selbständiges Plastidom in der Zelle genetisch unabhängige Systeme bilden. Bei den Chloroplasten liegt ein grosses Beobachtungsmaterial vor über von den Chromosomen unabhängige rein mütterliche Erbgänge der Plastideneigenschaften und Pigmentmutationen. Die völlige Autonomie des Plastidoms und des Chondrioms würde besagen, dass die Zelle eine Art Symbiose zwischen voneinander genetisch unabhängigen Systemen (Genom, Chondriom, Plastidom), die selbständig mutieren können, eingeht.

Für die Autonomie spricht die Vermehrung der Mitochondrien und Plastiden durch Teilung. Auch die

³³ K. MÜHLETHALER und A. FREY-WYSSLING, J. Biophys. Biochem. Cytol. 6, 507 (1959).

³⁴ H. RUSKA, 4. Intern. Kongr. Neuropathol. (Thieme-Verlag, Stuttgart 1962), vol. 2, p. 42.

³⁵ W. MENKE, Ann. Rev. Plant Physiol. 13, 27 (1962).

³⁶ B. CHANCE, R. W. ESTABROOK und CIL-P. LEE, Science 140, 379 (1963).

³⁷ M. CALVIN, Science 135, 879 (1962).

³⁸ R. B. PARK und N. G. PON, J. mol. Biol. 3, 1 (1961).

³⁹ K. MÜHLETHALER, mündliche Mitteilung (1965).

Promitochondrien und Proplastiden können sich teilen. Doch hat man bisher noch nie Teilungsstadien der Initialen beobachtet. Über deren Herkunft ist man im Ungewissen. Bei der Dedifferenzierung von Zellen vorgängig der Regeneration eines neuen Teilungsgewebes kann man feststellen, wie Mitochondrien und Plastiden, bevor sie degenerieren, durch Sprossung Initialen abschnüren^{40,41}. Aber in den Eizellen kommt diese Art der Organellverjüngung nicht vor. Man nimmt daher an, dass die Organellsysteme in Form von aktiven Mitochondrien und Proplastiden vertreten seien. In gewissen Fällen, wie z. B. in den Eizellen des Adlerfarnes⁴² und den Zygoten von *Pinus*⁴³, ist jedoch gefunden worden, dass sämtliche vorhandenen Zellorganelle degenerieren und dann vom Kern aus neu gebildet werden durch Ausstülpung der Kernhülle. Die Doppelmembran der Evaginationen schliesst Nukleoplasma und chromosomenfremde DNS ein⁴⁴. Diese Beobachtungen sind als unvereinbar mit den Ergebnissen der genetischen Experimente erklärt worden⁴⁵. Die bestehende Misschelligkeit scheint mir indessen kein unlösbares Problem, denn die vom Kerne abgeschnürten Initialen enthalten ja keine Bestandteile des Genoms, sondern nur Nukleoplasma; und da das Nukleoplasma durch die Poren der Kernhülle in offener Verbindung mit dem Grundplasma steht, so dass man diese beiden Matrices nicht voneinander differenzieren kann, könnte die matroklone Plastidenvererbung ebensogut durch das Nukleoplasma vermittelt werden, wie man eine mütterliche Plasmavererbung durch das Plasmon nachgewiesen hat⁴⁶.

Schwieriger wird die Sachlage, wenn man die Homologie der Organellmembranen abzuklären versucht. Falls das Chondriom und das Plastidom selbständige autonome Systeme sind, wären ihre Hüllen Membranen *sui generis*, die nichts mit irgendwelchen anderen Membranen zu tun hätten. Die Möglichkeit ihrer Entstehung durch Abschnürung vom Kern würde indessen eine Homologie von Kernhülle und Organellhülle voraussetzen, und da die Kernhülle mit den Membranen des ER homolog ist, wären auch die Organellhüllen ursprünglich vom ER herzuleiten. Irgendeine Beziehung zwischen ER und Mitochondrien- oder Plastidenhüllen ist indessen nie festgestellt worden. Cytologisch sind dies voneinander unabhängige Hautsysteme.

