© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


Auf Grund alles Vorhergehenden glaube ich wohl mit Recht behaupten zu können, dass MARCHLEWSKI und C. A. SCHUNCK den Entdeckungen SORBY's betreffs der Doppelart der Chlorophylline nichts hinzugefügt haben, und dass ihre betreffenden Untersuchungen vielmehr einen Rückschritt bedeuten.

---

## 14. F. G. Kohl: Über das Glykogen und einige Erscheinungen bei der Sporulation der Hefe.

Mit Tafel I und 2 Textfiguren.

Eingegangen am 18. Februar 1907.

Das Glykogen vertritt bei der Hefe wie auch bei vielen Bakterien und Pilzen und bei den Cyanophyceen unter den Algen die Stärke und ist in ansehnlicher Menge in den Hefezellen enthalten; etwa 32 pCt. vom Trockengewicht kann der Glykogengehalt betragen (LAURENT).[1]) Es ist jedoch nicht richtig, dass Glykogen bei der Hefe, wie es häufig geschieht, ausschliesslich als Reservestoff anzusehen. Nach in der Literatur verbreiteten Angaben soll man es am reichlichsten in ruhenden, nicht sprossenden Hefezellen finden, wogegen während lebhafter Gärung und damit Hand in Hand gehender, lebhafter Sprossung der Glykogengehalt stark sinken soll, um am Schlusse oder gegen das Ende der Gärung wieder auffällig zu steigen.

Wie in den stärkeführenden Reservestoffbehältern durch die Stärkebildung das Diffusionsgefälle für den Einstrom des Zuckers fortwährend auf der nötigen Höhe gehalten wird, so ist bei der Hefe das Glykogen zweifellos Regulator und Bedingung für den Zuckereinstrom in die gärende Zelle. Für diese Funktion muss das Glykogen deshalb als besonders geeignet erscheinen, weil es nicht durch das lebende Plasma nach aussen exosmieren kann. Da nun aber lebhafte Sprossung und lebhafte Gärung, d. h. Zuckerspaltung zu koinzidieren pflegen, würde also gerade das Gegenteil von der verbreiteten Ansicht zweckentsprechend und darum bei der Hefe als verifiziert zu erwarten sein, nämlich Glykogenreichtum zur Zeit der stärksten Zuckerspaltung und des intensivsten Kohlenhydratverbrauchs

1) LAURENT. Ann. Inst. Pasteur. Tome III, p. 113. 362, 1889. Compt. rend. Tome 137, p. 451, 1903.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


zu Wachstumszwecken. Dagegen könnte man freilich einwenden, dass ja durch den fortwährenden Zuckerverbrauch während der lebhaften Gärung hinreichend für die Wiederherstellung des Diffusionsgefälles gesorgt sei, und es ist klar, dass darüber nur die Feststellung des Glykogengehaltes der lebhaft gärenden Hefe entscheiden kann. Ich untersuchte daher ruhende Hefe (*Saccharomyces cerevisiae*) und konstatierte und fand auf mikrochemischem Wege stets bescheidene Glykogenmengen, d. h. eine relativ schwache Bräunung des Vakuoleninhalts. Als ich nun sterilisierte Bierwürze mit dieser Hefe impfte und bei 25 ° C. kultivierte, so dass eine mächtige Gärung mit starker Schaumbildung eintrat und während dieses Stadiums entnommene Hefe auf Glykogen untersuchte, zeigte es sich, dass die Zellen jetzt auffallend reicher an Glykogen waren als vorher. In den Fig. A, *a*–*e* Taf. I habe ich solche sprossende Hefe nach Zusatz von Jodkalium abgebildet. Es ist daher das Glykogen nicht ausschliesslich als Reservestoff zu betrachten, sondern als ein wichtiges Zwischenprodukt im Prozess der Alkoholgärung; ja, es wäre nicht ausgeschlossen, dass erst das Glykogen zu Traubenzucker und Isomaltose abgebaut, der Spaltung in Alkohol und Kohlensäure durch die Zymase unterliegt, dass also die Hexosen nicht direkt, sondern immer über das Glykogen hinweg verarbeitet werden. Dass der Hefe von aussen angebotenes Glykogen nicht vergärt wird, will selbstverständlich in dieser Frage nichts besagen, weil das Glykogen ebensowenig in die Hefezelle endosmieren wird, wie es aus ihr zu exosmieren vermag. Zerriebene Hefe, Hefechloroformwasser und Hefepresssaft spalten, wie sicher nachgewiesen werden konnte, das Glykogen (MEISSNER,[1]) CREMER,[2]) BUCHNER und RAPP).[3]) Die katalytische Wirkung der Hefe auf die Hydrolyse des Glykogens ist ausserdem durch die Beobachtung garantiert, dass Hefepresssaft auch in entgegengesetzter, synthetischer Richtung katalysiert, indem er selbst glykogenfrei, auf Zusatz von Fruktose oder Dextrose Glykogen aufbaut (CREMER).[2]) Ob vor der Wirkung der Zymase auf das Glykogen noch ein diastatisches Enzym eingreift, oder ob die Hefezelle ein besonderes glykogenspaltendes Enzym produziert, ist noch ebenso weiter zu untersuchen wie die Natur der Glykogenabbauprodukte, die noch in mehrfacher Richtung kontrovers ist.

