

Chemische Physiologie der Pflanzenalkaloide

Von Prof. Dr. K. MOTHES, Gatersleben*)

Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften

Werden alkaloidführende Pflanzen mit alkaloidfreien durch Pfropfung vereinigt, so daß ein intensiver Stoffaustausch zwischen den Partnern stattfinden kann, läßt sich beweisen, daß die Alkaloidsynthese in erster Linie in den jüngsten Teilen der Wurzel, in geringerem Ausmaß in wachsenden Geweben des Sprosses abläuft. Die aus der Wurzel nach oben strömenden Alkaloide können im Sproß sekundären Verwandlungen unterliegen. Alkaloide sind nur ein analytisch leicht faßbarer Anteil komplizierter chemischer Wurzel-Sproß-Beziehungen. Eine „Erblichkeit“ eines dem Sproß von einer artfremden Wurzel neu aufgezwungenen stofflichen Merkmals läßt sich nicht nachweisen. Die biologische Bedeutung der Alkaloide wird besprochen.

Alkaloide als spezifische Produkte pflanzlicher Organisation

Die Alkaloide stellen mit ihrer besonderen Affinität zum Nervensystem eine pharmakologisch-therapeutisch interessante und bedeutungsvolle Stoffgruppe dar. Vom pflanzenphysiologischen Standpunkt aber sind sie nur ein Teil jener sekundären Pflanzenstoffe, die in so außerordentlich großer Mannigfaltigkeit die chemische Potenz der pflanzlichen Organisation unterstreichen und dadurch diese so markant von der tierischen absetzen, eine Potenz, der wir ebenso bei den Terpenen, den Steroiden, den Phenolen, den Flavonen, den Bitterstoffen usw. begegnen und die in gleicher Weise in den Prozessen selbst zum Ausdruck kommt, z. B. in der Photosynthese.

Ich habe schon früher dargelegt¹⁾, daß man sich diesen Reichtum an sekundären Stoffen oft verwickelter Bauart erklären kann als Ausdruck

1) einer wenig spezialisierten und damit universal leistungsfähigen Organisation (Omnipotenz), denn alle Spezialisierung bedeutet Minderung der allgemeinen Leistungsfähigkeit;

2) einer verminderten oder nur sehr langsam vor sich gehenden Exkretion. Sie läßt alle Neben- und Endprodukte des Stoffwechsels lange Zeit im Organismus kreisen und setzt sie damit an den verschiedensten Zellorten mannigfaltigen Reaktionsbedingungen aus, bis durch Ringschlüsse, Methylierungen, Kondensationen aller Art ihre chemische Labilität aufgehoben wird und diese Substanzen physiologisch gesehen gewissermaßen erstarren und unfähig werden, weitere biochemische Aufgaben im eigenen Organismus zu übernehmen;

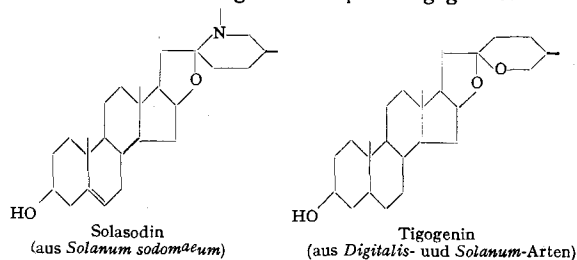
3) einer luxuriösen Lebenshaltung, die sich die Pflanzen auf Grund ihrer Autotrophie leisten können, während die heterotrophen, aus zweiter Hand lebenden Tiere sich manches aus Gründen der Ökonomie versagen müssen. Doch kommt noch hinzu, daß die Pflanzen diesen Luxus auch ertragen können. Zweifellos stellt die Anhäufung sekundärer Stoffe auch für sie eine Belastung dar. Wenn man auch nicht die im Experiment von außen dargereichten Stoffe in ihrem Wirkungsgrad mit den in der Zelle gebildeten auf eine Stufe stellen darf, so ist doch in vielen Fällen erwiesen, daß die Pflanzenzellen diesen Stoffen gegenüber empfindlich sind. Sie werden deshalb häufig – obwohl in sehr aktiven Geweben gebildet – in periphere Bezirke der Zellen und Gewebe abgestellt, unlöslich gemacht, in Membranen festgelegt, in toten Geweben wie Kernholz und Borke angehäuft oder in die Blätter geschafft, mit deren mehr oder minder frühem Tod auch diese Stoffe die Pflanze verlassen. Blattfall und Abstoßen der Borke bedeuten nicht nur Verluste: Wir dürfen diese Erscheinungen auch als eine großartige Selbstreinigung auffassen,

als eine Art langperiodisch funktionierender Exkretion, wobei der Organtod selbst nicht allzuviel bedeutet, da die wenig spezialisierte und „offen“ organisierte Pflanze aus den verbleibenden Teilen die verlorenen zu regenerieren vermag (Totipotenz). Der Laubfall ist tatsächlich eine Voraussetzung einer großen Verjüngung. Dagegen bedeutet für den auswachsenden, spezialisierten und „geschlossenen“ höheren tierischen Organismus Organtod Organismustod.