Weitere Unklarheiten ergeben sich, wenn man die neuesten Feststellungen über den Ursprung der Thylakoide bei den Blaualgen heranzieht. Bei diesen Prokaryonten ist die CO₂-Assimilationstätigkeit nicht in Plastiden lokalisiert, sondern sie wird vom Chromatoplasma, d. h. von grün gefärbten Plasmabezirken durchgeführt. Im Elektronenmikroskop erweist sich das Chromatoplasma als mit Quantasomen besetztes Thylakoidsystem, das ins Grundplasma eingebettet ist und keine Abgrenzung gegenüber den pigmentlosen Plasmabezirken zeigt. Bei *Oscillatoria*⁴⁷ und *Nostoc*⁴⁸

ist es gelungen, die Neubildung von Thylakoiden zu beobachten; sie entstehen aus Einstülpungen des Plasmalemmas. Wenn man bedenkt, welche vielseitigen Aufgaben das Plasmalemma übernimmt und wie es bei den Prokaryonten, die keine Mitochondrien besitzen, auch für den Atmungsprozess in Anspruch genommen wird, so scheint eine Homologie zwischen Plasmalemma und Cyanophyceen-Thylakoiden nicht abwegig.

Wenn man jedoch eine solche Homologie auf die höheren Pflanzen überträgt, würde dies besagen, dass die Membranen der Organelle einerseits vom ER und andererseits vom Plasmalemma abstammen können, so dass also alle Membrantypen gegenseitig auseinander hervorgehen könnten und somit alle miteinander homolog wären. Nun ist aber oben eindeutig festgestellt worden, dass die ER-Membran und die Plasmamembran entwicklungsgeschichtlich nichts miteinander zu tun haben.

Man könnte die entstandene Schwierigkeit dadurch zu lösen suchen, dass man annimmt, die Aussenmembran der Mitochondrien und Plastiden habe als Phasengrenze gegenüber dem Grundplasma mehr den Charakter einer ER-Membran, während die Innenmembran mit den grossen Partikeln, die sie trägt, eher dem Plasmalemma gleiche. Unter der Voraussetzung, dass die Ableitung von Initialen aus Kernprotuberanzen richtig ist, wäre dann nur die Aussenwand der Kernhülle mit der ER-Membran homolog (beide tragen Ribosomen und das ER entsteht durch Ausstülpung der Aussenwand allein). Die Innenmembran der Kernhülle wäre dagegen eher mit dem Plasmalemma verwandt, und bei den Ausstülpungen der ganzen Kernhülle würde von dieser Quelle aus eine plasmalemmaartige Membran ins Innere der Mitochondrien und Plastiden gelangen.

Solche Spekulationen entfernen sich jedoch zu weit von den bis jetzt erarbeiteten festen Tatsachen. Vorläufig lässt sich jedenfalls ausser dem Ribosomenbesatz der Kernaussenmembran kein morphologischer Unterschied zwischen der Innen- und der Aussenmembran der Kernhülle beobachten, denn sie gehen in den Kernporen kontinuierlich ineinander über, und wenn die Kernhülle bei der Mitose in ER-Bläschen zerfällt, lässt sich überhaupt nicht mehr feststellen, was ursprünglich ihre Innen- und was ihre Aussenwand war.

⁴⁰ K. VON MALTZAHN und K. MÜHLETHALER, *Exper.* 18, 315 (1962).

⁴¹ K. VON MALTZAHN und K. MÜHLETHALER, *Naturwiss.* 49, 308 (1962).

⁴² K. MÜHLETHALER und P. R. BELL, *Naturwiss.* 49, 63 (1962).

⁴³ H. CAMEFORT, 5th Intern. Congr. Electron Microscopy, Philadelphia 1962, vol. 2, NN-7 (Academic Press, New York 1962).

⁴⁴ P. R. BELL und K. MÜHLETHALER, *J. mol. Biol.* 8, 853 (1964).

⁴⁵ W. STUBBE, *Z. Vererbungslehre* 93, 175 (1962).

⁴⁶ P. und G. MICHAELIS, *Planta* 35, 468 (1948).

⁴⁷ M. JOST, *Arch. Mikrobiol.* 50, 211 (1965).

⁴⁸ E. SCHNEPP, *Arch. Mikrobiol.* 49, 112 (1964).

Wahrscheinlich wird sich erst in der Zukunft mit Hilfe der biochemischen Molekularbiologie entscheiden lassen, ob und wie sich die verschiedenen Membransysteme in der Zelle voneinander unterscheiden.