Auch bei den Pilzen scheint mir die Reservestoffnatur des Glykogens durchaus strittig. Reservekohlenhydrate würden wir vornehmlich in den Sporen zu erwarten haben; da wird aber nicht Glykogen, sondern Fett gespeichert. Glykogen fand man bei der Keimung der

1) R. MEISSNER. Centralbl. für Bakt. (II), Bd. VI, S. 517, 1900.
2) M. CREMER. Münchner mediz. Wochenschr. 1894, H. 1.
3) BUCHNER und RAPP. Ber. der chem. Ges., Bd, 31, S. 214, 1898.

 © Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at 

Mucorineensporen erst in den Keimschläuchen; ferner ist in den Sklerotien des Mutterkorns, wie wir erwarten sollten, nicht Glykogen deponiert, sondern wir sehen solches auch hier erst bei der Sklerotienkeimung in den Hyphenzellen aus dem Fett des Reservemagazins hervorgehen. Nur wenn man den Begriff Reservestoff weiter fasst, indem man z. B. im Stoffwechsel vorübergehend abgelagerte Stärke in den Chloroplasten der assimilierenden Blattzellen oder die transitorische Stärke in den Leitbahnen Reservestärke nennt, wäre auch öfters das Glykogen als Reservestoff zu betrachten.

Die experimentell begründete Beantwortung der Frage, ob die Zymase der Hefezelle direkt den aufgenommenen Zucker endoenzymatisch verarbeitet, oder ob die eingetretene Hexose zunächst erst zu Glykogen wird und sodann erst durch enzymatische Spaltung des Glykogens einerseits das Material für die Zymasetätigkeit, andererseits für Ernährungs- und Wachstumsprozesse entsteht, ist der späteren Entscheidung vorbehalten, zu der ich demnächst einen Beitrag zu liefern gedenke. Hier möchte ich nur auf zwei Erscheinungen aufmerksam machen, welche mir bei der Untersuchung sprossender Hefezellen auf Glykogen entgegentraten und die gewiss einiges Interesse beanspruchen dürfen.

Erstens zeigt es sich ausserordentlich klar, dass die Hefezelle, wenn sie mehrere Vakuolen führt, häufig die Glykogenspeicherung nur auf eine oder einige derselben beschränkt, während die andere oder die anderen vollkommen glykogenfrei bleiben. In den Fig. *A*, *a—e*, Taf. I habe ich mit Jodjodkalium behandelte Sprosshefe abgebildet. In vielen Zellen nimmt bei der gerade vorhandenen Lage der Zelle eine glykogenhaltige Vakuole das ganze Zentrum der Zelle ein (*a a a*). In anderen dagegen, bei denen im optischen Querschnitt einige Vakuolen nebeneinander lagern oder dicht übereinander, erblickte ich einzelne vollkommen hell neben den dunkelbraun, gefärbten, glykogenerfüllten Vakuolen (*b b b*). Die glykogenhaltigen Vakuolen zeigen bei Anwendung von Immersionsvergrösserung einen ganz fein gekörnelten Inhalt; die glykogenfreien Vakuolen dagegen einen glasklaren, vollkommen homogenen. In letzteren schwimmen ausschliesslich jene sonderbaren, meist kugeligen, stark lichtbrechenden Gebilde, die man irrtümlicherweise für in die Vakuole ausgestossene Eiweisskrystalloide erklärt hat, was sie ihren Reaktionen nach entschieden nicht sind, in Ein- oder Mehrzahl herum und führen die sonderbaren Tänze auf, bei denen sie oft gegen die Vakuolenwand getrieben werden oder zitternd mehr in der Mitte der Vakuole verbleiben. Niemals habe ich in glykogenführenden Vakuolen diese Tanzkörnchen auffinden können.

Noch in einer anderen Richtung ist die Glykogenreaktion wertvoll. Es ist bekanntlich nicht leicht, den Zellkern der Hefe ohne

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


Fixierung, Härtung und Tinktion mit geeigneten Mitteln deutlich sichtbar zu machen. Es muss dies seinen Grund hauptsächlich darin haben, dass das Lichtbrechungsvermögen des Hefecytoplasma und das des Hefezellkerns einander sehr nahe kommen, denn sonst müsste es leichter sein, den Kern in der unbehandelten Hefezelle zu entdecken, denn er ist keineswegs klein, nämlich etwa 1,5—2 $\mu$. Der Kern der Hefezelle ist häufig wandständig, wie das Studium der gefärbten Zellen ergibt. Da er bedeutend dicker ist als die der Zellwand anliegende Cytoplasmaschicht, so muss er sich in die Vakuole hineinwölben. Das sieht man nun in überraschender Klarheit und Schärfe, wenn man die Glykogenreaktion mit Jodjodkalium ausführt. Liegt der Kern im optischen Querschnitt, so ragt er mit elegantem Kontour in den braunen Vakuoleninhalt als farblose, glasklare Masse hinein (*c c c*). Liegt er an der oberen oder unteren Seite der Zelle, so sieht man den Kern als meist runden oder elliptischen, weissen Fleck die braune Färbung unterbrechen (*d*). Ist das Auge dann einmal orientiert und akkomodiert, so erblickt es unschwer, dass der Kern mehrere Einschlüsse enthält, ein oder zwei Eiweisskrystalloide und den Nucleolus. Über diesen Gegenstand werde ich in kurzer Zeit ausführlich berichten.