Jede Anhäufung von zellphysiologisch nicht indifferenten Stoffen müßte die tierische Organisation gefährden. Es können nur solche Formen existieren, die gefährliche Stoffe nicht bilden oder sich ihrer schnellstens entledigen.

Die Zahl der sekundären Pflanzenstoffe ist noch nicht annähernd festzulegen. Ganze Stoffgruppen sind chemisch noch ungenügend bearbeitet (z. B. die Bitterstoffe), andere überhaupt kaum erkannt. Vorerst sind allein die mengenmäßig hervortretenden Stoffe und solche, die sich durch auffällige Wirkungen verraten, der Forschung zugänglich geworden. Unsere eigenen Sinne sind aber zu beschränkt und grob, um alles selbst wahrzunehmen, was ist. Wir bedürfen bestimmter Tests, um vor allem im Bereich spurenhafte vorkommender Verbindungen auf neue Stoffgruppen aufmerksam zu werden. In der Enzymologie hat man die verschiedensten Substrate als Tests benutzt, in der Vitaminforschung ganze Organismen. Dabei verfuhr man zunächst recht einseitig, beschränkte sich auf gewisse Haustiere und Laboratoriumspflanzen. Die Ausdehnung des Kreises der Testobjekte führte zur jüngsten Entwicklung der Antibiotika-Forschung, die nicht allein hochwirksame Stoffe bekannt werden ließ, sondern auch neue Stoffgruppen, denen man bisher im Bereich des Lebendigen noch nicht begegnet war.

So würde der pflanzliche Chemismus zunehmend vielgestaltig und verwirrend erscheinen, wenn nicht gleichzeitig mit der Mehrung unserer analytischen Kenntnisse die Ähnlichkeiten der Stoffe stärker hervortreten würden. Das gilt nicht allein innerhalb bestimmter Gruppen, z. B. der Terpen-Reihe mit ihren einfachsten Vertretern in den ätherischen Ölen über Harzsäuren, Carotinoiden, Saponinsäuren bis zum Kautschuk. Solche Ähnlichkeiten bestehen selbst zwischen verschiedenen Gruppen. Ein auffälliges Beispiel wird durch die in Kartoffelarten aufgefundenen Alkaloide und gewisse Saponine gegeben:



*) Vorgetr. auf der Hauptversammlung der GDCh in Köln 1951.

¹⁾ K. Mothes, Südd. Apoth.-Z. 90, 387 [1950].

Man muß außerdem in Betracht ziehen, daß chemisch kompliziert erscheinende Stoffe oft an den verschiedensten Stellen des Pflanzenreiches konvergent auftreten, z. B.:

Pyrrolizidine	in <i>Borraginaceen</i> und <i>Papilionaceen</i>
Nieotine	in <i>Nicotiana</i> , <i>Sedum</i> , <i>Asclepiadaceen</i> , <i>Lycopodium</i> , <i>Equisetum</i>
Anabasine	in <i>Nicotiana</i> , <i>Chenopodiaceen</i> , <i>Papilionaceen</i>
Tropan-Alkaloide	in <i>Solanaceen</i> , <i>Convolvulaceen</i> , <i>Erythrozyloneen</i> , <i>Dioscoreaceen</i>
Chinolinizine	in <i>Papilionaceen</i> , <i>Chenopodiaceen</i> , <i>Papaveraeen</i> , <i>Ranunculaceen</i> , <i>Berberidaceen</i> .

Andererseits scheinen in bestimmten Familien oder Gattungen gewisse Stoffgruppen sich auszuschließen (z. B. Alkaloide, Steroide, Terpene), in anderen wieder bei engsten verwandtschaftlichen Beziehungen ganz verschiedene sekundäre Pflanzenstoffe vorzuherrschen, (z. B. innerhalb der *Solanaceen* bei Solanum der Steroid-Typ des Solanidins, bei *Nicotiana* der Nicotin- und Anabasin-Typ, bei *Hyoscyamus*, *Datura*, *Atropa* usw. der Tropan-Typ, bei *Capsicum* das Capsaicin). Es wird damit die Auffassung gestützt, daß sowohl ähnliche Prozesse die Synthese recht verschieden anmutender Stoffe beherrschen, wie auch, daß komplizierte Stoffe relativ einfach aus weitverbreiteten Grundstoffen und deshalb an den verschiedensten Stellen des pflanzlichen Systems gleichartig ausgebildet werden können.

Das lenkt den Blick auf die Bildungsmechanismen dieser Stoffe, die im allgemeinen bisher mehr teleologisch als kausal-physiologisch behandelt worden sind. Soviel Gereimtes und Ungereimtes auch über die Bedeutung der sekundären Stoffe für das Leben der Pflanzen geschrieben worden ist, der Weg der biochemischen Synthese und die Stellung dieser Stoffe im gesamten Stoffwechsel ist experimentell kaum oder nur äußerst unbefriedigend bearbeitet. Erst in jüngster Zeit sind im Zusammenhang mit industriellen (z. B. Kautschuk, Gerbstoff) und pharmakognostischen (niedere Terpene, Herzglykoside, Alkaloide, Polyphenole) Aufgaben einige Schritte getan worden, um eine chemische Physiologie dieser Stoffe zu begründen.