(7) Schlussfolgerungen

Auf Grund der ontogenetischen Organellentwicklung können folgende Homologien festgestellt werden:

(a) Das ER ist mit dem Enchylema und der Aussenwand der Kernhülle homolog. Ausstülpungen der Kernaussenwand können neue Äste des ER bilden. Die Sphärosomen und die Lysosomen, die als bläschenförmige Abschnürungen von blinden ER-Ästen entstehen, sind beides Organelle, welche Enzyme enthalten. Offenbar ist das ER befähigt, mit Hilfe der ihm anhaftenden zu Polysomen vereinigten Ribosomen solche spezifischen Eiweißstoffe aufzubauen.

(b) Das Plasmalemma entsteht bei der Mitose aus der Membran von Golgi-Bläschen, die Kohlehydrate einschliesslich Uronide enthalten. Diese beiden Membransysteme sind daher homolog.

(c) Darüber, ob die Mitochondrien und Plastiden in früheren Epochen der Erdgeschichte bei den sogenannten Eobionten miteinander homolog waren, und ob die Membranen dieser Organelle mit anderen Membransystemen homolog sind, lassen sich nur unbeweisbare Hypothesen aufstellen.

(d) Nach dem Prinzip «Structura omnis e structura» müssen für alle Zellorganelle gewissermassen Muster vorhanden sein. Ob dieses Muster durch einen DNS-Code wie bei der durch das Genom gesteuerten Eiweißsynthese festgelegt ist, oder ob höhere Einheiten wie Membranstücke oder entsprechend der Theorie eines autonomen Plastidoms ganze, schon weitgehend differenzierte Proplastiden als Muster dienen, sind bren-

nende Probleme, die heute der vergleichenden Organellographie gestellt sind.

Summary. The study of the ontogeny of the different cell organelles reveals the following homologies: The endoplasmic reticulum (ER) and the nuclear envelope are of the same essential nature. The sphaerosomes of plant cells and the lysosomes of animal cells, both produced by the ER and containing enzymes, are homologous. The matrix of the plant cell wall and mucilages originate from secreted Golgi vesicles. The ER synthesizes proteins (enzymes) and the Golgi apparatus carbohydrates, uronides, and pectic material. During mitosis the new plasmalemma derives from Golgi membranes. Therefore, Golgi membranes, plasmalemma, and also the membrane of pinocytotic vesicles are homologous.

A more delicate problem is the interrelationship of double membranes. If the controversial derivation of mitochondria and plastids from evaginations of the nucleus should turn out to be consistent, the nuclear envelope would be homologous with the double membranes and the nucleoplasm with the stroma of these organelles. Further, the nucleoplasm and the cytoplasmic groundplasm which are in open contact through the pores of the nuclear envelope seem to be of the same nature.

According to the principle «Structura omnis e structura», some pattern must exist for the ontogeny of all cell organelles. Whether this pattern is represented by some DNA code, as for the synthesis of specific proteins, or whether preformed ultrastructures or even permanent proorganelles, such as proplastids, function as permanent models, will be fascinating problems to be solved in the future by the endeavours of comparative organellography.

Brèves communications – Kurze Mitteilungen – Brevi comunicazioni – Brief Reports

Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. – Für die kurzen Mitteilungen ist ausschliesslich der Autor verantwortlich. – Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. – The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

On the Structure of the Natural Dipeptide N-Acetyl-aspartyl-glutamic Acid (NAAGA)

Recently, studying the distribution of N-acetyl-aspartic acid (NAAA) throughout the rabbit neuraxis, CURATOLO isolated a new dipeptide, which was identified as N-acetyl-aspartyl-glutamic acid (NAAGA) on the basis of the intermediate break-down products of its gradual hydrolysis¹.

We now wish to report the synthesis of the two isomeric dipeptides, N-acetyl- α -L-aspartyl-L-glutamic acid (I) and N-acetyl- β -L-aspartyl-L-glutamic acid (II), and the com-

plete identity of the natural metabolite with the dipeptide (II). The α -peptide (I) and the β -peptide (II) were obtained through independent and univocal routes.

Acetylation of β -methyl-L-aspartate with acetic anhydride gave the β -methyl-N-acetyl-L-aspartate with m.p. 144–145° and $[\alpha]_D^{25} = 9^\circ$ (C10 in ethanol). The acetyl derivative, by reacting with diethyl-L-glutamate

¹ A. CURATOLO, Abstr. VIth Int. Congr. Biochem. New York. V-E-98 (1964).