Bekanntlich ist die Hefezelle zu einer eminenten Eiweissspeicherung befähigt. Das Cytoplasma enthält in wechselnder Zahl Eiweisskrystalloide von variabler Grösse. Man hat sie bisher als Grana- oder Mikrosomen der Hefezelle bezeichnet: Namen, welche man streichen sollte, da es sich um dieselben Eiweisskrystalloide handelt, die wir auch sonst so häufig im Kern und dem Cytoplasma sowie in den Chromatophoren antreffen. Ich habe sie im Anschluss an die entsprechenden Gebilde in der Cyanophyceenzelle genauer untersucht und berichte demnächst eingehend über ihre physiologische Bedeutung. Die Cytoplasmakrystalloide liegen in der oft äusserst dünnen Plasmatapete und ragen, wenn man genau auf die Mitte der Zelle einstellt ein wenig in die Vakuole hinein. In der ungefärbten Zelle sieht man die ungefärbten Krystalloide zwar, aber sicher nicht leicht, und man ist nie sicher, ob man sie nicht mit anderen Einschlüssen verwechselt. Massgebend können in bezug auf sie natürlich nur Präparate sein, in denen gut fixiertes und gehärtetes Material zweckentsprechend gefärbt wurde. Will man aber rascher die Krystalloide des Cytoplasma sehen oder zeigen unter Benutzung eben der Kultur entnommenen Materials, so ist wiederum die Glykogenreaktion von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Stellt man nämlich das Mikroskop auf eine mit Jodjodkalium braungefärbte Glykogenvakuole ein, so bemerkt man, wenn im daselbst befindlichen Cytoplasma Eiweisskrystalloide liegen, weisse Flecken auf braunem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


Grunde, die Eiweisskrystalloide bleiben farblos und heben sich von der dunkleren Umgebung deutlich ab, wie ich in der Fig. *A*, *e*, Taf. I abgebildet habe.

## Einige Beobachtungen über die Sporulation der Hefe.

Bei der mikrochemischen Untersuchung sporenbildender Hefe fielen mir folgende Erscheinungen auf, über welche ich demnächst sehr ausführlich und an der Hand vieler Zeichnungen und Mikrophotogramme berichten werde, hier aber nur einige kurze Mitteilungen machen will. Die noch membranlosen Sporen sind eingehüllt in eine Unzahl runder, lichtbrechender Körner, welche mit der Ausbildung der Sporenmembran sich verkleinern bezw. verschwinden. Der Fettgehalt der Sporenmutterzellen ist meist sehr gross vor der Sporulation, während der Sporenbildung erscheint auch ein wenig Fett in den jungen Sporen. Die Sporenmutterzellen sind reich an Glykogen, welches aber während der Ausformung der Sporen verschwindet. Die der Fertigbildung sich nähernden Sporen enthalten wenig oder gar kein Glykogen.

Was nun die zuerst genannten kugeligen Körnchen anlangt, so muss ich dieselben nach ihren Reaktionen und Funktionen für Eiweisskrystalloide halten, die sich ja in den normalen Hefezellen in grosser Menge in der verschiedensten Grösse vorfinden. Bei der Sporenbildung scheinen sie sich an der Peripherie der jungen, noch membranlosen Sporen anzusammeln und in dem Masse zu verschwinden oder an Masse abzunehmen als die Membran in die Dicke und Fläche wächst. Diese Ansammlung kann man deutlich aus den Fig. *B*, *a—e*, Taf. I, ersehen. In Fig. *B*, *b* ist bereits innerhalb der Körnersphäre die Membran sichtbar, die Körnchen sind deutlich kleiner geworden. In Fig. *B*, *d* ist auf die Oberseite der obenliegenden Tetradenspore eingestellt, da erscheinen die Krystalloide am schärfsten und dunkelsten, ebenso in Fig. *B*, *e*; doch sind auch die Körnchen in der Umgebung der Oberseite der untenliegenden Sporen in Fig. *B*, *d* noch deutlich zu sehen. Vor der Sporenbildung sind die Krystalloide im Cytoplasma der Mutterzelle annähernd gleichmässig verteilt (Fig. *B*, *f*).