Die Wurzel, ein bisher übersehener Ort besonderer chemischer Aktivität

Die neueren physiologischen Arbeiten auf dem Gebiete der Pflanzenalkaloide nehmen ihren Ausgang von Pfropfungsversuchen, wie sie bereits vor Jahrzehnten von *Strasburger*²⁾, *Javillier*³⁾, *Laurent*⁴⁾, *Lindemith*⁵⁾, *Grafe* und *Linsbauer*⁶⁾, *A. Meyer* und *E. Schmidt*⁷⁾ ausgeführt worden sind. Doch vermochten diese älteren Arbeiten aus verschiedenen Gründen nicht Anlaß einer modernen Fragestellung zu werden. Das lag nicht zuletzt daran, daß die Pflanzenphysiologie im Blatt das chemische Hauptlaboratorium sah, in dem nicht allein die CO₂-Assimilation, die Fähigkeit zur Eiweiß-Synthese und Auf- und Abbau organischer Säuren nachgewiesen war, sondern dem man auch in bezug auf die sekundären Pflanzenstoffe eine ähnliche Potenz zuschrieb. Jedoch läßt sich aus der Literatur leicht belegen, daß im isolierten Blatt z. B. die Alkaloid-Bildung zum mindesten sehr stark gehemmt, wenn nicht überhaupt unterbunden ist (vgl. *Mothes*⁸⁾).

²⁾ Ber. dtsch. Bot. Ges. 3, 39 [1885].

³⁾ C. R. hebd. Séances Acad. Sci. 150, 1360 [1905]; Ann. Inst. Pasteur 24, 569 [1910].

⁴⁾ Assoc. franc. pour l'avancem. d. sci. Congr. de Cherbourg [1905]. Rev. bretonn. de Bot. No 2 [1906].

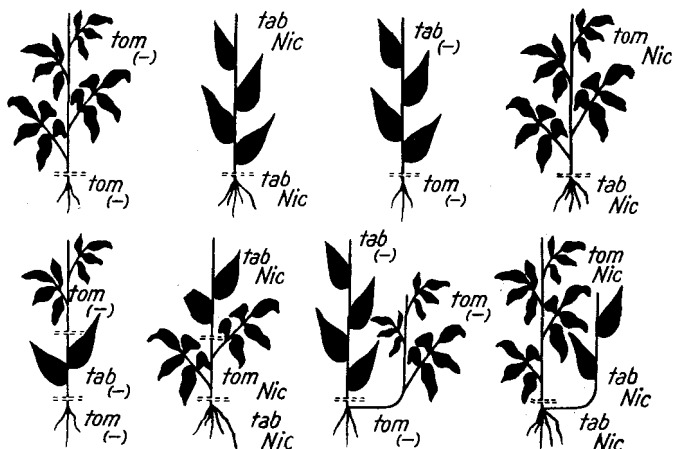
⁵⁾ Ber. dtsch. Bot. Ges. 24, 429 [1906].

⁶⁾ Ber. dtsch. Bot. Ges. 24, 366 [1906].

⁷⁾ Ber. dtsch. Bot. Ges. 25, 131 [1907]; Flora 100, 317 [1910].

⁸⁾ K. *Mothes*, Planta 5, 563 [1928].

Klarere Ergebnisse brachten bereits Arbeiten von *Daniel* und *Ripert*⁹⁾, die aber zunächst wenig beachtet blieben, bis dann unter dem Einfluß von *Hasegawa*¹⁰⁾ Pfropfungsexperimente in verschiedenen Ländern wieder aufgenommen wurden. Die fast gleichzeitig von *Schmuck* und Mitarbeitern, *Dawson*¹¹⁾, *Mothes* und *Hieke*¹²⁾ u. a. veröffentlichten Befunde stimmten recht gut überein. Die theoretische Bedeutung blieb aber zunächst umstritten. In Bild 1 ist in einer schematischen, in Anlehnung an *Dawson* verfertigten Darstellung die Nikotin-Verteilung verzeichnet,



[A422-1]

Bild 1
Nicotiana-tabacum-Pfropfungen
tab = *Nicotiana tabacum*; tom = Tomate. = = = Verwachsungsstelle der Pfropfpartner. (-) kein Alkaloid der Nikotin-Gruppe. Nic.: viel Nikotin

wie sie in Unterlage und Reis festgestellt werden kann, wenn man eine überwiegend Nicotin-führende, an Nebenalkaloiden arme Rasse von *Nicotiana tabacum* mit Tomate kombiniert, wechselnd bald den einen, bald den anderen Partner als Wurzel ohne wesentlichen Stammanteil und vor allem ohne Blätter benutzt. Aus diesem Schema geht deutlich hervor, daß Tomate auf Tomatenwurzel nikotinfrei ist, daß aber in allen Fällen Tomate (oder irgend ein anderes Reis) Nikotin führt, sobald die Wurzel vom Tabak stammt. Daraus wird gefolgert, daß das Auftreten des Alkaloids in Blättern, Blüten und Früchten im engsten Zusammenhang mit der Wurzel steht. Führt diese Alkaloid, so tun es auch die oberirdischen Teile. Diese vermögen die Alkaloide nicht selbst in nennenswerten Mengen zu bilden, was aus der Nikotin-Freiheit des Tabakreises auf Tomatenwurzel hervorgeht. Ganz besonders instruktiv sind die Dreifach-Pfropfungen, wie sie auf der unteren Reihe des Bildes 1 dargestellt sind. Wir haben sie in den verschiedensten Variationen untersucht, und sie zeigten ebenfalls den beherrschenden Einfluß der Wurzel.