Der Fettgehalt der Sporenmutterzellen ist, wenn auch naturgemäss variabel, so doch im allgemeinen gross; mit Sudan III bekommt man Bilder wie in Fig. *C*, *a—c*. Wendet man neben Sudan III gleichzeitig LOEFFLER's Methylenblau an, so nehmen die Krystalloide häufig eine violette Färbung an, während die Fetttropfen ihre orangerote Farbe beibehalten wie Fig. *C*, *d* zeigt. Bei der Sporenbildung habe ich nun immer beobachten können, dass das Fett sich über den jungen Sporen ausbreitet, so dass dieselben oft geradezu in eine Fettschicht eingehüllt sind, wie die obenliegende Spore in Fig. *C*, *f* zeigt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


Später zieht sich das Fett in den Zwischenraum zwischen den Sporen zurück, wie in Fig. *C*, *e* und *g* wiedergegeben ist. Ich glaubte dieser Erscheinung deshalb eine besondere Aufmerksamkeit schenken zu sollen, da es einige Wahrscheinlichkeit hatte, in ihr den Grund für die auffallend wechselnde Tinktionsfähigkeit der Hefesporen vor sich zu haben. Bei den verschiedensten Tinktionsverfahren weichen nämlich die Sporen in ihrer Tinktionsfähigkeit nach zwei Richtungen von der der gewöhnlichen Zellen ab; entweder sie färben sich gar nicht, oder sie färben sich im Gegenteil so stark, dass man von ihrem inneren Bau schwierig etwas erkennen kann. Im ersten Fall sieht man inmitten ungezählter, vollkommen durchgefärbter Zellen, bei denen Kern, Krystalloide, Cytoplasma usw. in klarer Weise durch mehr oder minder reichliche Farbstoffspeicherung hervortreten, die Sporenmutterzellen mit den darinliegenden Sporen als hellgelbliche Gebilde liegen, bei denen höchstens das Periplasma schwache Farbennüancen aufweist. Das Extrem scheint einzutreten, wenn die Sporenmembran ein gewisses Entwicklungsstadium überschritten hat, die ganze Spore erscheint als dunkelrotes, dunkelviolettes usw. Gebilde, je nachdem Säurefuchsin, Karbolfuchsin, Gentianaviolett, Haematoxylin usw. angewandt wurde. Diese Differenz im Färbevermögen bringt sogar öfters die Sporen einer Hefezelle in auffallenden Kontrast zueinander, wie man aus der Fig. *C*, *h* ersieht, wo von drei Sporen in einer Mutterzelle zwei total überfärbt, die dritte aber vollständig ungefärbt erscheint. Wie ich oben erwähnte, sind diejenigen Sporen häufig von einer Fetthülle umgeben, die erst später nach dem Zentrum der Zelle zurückweicht; diese Hülle wird den Zutritt der Farblösung zur Spore eventuell verhindern, daher die zahlreichen ungefärbten Sporen mitten in gleichmässig durchgefärbten Präparaten. Ich behandelte deshalb, wie es auch bereits H. MOELLER getan, vor dem Färben mit Chloroform, das auch andere unter Umständen lästige Stoffe: Lecithin, Cholesterine usw. entfernt; allein auch in solchen Präparaten war die verschiedene Färbbarkeit der Sporen nicht ganz beseitigt; wohl aber wesentlich vermindert. Die Sporenmembran ist sicher in einem bestimmten Stadium ihrer Ausbildung aufnahmefähiger für die meisten Farbstoffe, die hier in Betracht kommen, als vorher und nachher, so dass ich drei Zustände regelmässig nebeneinander hatte, den ungefärbten, den vollkommen überfärbten und einen dritten Zustand, bei dem die Membran wenig, Kern, Krystalloide und Cytoplasma aber in vortrefflicher Abstufung gefärbt waren. Letzterer Zustand war der durchaus herrschende bei allen reifen Sporen, die entweder noch von der Mutterzellenmembran umschlossen oder bereits gänzlich frei geworden waren.

Die Membran der Sporen wird, nachdem sie als äusserst zartes Gebilde angelegt ist, rasch dicker, um später wieder wesentlich,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


nicht nur relativ zur Sporengrösse, sondern auch absolut dünner zu erscheinen.

Ob dieses auffallende Dünnerwerden Folge einer stattfindenden Dehnung ist, kann natürlich ohne weiteres nicht entschieden werden, ist aber sehr wahrscheinlich, da vor der Plasmolyse der Hefezelle eine abnorme Volumenverkleinerung eintritt, die natürlich mit einer Membrankontraktion verbunden ist

Im Sporenkern bildet sich bald das Kernkrystalloid aus, das die Farbstoffspeicherung des Kerns wesentlich erhöht. Um den Sporenkern herum sieht man bald kleine im Cytoplasma eingelagerte Krystalloide. Der Fettgehalt der Sporen ist im allgemeinen gering, mitunter sieht man aber auch schon in den noch in der Mutterzelle eingeschlossenen Sporen kleinere Fettpartikelchen.

Das während der Sprossung so reichlich in den Hefezellen gespeicherte Glykogen nimmt vor der Sporenbildung bereits und noch mehr während derselben rasch ab. Manche sporenbildende Zellen enthalten davon überhaupt nichts mehr, und die Sporen selbst kann man geradezu als glykogenfrei bezeichnen, woran nichts geändert wird, dass man hier und da einmal in der Spore Spuren von Glykogen antrifft.