Merkwürdigerweise sind diese klaren Tatsachen verschieden gedeutet worden. *Schmuck*, dem wir die umfangreichsten Untersuchungen verdanken, vertrat, wohl unter dem Einfluß von *Krenke*¹³⁾ und der sich stark ausbreitenden Vorstellung der Möglichkeit einer „vegetativen Hybridisation“ und ihrem häufigen Vorkommen, zunächst die Meinung (s. *Glustschenko*), die Fähigkeit zur Alkaloid-Bildung würde in einem normal alkaloid-freien Reis durch die artfremde Wurzel gewissermaßen geweckt. Namentlich *I. J. Glustschenko* verteidigt bis in die jüngste Zeit die Theorie

⁹⁾ C. R. hebd. Séances Acad. Sci. 177, 894 [1923].

¹⁰⁾ Botan. Mag. (Tokyo) 51, 306 [1937].

¹¹⁾ R. F. *Dawson*, Amer. J. Bot. 29, 66 [1942]; ebenda 32, 416 [1945].

¹²⁾ Naturwiss. 31, 17 [1943].

¹³⁾ Wundkompensation, Transplantation u. Chimären bei Pflanzen. Berlin, 1933.

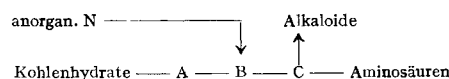
von einem Erwerben neuer chemischer Fähigkeiten unter dem Einfluß der artfremden Wurzel. Tomatenreis auf alkaloid-führender Unterlage sollte die Qualität Alkaloid-Bildungsvermögen nicht nur in spezifischer Weise von der Wurzel übernommen haben, sondern auch über die Samen auf Tomaten-Nachkommen weiterzugeben in der Lage sein. Im Gegensatz dazu haben Dawson¹¹⁾, Hieke¹⁴⁾, Mothes und Hieke¹²⁾ von Anfang an die einfachere Vorstellung vertreten und begründet, daß in solchen Fällen die Wurzel die eigentliche Bildungsstätte des Alkaloids sei, das von dort mit den üblichen Saftströmen an die oberirdischen Organe weitergegeben würde. Diese Auffassung konnte bald durch den Nachweis der Alkaloid-Bildung in isolierten, steril kultivierten Wurzeln und der Alkaloid-Wanderung durch die Analyse des Blutungs-saftes und durch direkten Nachweis in den Gefäßbahnen gestützt werden. Nachdem die führenden sowjetischen Autoren G. S. Iljin¹⁵⁾ und G. S. Laschuk¹⁶⁾ die Nikotin-Synthese neuerdings als auf die Wurzeln beschränkt betrachten, dürfte diese Seite des Problems als geklärt gelten.

Die Alkaloidsynthese ist charakteristisch für wachsende Gewebe

Dieser Mechanismus einer bevorzugten Alkaloid-Synthese in den Wurzeln gilt zweifellos für die meisten Alkaloid-Pflanzen unseres Klimas, aber nicht für alle. Ausnahmen von einer Regel verdienen immer ein besonderes Interesse. Es ist seit langem bekannt, daß Solanin im Blatt und in den Knollen der Kartoffelpflanze gebildet werden kann. Bedeutsamer für die neuere Alkaloid-Forschung ist aber die Synthese des dem Nikotin so verwandten Anabasins in den Blättern der *Nicotiana glauca* (Bild 3).

Nicht allein weil wir schon 1928 eine geringe Nikotin-Synthese in jungen isolierten Tabakblättern glaubten wahrscheinlich gemacht zu haben, sondern auch weil James¹⁷⁾ mehrfach die Synthese von Hyoscyamin-Atropin in isolierten jungen Blättern der Tollkirsche behauptet hat, haben wir der Wurzel vorerst nur die Bedeutung einer Hauptbildungsstätte der Alkaloide zugeschrieben. In der Tat konnte in z. T. noch unveröffentlichten Analysen von Frl. Romeike in unserem Laboratorium einwandfrei die Bildung von Hyoscyamin in Triebspitzen und jungen Blättern von *Atropa belladonna* bewiesen werden. Dabei wurden Atropa-Reiser auf Tomatenwurzel gepfropft und so lange immer wieder zurückgeschnitten, bis alles durch das Pfropfreis mitgebrachte Alkaloid so weit „verdünnt“ und entfernt war, daß ein Nachweis unmöglich wurde. Auf solchen Reisern neu gebildete Blattanlagen und Seitentriebe enthielten mydriatisch wirkendes Alkaloid in größeren Mengen. Dieses verschwand in älteren Blättern, was unseren früheren Feststellungen eines mindestens teilweisen Abbaus von Alkaloid entspricht. Auch an Früchten und Samen wurden Hinweise dafür gewonnen, daß in allen jungen, in Zellteilung begriffenen Geweben die Alkaloid-Bildung möglich ist (vgl. Mothes und Romeike¹⁸⁾). Der Zusammenhang der Synthese dieser Stoffe mit besonderen Vorgängen in wachsenden Organen erscheint uns von großer Bedeutung. In bezug auf junge Wurzelanlagen und Wurzelspitzen haben sich in gleicher Weise Laschuk¹⁹⁾, Frey-Wyssling und H. Schmid²⁰⁾ geäußert. Wir verfügen im übrigen über ein größeres Material von Analy-

sen an isolierten wachsenden Wurzelspitzen von Lupinen, wobei die Alkaloid-Bildung in einem gewissen Verhältnis zum Zuwachs steht. Damit stimmen die von H. Schmid und Serrano²¹⁾ ausgewerteten Ergebnisse der Arbeiten von Vladescu überein, die eine klare Beziehung zwischen Nikotin-Gehalt der ganzen Pflanze und Eiweißgehalt der Wurzel verraten. Diese Befunde deuten schon darauf hin, daß wohl einerseits eine Koppelung der Alkaloid-Bildung mit dem Eiweißstoffwechsel besteht, daß sie aber nicht eines Eiweißzerfalles bedarf. Vielmehr scheinen die Alkaloide im Zuge der Eiweiß-Synthese zu entstehen, was keineswegs ausschließt, daß Eiweißzerfallsprodukte zu Bausteinen von Alkaloiden werden können. Die Untersuchungen an isolierten Wurzeln machen es aber wahrscheinlich, daß die Alkaloide sehr schnell gewissermaßen schon beim Zusammentreffen des von außen eindringenden anorganischen Stickstoffes mit den Dissimilaten der Kohlenhydrate gebildet werden. Wir möchten demnach diesen Prozeß vorerst so formulieren:



Daß die wachsenden Wurzeln besonders aktiv sind, macht auch die mehrfach beobachtete Erscheinung verständlich, daß mit der Blütenbildung häufig die Alkaloid-Synthese nachläßt. Es ist nämlich erwiesen, daß das Blühen bei gewissen einjährigen Pflanzen die Wurzelentwicklung und die Stoffaufnahme hemmt oder sogar sistiert (vgl. Mothes²²⁾).

Ein Pfropfreis ist kein normaler Sproß

Obwohl nun in allen unseren Untersuchungen die Bildung von Alkaloiden in Teilen des Sprosses einer normal alkaloid-führenden Art über einer artfremden, normal nicht alkaloid-führenden Wurzel (z. B. Tollkirsche über Tomate) mengenmäßig gering war und gegenüber dem Alkaloid-Bildungsvermögen wachsender Wurzeln vernachlässigt werden könnte, besteht dennoch keine völlige Klarheit, ob auch in einer intakten nicht gepfropften Pflanze die überwiegende Menge des Alkaloids aus der Wurzel stammt. Die Übertragung der durch Pfropfung gewonnenen Ergebnisse auf die normale Pflanze ist gewagt und z. Zt. noch unsicher. Wir haben nämlich gefunden, daß die Intensität der Prozesse im Reis wesentlich durch die Wurzel beeinflußt wird und auch umgekehrt. Nicht auf allen Tomatenunterlagen bildeten Atropasproßspitzen Hyoscyamin! Aber auch die Tomatenreiser verhalten sich nicht gleich, wenn man sie auf alkaloid-führende Unterlage pfropft. Das wird am deutlichsten, wenn wir die Alkaloid-Verteilung studieren. In großen Zügen wird diese durch den Saftstrom bestimmt. So enthalten Blätter und deren wasserabgebende Epidermen besonders viel Alkaloid; aber auch Früchte und Samen können reich daran sein, also Organe, die keinen Transpirationsstrom durch eine starke Verdunstung auf sich lenken. In ihnen scheint eine besondere Speicherung stattzufinden, vielleicht eine Anziehung des Alkaloids durch chemische Bindung desselben. Das geht deutlich aus einem Befund von Frl. Romeike hervor, wonach die Früchte verschiedener Tomatenrassen, die alle auf genetisch gleiche *Datura*-Unterlage gepfropft wurden, sehr verschiedene Konzentrationen von Hyoscyamin-Atropin aufwiesen, die einen viel, die anderen wenig, die dritten keines. Zweifellos kann dabei eine Einwirkung des

¹⁴⁾ K. Hieke, *Planta* 33, 185 [1942].

¹⁵⁾ G. S. Iljin, „Probl. d. Biochem. in d. Mitschurinschen Biolog. Nr. 1, 169 [1949]; Ber. Akad. Wiss. UdSSR 59, 99 [1948].

¹⁶⁾ G. S. Laschuk, Ber. Akad. Wiss. UdSSR 64, 405 [1949].

¹⁷⁾ Nature [London] 158, 654 [1946]. ¹⁸⁾ Biolog. Zbl. 70, 97 [1951].

¹⁹⁾ Proc. of 6th Intern. Congr. of Exper. Cytology, 1948, S. 294.

²⁰⁾ Ber. Schweiz. Bot. Ges. 58, 5 [1948].