Wie verhält sich nun der Kern der Mutterzelle bei der Sporulation? Ich bin lange im Zweifel darüber gewesen, ob sich dabei eine indirekte Kernteilung abspielt oder nicht. Bei der grossen Mannigfaltigkeit der Inhaltstoffe in der Hefezelle sind Täuschungen leicht möglich. Man lernt erst durch lange Übung und nur an der Hand wohlgelungener Präparate die typischen Erscheinungen von denen, die die immer wechselnde Umgebung vortäuschen kann, unterscheiden! Dabei muss stets im Auge behalten werden, dass bei der kugelig-ellipsoidischen Form der Zellen gewisse Teilungsfiguren fortwährend von anderen Seiten gesehen werden können und sich dabei naturgemäss fortwährend anders ausnehmen, bis man endlich immer wiederkehrende Formen als regelrechte Typen erkennt.

Es ist bei rationell angefertigten, gut differenzierten Tinktionspräparaten nicht schwer, den vollendeten Zerfall des Kerns der Mutterzelle in zwei Tochterkerne zu erkennen, aber bei der Veränderlichkeit der Gestalt des Hefekernes ist es doch mühsam, sich ein genaues Bild vom Zustandekommen der Kernhälften zu verschaffen. Jedenfalls ist es durchaus notwendig, manche der in der Zelle eingeschlossenen Stoffe vorher zu entfernen, ehe man an die Färbung der Präparate zum Zweck des Studiums der Kernteilung geht. Wie ich bereits hervorhob, sorgt die Pflanze selbst für das Verschwinden des Glykogens, das in der sporenbildenden Zelle nur in geringer Menge vorhanden ist. Das Fett und ebenso Lecithin und Phytosterine muss man durch eintägiges Einlegen der fixierten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



und gut gehärteten Präparate in Chloroform vollständig entfernen. Dann erst geht man an die Färbungen, unter denen ich zu den Kernbeobachtungen die Eisenammoniakalaun-Haematoxylin-Methode und die Säurefuchsin-Methode entschieden bevorzuge, wenn auch der GRAM-Methode zu gewissen Zwecken kaum zu entraten ist.

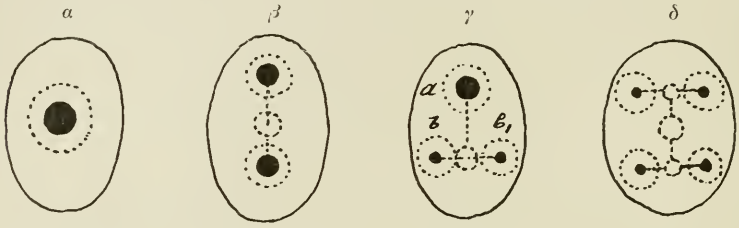
Die Kernversorgung sowohl bei der Hefesprossung als auch bei der Sporenbildung vollzieht sich durch direkte Teilung des Kernes der Mutterzelle. Immer wird der mehr oder minder kugelige Kern unter Substanzzunahme fädig, die angeschwollenen Enden rücken mehr und mehr auseinander, es entsteht die bekannte Hantelform, die man, soweit sie bei der Hefesprossung erscheint, bereits kannte. Bei der Sporulation ist die Hantel, wie ich jetzt beobachten konnte, meist wesentlich kleiner, so dass man zwischen Hanteln, welche zur Kernversorgung der Sprossen dienen, und Hanteln, welche den Sporen ihre Kerne zuführen, unterscheiden kann. Ich nenne die ersten einfach Sprosshanteln. Die Sprosshanteln sind meist so lang oder länger als der grösste Durchmesser der Hefezelle; sie finden häufig, wenn gestreckt, nicht Platz in der Mutterzelle und sind deshalb mehr oder weniger gekrümmt. Die Form der Hantelköpfe ist äusserst wechselnd. Die Sporenhanteln sind meist nur halb oder ein Drittel so gross wie die Sprosshanteln. Die absolute Grösse jener schwankte zwischen 2 bis 3 $\mu$, die dieser zwischen 4 bis 10 $\mu$, kann aber gelegentlich bis zu 12 $\mu$ steigen. Diese Werte beziehen sich auf die Entfernung der äussersten Punkte der Hantelköpfe, wenn man sich die Hantel gerade gestreckt denkt. Auch die Gestalt der Sporenhanteln ist äusserst variabel; auffallend bei ihnen ist die häufige Ungleichheit der beiden Köpfe; möglich ist, dass der grössere Kopf einem Kerne das Dasein schenkt, der dann eine weitere Teilung vollzieht, wie es z. B. bei der dreisporigen Mutterzelle der Fall ist. Ich habe eine grosse Anzahl der beiderlei Hanteln gezeichnet und mikrophotographisch aufgenommen und werde sie in meiner ausführlichen Abhandlung abbilden. Hier muss ich mich darauf beschränken, einige wenige der Figuren zu reproduzieren, indem ich ausdrücklich auf die spätere Publikation verweise. In Fig. *D*, *a—c* sind zwei sprossende Hefezellen und eine ruhende mit ihren grossen Sprosshanteln gezeichnet, in den Fig. *D*, *d—e* daneben zwei die Sporenbildung vorbereitende Hefezellen bei gleicher Vergrösserung mit je zwei Paaren von Sporenhanteln und in Fig. *D*, *f* noch sechs Sporenhanteln in der Form, wie ich sie am häufigsten antraf, wiedergegeben.

Gehen aus der Mutterzelle zwei oder vier Sporen hervor, so sind die Hantelköpfe annähernd gleich gross, und bildet sich nur eine Spore aus, so unterbleibt jede Teilung. Man hätte daher folgende Schemata der Kernteilung bei der Sporulation:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


α) Der Kern der Mutterzelle wird zum Sporenkern.
β) Der Kern der Mutterzelle wird zur gleichköpfigen Hantel, jeder Hantelkopf wird Sporenkern.
γ) Der Kern der Mutterzelle wird zur ungleichköpfigen Hantel. Der kleine Kopf wird direkt Sporenkern; der grosse Kopf teilt sich durch Sekundärhantel in die beiden Kerne der zweiten und dritten Spore.
δ) Der Kern der Mutterzelle wird zur gleichköpfigen Hantel (primären), jeder Kopf liefert eine Sekundärhantel, deren Köpfe nun zu den Kernen je eines Sporenpaares werden.

Dass die Vorgänge sich so abspielen können, wie ich sie hier angegeben habe, dafür scheint nun der Umstand zu sprechen, dass ich in meinen Präparaten die meisten der geforderten Formen fand. Die




ohne restierenden Mutterzellenkern.

Fig. 1.

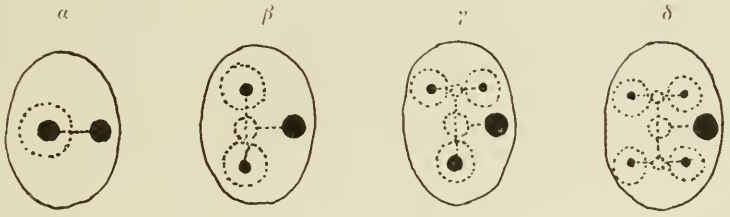
Sporenbildung ist also simultan oder succedan. Bei zwei Sporen ist deren Entstehung simultan, bei drei Sporen wird eine Spore älter sein als die beiden anderen gleich jungen, bei vier Sporen sind immer zwei gleich alt. Wie man sieht, weicht meine Auffassung, die sich auf meine mikroskopischen Befunde aufbaut, von der H. MOELLER's nur darin ab, dass die Sporen doch auch simultan gebildet werden können.

MOELLER sagt: „Die succedane Ausbildung (der Sporen) kann beispielsweise bei drei Sporen so verlaufen, dass während zwei Sporen bereits fertig ausgebildet sind, die dritte erst entsteht; oder man findet alle drei in verschiedenen Altersstadien, was sich durch verschiedene Grösse ebenso wie durch verschiedene Färbbarkeit zu erkennen gibt. Bei vier Sporen pflegen entweder alle vier nacheinander zu entstehen oder in Kreuzung mit zwei bereits reifen bilden sich zwei junge Sporen gleichzeitig aus." Nach meiner Auffassung liegt also eine simultane Ausbildung vor bei zwei Sporen, ferner bei zwei von den drei Sporen, bei zwei Paaren der vier Sporen einer Mutterzelle. Succedan wäre die Ausbildung der ersten und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


der zweiten—dritten Spore der dreisporigen Zelle und succedan könnte unter Umständen auch die Bildung der zwei Sporenpaare der viersporigen Mutterzelle erfolgen, wenn nämlich der eine Tochterkern später zur Enkelkernbildung schreitet als der andere Tochterkern. Den letzten Fall erblickte ich in den Zellen verifiziert, die ein Aussehen bieten wie die in Fig. *D*, *g* Taf. I abgebildete, wo zwei grosse Sporen neben zwei kleinen liegen, ein Fall, der gar nicht selten ist.

Hiermit hängt nun aufs innigste die Frage zusammen, ob die Mutterzelle ausserhalb der Sporen einen Kern birgt oder nicht? Zweifellos wäre der Fall, dass bei der Sporenbildung der Mutterzelle immer ein Kern verbleibt, denkbar, und die Sporenbildung müsste dann etwa nach folgenden Schemata verlaufen:




mit restierendem Mutterzellenkern.

Fig. 2.

Es liegt auf der Hand, dass der übrigbleibende Mutterzellenkern bei der Sporenkeimung mit dem Periplasmarest zugrunde gehen müsste. Ist es demnach schon einigermassen unwahrscheinlich, so habe ich mich doch an die Prüfung dieses Gegenstandes gemacht, weil H. MOELLER, dem wir Vortreffliches über die Hefe verdanken, einen extrasporulären Kern mitunter sah. Er fand ihn jedoch niemals, wenn vier Sporen in der Zelle ausgebildet waren; aus den oben angeführten schematischen Bildern geht nun aber hervor, dass auch bei der Vermehrung der Kerne durch direkte Teilung während der Sporulation neben vier Sporen ein Mutterzellenkern übrig bleiben könnte, und ebenso bei der Bildung einer beliebigen Zahl von Sporen.