²¹⁾ Experientia 6, 311 [1948].

²²⁾ K. Mothes, *Flora* 139, 1 [1952].

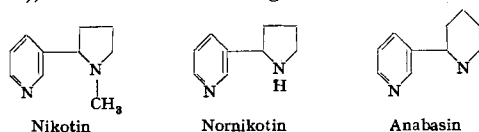
Reises auf die Wurzel vorliegen, wodurch diese überhaupt nicht so viel Alkaloid bildet. Das scheint im vorliegenden Fall aber nicht zuzutreffen.

Überhaupt sind die Sproß-Wurzel-Beziehungen sehr kompliziert und nicht auf den Austausch von unspezifischen Nährstoffen oder auf die Aufwärtswanderung von Alkaloiden beschränkt. Das beweisen schon die morphologischen Veränderungen, die dieselben Reiser auf verschiedenen Unterlagen erfahren. Doch sind alle diese Veränderungen mehr quantitativer Art und stellen ein entwicklungs-physiologisches und kein genetisches Problem dar. Das trifft auch zu für die Wirkung der in ein alkaloid-freies Reis von der Unterlage her eingewanderten spezifischen und unspezifischen Wurzelstoffe. Wir haben bei etwa tausend Pfropfungen eine erbliche Wirkung der eingewanderten Stoffe nie beobachtet. Niemals erwarb ein Reis die Fähigkeit zur Bildung eines neuen Alkaloids und gab diese an seine Nachkommen weiter. Das läßt uns aber nicht übersehen, daß die Pfropfnachkommen gelegentlich Abweichungen von den Eltern zeigen, die aber allmählich abklingen. Besonders deutlich waren solche bei Kartoffelknollen, die über Datura-Wurzel gewachsen und im Besitze von Tropan-Alkaloiden waren. Aus ihnen entwickelten sich im nächsten Jahr im Vergleich zu den Eltern langsam wachsende, gedrungene, spät blühende, Anthocyanreiche Formen. Aber auch bei Samennachkommenschaften stellen sich gelegentlich interessante Phänomene ein. Tomatensamen, die über Tabakwurzel sich entwickelt hatten, gaben im nächsten Jahr raschwüchsige Pflanzen, die reich blühten und die untersten Früchte bei auffällig kleinem Durchmesser zur Reife brachten. Wir halten all diese Erscheinungen nicht für genetische und sind weit davon entfernt, solche Wirkungen unbedingt den Alkaloiden zuschreiben zu wollen. Vielmehr dürften diese nur ein relativ leicht faßbares und erstes Beispiel für die besondere synthetische Fähigkeit der wissenschaftlich arg vernachlässigten Wurzel sein. Was in ihr außerdem noch alles gebildet wird und was zum Sproß aufsteigt und dort wirkt, wissen wir nicht.

Im übrigen würde es nicht überraschen, wenn in den Samennachkommenschaften einer durch Pfropfung mit Alkaloiden durchtränkten Tomate wirklich neue Typen auftauchten. Wir wissen, daß Alkaloide zu den mutagenen Stoffen gehören. Aber wir haben solche durch Pfropfung induzierte Mutanten bislang nicht beobachten können.

Sekundäre Umwandlungen der Alkaloide im Sproß

Damit berühren wir die allgemeine Frage nach der Wirkung der artfremden Alkaloide, die von einer durch Pfropfung verbundenen Wurzel in das Reis einwandern. Diese Alkaloide begegnen dort einem neuen chemischen Substrat, demgegenüber sie ein anderes Reaktionsverhältnis haben als gegenüber dem der sie bildenden Pflanze: Wir wissen bisher darüber sehr wenig. Gewisse Möglichkeiten der Beteiligung des Blattes am Alkaloid-Stoffwechsel ergeben aber folgende Beobachtungen: Innerhalb der Gattung *Nicotiana* gibt es Arten (z. B. *Nic. glutinosa*, *Nic. silvestris*), die im Blatt vorwiegend Nornikotin führen.



Pfropft man auf die Wurzel solcher Arten Tomatenreiser, dann enthalten diese nicht Nornikotin, sondern in erster

Linie Nikotin (Bild 2). Die Ursache dieser Erscheinung könnte in der Fähigkeit der Tomatenblätter, Nornikotin zu Nikotin zu methylieren, liegen, was aber bisher nicht