In den zur Sporenbildung sich vorbereitenden Zellen fand ich alle nur denkbaren Variationen der Kernteilung. Die Zelle beherbergt einen, zwei, drei oder vier Kerne, die entweder schon isoliert sind oder zum Teil noch miteinander zusammenhängen; es liegen also neben der Hantel auch freie Kerne oder gar zwei Hanteln gleichzeitig in der Zelle. Nicht selten ist um einen Teil der Kerne bereits die Spore angelegt, bei anderen Kernen ist davon noch nichts

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


zu bemerken. Da man jedoch in solchen Fällen niemals wird sagen können, ob sich um die zur Zeit der Herstellung des Präparates noch freien Zellkerne nicht später Sporen ausgebildet haben würden, lässt sich so keinesfalls die oben angeregte Frage beantworten, wohl aber, wenn man darauf achtet, ob bei der Keimung der Sporen, wenn diese frei werden, noch isolierte Kerne erscheinen. Das ist nun in der Tat der Fall. In Präparaten, in denen die sporenführenden Zellen in einiger Entfernung voneinander liegen und ihre Sporen keimen lassen, so dass auch die Keimzellengruppen getrennt bleiben, entdeckte ich nicht selten neben den gekeimten Sporen noch einen nackten Kern. In der oft erkennbaren, wenn auch äusserst durchsichtigen Mutterzellenmembran liegen die mächtig vergrösserten, gekeimten Sporen zu dreien und dicht daneben je ein freier Zellkern von genau derselben Grösse und Färbung wie die Sporenkerne. Auch neben zwei keimenden einer Mutterzelle entstammenden Sporen fand ich öfters einen isolierten Kern, und ich zweifle nicht daran, dass die oben erörterten theoretisch möglichen Fälle auch in natura in Erscheinung treten und gefunden werden können.

In den Gipsblockkulturen fahren viele Zellen fort zu sprossen, energischer aber ist die Vermehrung durch Sporenbildung. Prüft man mit Jod auf Glykogen, so verrät die Braunfärbung, dass solches in grossen Mengen in den Sprossen treibenden Zellen vorhanden ist; die jungen Sprosszellen sind anfangs frei davon und produzieren erst allmählich diese Substanz. Ganz glykogenfrei aber fand ich stets die Sporen, solange sie noch in der Mutterzelle liegen. Auch frei geworden schreiten sie erst spät zur Glykogenbildung, wogegen man schon frühzeitig, wenn auch anfangs winzige Eiweisskrystalloide und später etwas Fett in ihnen nachweisen kann. Die Krystalloide wachsen bei zweckmässiger Ernährung zu stattlichen Gebilden heran, wenn die Zelle es nicht vorzieht, unter Umständen statt deren Grösse mehr ihre Zahl zu steigern. Die Steigerung des Fettgehalts steht, wie ich an anderer Stelle mitteilen werde, mit besonderen Umständen, in erster Linie mit dem Sauerstoffgehalt der Umgebung, in Zusammenhang.

---

### Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden hergestellt unter Anwendung der homogenen Ölimmersion von ZEISS, 1/12, n. Ap. 1,20, Ok. 4, oder von LEITZ, 1/12, Ok. 4, und eines ABBE'schen Zeichenapparats. L. Vergr. 1500–2000.

Fig. *A*, *a a*. Hefezellen (*Saccharomyces cerevisiae*) mit zentraler Glykogenvakuole und wandständigem Kern (*c c*) nach Zusatz von Jodjodkaliumlösung. — *b b* Hefezellen mit Glykogenvakuolen und glykogenfreien; von letzteren enthält jede ein Tanzkörnchen. — *d* Kern an der Oberseite der Zelle, hell auf braunem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Grund. — *e* Zelle mit hell auf dunklem Grunde erscheinenden Eiweisskrystalloiden. Glykogenfreie Vakuole mit Tanzkörnchen.

Fig. *B*, *a—f*. Sporenbildende Hefezellen mit Eiweisskrystalloiden im Cytoplasma. Näheres im Texte.

„ *C*, *a—h*. Hefezellen nach Zusatz von Sudan III. — *a—c* drei typische Formen der Fettpartikelchen. — *d* Fetttropfen und kleine Eiweisskrystalloide. — *e—g* Fettmassen über und zwischen den Sporen bei der Sporenbildung. — *h* eine dreisporige Mutterzelle mit zwei überfärbten und einer ganz ungefärbten Spore.

„ *D*, *a—g*. Hefezellkerne. (Hämatoxylin-Präparate). *a—c* Sprosshanteln. — *d* und *e* Hefezellen mit je zwei Paaren Sporenhanteln. — *f* Sporenhanteln verschiedener Form. — *g* Mutterzelle mit zwei Paaren verschieden grosser, kernhaltiger Sporen. Näheres im Texte.

## 15. Helene Wesselowska: Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen.

Vorläufige Mitteilung.

Eingegangen am 19. Februar 1907.