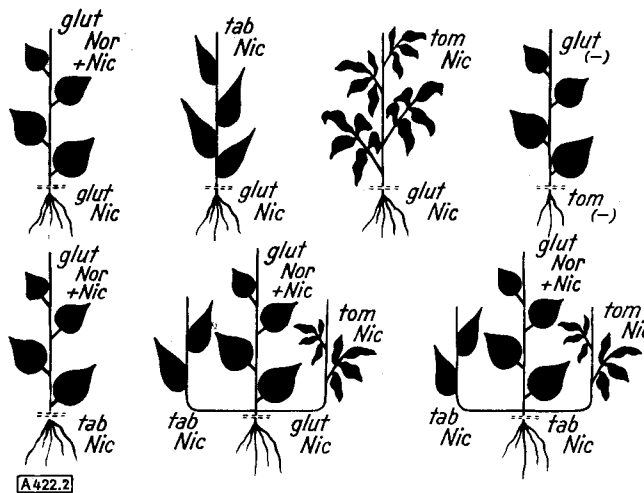


Bild 2
Nicotiana-glutinosa-Pfropfungen
 Nor = Nornikotin. Sonst wie Bild 1

beobachtet werden konnte. Damit ist wahrscheinlich, daß die Wurzel dieser „Nornikotin-Arten“ nicht Nornikotin, sondern Nikotin produziert, das aber im Sproß zu Nornikotin entmethyliert wird. Dafür spricht, daß „Nornikotin-Pflanzen“ auch dann vorwiegend Nornikotin im Blatt führen, wenn sie über der erwiesenermaßen Nikotin bildenden Wurzel von *Nic. tabacum* stehen (Dawson²³). Auch wird in das Blatt von *Nic. glutinosa* infiltrierte Nikotin schnell entmethyliert (Iljin 1949). Das Blatt nimmt also an der Umformung der Alkaloide Anteil, wie sie diese auch abzubauen vermag. Da Methylierungen und Demethylierungen recht unspezifische Reaktionen sind, ist es nicht ausgeschlossen, daß auch normal alkaloid-freie Reiser solche Umwandlungen durchführen können.

Im übrigen hat sich in unseren Untersuchungen gezeigt, daß man nicht von Nikotin- und Nornikotin-Arten sprechen darf. Es gibt *Nic. silvestris*-Rassen, die nicht demethylieren, und andere, die es erst spät im Jahre tun, wie es auch *Nic. tabacum*-Rassen gibt, die weniger Nikotin als Nornikotin führen. Durch solche Untersuchungen werden die viel diskutierten Beziehungen zwischen Haupt- und Nebenalkaloiden deutlich. Doch bedarf die physiologische Forschung auf diesem Gebiet einer wesentlichen Verfeinerung der analytischen Methoden.

Besonders interessante Verhältnisse liegen bei *Nicotiana glauca* vor. In der Literatur sind darüber recht verschiedene Angaben gemacht. Diese sind nicht unvereinbar, denn auch bei dieser Art gibt es Rassen von sehr unterschiedlicher Alkaloid-Führung. In Bild 3 sind die Verhältnisse für eine „Normalrasse“ dargestellt. Pfropft man diese *Nic. glauca* auf Tomatenwurzel, so führt sie trotzdem und im Gegensatz zu den bereits beschriebenen Arten Alkaloid; aber weder Nikotin, noch Nornikotin, sondern Anabasin. Dieses kann also im Blatt gebildet werden. Wie weit die Wurzel der Tomate gewisse Vorstufen liefert, die das *Glauc*-Blatt zur Alkaloid-Bildung befähigt, ist unbekannt. Anabasin kann aber neben Nikotin auch von der Wurzel gebildet werden; das beweisen Tomatenreiser auf *Glauc*-Unterlage. Im Blatt der auf eigener Wurzel stehenden *Glauc* findet sich jedoch neben Anabasin Nornikotin.

²³) R. F. Dawson, Amer. J. Bot. 32, 416 [1945].

Glaucia ist also alkaloid-chemisch charakterisiert durch die Nikotin- und Anabasin-Synthese in der Wurzel und durch Anabasin-Synthese im Blatt, in dem außerdem Nikotin zu Nornikotin umgewandelt wird. Das Bild wird noch bunter durch die von Iljin¹⁵⁾ festgestellte Fähigkeit der Blätter

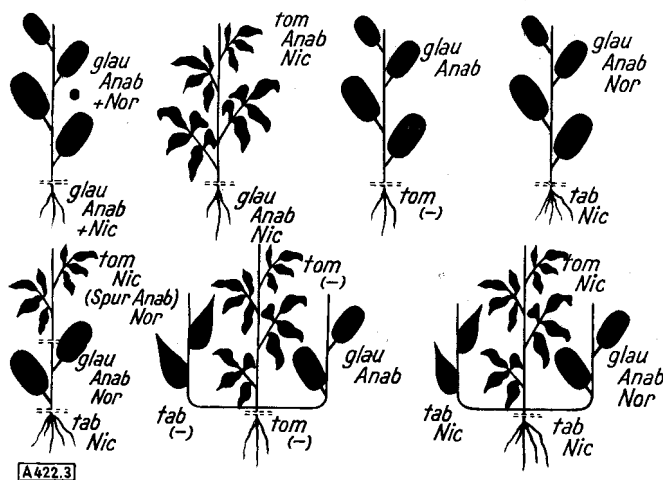


Bild 3
Nicotiana-glaucia-Pfropfungen
Anab = Anabasin. Sonst wie Bild 1 und 2

zur Umwandlung von Nikotin in Anabasin. Dabei müssen wahrscheinlich Ringsprengungen und Ringerweiterungen ablaufen, wie sie auch im Bereich der Tryptophan-Abkömmlinge bekanntgeworden sind. Diese Befunde weisen darauf hin, daß verschiedene heterocyclische Ringsysteme genetisch eng verwandt sind.