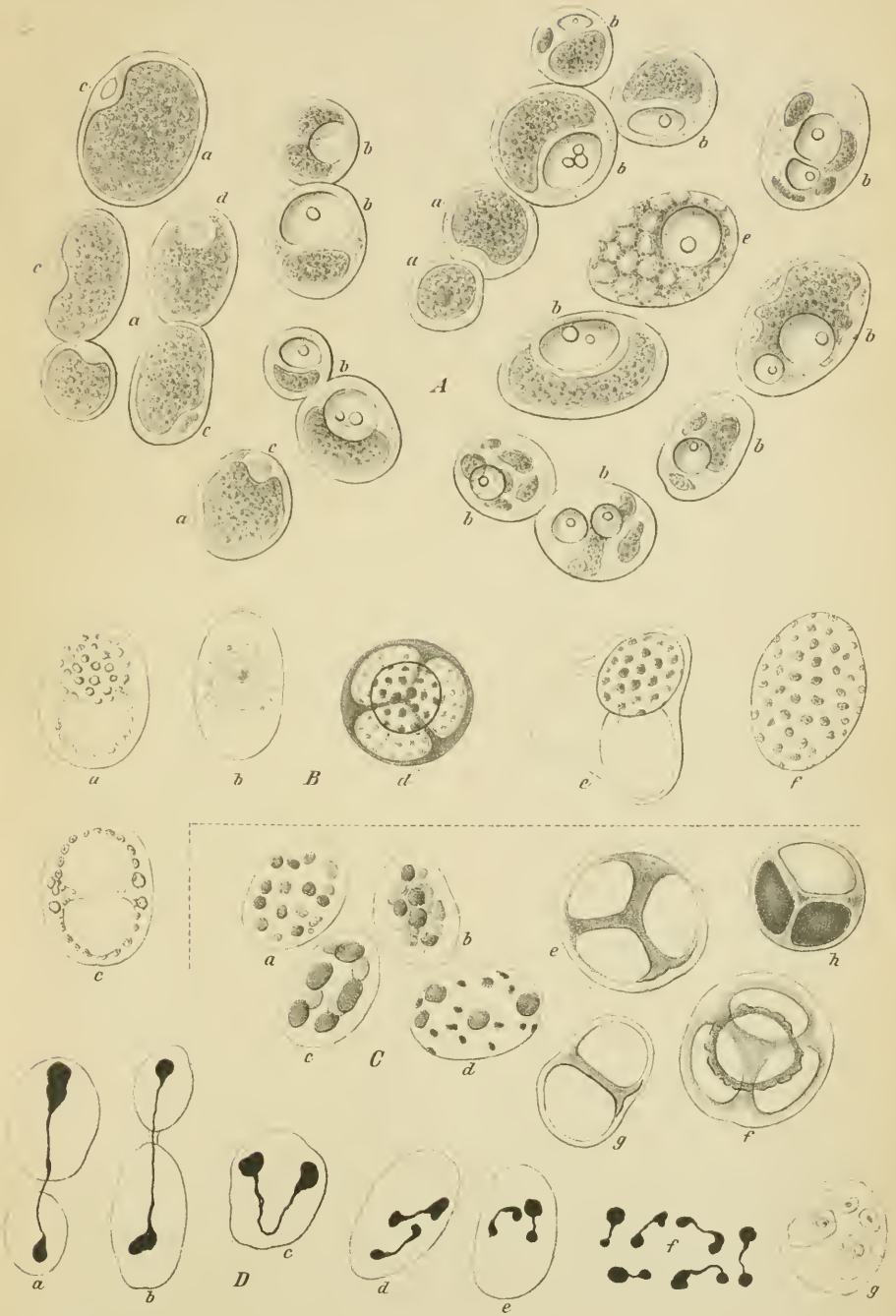
Vor einigen Jahren wurde von GOEBEL[1]) Apogamie und Aposporie bei *Trichomanes Kraussii* und Apogamie bei *Notochlaena (Pellaea) nivea* gefunden. Ich habe Apogamie bei *Pellaea tenera* und zwei ihr nahestehenden *Notochlaena* - Arten (*Notochlaena Eckloniana* und *Notochlaena flavens*) beobachtet und bei allen die Entwicklungsgeschichte näher verfolgt. Überall entsteht zuerst das Blatt (und zwar vielfach direkt aus dem apikalen Meristem des Prothalliums) und dann erst die Stammscheitelzelle; die Wurzel entwickelt sich am spätesten. Diese vom Stammscheitel unabhängige Entstehung des Blattes findet ihr Analogon in der von GOEBEL und KUPPER nachgewiesenen Entstehung des ersten Blattes an blattspitzenständigen Farnknospen.

Mit einer apogamen Art — *Notochlaena flavens* — wurden interessante Resultate durch Verdunklung erhalten: nämlich der beblätterte Spross entwickelte sich dann nicht mehr in der Bucht des Prothalliums selbst, sondern wurde auf das erste verkümmerte zungenförmige, aus der Bucht hervorragende Blatt verschoben. Am häufigsten aber wurde die normale Herzform des Prothalliums bei Verdunklung überhaupt nicht mehr entwickelt und anstatt einer

1) GOEBEL, Aposporie bei *Asplenium dimorphum*, Flora, Bd. 95 (Ergbd. zum Jahrg. 1905), S. 243 und mündliche Mitteilung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at






*F. G. Kohl gez.* *E. Laue lith.*

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 25

Autor(en)/Author(s): Kohl Friedrich Georg

Artikel/Article: Über das Glykogen und einige Erscheinungen bei der Sporulation der Hefe. 74-85