Die biologische Bedeutung der Alkaloidsynthese

Ich habe mich hier im wesentlichen auf den Tabak beschränkt. Ähnliche Feststellungen sind aber für eine ganze Reihe von Alkaloiden anderer Familien und Gattungen gemacht, so daß sich gewisse Folgerungen ziehen lassen. Diese müssen vor allem die immer wieder in den Vordergrund tretende Frage nach der Rolle der Alkaloide im Pflanzenleben berühren. Die Schutzstofftheorien, die lange Zeit herrschend waren, befriedigen nicht. Wenn man die von Insekten und Pilzen fast vernichteten *Datura*-Kulturen des feuchtkühlen Sommers 1951 gesehen hat, wird man in solch einfachen teleologischen Vorstellungen nicht die Lösung des Alkaloid-Problems sehen. Die geringe Zahl von „Gift“-Pflanzen in der natürlichen Vegetation spricht auch gegen einen besonderen Selektionswert der Alkaloide. Das schließt keineswegs aus, daß in Einzelfällen solche Schutzfunktionen wirklich bestehen. Im Grunde liegen die Dinge wie bei den antibiotischen Stoffen: es ist bislang nur in wenigen Fällen wahrscheinlich gemacht, daß diese Stoffe den sie synthetisierenden Organismen wirklich einen Schutz gewähren.

Die pflanzliche Natur erscheint überreich in ihren stofflichen Erfindungen. Sie verschwendet sich förmlich und

spielt mit den verschiedensten Varianten ihrer Schöpfungen. So ist es kein Wunder, daß sie auch ebenso reich in ihrer Abwehr von Giften ist. Darin bestehen ja die außerordentlichen Schwierigkeiten der Resistenzzüchtung und einer Therapie auf natürlicher Grundlage. Zweifellos ist aber eine allgemeine negative Beurteilung der Funktion der Alkaloide und der sekundären Pflanzenstoffe überhaupt wenig fruchtbar. Unbeweisbare Verneinungen halten nur von weiteren Entdeckungen ab. Es wird sich in erster Linie darum handeln, klarzustellen, ob die Alkaloide über ihre Synthese hinaus besondere zellphysiologische oder stoffwechselchemische Aufgaben erfüllen.

Daß der Sproß des Tabaks, der Tollkirsche, des Stechapfels, der Lupine usw. ohne Alkaloide sich völlig normal entwickeln kann, ergeben die Pfropfversuche. Da es aber auch alkaloid-freie Mutanten gibt, ist u. U. die ganze Pflanze nicht auf diese Stoffe angewiesen, sofern nicht in solchen Fällen an ihrer Stelle andere noch unbekannte Stoffe die Aufgaben der Alkaloide übernehmen. Ganz besonders dringlich ist natürlich die Frage der Bedeutung der Alkaloide für das junge Wurzelgewebe. In solchem Zusammenhang ist wichtig, daß es nicht allein Rassen gibt, deren Wurzeln keinen Alkaloid-Nachweis gestatten, es ist auch gelungen, durch Wurzelregeneration aus auf Tomate gewachsenen nikotinfreien Tabakblättern in stickstoffreier Nährlösung Tabakwurzeln zu erhalten, in denen mit den bisherigen Methoden Nikotin nicht festgestellt werden konnte.

Man hat versucht, den Alkaloiden eine Rolle bei der Nitrat-Absorption und -Wanderung zuzusprechen, andere betonen die Möglichkeit einer Einschaltung in Redoxvorgänge. Auch auf die Beziehungen zu gewissen Coenzymen und Wirkstoffen wird hingewiesen. Alle unsere diesbezüglichen Prüfungen haben nicht sehr ermutigt. Auch die entwicklungsphysiologische Rolle eines Enthemmers von Antiauxinen ist fraglich.

In sterilen Kulturen isolierter Wurzeln scheint bei *Solanaceen* Alkaloid in das Medium ausgeschieden zu werden. Ob es dort eine Rolle der Abwehr schädlicher Mikroben und Tiere spielt, bleibt vorerst unklar. Bei isolierten Lupinenwurzeln wurde Lupanin nur durch die Schnittwunde mit dem Blutungssaft sezerniert. Vernarbte diese Wunde, reicherte sich das Alkaloid sehr an und bildete vielleicht die Ursache eines begrenzten Wachstums, so wie auch Alkaloid-Gaben von außen nur in beschränkten Konzentrationen vertragen werden.

So wenig Abschließendes gesagt werden kann, so sehr die Alkaloide derzeit noch als ein Produkt eines luxurierenden Stoffwechsels erscheinen, so darf man wohl hoffen, daß die neu angebahnten Wege der Experimentierkunst auch hier zu Lösungen führen. Aber vorerst erscheint wesentlicher, die Stellung der Alkaloid-Synthese im Rahmen des gesamten Stoffwechsels und der N-haltigen Verbindungen im besonderen zu klären. In dieser Richtung ist ein Einbruch in die sehr hartnäckige Front der sekundären Pflanzenstoffe erzielt worden. Ähnliches kann von den Terpenen und den Polyphenolen gesagt werden, so daß die Biosynthese der aromatischen und heterocyclischen Ringe sich klarer abzuzeichnen beginnt.

Eingeg. am 18. Februar 1952 [A 422]